

Réseau « Génétique de l'adaptation et bien-être animal »

Network on « Genetics of adaptation and animal welfare »

Par Catherine BEAUMONT⁽¹⁾, Alain BOISSY⁽²⁾, Jacques BOUIX⁽³⁾, Sandrine MIGNON-GRAS-TEAU⁽¹⁾, Pierre MORMEDE⁽⁴⁾, Patrick PRUNET⁽⁵⁾ et Marc VANDEPUTTE⁽⁶⁾
(communication présentée le 3 mars 2005)

RÉSUMÉ

Les interrogations sur les relations entre génétique et bien-être des animaux sont d'autant plus nombreuses que les caractéristiques génétiques interviennent dans de nombreuses composantes des capacités d'adaptation des animaux à leurs conditions d'élevage, que celles-ci soient intensives ou extensives. Les questions portent à la fois sur les mécanismes génétiques de l'adaptation, les conséquences en matière de bien-être des sélections opérées jusqu'à présent et la conduite à tenir dans les futurs schémas de sélection. Un réseau "Génétique de l'adaptation et bien-être" a donc été créé au sein du programme interdisciplinaire INRA « Agri Bien-être Animal » pour faire le point des connaissances acquises. L'objectif est de fournir ainsi des références utilisables lors des discussions règlementaires et de faciliter les synergies et les échanges entre unités de recherche, organismes de développement et professionnels de la sélection.

Mots-clés : génétique, adaptation, bien-être, comportement, QTL.

SUMMARY

Relations between genetics and animal welfare raise numerous questions as genetic characteristics are involved in many aspects of animals' abilities to adapt to farming conditions, whether intensive or extensive. These questions are related to the genetic mechanisms of adaptation, to the consequences on animal welfare of the selection implemented up until now, and to the future improvements of the selection process. A network on the genetics of adaptation and animal welfare was built up within the multidisciplinary project "Agri Bien-être Animal" to review current knowledge. It aims also at providing usable references for regulatory discussions, as well as promoting synergies and exchanges between research units, development organisations and breeders.

Key words: genetics, adaptation, welfare, behaviour, QTL.

(1) Institut National de la recherche Agronomique, Station de Recherches Avicoles, 37380 NOUZILLY.

(2) Institut National de la recherche Agronomique, Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 SAINT-GENES-CHAMPANELLE.

(3) Institut National de la recherche Agronomique, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, BP 52627, 31326 CASTANET-TOLOSAN CEDEX.

(4) Institut National de la recherche Agronomique, Laboratoire de Neurogénétique et Stress, Institut F. Magendie, 33077 BORDEAUX CEDEX.

(5) Institut National de la recherche Agronomique, Station Commune de Recherches en Ichtyophysiologie, Biodiversité et Environnement, Campus de Beaulieu, 35042 RENNES CEDEX.

(6) Institut National de la recherche Agronomique, Unité de recherche Génétique des Poissons, 78352 JOUY-EN-JOSAS CEDEX.

• INTRODUCTION

L'importance des capacités d'adaptation comportementale des animaux ira sans aucun doute croissante avec la réduction de la main d'œuvre et l'augmentation de la taille des troupeaux. Ces deux éléments caractérisent notamment les élevages extensifs et ils ont donc un impact sur l'aménagement du territoire. Ainsi, les relations mère-jeunes sont essentielles pour les nouveau-nés et influencent d'autant plus leurs chances de survie que l'éleveur est moins présent. Les capacités d'adaptation interviennent également dans la résistance à certaines déviations du comportement (comme le picage) ou à des troubles pathologiques, plus fréquemment observés dans des conditions d'élevage difficiles. Enfin, de manière plus générale, la réactivité émotionnelle conditionne les réactions de peur de l'animal. Elle influence la facilité d'intervention de l'éleveur ainsi que certaines caractéristiques de qualité des produits *via* le niveau de stress des animaux, en particulier au cours de la période critique qui précède l'abattage.

Comme les caractéristiques génétiques interviennent dans de nombreuses composantes de ces capacités d'adaptation des animaux, les interrogations sur les conséquences de la sélection menée jusqu'à présent en matière de bien-être sont nombreuses. Leurs compréhensions impliquent l'étude des mécanismes génétiques de l'adaptation. Un réseau « Génétique de l'adaptation et bien-être » a donc été créé au sein du programme interdisciplinaire INRA « Agri Bien-être Animal ». Son travail porte sur l'analyse des variabilités génétiques des adaptations de l'animal, définie comme son aptitude comportementale à s'ajuster que ce soit en réponse à un stress particulier ou à des conditions habituelles d'élevage. Cette définition inclut les comportements alimentaires, relationnels (entre pairs, avec les partenaires sexuels, les parents ou avec l'Homme) et locomoteurs, ainsi que la réactivité au stress appréciée par l'étude des comportements et enfin des marqueurs biochimiques et endocriniens (DANTZER, 2001).

Les objectifs du réseau sont les suivants :

- faire le point des connaissances acquises dans l'ensemble des espèces domestiques ou modèles ;
- faciliter les synergies et les échanges entre unités de recherche, organismes de développement et professionnels de la sélection ;
- étudier, à plus long terme, les conséquences socio-économiques de la sélection.

Le comité de pilotage regroupe des représentants de différents Départements du secteur « Animal et Produits Animaux » de l'INRA :

- C. Beaumont, J.P. Bidanel, J. Bouix, G. Guérin, S. Grasteau, C. Larzul, P. Mormède, M. Tixier-Boichard et M. Vandeputte pour le Département « Génétique Animale »,
- A. Boissy, D. Guémené, P. Le Neindre, F. Lévy et P. Prunet pour le Département « Physiologie Animale et Systèmes d'Élevage »,

ainsi que des membres de différents organismes menant des recherches sur ce thème et des professionnels de la sélection :

- Haras Nationaux : A. Ricard,

- Institut de l'élevage : P.L. Gastinel, J. Lucbert,
- Institut technique du Porc : V. Courboulay, M. J. Mercat, C. Hassenfratz,
- Institut technique de l'Aviculture : L. Mirabito,
- Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français : B. Coudurier.

D'autres collègues, français ou étrangers se joignent à nous lors de certaines réunions ou discussions.

• DIFFICULTÉS INHÉRENTES À L'ÉTUDE GÉNÉTIQUE DES CAPACITÉS D'ADAPTATION DES ANIMAUX

Le choix et l'interprétation des tests utilisés pour évaluer les capacités d'adaptation des animaux sont délicats et appellent des discussions entre généticiens et les chercheurs d'autres disciplines. Ces tests ont été élaborés pour la plupart pour des rongeurs de laboratoire dont la biologie et les motivations diffèrent de celles des espèces d'élevage (BOISSY, 1998). De plus, les processus d'adaptation sont des phénomènes dynamiques qui résultent d'une cascade de réactions (RAMOS et MORMEDE, 1998) dépendant du stimulus utilisé, de la sensibilité de l'animal à ce stimulus (et par suite de son ontogenèse), de la réactivité de son système nerveux central et du mode d'expression de la réponse adaptative, biologique ou comportementale. Comme il est très difficile de standardiser les conditions de test (BOISSY et LE NEINDRE, 1997 ; BOISSY *et al.*, 2002a), il est essentiel de définir le caractère (phénotype) étudié aussi précisément que possible. Du fait de cette complexité, il est impossible de résumer les capacités d'adaptation par une seule mesure. Cependant, 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.

L'analyse génétique de ces caractères comportementaux soulève des difficultés particulières (BEAUMONT *et al.*, 2002). Comme pour tout caractère, il est nécessaire de réaliser 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 le cas des caractères comportementaux, c'est non seulement l'environnement physique (alimentation, température, éclairage...) qui va intervenir mais aussi l'environnement social, la nature du stimulus utilisé pour faire réagir l'animal ou encore l'ontogenèse de l'animal, si bien que la proportion de la variance totale expliquée par les facteurs génétiques est le plus souvent faible. L'analyse soulève en outre des problèmes méthodologiques, notamment parce que les données de comportement présentent rarement des distributions normales. Enfin, pour des contraintes de temps évidentes, les mesures effectuées peuvent être limitées dans le temps, d'où l'intérêt des méthodes spécifiques d'analyse de ces données dites censurées, désormais disponibles (DUCROCQ *et al.*, 1989). Finalement les caractéristiques de réactivité comportementales sont le plus souvent influencées par un grand nombre de gènes dont le poids unitaire est faible. L'ensemble de ces difficultés explique que les données disponibles sur

la génétique des capacités d'adaptation des animaux domestiques soient encore limitées

• ANIMATION SCIENTIFIQUE

Comme toute action d'animation, les réunions du réseau ont pour objectif de stimuler les discussions. Ceci est particulièrement important dans ce domaine portant sur des données comportementales ou sur des mesures de paramètres physiologiques qui demandent à être clairement interprétées. Jusqu'à présent, l'animation a porté principalement sur deux thématiques qui ont été à l'origine de synthèses scientifiques.

Génétique de l'adaptation des principales espèces domestiques

Le réseau a commencé par réaliser, en collaboration entre l'INRA et les instituts techniques concernés, un état des lieux des données existantes sur la génétique de l'adaptation des principales espèces d'animaux d'élevage. Les situations et les caractères étudiés varient dans de larges proportions selon les espèces. Ainsi le degré de domestication diffère fortement entre espèces. Les poissons élevés en aquaculture sont pour la plupart encore proches de l'état sauvage (VANDEPUTTE et PRUNET, 2002). En revanche, il faut désormais améliorer l'autonomie comportementale des ruminants domestiques du fait de la moindre disponibilité des éleveurs et de l'accroissement de la taille des troupeaux (BOISSY *et al.*, 2002b). De même, les modes d'élevage conditionnent le choix des caractères étudiés. Alors que les critères d'adaptation des poules à l'élevage en cage étaient auparavant importants, le développement d'élevages de poudeuses en plein-air suscite de nouveaux travaux, en particulier sur la tendance au picage et au cannibalisme (MIGNON-GRASTEAU et FAURE, 2002). A l'inverse, chez le cheval (HAUSBERGER et RICARD, 2002), des tests doivent être choisis. Les problèmes rencontrés en production orientent aussi les recherches. Ainsi 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 MORMEDE, 2002). Le dossier publié peut non seulement servir à la communauté scientifique ou aux professionnels de l'élevage mais aussi être cité en référence lors de discussions réglementaires qui pourraient avoir lieu prochainement.

Lors de ce travail de compilation, ont été abordés successivement les comparaisons de génotypes, puis les estimations de paramètres génétiques (héritabilités et corrélations génétiques) réalisées intra-génotypes. Les premières 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 par lesquelles diffèrent les souches. La dérive génétique peut en effet expliquer ces différences. Seule l'estimation des valeurs des paramètres génétiques dans la population concernée permet en fait de préciser l'importance de cette relation. 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, ce qui suggère fortement une relation entre capacité de croissance et sensibilité aux troubles locomoteurs. Pourtant, les corrélations génétiques entre ces deux caractères, estimées dans deux de ces souches, sont très faibles ; une sélection contre les boiteries ne devrait donc pas réduire notablement les performances de croissance (LE BIHAN-DUVAL *et al.*, 1996).

Génétique de l'adaptation et domestication

La seconde thématique abordée a été celle des relations entre génétique de l'adaptation et domestication. Il s'agit d'un point central pour les équipes du réseau, puisque la domestication a 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 ». Ce phénomène complexe a non seulement influencé les caractéristiques zootechniques des animaux mais également leurs capacités d'adaptation comportementale ou certains éléments de leur morphologie. Parmi les principaux phénomènes génétiques en cause, la consanguinité et la dérive génétique, qui résultent de la taille limitée des populations, entraînent des variations aléatoires des fréquences géniques. Par contre, la sélection, qu'elle soit naturelle ou artificielle, modifie les caractères de façon directionnelle. Aussi la domestication a-t-elle modifié l'aptitude à la reproduction ou augmenté le pourcentage d'animaux de couleur blanche, plus aisément repérables par les prédateurs. La sélection artificielle, qui s'exerce à travers le choix des reproducteurs, est le seul type de sélection qui soit spécifique de la domestication. Elle est à l'origine de la différenciation des races d'animaux, puis d'une sélection plus rationnelle et souvent basée sur des critères de productivité. La théorie de l'allocation de ressource fournit un cadre de lecture de ce phénomène et de ses conséquences (BEILHARZ, LUXFORD et WILKINSON, 1993). Elle prédit en effet que les ressources utilisées par l'animal sont réparties, dans un milieu donné, de façon optimale entre ses différentes caractéristiques de production, reproduction... De ce fait, toute modification par sélection d'une performance entraînera des modifications, plus ou moins prononcées, d'autres caractères jusqu'à un nouvel équilibre correspondant aux conditions dans lesquelles sont élevés les candidats à la sélection ; cela peut limiter l'adaptabilité des animaux à des changements de milieu. La recherche des gènes contrôlant les capacités d'adaptation permettra à terme d'illustrer cette théorie.

Relations entre adaptations comportementale et physiologique

L'animation scientifique va maintenant se poursuivre avec une réflexion sur les relations entre adaptation comportementale et adaptation physiologique. S'il existe un continuum entre les deux types d'adaptation, aucune classification ne semble actuellement pertinente : la distinction entre adaptation à court ou long terme (en réponse notamment à un

stress aigu ou chronique) ne permet pas de dissocier l'adaptation comportementale et l'adaptation physiologique. Il en est de même de la distinction entre inconfort et stress ou encore entre les réactions physiologiques qui permettent à l'animal de maintenir ses paramètres homéostasiques dans des normes acceptables, et ses réponses au stress. Ce type de réflexion débouche notamment sur la question de l'importance des capacités d'adaptation dans les interactions entre génotype et milieu et sur celle de la prise en compte en sélection des capacités d'adaptation. On retrouve ici la notion d'adaptabilité qui, déjà discutée lors de la réflexion sur la domestication, est préférable, en matière de sélection, à celle d'adaptation.

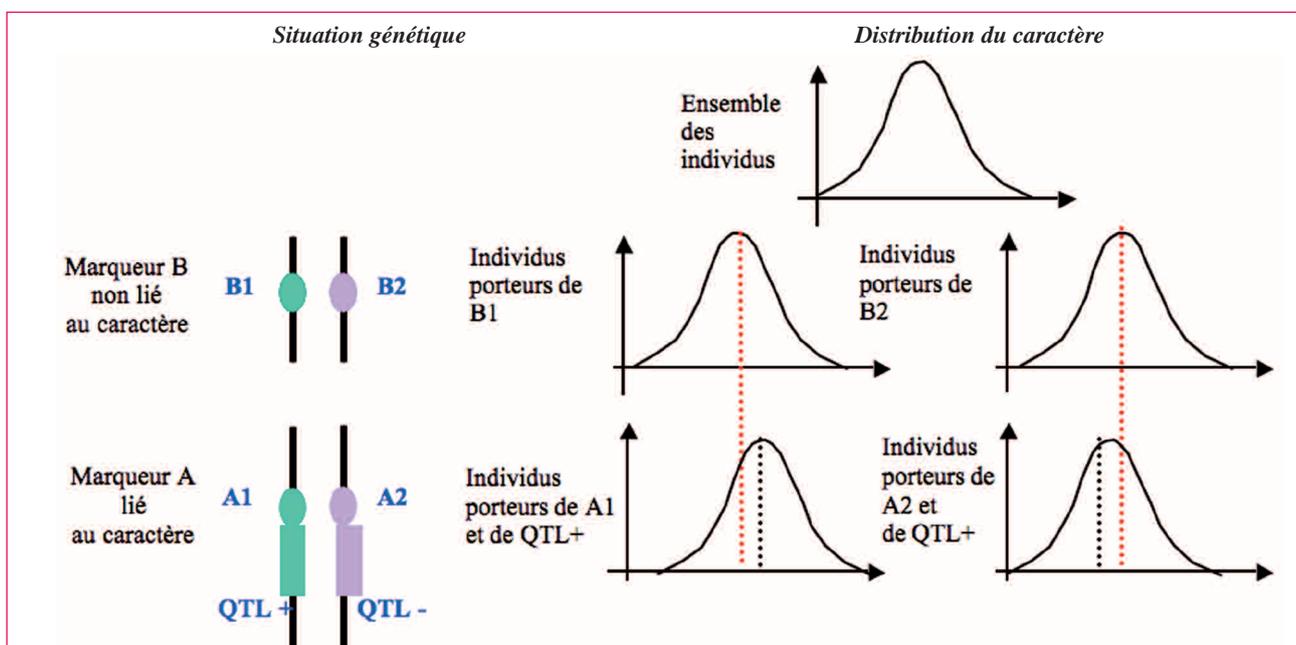
• ACTIONS DE RECHERCHE

En parallèle, des réflexions sur les méthodologies ont été menées. S'il est impossible d'en faire ici une revue exhaustive (voir BOISSY *et al.*, 2002b ; HAUSBERGER et RICARD, 2002 ; MERCAT et MORMEDE, 2002 ; MIGNON-GRASTEAU et FAURE, 2002 ; VANDEPUTTE et PRUNET, 2002), nous en donnons ici quelques exemples.

Il a ainsi été possible de valoriser au mieux les importants dispositifs mis en place pour la recherche des zones du génome expliquant des caractères d'adaptation (ou QTL pour Quantitative Trait Loci). Le principe en est résumé sur la **figure 1**. En particulier, une étude a porté sur la durée d'immobilité tonique, une réaction de peur spécifique anti-prédateur et non apprise. Elle utilise une sélection divergente réalisée chez la Caille par MILLS et FAURE (1991). Après 29 générations de sélection, les cailles de la lignée sélectionnée pour une aug-

mentation de cette durée, restent en immobilité tonique en moyenne 252 secondes, contre 12 secondes pour celles sélectionnées dans la direction opposée. Un croisement F2 a été effectué entre les deux lignées de cailles et 1048 animaux F2 ont été obtenus. Leur sensibilité à la peur a été appréciée à travers différents tests, notamment d'immobilité tonique, mais également leur comportement en open-field, leur réponse d'asymétrie, et leur taux de corticostéronémie. Une zone du génome hautement significativement liée à ces caractères a été repérée. Ce résultat ouvre la voie à l'identification du ou des gènes en cause chez la caille et par cartographie comparée, chez la poule et les autres espèces avicoles. Outre cette détection de QTL, ce dispositif a permis de préciser, par analyse descriptive, les relations entre les différentes mesures de sensibilité à la peur. A l'instar de la démarche décrite par RAMOS et MORMEDE (1997), MIGNON-GRASTEAU *et al.*, (2003) ont ainsi montré que le déterminisme génétique de la sensibilité à la peur des volailles était multifactorielle.

Nous cherchons également à mettre en place des projets fédérateurs, notamment pour transposer autant et aussi rapidement que possible les connaissances acquises sur une espèce et sur un caractère. Ce point est particulièrement important pour les études de génétique moléculaire car les gènes sont le plus souvent conservés d'une espèce à l'autre. Nous avons ainsi prévu de réaliser une étude de la réactivité de l'axe corticotrope, l'un des deux principaux systèmes biologiques mis en jeu dans les états de stress. Il existe en effet dans toutes les espèces une grande variabilité génétique des réponses de stress, tant au niveau des réponses comportementales et



Le trait noir symbolise le chromosome. En cas de liaison génétique (cas du marqueur A), les allèles des marqueurs et du QTL sont transmis ensemble. Les animaux porteurs de l'allèle A1 seront donc également porteurs de l'allèle favorable au QTL (QTL+) et auront des performances meilleures.

Figure 1: Principe de la détection de QTL (Quantitative Trait Loci) :

- en l'absence de liaison génétique entre le marqueur et le gène codant pour ce QTL (cas du marqueur B), la distribution des performances des animaux sera la même, qu'ils aient reçu l'allèle B1 ou l'allèle B2 ;
- lorsqu'il y a liaison génétique entre un marqueur et le gène codant pour ce QTL (cas du marqueur A), la distribution des performances (et sa moyenne) diffèrera selon l'allèle au marqueur puisque l'allèle A1 est associé à l'allèle favorable QTL+ et l'allèle A2, à l'allèle défavorable QTL-.

endocriniennes, qu'à celui des mécanismes centraux qui les régissent (MORMEDE *et al.*, 2002). Leur étude pourrait permettre d'améliorer les capacités d'adaptation des animaux et par voie de conséquence, la qualité de leurs produits. Cette démarche apparaît particulièrement prometteuse en raison des résultats récemment obtenus par l'INRA chez le Porc. La recherche de QTL menée sur un croisement entre les races Meishan et Large White, qui ont un comportement différent en open-field (DESAUTE, BIDANEL et MORMEDE, 1997), a en effet permis de mettre en évidence l'effet de plusieurs régions chromosomiques. La plus importante est impliquée dans le contrôle du taux de cortisol après stress (DESAUTE *et al.*, 2002) et est significativement liée à la composition de la carcasse (taux de viande maigre). Dans ce locus, a été localisé le gène codant la protéine appelée transcortine (ou CBG pour Corticosteroid-binding globulin), responsable du transport plasmatique des corticostéroïdes. Ce gène Cbg pourrait donc être responsable d'une partie de la variabilité des concentrations circulantes de cortisol et des caractères asso-

ciés (OUSOVA *et al.*, 2001). Ce résultat a fait l'objet d'un dépôt de brevet (31/10/2001).

A plus long terme, il sera nécessaire de chercher à caractériser aussi finement que possible les capacités adaptatives et surtout leur importance en matière de bien-être. L'ouverture vers les sciences sociales sera également envisagée pour analyser les éléments du débat. Ceci devrait permettre aux scientifiques de faire partager par le public l'intérêt et les interrogations de la démarche.

• CONCLUSIONS

Ce réseau permet de renforcer l'efficacité des études menées sur la génétique des capacités d'adaptation des animaux. Ces études sont appelées, sans nul doute, à se renforcer en réponse à la demande en matière de bien-être animal et d'adaptabilité des animaux à des systèmes d'élevage diversifiés et en évolution.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME (2000) The welfare of chickens kept for meat production (broilers). Report from the European committee on animal health and animal welfare.
- 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.
- BEILHARZ RG, LUXFORD BG, WILKINSON JL (1993) Quantitative genetics and evolution: is our understanding of genetics sufficient to explain evolution? *J. Anim. Breed. Genet.*, **110**, 161-170.
- BOISSY A. (1998) Fear and fearfulness in determining behavior. In: GRANDIN T, editor. *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. Academic Press, 67-111.
- BOISSY A, LE NEINDRE P (1997) Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiol. Behav.*, **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 PL, BOUIX J (2002b) Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *INRA Prod. Anim.*, **15**, 373-382.
- DANTZER R (2001) *Comment les recherches sur la biologie du bien-être animal se sont-elles construites ?* Institut National de la Recherche Agronomique, France, 191p, pp 85-104.
- DESAUTES C, BIDANEL JP, MORMEDE P (1997) Genetic study of behavioural and pituitary-adrenocortical reactivity in response to an environmental challenge in pigs. *Livest. Prod. Sci.*, **72**, 185-198.
- DESAUTES C, BIDANEL JP, MILAN D, IANNUCELLI I, AMIGUES Y, BOURGEOIS F, CARITEZ JC, RENARD C, CHEVALET C, MORMEDE P (2002) Genetic mapping of quantitative trait loci for behavioral and neuroendocrine stress response traits in pigs. *J. Anim. Sci.*, **80**, 2276-2285.
- DUCROCQ V, QUAAS RL, POL-LAK EJ, CASELLA G (1989) Length of productive life of dairy cows. 2. Variance component estimation and sire evaluation. *J. Dairy Sci.*, **71**, 3071-3079.
- HAUSBERGER M, RICARD A (2002) Génétique et comportement chez le cheval. *INRA Prod. Anim.*, **15**, 383-389.
- LE BIHAN-DUVAL E, BEAUMONT C, COLLEAU JJ (1996) Genetic parameters of the twisted legs syndrome in broiler chickens. *Gen. Sel. Evo.*, **28**, 177-195.
- MERCAT MJ, MORMEDE 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 JM (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 JM, MILLS A, LETERRIER C, GUÉMENE D, CONSTANTIN P, MILLS M, LEPAPE G, BEAUMONT C (2003) Factorial correspondence analysis of fear-related behaviour traits in japanese quail. *Behav. Proc.*, **61**, 69-75.
- MILLS A, FAURE JM (1991) Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *J. Comp. Psychol.*, **105**, 25-38.
- MORMEDE P, COURVOISIER H, RAMOS A, MARISSAL-ARVY N, OUSOVA O, DESAUTES C, DUCLOS M, CHAOULOFF F, MOISAN MP (2002) Molecular genetic approaches to investigate individual variations in behavioural and neuroendocrine stress responses. *Psychoneuroendocrinology*, **27**, 563-583.
- OUSOVA O, GUYONNET-DUPERAT V, IANNUCELLI N, BIDANEL JP, MILAN D, GENÉT C, LLAMAS B, YERLE M, GELLIN J, CHARDON P, EMPTOZ-BONNETON A, PUGÉAT M, MORMÈDE P, MOISAN MP (2004) Corticosteroid binding globulin: a new target for cortisol-driven obesity. *Mol. Endocrinol.*, **18**, 1687-1696.

• PRICE EO (1999) Behavioral development in animals undergoing domestication. *Applied Anim. Behav. Sci.*, **65**, 245-271.

• RAMOS A, MORMEDE P (1998) Stress and emotionality: A multidimensional and genetic approach. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **22**, 33-57.

• 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.