



HAL
open science

Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage

Alain Boissy, Pierre Le Neindre, P.L. Gastinel, Jacques J. Bouix

► **To cite this version:**

Alain Boissy, Pierre Le Neindre, P.L. Gastinel, Jacques J. Bouix. Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *Productions Animales*, 2002, 15 (5), pp.373-382. hal-02672887

HAL Id: hal-02672887

<https://hal.inrae.fr/hal-02672887>

Submitted on 31 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage

Les modes de production des ruminants évoluent dans le sens d'une réduction de la main-d'œuvre et d'une augmentation de la taille des troupeaux et, concernant l'élevage allaitant, vers une utilisation des surfaces impropres aux cultures avec des périodes contraignantes pour l'animal. La réduction de la main-d'œuvre et l'augmentation de la taille des troupeaux se traduisent par une réduction de la surveillance et de l'assistance des animaux par l'homme dans les moments délicats comme la mise bas et l'adoption des jeunes. La réduction des contacts avec l'homme pose aussi le problème de la manipulation des troupeaux au moment de chantiers de pesées, marquages ... en raison d'un manque de familiarisation de l'animal à l'homme. Les pratiques d'élevage qui en découlent, sollicitent considérablement les capacités adaptatives des animaux.

Résumé

La première partie de cet article montre chez les ruminants comment les facteurs génétiques peuvent sous-tendre les comportements qui participent à l'adaptation des animaux aux conditions d'élevage, à savoir les comportements sociaux, maternels et avec l'homme, et plus généralement les réponses émotionnelles. La possibilité d'intégrer des critères comportementaux dans les programmes de sélection en élevage de ruminants est alors avancée au-delà de leur simple prise en compte implicite dans les performances. La seconde partie de l'article discute les problèmes qui peuvent biaiser l'évaluation génétique des comportements et ainsi freiner l'intégration de caractéristiques comportementales dans de futurs schémas de sélection. Cela concerne à la fois le manque de validation dans les procédures expérimentales visant à évaluer les capacités réactionnelles des ruminants, la diversité des mécanismes qui sous-tendent les réponses comportementales, et les interactions entre facteurs génétiques et conditions environnementales qui réduisent la répétabilité des mesures comportementales, indispensable pour tenter de définir des caractéristiques réactionnelles stables. Enfin, une réflexion concernant les éventuelles conséquences des programmes actuels de sélection sur le bien-être des ruminants est également posée.

Par ailleurs, la protection des animaux d'élevage est devenue une préoccupation importante pour les citoyens des pays occidentaux. En particulier, l'image des conditions de vie des animaux d'élevage est un facteur intervenant dans l'acceptabilité globale des produits animaux (lait et viande), au même titre que leur prix d'achat ou leurs qualités nutritionnelles, hygiéniques et sensorielles. Le concept de bien-être animal s'appuie sur la notion de sensibilité des animaux : le bien-être se définit comme l'absence de souffrance et d'émotions négatives telles la peur, la douleur ou la frustration (Dawkins 1983). Les émotions négatives se caractérisent par des sentiments d'insécurité induits par la perception d'une menace pour l'intégrité de l'organisme (Boissy 1998). Or, les opérations routinières en élevage, telles que les pesées, la tonte, la castration, l'écornage, la vaccination, les réallotements et le transport, sont souvent perçues comme contraignantes par les animaux et peuvent provoquer des réactions de peur. En outre, une accumulation d'émotions négatives peut réduire la productivité des animaux : une répétition de manipulations inappropriées altère souvent les performances sexuelles et maternelles, voire les aptitudes de dominance, tant chez les bovins que chez les ovins (revue Bouissou *et al* 2001, Fisher et Matthews 2001). Il est donc impératif de chercher à réduire chez ces animaux les émotions négatives qui sont jugées désagréables car inutiles et nuisibles, par opposition à leurs fonctions de survie dans les conditions de vie sauvage (par exemple, avoir peur du prédateur permet de lui échapper). Néanmoins, il ne s'agit pas de supprimer toute sensibilité émotionnelle des animaux, mais plutôt de chercher à ajuster leurs caractéristiques réactionnelles aux

conditions particulières du milieu d'élevage. Un tel ajustement doit permettre d'accroître les capacités d'adaptation des animaux et donc d'améliorer leur bien-être en assurant simultanément la pérennité des élevages.

Se pose désormais la question des moyens disponibles pour parvenir à atténuer les émotions désagréables que peuvent ressentir inutilement les animaux en élevage. Une première stratégie consiste à agir sur le milieu d'élevage afin de le rendre moins contraignant pour l'animal. La mise en place d'une protection juridique de l'animal en élevage est essentiellement basée sur cette stratégie, elle vise par exemple à supprimer les transports de longue durée, à ajuster la conduite aux besoins des animaux ou encore à garantir une réelle insensibilisation des animaux avant l'abattage (Dawkins 1983).

Une seconde stratégie pour diminuer les risques d'inconfort en élevage consiste à intervenir directement sur l'animal pour moduler la manière dont il peut ressentir les événements environnants. Une manière d'intervenir sur l'animal est d'agir sur sa propre histoire à l'aide de manipulations réalisées plus ou moins précocement. Par exemple, des veaux manipulés régulièrement à la naissance ou à l'issue du sevrage, présentent par la suite des réactions moindres à l'égard de l'homme (Boissy et Bouissou 1988, Boivin *et al* 1992). La tendance actuelle en élevage de réduire la main d'œuvre et de développer des systèmes extensifs tendrait en première analyse à limiter le développement de telles stratégies relativement coûteuses en main d'œuvre. Néanmoins, l'extensification de l'élevage ne doit en aucun cas signifier un abandon de rationalité, et il serait important de diffuser les connaissances sur ce sujet primordial et leurs implications en terme de conduite d'élevage. Une autre manière d'intervenir sur l'animal, et qui correspondrait plus aux nouvelles orientations de l'élevage des ruminants, est de sélectionner les animaux sur la base de profils réactionnels mieux adaptés aux conditions d'élevage. Aussi, une meilleure connaissance de la composante génétique des caractéristiques comportementales des animaux devrait-elle permettre d'améliorer leur adaptation. En effet, le processus de domestication qui correspond à l'adaptation génétique d'une population aux contraintes imposées par l'homme, a permis de changer non seulement les caractéristiques physiques des animaux, mais aussi leurs caractéristiques comportementales, en particulier en atténuant leur réactivité envers l'homme (Price 1984). De nombreuses autres caractéristiques comportementales ont également été modifiées au cours de la domestication, telles que l'aptitude à s'attacher à la progéniture, qui est plus ou moins exacerbée selon le type de conduite (laitier ou allaitant), l'aptitude au regroupement et à la marche et, d'une manière générale, une moindre réactivité émotionnelle. En outre, d'un point de vue analytique, les schémas d'amélioration génétique des races animales permettent de cerner la variabilité génétique des comportements et leurs interrelations. Ces schémas étant basés essentiellement sur le contrôle de la descendance en

ferme des mâles d'insémination qui sont répartis dans toute la diversité des élevages de production, il devient possible de prendre en compte l'impact éventuel du milieu. Un écueil à éviter cependant serait de demander à l'animal des qualités d'adaptation qui n'iraient pas dans le sens d'une plus grande autonomie dans le cadre d'un mode de vie normal de l'espèce.

Dans cet article, nous nous intéressons dans une première partie à l'influence des facteurs génétiques sur les comportements relationnels (maternel, social et avec l'homme), sur l'activité locomotrice et, plus généralement, sur la réactivité émotionnelle chez les ruminants. Tous ces caractères comportementaux contribuent à faciliter l'adaptation de l'animal aux diverses conditions d'élevage. Pour chaque caractère, nous abordons successivement les comparaisons de génotypes, puis les approches intra-génotype permettant des estimations de paramètres génétiques et, le cas échéant, des expériences de sélection. Dans une seconde partie, nous nous efforçons de dégager des pistes de travail pour parvenir, à terme, à sélectionner les animaux à partir de critères comportementaux qui amélioreraient leurs capacités d'adaptation en élevage et, par voie de conséquence, leur bien-être. Enfin, nous discutons comment les schémas actuels de sélection des ruminants en production prennent en compte le bien-être des animaux.

1 / Variabilité génétique des comportements

1.1 / Variabilité du comportement maternel

Les relations que l'individu engage avec ses partenaires, jouent un rôle important dans l'organisation des activités individuelles au sein du groupe puisqu'elles influencent la reproduction, l'élevage des jeunes et le fonctionnement de toutes les activités de l'individu au sein du groupe (Fisher et Matthews 2001).

L'influence de la race sur le comportement maternel a été mise en évidence chez les bovins. Par exemple, bien qu'élevées dans des conditions identiques, les vaches de race Salers (race allaitante) prodiguent davantage de soins à leurs veaux et sont plus sélectives que les vaches de race Frisonne (race laitière) (Le Neindre 1989). Ceci suggère que la sélection d'animaux pour une forte capacité laitière s'est implicitement accompagnée d'une diminution de leurs aptitudes à prendre soin de la progéniture, tandis que l'expression du comportement maternel était au contraire conservée chez les animaux de races allaitantes. Les femelles de races allaitantes tendent d'ailleurs à s'éloigner du troupeau lorsque la mise bas est imminente (i.e. une stratégie pour faciliter l'instauration du lien mère-jeune) de manière plus prononcée que ne le font les femelles de races laitières (Lidfors 1994). Des différences de comportement maternel entre races ont également été

Pour accroître le bien-être des animaux, on peut améliorer leur milieu d'élevage. On peut aussi augmenter les capacités d'adaptation des animaux, en agissant sur leur expérience et en les sélectionnant sur des critères comportementaux.

montrées chez les brebis (Lindsay *et al* 1990). Comparées à des brebis de races Ile-de-France et PréAlpes, les brebis Romanov présentent nettement moins de troubles du comportement maternel (Poindron *et al* 1984). Les brebis Romanov lèchent également plus fréquemment leurs agneaux et réagissent plus vivement à une séparation d'avec leur progéniture que des brebis de race Lacaune (Boissy *et al* 1996). Une étude menée en Nouvelle-Zélande indique que les brebis de races Mérinos et Romney ont une moindre capacité à prendre soin de leur progéniture que les brebis issues de croisements entre ces deux races : les premières abandonnent plus fréquemment leurs agneaux tandis que les secondes sont plus aptes à rechercher un abri en cas d'agnelage dans des conditions météorologiques difficiles (Whateley *et al* 1974). Putu *et al* (1988) observent un meilleur comportement maternel chez des brebis croisées Trangie que chez des brebis croisées AMS (Australian Merino Society) ou Booroola : les femelles Trangie passent davantage de temps sur le site d'agnelage et sont peu nombreuses à se séparer de leur progéniture, que ce soit temporairement ou définitivement, ces deux facteurs étant connus pour avoir une forte influence sur la survie des agneaux. En outre, après avoir été provisoirement séparées de leur progéniture, la quasi-totalité des femelles Trangie rejoint immédiatement leurs agneaux, tandis que respectivement neuf et quinze pour cent des brebis de souches AMS et Booroola ne recherchent pas leurs agneaux.

Malgré ces différences de comportement entre races qui semblent témoigner d'une composante génétique dans l'expression du comportement maternel, les estimations réalisées jusqu'à ce jour ne révèlent qu'une faible héritabilité du comportement maternel. Ainsi, chez les bovins, l'évaluation du comportement de protection du veau par sa mère, lorsque ce dernier est manipulé par un homme, laisse apparaître des différences entre races, les femelles Angus ayant tendance à être plus protectrices que les femelles de races Hereford, Charolaise ou Red Poll (Buddenberg *et al* 1986). Mais les héritabilités estimées pour ce caractère ne sont que de 0,06 (Buddenberg *et al* 1986) et de 0,09 (Morris *et al* 1994). Les estimations de l'héritabilité du comportement maternel chez les brebis Mérinos ne sont guère meilleures puisqu'elles sont de l'ordre de 0,10 (Piper 1982, Haughey 1984). Ces différences entre races pourraient donc être dues non seulement à des différences génétiques mais également à des différences « d'environnement maternel », terme qui regroupe les environnements cytoplasmique, utérin, et postnatal (i.e., soins au jeune animal et caractéristiques du lait) (Carlier *et al* 1991). Une autre explication pourrait résider dans la fixation par homozygotie de certains caractères comportementaux au cours de la période de domestication. Néanmoins, les recherches d'une éventuelle composante génétique dans l'expression du comportement maternel des Ongulés domestiques demeurent encore peu nombreuses, en comparaison de celles menées sur l'héritabilité des « qualités maternelles » qui englobent

entre autres les facilités anatomiques de mise bas et l'aptitude à l'allaitement (Ménissier 1992).

1.2 / Variabilité des comportements sociaux

Plusieurs études semblent indiquer l'existence d'une influence génétique sur la hiérarchie sociale chez les bovins, par le biais de comparaisons entre individus de races différentes. Ainsi, les femelles de race Salers sont plus actives socialement (fréquence d'interactions supérieure) et ont un rang hiérarchique plus élevé que les femelles de race Frisonne (Le Neindre 1989). Placées dans un même troupeau, les vaches de race Angus sont dominantes par rapport aux vaches de races Hereford (Wagnon *et al* 1966, Stricklin 1983) ou Shorthorn (Wagnon *et al* 1966). En outre, des travaux menés sur des jumeaux monozygotes montrent que les deux veaux élevés séparément ont le même rang social au sein de leurs troupeaux respectifs (Ewbank 1967) et peuvent être substitués l'un à l'autre sans que cela ne modifie la structure sociale du troupeau (Bouissou 1985). Certes, l'existence de différences entre races ne signifie pas forcément l'existence d'une composante génétique directe, mais ces premiers résultats permettent d'envisager des travaux de sélection, à l'image de la sélection divergente sur l'attraction sociale qui a été réalisée chez la caille japonaise (Mills *et al* 1991).

Les estimations moyennes, voire faibles, de l'héritabilité des comportements sociaux concordent avec l'hypothèse selon laquelle la motivation sociale, qui a une forte valeur adaptative chez les espèces grégaires, aurait été soumise à une pression sélective importante. Il en découlerait une faible variabilité génétique de la motivation sociale dans la population et, par conséquent, une faible héritabilité (Roubertoux et Carlier 1976).

1.3 / Variabilité de la réactivité à l'Homme et aux manipulations

Bien que la réduction de la réponse des animaux vis-à-vis de l'homme soit fondamentale dans le processus de domestication, un animal domestiqué n'en est pas pour autant complètement docile ; autrement dit, il peut réagir vivement à la présence de l'homme et aux manipulations effectuées par ce dernier.

L'influence génétique sur la réactivité comportementale des ruminants domestiques à l'égard de l'homme a été l'objet de nombreuses études (pour revue : Grandin et Deesing 1998). Chez les bovins, les réactions d'animaux à des situations impliquant la présence d'un homme ont été maintes fois comparées entre différentes races. Murphey *et al* (1981) observent des différences dans le comportement d'évitement de l'homme (distance de fuite au pâturage) entre des races laitières et des races allaitantes, les animaux de races laitières étant plus facilement approchables. Lorsqu'ils sont soumis à des manipulations en

L'expression du comportement maternel diffère selon les races, mais les facteurs génétiques ne sont pas les seuls en cause.

La recherche de locus contrôlant la réactivité a commencé chez les bovins : des marqueurs génétiques liés aux réactions de l'animal vis-à-vis de l'homme ont été identifiés.

cage de contention, les individus de race Hereford réagissent moins vivement que des individus de race Angus, étant eux-mêmes plus dociles que des individus de race Shorthorn (Tulloh 1961). Les animaux issus de croisements entre les races Shorthorn et Brahman sont quant à eux plus réactifs que ceux de race Shorthorn pure (Fordyce *et al* 1988). Les réactions aux manipulations par l'homme sont généralement plus prononcées chez les Simmental que chez l'Angus (Gauly *et al* 2001), alors que les vaches Angus sont plus réactives que les vaches Hereford (Morris *et al* 1994). De manière plus générale, les bovins de l'espèce *Bos indicus* sont plus difficiles à manipuler que ceux de l'espèce *Bos taurus* (Voisinet *et al* 1997). A partir d'une vaste étude impliquant 560 génisses Limousines issues de 21 taureaux différents, Grignard *et al* (2001) montrent que la docilité, i.e. la facilité avec laquelle les animaux acceptent d'être manipulés par l'homme, varie moins entre génisses provenant du même père qu'entre génisses issues de pères différents. Les mêmes investigations ont été réalisées sur les ovins et, dans une moindre mesure, sur les caprins. Chez les ovins par exemple, les brebis de race Romanov apparaissent plus réactives à la présence d'un homme que celles de race Mérinos, alors que celles issues du croisement entre une femelle Mérinos et un mâle Romanov sont plus proches des Romanov que des Mérinos (Le Neindre *et al* 1993). Quant aux caprins, il a été montré que des chevreaux jumeaux élevés depuis leur naissance dans deux conditions différentes (i.e. par sa mère pour l'un et par un homme pour l'autre) obtiennent des scores similaires dans un test de rencontre avec l'homme (Lyons *et al* 1988). Ce dernier résultat conforte l'hypothèse d'une influence génétique sur le comportement de réaction à l'homme, sans toutefois qu'il soit possible de départager cette influence de celle de l'environnement maternel prénatal.

Afin de préciser la contribution respective des gènes aux différences individuelles, la réactivité à l'homme a été observée au sein d'une même population d'animaux. De nombreux auteurs ont estimé l'héritabilité de ce caractère dans diverses situations impliquant un contact plus ou moins rapproché avec un homme (pour revue : Burrow 1997). Selon la situation, les estimations de l'héritabilité des réactions à l'homme varient entre 0,53 (Dickson *et al* 1970) et 0,09 en bovin laitier (Wickham 1979) alors qu'elles sont de l'ordre de 0,22 en troupeau allaitant (Morris *et al* 1994, Le Neindre *et al* 1995). Pour un même paradigme, les estimations dépendent également de la race étudiée. Dans le cas de la docilité par exemple, les valeurs estimées de l'héritabilité sont moyennes en races Limousine et Simmental (respectivement 0,22 et 0,41 : Le Neindre *et al* 1995, Mathiak *et al* 1999) alors qu'elle est très faible en race Angus (0,02 : Mathiak *et al* 1999). En situation de contention, la réactivité des bovins apparaît également relativement héritable, ainsi qu'en témoignent entre autres les études de Fordyce *et al* (1982) et de Hearnshaw et Morris (1984). Chez les vaches laitières, l'héritabilité estimée pour le comportement lors

de la traite est de 0,47 (Dickson *et al* 1970). En France, la réactivité à l'homme est mesurée en routine dans le cadre du contrôle de descendance des taureaux laitiers d'insémination. Pour cela, les éleveurs sont systématiquement interrogés sur la réactivité de leurs propres vaches et une classification des animaux allant de nerveux à docile est pratiquée depuis 1996 en race Holstein et depuis 1999 en race Montbéliarde. Ainsi chaque année, 250 000 nouvelles vaches sont classées et l'évaluation génétique est effectuée sur 750 nouveaux taureaux. L'héritabilité de ce caractère est de l'ordre de 0,10. En race Limousine, la réactivité est mesurée chaque année en station sur 600 jeunes mâles et 360 génisses, et est intégrée dans le schéma de sélection.

La plupart des recherches sur les gènes contrôlant les capacités d'adaptation comportementale a été entreprise sur des animaux de laboratoire. Récemment, la recherche sur les locus à effets quantitatifs ou QTL (pour *Quantitative Trait Loci*) s'est amorcée chez les bovins et concerne plus particulièrement l'étude des réactions à l'homme. Schmutz *et al* (2001) rapportent ainsi que les réactions à la contention chez des veaux à viande sont liées à plusieurs régions chromosomiques et plus précisément à 7 QTL : cinq QTL localisés chacun sur les chromosomes 1, 5, 9, 11, 15, et deux autres QTL sur le chromosome 14. A partir de F2 croisés Limousin-Jersey, Fisher *et al* (2001) pour leur part identifient plusieurs marqueurs génétiques en relation avec les réactions à l'approche d'un homme : ainsi, la distance de fuite est liée à cinq QTL, la concentration plasmatique de cortisol à un QTL et la concentration urinaire de cortisol à deux autres QTL.

1.4 / Variabilité de l'activité locomotrice

A une moindre échelle, l'inadaptation des animaux aux milieux auxquels ils sont exposés, peut se traduire par des troubles de la locomotion. La variabilité de l'aptitude à la marche a été démontrée chez les bovins allaitants et les troubles de locomotion semblent également avoir une composante génétique. A titre d'exemple, nous rapportons les résultats d'une enquête portant sur les troubles locomoteurs réalisée en France sur les vaches laitières. Un important travail d'estimation des paramètres génétiques a été conduit (Larroque 1998) sur les caractères locomoteurs qui sont enregistrés au cours de la première lactation des vaches. En race Holstein, un index comportemental a alors été nouvellement introduit en plus des critères morphologiques classiques pour estimer le comportement locomoteur des animaux. La "locomotion" est ainsi appréciée pour chaque animal par un technicien pointeur qui note sur une échelle de 1 (difficile) à 9 (aisée). L'ensemble des taureaux de cette race est aujourd'hui évalué sur cet index. L'héritabilité de la locomotion est de l'ordre de 0,10 (H. Larroque, communication personnelle).

1.5 / Variabilité de la réactivité émotionnelle

Les émotions négatives sous-tendent des réactions défensives. Le fait qu'un animal donné présente les mêmes réponses défensives dans des contextes variés, a conduit à définir le concept de réactivité émotionnelle, encore appelé tempérament ou émotivité, comme la propension d'un individu à être effrayé de la même manière par une variété d'événements potentiellement anxiogènes (Boissy 1998). Cependant, admettre l'existence d'un niveau de réactivité émotionnelle pour un individu donné ne veut pas dire que ses réponses de peur sont figées. Au contraire, la réactivité émotionnelle résulte d'un processus dynamique et interactif entre le potentiel génétique de l'individu et l'influence de ses propres expériences passées, et entre l'individu et les caractéristiques de la situation externe (Boissy 1998).

Plusieurs études ont utilisé le test classique d'open field pour mettre en évidence les différences comportementales entre races tant chez les ovins que chez les bovins. Par exemple, les agnelles de race Romanov sont beaucoup plus réactives à l'isolement dans un parc inconnu que celles de race Mérinos d'Arles (Le Neindre *et al* 1993). Dans les mêmes conditions expérimentales, les vaches de race Frisonne ont une fréquence cardiaque plus élevée que celle relevée sur des vaches Salers (Le Neindre 1989). Par ailleurs, de nombreuses différences entre races concernent les réactions de peur à l'égard de l'homme, tant chez les ovins (Le Neindre *et al* 1993) que chez les bovins allaitants (Boivin *et al* 1994, Le Neindre *et al* 1995, Burrow 2001) ou laitiers (Lanier *et al* 2000). Les différences de réactivité entre races ont également été évaluées à partir d'autres situations expérimentales. Ainsi, en réaction à la nouveauté et à la soudaineté de la stimulation, les vaches Hérens sont toujours moins réactives que les vaches Brune des Alpes : elles retournent manger plus rapidement après avoir été dérangées, et elles s'approchent plus rapidement d'un objet nouveau placé dans leur environnement (Plusquellec et Bouissou 2001). Dans les mêmes conditions expérimentales, les brebis Romanov sont estimées plus réactives que des brebis Ile-de-France : elles vocalisent plus après un effet de surprise, et elles s'approchent moins rapidement d'un objet nouveau (Romney et Bouissou 1992). L'influence de la composante génétique sur les réactions émotives apparaît d'autant plus marquée que les analyses portent sur des animaux issus de croisements. Ainsi, des brebis issues de croisement avec des mâles Romney sont plus réactives que des brebis croisées avec des mâles Suffolk ou Columbia (Torres-Hernandez et Hohenboken 1979). Dans une étude réalisée sur 1350 agneaux répartis en huit génotypes (Romanov, Lacaune, les deux croisements F1 et les croisements de ces quatre génotypes avec des mâles Berrichon-du-Cher), nous avons montré que les Romanov sont plus réactifs à une séparation dans un parc inconnu que les Lacaune, alors qu'ils ne diffèrent pas des croisés Berrichon

(Boissy *et al* 1996). Néanmoins quand un homme s'interpose entre l'animal et ses congénères, les agneaux croisés Berrichon acceptent de passer plus de temps à proximité de ce dernier que les Romanov et les Lacaune. L'analyse génétique en cours révèle que de telles différences sont sous-tendues par des effets génétiques directs et sont très peu influencés par des effets maternels ou d'hétérosis (A. Boissy *et al*, en préparation). Enfin, des résultats récents obtenus sur taurillons Limousins montrent qu'il existe bien une variabilité génétique de la réactivité sociale et des réactions à l'homme (Boissy *et al* 2000). L'ensemble de ces résultats montre qu'il est permis d'envisager de sélectionner sur le niveau de réactivité émotionnelle à partir de critères comportementaux clairement identifiés.

2 / Des pistes pour intégrer des critères comportementaux dans de futurs schémas de sélection

Si les coefficients d'héritabilité rapportés ci-dessus sont modérés, ils apparaissent néanmoins suffisants pour envisager d'intégrer des critères comportementaux dans les programmes de sélection. Cependant, avant que de tels critères puissent être utilisés en sélection, plusieurs points doivent être préalablement discutés (Boissy *et al* 2002).

2.1 / Corrélation entre critères comportementaux et autres caractères de production

Il est indispensable de clarifier les relations entre les critères d'adaptation comportementale et les autres caractères de production. En effet, une sélection visant à réduire la peur des animaux risque de ralentir les progrès zootechniques recherchés par ailleurs, voire pourrait même aller à leur rencontre. Ainsi, chez le renard argenté, la sélection sur plusieurs générations pour une moindre réactivité à l'égard de l'homme s'est accompagnée de changements dans la couleur de la fourrure, et même dans la physiologie du stress et de la sexualité (Belyaev *et al* 1984). Quelques travaux réalisés sur les ruminants rapportent des liens entre divers caractères comportementaux. Par exemple, chez les génisses de race Limousine, Le Neindre *et al* (2002) trouvent une corrélation génétique positive entre la réactivité à l'homme et le comportement maternel mesuré plusieurs mois après ; plus précisément, ce sont les vaches les plus dociles qui développent le plus rapidement un comportement maternel approprié (i.e. brève latence et importante durée de léchage du veau au cours des deux heures suivant le vêlage). De même chez les ovins, les brebis qui ont été sélectionnées pour être moins réactives à l'homme, ont un comportement maternel plus marqué (i.e. léchage et acceptation de l'agneau à la mamelle) que celui relevé sur les brebis sélectionnées au contraire pour une forte réactivité à l'homme (Murphy *et al* 1998). Plusieurs travaux réali-

sés sur bovins montrent que la peur de l'homme est corrélée négativement à la production laitière (Visscher et Goddard 1995), à la croissance des jeunes (Burrow 2001) et à la durée de gestation (Fordyce *et al* 1996). Chez les taurillons Limousins, la docilité des animaux est corrélée avec certains estimateurs de la résistance mécanique de la viande : plus les animaux sont dociles, moins la viande est dure (Boissy *et al* 2000). La susceptibilité à réagir plus ou moins fortement à l'homme est donc bien un facteur lié à la tendreté de la viande comme Voisinet *et al* (1997) l'avaient déjà mis en évidence aux États-Unis. Cependant, dans notre étude, cette liaison ne peut pas être expliquée par la déplétion des réserves en glycogène consécutive au stress du transport et de l'abattage, compte tenu de l'absence de variation du pH ultime. En outre, les taurillons qui sont les plus réactifs à l'égard de l'homme, ont une croissance plus faible que ceux qui sont évalués plus dociles (Boissy *et al* 2000). Ce résultat est en accord avec des observations australiennes sur ovins rapportées par Kilgour *et al* (1998).

Par conséquent, dans l'état actuel des connaissances, rien ne permet de craindre des effets négatifs sur d'autres caractères de production d'une éventuelle sélection visant à diminuer la peur de l'homme. Il est même permis d'espérer des conséquences positives sur certains caractères. En effet, il est clair que, lorsque les animaux sont moins réactifs, la productivité des élevages n'est pas affectée et peut même être améliorée. Le mieux-être des animaux en élevage peut donc avoir un impact sur les performances et les caractéristiques des produits animaux. Néanmoins, il serait important, dans la mesure du possible, de bien distinguer les relations phénotypiques des relations génétiques pour expliquer les liens entre caractères comportementaux et performances. Les relations phénotypiques peuvent en effet exprimer simplement les conséquences sur l'individu d'un meilleur état de bien-être : par exemple un agneau plus vigoureux aura un meilleur développement en raison d'une sollicitation plus importante auprès de sa mère. Les relations génétiques impliquent quant à elles un déterminisme conjoint des caractères que l'on pourra éventuellement utiliser ensuite pour modifier la population concernée dans le sens recherché.

2.2 / Absence de validation des paradigmes expérimentaux

La diversité des paradigmes et l'absence de validation risquent également de limiter la pertinence de l'analyse génétique chez les ruminants. La plupart des paradigmes expérimentaux mis en oeuvre pour mesurer les critères réactionnels chez les ruminants sont issus des recherches menées à l'origine sur des animaux de laboratoire (pour revue : Boissy 1998). En plus, la transposition de ces paradigmes aux animaux domestiques s'est généralement faite sans qu'une étape de validation ait été préalablement réalisée. Pourtant, il est bien connu que les espèces de laboratoire et les espèces domestiques n'ont pas les mêmes gradients motivationnels : pre-

nons-en pour preuve la motivation sociale qui est exacerbée chez les animaux domestiques du fait de leur importante grégarité (Bouissou *et al* 2001, Fisher et Matthews 2001). Dans ces conditions, estimer le comportement de l'animal dans des environnements mal appropriés qui peuvent occasionner des comportements atypiques, conduit inmanquablement à biaiser les interprétations et peut partiellement expliquer le manque de cohérence entre les divers travaux. Il est donc impératif de mieux prendre en compte la signification écologique pour l'animal du contexte dans lequel il est testé, et de s'interroger sur la pertinence des mesures comportementales avant d'engager une démarche génétique qui implique des effectifs conséquents.

2.3 / Complexité des critères comportementaux

Un autre élément qui risque de limiter la pertinence de l'analyse, concerne la complexité des critères d'adaptation comportementale. Avec les paramètres physiologiques, les réactions comportementales aux sollicitations sont les seuls indicateurs mesurables des états émotionnels des animaux. Or, les réponses émotionnelles sont complexes puisqu'elles dépendent non seulement de l'agent sollicitant mais également du contexte physico-social dans lequel intervient la sollicitation et de l'état motivationnel dans lequel se trouve l'animal (pour revue : Boissy 1998). Ainsi, des travaux sur bovins montrent que les réponses de néophobie dépendent du contexte social puisque des génisses testées en présence de partenaires s'approchent plus rapidement d'un objet nouveau que des génisses testées seules (Boissy et Le Neindre 1990.).

La complexité des mécanismes qui sous-tendent les réactions émotionnelles, peut expliquer certaines divergences dans les résultats. Par exemple, quand les vaches sont libres d'approcher ou d'éviter l'objet nouveau, ce sont celles qui avaient été estimées auparavant les plus craintives à l'égard de l'homme, qui s'approchent le plus vite de l'objet en question ; à l'inverse, quand le contact avec l'objet nouveau leur est imposé, ce sont les vaches les plus dociles qui s'en approchent le plus rapidement (Murphey *et al* 1981). Par conséquent, la réactivité mesurée dans une situation donnée ne peut pas être extrapolée à l'ensemble des situations sans avoir défini auparavant les particularités de chaque situation. Dans ces conditions, il est utopique de vouloir attribuer un comportement donné à une émotion particulière, et d'espérer définir un critère comportemental simple et unique qui résumerait l'ensemble des capacités réactionnelles des animaux.

Il semble que des différences méthodologiques soient au moins en partie à l'origine des variations entre les auteurs dans les estimations de l'héritabilité de la réactivité à l'homme. En effet, l'héritabilité est de 0,35 quand la peur de l'homme est évaluée par la vitesse de sortie d'une cage de contention, alors qu'elle est de 0,30 quand la peur est estimée par le score d'agitation dans la cage

Les corrélations entre caractères de production et critères comportementaux indiquent qu'une sélection pour diminuer la réactivité à l'homme pourrait améliorer les performances des ruminants.

(Burrow et Corbet 2000). De plus, la valeur estimée de l'héritabilité peut varier avec l'âge de l'animal. Par exemple, pour la vitesse de fuite, elle passe de 0,54 quand les animaux ont six mois, à seulement 0,26 douze mois tard (Burrow *et al* 2001). Par conséquent, il est indispensable de considérer plusieurs critères comportementaux reposant sur des protocoles adéquats et respectueux de la complexité des phénomènes. Néanmoins, cette règle n'est actuellement appliquée que de façon marginale car les études génétiques impliquent par définition des effectifs conséquents souvent incompatibles avec l'approche multicritère.

2.4 / Interactions génétique x expérience

Les interactions entre génétique et expérience ont fait l'objet jusqu'à présent de peu d'attention dans les travaux sur le bien-être animal. Pourtant il est bien connu que les facteurs expérimentaux et environnementaux peuvent influencer les capacités d'adaptation comportementale en modulant la maturation des processus affectifs et cognitifs. Plusieurs travaux réalisés tant sur l'homme que sur l'animal de laboratoire se sont attachés à démontrer l'importance des facteurs maternels dans le développement de la réactivité émotionnelle des jeunes. Concernant les mammifères domestiques, plusieurs travaux montrent que des stimulations post-natales peuvent effectivement moduler le développement comportemental. Ainsi, des manipulations douces effectuées précocement sur le jeune ruminant réduisent fortement ses réactions ultérieures de fuite à l'égard de l'homme (pour revue : Rushen *et al* 1999). Les mêmes stimulations reçues à un âge plus avancé influencent également les réponses adaptatives de l'animal, bien que les effets rapportés soient moins marqués que ceux induits par les manipulations précoces. En revanche, les effets de stimulations pré-natales n'ont pratiquement jamais été explorés chez les ruminants (Braastad 1998). Pourtant, des transports répétés sur des chèvres gestantes induisent un stress chronique qui se traduit par une altération de la réactivité ultérieure des chevreaux : des chevreaux nés de mères stressées réagissent par la suite plus fortement à des événements anxiogènes que ceux nés de mères non transportées (Roussel *et al* 2000). Par conséquent, les stimulations précoces et, plus généralement, les expériences vécues tout au long de la vie de l'individu interagissent constamment avec ses potentialités génétiques pour moduler ses capacités émotionnelles et adaptatives. Dans ces conditions, il est clair que les différences entre races peuvent varier selon les particularités des expériences passées. Ainsi, alors que les bovins de race Brahman sont réputés pour être très réactifs à l'homme, ils deviennent beaucoup plus dociles que les animaux de races anglaises dès lors que les animaux sont manipulés régulièrement durant leur jeune âge (Torres-Hernandez et Hohenboken 1979). En conclusion, les programmes de sélection visant à améliorer les capacités réactionnelles des animaux ne doivent en aucun cas

être considérés indépendamment des caractéristiques des systèmes d'élevage. Au contraire, les interactions entre le génotype des animaux et les conditions d'élevage devraient être utilisées comme leviers d'action pour tenter d'améliorer les capacités d'adaptation des animaux et donc leur bien-être. Le développement de telles stratégies devrait ainsi permettre de réconcilier les impératifs de la production avec des questions éthiques.

2.5 / Questions posées en matière de bien-être dans les schémas actuels de sélection

Au cours des dernières décennies, les sélections qui se sont considérablement multipliées et accélérées en productions animales, ont conduit à un foisonnement de nouvelles populations ayant des caractéristiques spécifiques. De telles sélections ont permis des accroissements spectaculaires de la productivité des animaux grâce à la maîtrise de plus en plus efficace de la reproduction et à la mise en place de techniques de sélection quantitative extrêmement performantes (i.e. organisation de la profession, systèmes de traitements de l'information, mise en œuvre des techniques de recherche de QTL ou de gènes cibles, et techniques de clonage).

Il devient légitime de se soucier des conséquences de ces multiples schémas de sélection sur le bien-être des animaux en production. En effet, notre maîtrise de la vie des animaux domestiques et l'utilisation que nous en faisons doivent être accompagnées de la garantie d'une qualité de vie suffisante pour ces animaux. Nous devons au minimum leur permettre d'exprimer leurs besoins comportementaux essentiels et leur éviter de subir des souffrances importantes. Or actuellement, il faut bien admettre que les conséquences en termes de bien-être des sélections sont rarement estimées. Quelques observations suggèrent pourtant que certains programmes d'amélioration génétique pourraient avoir été néfastes pour le bien-être des animaux. Par exemple, une sélection excessive pour une croissance rapide et une viande maigre serait à l'origine de l'hyper-réactivité des animaux qui est fréquemment rapportée dans les feed-lots américains et australiens (Grandin et Deesing 1998). Si de tels effets se vérifiaient, il faudrait rapidement s'alerter quant aux bases éthiques de ces sélections. A l'inverse, d'autres observations montrent que des sélections basées sur des comportements sociaux ont pour conséquence de réduire les réponses de néophobie des animaux et de favoriser ainsi leur adaptation. Par exemple, les vaches de la race d'Hérens, sélectionnées sur la base de leur aptitude à la dominance sociale, sont moins effrayables que les Brunes des Alpes qui n'ont quant à elles jamais été soumises à ce type de sélection (Plusquellec et Bouissou 2001). De même, des brebis sélectionnées pour de fortes capacités maternelles réagissent moins à la nouveauté que des brebis non sélectionnées sur leurs aptitudes maternelles (Kilgour et Szantar-Coddington 1995). Quoiqu'il en soit, il devient

Mais sélectionner sur la réactivité nécessite de mieux définir les critères comportementaux, étant donné leur complexité et les interactions entre le génotype d'un animal, son expérience et son milieu d'élevage.

impératif de mettre en place une procédure qui puisse permettre d'évaluer les conséquences des schémas actuels de sélections sur le bien-être des animaux en production.

Conclusion et perspectives

L'adaptation comportementale est un concept complexe pour lequel de multiples interactions existent entre les caractéristiques de l'individu et celles du contexte environnant. En plus, les caractéristiques de l'individu résultent de l'interaction dynamique entre ses bases génétiques et des facteurs épigénétiques tels que les influences précoces et les expériences passées.

La première partie de l'article a permis de montrer que l'étude de la variabilité génétique des comportements chez les ruminants repose essentiellement sur des comparaisons entre races. Concernant les estimations rapportées, les corrélations génétiques et les coefficients d'héritabilité ont des valeurs modérées. Néanmoins, il est probable que les nouveaux outils de la génétique moléculaire aideront à mieux caractériser les bases génétiques des comportements chez les ruminants. Aussi devrait-il être possible à l'avenir de définir des critères de sélection intégrant la réactivité comportementale, pour favoriser l'adaptation des animaux aux conditions d'élevage. Cependant, comme nous l'avons développé dans la deuxième partie de l'article, de nombreux facteurs tant internes qu'externes à l'individu influencent à tout moment ses stratégies comportementales. Il ne peut donc pas exister un critère unique et généralisable pour évaluer la réactivité comportementale. Avant d'engager un programme de sélection, il sera donc indispensable de

mieux définir les conditions d'évaluation des comportements, la signification et la répétabilité de chaque mesure afin de mettre en place des méthodes robustes pour détecter des différences individuelles. Enfin, il sera également impératif d'évaluer les conséquences éventuelles de sélections à partir de critères comportementaux sur les autres caractères de production.

Les systèmes d'élevage des ruminants étant multiples, les critères comportementaux retenus et le sens recherché de leur variation devront tenir compte des caractéristiques de chaque système de conduite. Ainsi, en conditions extensives, il sera préférable de potentialiser les caractéristiques maternelles et la cohésion sociale des animaux, et de minimiser leur crainte envers l'homme et les manipulations associées. En conditions plus intensives, c'est sur la facilité à établir des liens pour accroître la tolérance sociale que les efforts devront être faits. Il est évident que de telles stratégies de sélection ne devront pas se développer indépendamment des efforts engagés pour améliorer la qualité de vie des animaux en aménageant les conditions d'élevage qui tiennent réellement compte des besoins comportementaux des animaux. En effet, l'investissement pour sélectionner les animaux selon leur comportement afin d'améliorer leur adaptation en élevage ne sera éthiquement acceptable que si la démarche engagée n'entraîne pas de déviation profonde de la nature même des animaux. Ce n'est qu'au prix de ce double effort, à la fois sur l'animal et sur les conditions d'élevage, que nous parviendrons à concilier les exigences du consommateur, en termes de bien-être animal, avec les contraintes techniques et économiques auxquelles doit faire face le producteur.

Références

- Belyaev D.K., Plyusnina I.Z., Trut L.N., 1984. Domestication in the silver fox (*Vulpes Fulvus* desm): changes in physiological boundaries of the sensitive period of primary socialization. *Applied Animal Behaviour Science*, 13, 359-370.
- Boissy A., 1998. Fear and Fearfulness in Determining Behavior. *Academic Press*, 3, 67-111.
- Boissy A., Bouissou M.F., 1988. Effects of early handling on heifer's subsequent reactivity to humans and to unfamiliar situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 20, 259-273.
- Boissy A., Le Neindre P., 1990. Social influences on the reactivity of heifers: implications for learning abilities in operant conditioning. *Applied Animal Behaviour Science*, 25, 149-165.
- Boissy A., Le Neindre P., Orgeur P., Bouix J., 1996. Genetic variability of psychological reactivity in lambs reared under open-range management. In: Duncan I.J.H., Widowski T M, Haley D B (Eds.), *Proceedings of the 30th Congress of the International Society for Applied Ethology*, 59.
- Boissy A., Trillat G., Fernandez X., Boivin X., Sapa J., Culioli J., Le Neindre P., 2000. Behavioural reactivity and some parameters of meat qualities in bull calves. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*, 7, 58-61.
- Boissy A., Nowak R., Orgeur P., Veissier I., 2001. Les liens sociaux chez les ruminants d'élevage : limites et moyens d'action pour favoriser l'intégration de l'animal dans son milieu. *INRA Productions Animales*, 14, 79-90.
- Boissy A., Fisher A., Bouix J., Boivin X., Le Neindre P., 2002. Genetics of fear and fearfulness in domestic herbivores. In: 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.
- Boivin X., Le Neindre P., Garel J.P., Chupin J.M., 1994. Influence of breed and rearing management on cattle reactions during human handling. *Applied Animal Behaviour Science*, 39, 115-122.
- Boivin X., Le Neindre P., Chupin J.M., 1992. Establishment of cattle-human relationships. *Applied Animal Behaviour Science*, 32, 325-335.
- Bouissou M.F., 1985. Contribution à l'étude des relations interindividuelles chez les bovins domestiques femelles (*Bos Taurus L.*). Thèse Docteur es Sciences. Paris VII.
- Bouissou M.F., Boissy A., Le Neindre P., Veissier I., 2001. The social behaviour of cattle. In: *Social behaviour in farm animals*, CABI Publishing, Wallingford, UK, 113-145.
- Braastad B.O., 1998. Effects of prenatal stress on behaviour of offspring of laboratory and farmed mammals. *Applied Animal Behaviour Science*, 61, 159-180.
- Buddenberg B.J., Brown C.J., Johnson Z.B., Honea R.S., 1986. Maternal behavior of beef cows at parturition. *Journal of Animal Science*, 62, 42-46.
- Burrow H.M., 1997. Measurements of temperament and their relationships with performance traits of beef cattle. *Animal Breeding Abstracts*, 65, 477-495.

- Burrow H.M., 2001. Variances and covariances between productive and adaptive traits and temperament in a composite breed of tropical beef cattle. *Livestock Production Science*, 70, 213-233.
- Burrow H.M., Corbet N.J., 2000. Genetic and environmental factors affecting temperament of zebu and zebu-derived beef cattle grazed at pasture in the tropics. *Australian Journal of Agricultural Research*, 51, 155-162.
- Carlier M., Roubertoux P.L., Pastoret C., 1991. The Y chromosome effect on intermale aggression in mice depends on the maternal environment. *Genetics*, 129, 231-236.
- Dawkins M.S., 1983. *La Souffrance Animale*. Ed. Point Vétérinaire, Maisons-Alfort, pp.152.
- Dickson D.P., Barr G.R., Johnson L.P., Wieckert D.A., 1970. Social dominance and temperament of Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, 53, 904-907.
- Ewbank R., 1967. Nursing and suckling behaviour amongst Clun Forest ewes and lambs. *Animal Behaviour*, 15, 251-258.
- Fabre A., 1999. La réglementation nationale et européenne. In : Ouédraogo A. P., Le Neindre P. (Eds.) *L'homme et l'animal : un débat de société*, coord., INRA ed., Paris.
- Fisher A., Matthews L., 2001. The social behaviour of sheep. In: Keeling L.J., Gonyou H.W. (Eds), *Social behaviour in farm animals*, CAB International, Wallingford, UK, 211-245.
- Fisher A.D., Morris C.A., Manhews L.R., Pitchford W.S., Bottema C.D.K., 2001. Handling and stress response traits in cattle: identification of putative genetic markers. In: Garner J.P., Mench J.A., Heekin S.P. (Eds), *Proceedings of the 35th international congress of the International Society for Applied Ethology*, 100.
- Fordyce G., Goddard M.E., Seifert G.W., 1982. The measurement of temperament in cattle and the effect of experience and genotype. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*, 14, 329-332.
- Fordyce G., Dodt R.M., Wythes J.R., 1988. Cattle temperaments in extensive beef herds in northern Queensland. 1. Factors affecting temperament. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 28, 683-687.
- Fordyce G., Howitt C.J., Holroyd R.G., O'Rourke P.K., Entwistle K.W., 1996. The performance of Brahman-Shorthorn and Sahiwal-Shorthorn beef cattle in the dry tropics of northern Queensland. 5. Scrotal circumference, temperament, ectoparasite resistance, and the genetics of growth and other traits in bulls. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 36, 9-17.
- Gauly M., Mathiak H., Hoffmann K., Kraus M., Erhardt G., 2001. Estimating genetic variability in temperamental traits in German Angus and Simmental cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 74, 109-119.
- Grandin T., Deesing M.J., 1998. Genetics and behavior during handling, restraint, and herding. In: *Genetics and the behavior of domestic animals*. Academic Press, San Diego, USA, 113-144.
- Grignard L., Boivin X., Boissy A., Le Neindre P., 2001. Do beef cattle react consistently to different handling situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 71, 263-276.
- Haughey K.G., 1984. Selection as an aid to improving survival of Merino lambs. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*, 15, 376-379.
- Hearnshaw H., Morris C.A., 1984. Genetic and environmental effects on a temperament score in beef cattle. *Australian Journal of Agricultural Research*, 35, 723-733.
- Kilgour R.J., 1998. Arena behaviour is a possible selection criterion for lamb-rearing ability; it can be measured in young rams and ewes. *Applied Animal Behaviour Science*, 57, 81-89.
- Kilgour R.J., Szantar-Coddington M.R., 1995. Arena behaviour of ewes selected for superior mothering ability differs from that of unselected ewes. *Animal Reproduction Science*, 37, 133-141.
- Lanier J.L., Grandin T., Green R.D., Avery D., McGee K., 2000. The relationship between reaction to sudden, intermittent movements and sounds and temperament. *Journal of Animal Science*, 78, 1467-1474.
- Larroque H., 1998. Analyse des liaisons génétiques entre caractères de morphologie et longévité chez les bovins laitiers. INAPG- INRA.
- Le Neindre P., 1989. Influence of rearing conditions and breed on social behaviour and activity of cattle in novel environments. *Applied Animal Behaviour Science*, 23, 129-140.
- Le Neindre P., Poindron P., Trillat G., Orgeur P., 1993. Influence of breed on reactivity of sheep to humans. *Genetics Selection Evolution*, 25, 447-458.
- Le Neindre P., Trillat G., Sapa J., Ménessier F., Bonnet J.N., Chupin J.M., 1995. Individual differences in docility in limousin cattle. *Journal of Animal Science*, 73, 1-5.
- Le Neindre P., Grignard L., Trillat G., Boissy A., Sapa J., Boivin X., 2002. Docile Limousine cows are not poor mothers. In 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production.
- Lidfors L., 1994. Mother-young behaviour in cattle. Parturition, development of cow-calf attachment, suckling and effects of separation. Institutionen for Husdjurshygien Sveriges Lantbruksuniversitet, Skara, Sweden, 72 p.
- Lindsay D.R., Nowak R., Gede P.I., McNeill D., 1990. Behavioural interactions between the ewe and her young at parturition: a vital step for the lamb. In: Oldham C.M., Martin G.B., Purvis I.W. (Eds), *Reproductive Physiology of Merino Sheep, Concepts and Consequences*, 191-205.
- Lyons D.M., Price E.O., Moberg G.P., 1988. Individual differences in temperament of domestic dairy goats: constancy and change. *Animal Behaviour*, 36, 1323-1333.
- Mathiak H., Gauly M., Hoffman K., Beuing R., Kraus M., Erhardt G., 1999. Genetic variability in docility in German Angus and Simmental cattle. In: 50th Annual Meeting of EAAP.
- Ménessier F., 1992. Selection for maternal traits in suckler cattle. *Bulletin des G.T.V.*, 3, 47-61.
- Mills A.D., Jones R.B., Faure J.M., 1991. Reduction of fear in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix japonica*) via genetic selection, early environmental enrichment and regular handling. *Applied Animal Behaviour Science*, 30, 182.
- Morris C.A., Cullen N.G., Kilgour R., Bremner K.J., 1994. Some genetic factors affecting temperament in *Bos taurus* cattle. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 37, 167-175.
- Murphey R.M., Moura D.F.A., Torres P.M.C., 1981. Responses of cattle to humans in open spaces: breed comparisons and approach-avoidance relationships. *Behavior Genetics*, 11, 37-48.
- Murphy P.M., Lindsay D.R., Le Neindre P., 1998. Temperament of Merino ewes influences maternal behaviour and survival of lambs. In: Boissy A., Veissier I. (Eds), *Proceedings of the 32nd Congress of the International Society for Applied Ethology*.
- Piper L.R., 1982. Physiological genetics in relation to animal improvement. In: *Proceedings of the World Congress on Sheep and Beef Cattle Breeding*, 307-314.
- Plusquellec P., Bouissou M.F., 2001. Behavioural characteristics of two dairy breeds of cows selected (Herens) or not (Brune des Alpes) for fighting and dominance ability. *Applied Animal Behaviour Science*, 72, 1-21.
- Poindron P., Raksanyi I., Orgeur P., Le Neindre P., 1984. Comparaison du comportement maternel en bergerie à la parturition chez des brebis primipares ou multipares de race romanov, préalpes du sud et Ile-de-France. *Genetics Selection Evolution*, 16, 503-522.
- Price E.O., 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *Quarterly Review of Biology*, 59, 1-39.
- Putu I.G., Poindron P., Lindsay D.R., 1988. A high level of nutrition during late pregnancy improves subsequent maternal behaviour of Merino ewes. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*, 17, 294-297.
- Romeyer A., Bouissou M.F., 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 34, 93-119.
- Roubertoux P., Carlier M., 1976. *Génétique et Comportements*. Masson, Paris/New-York/Barcelone/Milan, 227 pp.
- Roussel S., Duvaux-Ponter C., Boissy A., Sauviant D., 2000. Est-ce qu'un stress prénatal altère la réactivité psychobiologique des chevreaux ? Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, 7, 81.
- Rushen J., Taylor A.A., de Passillé A.M., 1999. Domestic animals' fear of humans and its effect on their welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 65, 285-303.
- Schmutz S.M., Stookey J.M., Winkelman-Sim D.C., Waltz C.S., Plante Y., Buchanan F.C., 2001. A QTL study of cattle behavioral traits in embryo transfer families. *Journal of Heredity*, 92, 290-292.
- Stricklin W.R., 1983. Matrilinear social dominance and spatial relationships among Angus and Hereford cows. *Journal of Animal Science*, 57, 1397-1405.

Torres-Hernandez G., Hohenboken W., 1979. An attempt to assess traits of emotionality in crossbred ewes. *Applied Animal Ethology*, 5, 71-83.

Tulloh N.M., 1961. Behaviour of cattle in yards. II. A study of temperament. *Animal Behaviour*, 9, 25-30.

Visscher P.M., Goddard M.E., 1995. Genetic parameters for milk yield, survival, workability, and type traits for Australian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 78, 205-20.

Voisinet B.D., Grandin T., O'Connor S.F., Tatum J.D., Deesing M.J., 1997. Bos Indicus-cross feedlot cattle with excitable temperaments have tougher meat and a higher incidence of borderline dark cutters. *Meat Science*, 46, 367-377.

Wagnon K.A., Loy R.G., Rollins W.C., Carroll F.D., 1966. Social dominance in a herd of Angus, Hereford, and Shorthorn cows. *Animal Behaviour*, 14, 474-9.

Whateley J., Kilgour R., Dalton D.C., 1974. Behaviour of hill country sheep breeds during farming routines. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 34, 28-36.

Wickham B.W., 1979. Genetic parameters and economic values of traits other than production for dairy cattle. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 39, 180-193.

Abstract

Genetics of the behavioural adaptation in domestic herbivores: prospects for improving welfare in animal production.

In a first section, we bring evidence that genetic factors underlie social behaviour and fear responsiveness in herbivores, and we outline current knowledge about how genes control the adaptive behaviour in livestock. The possibility for including behavioural criteria in current breeding programmes is also discussed. In a second section, we discuss problems that may hinder the genetic evaluation and the application of behavioural traits for genetic selection in livestock. They inclu-

de the absence of validation in experimental designs for measuring behavioural abilities, the complexity of behavioural responses, and the interactions between genetic factors and environmental influences that limit the consistency in behavioural traits. Some possible welfare consequences of current breeding programmes are also considered.

BOISSY A., LE NEINDRE P., GASTINEL P.L., BOUIX J., 2002. Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *INRA Prod. Anim.*, 15, 373-382.