

Exploration des besoins et de la perception de la douleur chez les truites arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*)

Mieux comprendre les truites pour évaluer leur bien-être en élevage



MESSAGER L.¹, TOCQUEVILLE A.²

Contact : tocqueville@itavi.asso.fr

¹ ITAVI – PLOUFRAGAN

² ITAVI – ROUEN

Etude financée par :

CASDAR « Aqua Bien-Être » et FEAMP « BABA »

Résumé

L'aquaculture, représente aujourd'hui 57 % de la production mondiale de poissons destinés à la consommation humaine, contre 15 % dans les années 90. L'expansion de l'aquaculture s'accompagne naturellement d'enjeux éthiques et sociétaux sur le bien-être des espèces élevées. En France, la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) est l'espèce de poissons la plus élevée, comptant pour 98 % des salmonidés. Cette synthèse bibliographique propose donc un état des lieux non-exhaustif des besoins physiologiques et comportementaux de cette espèce d'intérêt agronomique en France, comme en Europe, ainsi que de leur perception de la douleur. De manière synthétique, les truites évoluent dans une eau de haute qualité (optimum d'oxygène ≥ 7 mg/L, température optimale : 10-18 °C) et avec une alimentation riche en protéines (36-45 % selon le stade). La libre expression de leurs comportements, tels que la nage à contre-courant, la possibilité d'explorer son environnement, d'utiliser des zones de refuges ou encore de s'engager dans des interactions sociales, sont tous des besoins nécessaires à leur bien-être. Par ailleurs, des données neurophysiologiques et comportementales confirment leur capacité à percevoir la douleur. Ces connaissances alimentent le développement d'outils d'évaluation du bien-être comme EBENE® Truite, qui visent à améliorer les conditions d'élevage. Elles soulignent également l'importance d'implémenter en pisciculture des stratégies d'enrichissements environnementaux afin de répondre au mieux à ces besoins.

1. Contexte

L'aquaculture représente aujourd'hui plus de 57 % de la production mondiale de poissons destinés à la consommation humaine, contre seulement 15 % dans les années 1990, d'après la FAO (2024). Cette progression répond à une demande croissante : en 2022, chaque habitant de la planète consommait en moyenne 20,7 kg de produits aquatiques, un chiffre qui s'élève à 32,5 kg en France dont environ 23kg de poissons (FranceAgriMer, 2023). Toutefois, la production française en aquaculture reste

marginale, couvrant à peine 2 % de la consommation nationale avec environ 41 000 tonnes de poissons. Parmi les principales espèces élevées, on retrouve la truite (32 310 T), suivie des espèces marines telles que le bar, la daurade et le saumon (4 929 T), des poissons d'étangs (2 949 T), ainsi que des espèces spécifiques comme l'esturgeon (263 T de chair et 38 T de caviar) (Agreste, 2024 ; CIPA, 2024).

En ce qui concerne l'élevage en eau douce, la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) occupe une place prépondérante,

représentant 98 % des salmonidés produits en France en 2022 (Agreste, 2024 ; CIPA, 2024). Avec cette production, la France se positionne comme le deuxième producteur européen, derrière le Danemark, en se distinguant notamment dans les segments des grandes truites et des truites portions. Sur le plan mondial, la production de truites arc-en-ciel s'est élevée à 981 239 tonnes en 2020, principalement portée par l'Iran (20 %), l'Union européenne (19 %), la Turquie (15 %) et la Norvège (10 %) (EUMOFA, 2023).

Cependant, le développement de l'aquaculture soulève des interrogations croissantes quant aux conditions d'élevage et au bien-être des poissons. Les avancées scientifiques récentes sur la sensibilité des poissons à la douleur, au stress, sur leurs capacités cognitives complexes et sur leurs émotions (Brown, 2015) ont sensibilisé tant les consommateurs que les acteurs de la filière. En 2016, une enquête Eurobaromètre révélait que 82 % des citoyens européens estimaient essentiel d'assurer le bien-être des poissons d'élevage, une préoccupation confirmée par des études ultérieures (FranceAgriMer, 2022).

Face à ces attentes, la Commission Européenne intègre depuis 2021 des orientations stratégiques pour une aquaculture durable et compétitive à l'horizon 2030, reconnaissant la nécessité d'une approche éthique des pratiques d'élevage (FranceAgriMer, 2020). Malgré cela, aucune réglementation spécifique au bien-être des poissons d'élevage n'a été adoptée à ce jour, à l'exception des recommandations générales de l'OIE (2021). Si le concept de bien-être animal, défini par l'ANSES (2018), est désormais bien établi, son application aux poissons demeure récente. Longtemps, l'attention s'est portée sur les espèces terrestres, laissant en arrière-plan les poissons, bien que ces derniers possèdent des besoins comportementaux et physiologiques spécifiques encore peu

explorés. Ces lacunes appellent à des efforts scientifiques et éthiques pour aligner développement de l'aquaculture et réponse aux enjeux en matière de bien-être animal.

2. Les besoins physiologiques et comportementaux des truites

Les truites arc-en-ciel, membres de la famille des salmonidés, sont adaptées aux eaux douces et froides, riches en oxygène, comme certains lacs, les ruisseaux et les rivières avec des fonds rocheux ou avec du gravier (Adams et James, 2008). En milieu naturel, la truite peut vivre jusqu'à 6 à 7 ans. En pisciculture, elle est élevée jusqu'à l'âge de 3 ans. Une truite adulte peut peser entre 1 et 10 kg. Ce poisson est réputé pour son cycle de vie complexe, comprenant différents stades de développement allant de l'œuf à l'adulte (Figure 1), caractérisés par des comportements et des besoins différents.

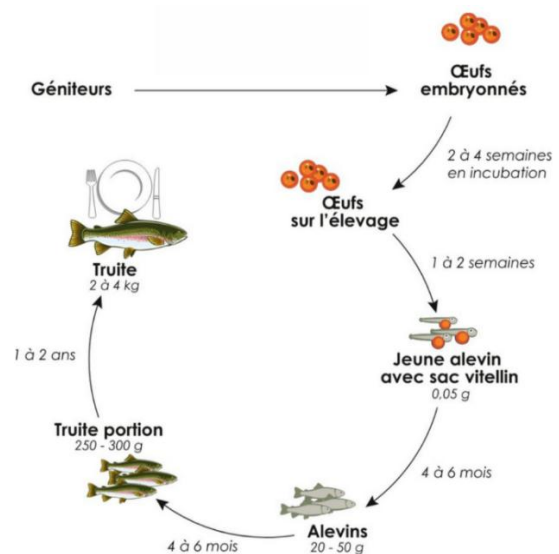


Figure 1 - Cycle de vie de la truite d'élevage (*Oncorhynchus mykiss*). Illustration inspirée de « Truites des Pyrénées »

D'après l'ANSES (2018), « Un besoin est une exigence de survie et de qualité de vie liée au maintien de l'homéostasie et aux motivations comportementales. [...]. La non-satisfaction d'un besoin entraîne un état de mal-être et/ou

de frustration pouvant induire des perturbations comportementales et/ou physiologiques [...] ainsi qu'un accroissement du risque de maladie ».

2.1. Les besoins physiologiques des truites

2.1.1. Les besoins liés à la qualité de l'eau

La qualité de l'eau est cruciale pour la santé des truites d'élevage. Les principaux paramètres à prendre en compte sont :

- **Oxygène dissous**: Les truites ont besoin d'une concentration en oxygène dissous supérieure à 4 mg/L ou 60% de la saturation avec un optimum supérieur ou égal à 7 mg/L. Les besoins varient selon les périodes de la journée (*alternance jour/nuit et post-alimentation*). Une insuffisance peut entraîner une hyperventilation, des comportements anormaux, des retards de croissance et une mortalité accrue (Baglinière & Maisse, 1991; Jalabert & Fostier, 2010).
- **Température** : La température optimale se situe entre 10 et 18 °C. Au-delà de 20 °C, les truites deviennent léthargiques, perdent l'appétit et leur taux de mortalité augmente (Jalabert & Fostier, 2010). Le seuil de tolérance peut toutefois aller jusqu'à 25/26° C.
- **Débit et courant** : Les truites sont des poissons rhéophiles, c'est-à-dire qu'elles nagent naturellement à contre-courant pour capter l'oxygène. Un débit d'eau adapté favorise une bonne oxygénation et permet à la truite de maintenir une activité physique suffisante, réduisant ainsi les comportements agressifs envers les congénères (Houlihan & Laurent, 2011).
- **pH et CO₂**: l'optimum se situe dans une gamme de pH entre 7,0 et 8,0 ; avec

un taux de CO₂ recommandé d'environ 10mg/L (Morin, 2012).

2.1.2. Les besoins nutritionnels

Les truites étant carnivores opportunistes, leur alimentation en milieu naturel est riche en protéines, provenant d'insectes, petits poissons et crustacés (Adams et James, 2008). En élevage, une alimentation formulée entre 38% et 40 % de protéines digestibles est nécessaire à la couverture de leurs besoins, selon leur stade de croissance (Callet, 2018). Ces protéines peuvent être d'origine animale (farine de poisson, d'animaux terrestres ou de manière plus anecdotique d'insectes) et végétale (blé, colza, maïs, soja, pois, féverole, etc.)(Macusi et al., 2023). Un régime alimentaire inadéquat ou un rationnement incorrect selon le stade de développement peut entraîner des déséquilibres métaboliques, une croissance ralentie et des comportements agressifs en cas de compétition pour la nourriture (National Research Council, 2011). De plus, des carences en vitamines essentielles, telles que la vitamine C ou E, induisent de nombreux troubles de santé (Alexandre, 1998).

A l'état naturel,, les truites s'alimentent préférentiellement à l'aube, puis de nouveau 8 heures plus tard, probablement en lien avec le rythme de digestion. Ce schéma est influencé par le rythme circadien (horloge biologique interne généralement définie par les oscillations lumière/obscurité) et varie ainsi selon la saison, avec une baisse de l'alimentation en automne (Boujard & Leatherland, 1992). La fréquence des repas dépend quant à elle de facteurs tels que la température, la saison et la disponibilité en proies. Par exemple, la truite mange davantage lorsque la température de l'eau augmente jusqu'à environ 17 °C, puis réduit sa consommation, probablement en raison de la diminution des besoins d'entretien et du maintien de l'homéostasie thermique, avant

d'atteindre un éventuel stress thermique à des températures plus élevées (Morin, 2012).

2.2. Les besoins comportementaux

Les besoins comportementaux des truites arc-en-ciel jouent un rôle essentiel dans leur bien-être, influençant leur capacité à explorer, se protéger et à se reposer. Ce paragraphe se consacre à examiner ces comportements clés tels qu'exprimés dans des environnements naturels (*liste non exhaustive*).

- *Se déplacer et explorer pour accéder aux ressources*

Les truites arc-en-ciel adoptent des comportements exploratoires pour rechercher de la nourriture, survivre, découvrir et s'informer sur des environnements nouveaux. Dans la nature, elles exploitent par exemple les substrats meubles, tels que les graviers, pour localiser des proies comme les insectes et les crustacés (Flamarique & Browman, 2001). Les truites nagent activement à contre-courant pour capter l'oxygène (Houlihan & Laurent, 2011). Leur mobilité varie selon les besoins alimentaires et écologiques (Olden et al., 2010). Pendant la reproduction, elles migrent vers des zones de frai (Moore et al., 2010) et franchissent des obstacles naturels ou artificiels par des sauts, un comportement que l'on peut observer chez les salmonidés (Jonsson & Jonsson, 2009).

- *Se cacher pour se protéger*

Les refuges (rochers, racines, végétation) réduisent le risque de prédation, limitent le stress thermique en régulant la température de l'eau et diminuent les coûts énergétiques en modérant la vitesse du courant (Crook & Robertson, 1999; Johnson et al., 2005; Jonsson & Jonsson, 2009). Les truites privilégient d'ailleurs des refuges situés dans des zones à faible courant (Stewart et al., 2016). Les habitats complexes, incluant les zones rocheuses et les végétations submergées, sont ainsi particulièrement favorisés car ils fournissent

des cachettes contre les prédateurs et facilitent l'accès aux proies, des facteurs cruciaux pour leur survie (Fausch et al., 2002).

- *Se reposer*

Les poissons comme tous les organismes, ont une horloge biologique qui leur permet de repérer les régularités de leur environnement et de s'y préparer. Les truites, comme tous les poissons, sont dépourvues de paupières et leur activité est régulée en fonction de leur rythme circadien. Elles alternent donc entre des périodes d'activité de forte intensité, notamment pour l'accès aux ressources ou lorsqu'elles adoptent des comportements anti-prédateurs, et des périodes d'activité modérée propices au repos (Bégout Anras & Lagardère, 2004), pendant lesquelles les truites stagnent généralement dans des zones à faible courant.

- *Interagir socialement*

Le besoin de contact social est associé à la quête de sécurité, permettant aux poissons de se protéger au sein d'un groupe, de partager des informations sur la nourriture et les menaces, et de rencontrer des partenaires pour la reproduction. Ce besoin peut évoluer en fonction des différents stades de vie, y compris chez les salmonidés (Noble et al., 2020).

- Comportement grégaire chez les jeunes : Les jeunes truites forment des groupes dans des zones offrant protection et ressources alimentaires (Héland, 1991).
- Territorialité chez les adultes : Les adultes, surtout les mâles en période de reproduction, défendent activement les zones de frai et de nourriture par des comportements agressifs (Fausch et al., 2002).
- Hiérarchie sociale : Les truites établissent des hiérarchies basées sur la taille et l'âge, avec les dominants occupant les meilleures zones de ressources, particulièrement en cas de stress environnemental (Fausch et al., 2002).

- *Chasser pour se nourrir*

La truite arc-en-ciel adopte un comportement alimentaire opportuniste, se nourrissant principalement de petits poissons, d'invertébrés et d'insectes (Adams et James, 2008), avec une activité de chasse accrue au lever et au coucher du soleil. Sa faim déclenche une recherche alimentaire énergique et compétitive, récompensée par la satiété et le plaisir du goût. La motivation et les préférences alimentaires, influencées par des expériences conditionnées, reflètent une composante émotionnelle importante (Noble et al., 2020).

- *Se reproduire*

Les femelles creusent des nids dans le gravier pour pondre et protéger leurs œufs, tandis que les mâles deviennent agressifs pour attirer les femelles et défendre les territoires de frai. La reproduction naturelle est rare en France, mais a été signalée dans certains cas isolés et anciens comme au lac des Bouillouses (Quinn & Foote, 1994).

- *Contrôler son environnement*

Avoir un contrôle sur son environnement est un besoin biologique et comportemental, en lien avec la quête de survie et d'efficacité dans un environnement souvent imprévisible. Les poissons doivent pouvoir s'orienter et se positionner librement dans l'espace afin de fuir des potentielles menaces ou d'accéder à des ressources d'intérêt. Cela leur permet notamment d'apprendre à anticiper des événements négatifs ou positifs (interactions sociales, nourriture) futurs. En raison de leur vessie natatoire il est également important que les truites puissent contrôler leur flottabilité pour rester à des profondeurs spécifiques afin d'économiser de l'énergie.

La satisfaction ou l'amélioration des besoins active les circuits neuronaux de la récompense, favorisant les émotions positives et renforçant les comportements bénéfiques (Spruijt et al.,

2001). L'acquisition de la récompense est associée à la libération de dopamine dans la voie mésolimbique, une voie neuronale présente chez la plupart des vertébrés, dont les poissons (Fife-Cook & Franks, 2019). À l'inverse, l'insatisfaction des besoins génère des émotions négatives comme la peur ou la frustration (Cerqueira et al., 2017). Tous les besoins des poissons sont essentiels à leur bien-être. Certains sont toutefois spécifiques à un stade de vie et à des conditions endémiques particulières (ex : reproduction).

En élevage, il est nécessaire d'assurer au mieux la satisfaction de ces besoins en adaptant les conditions à chaque stade de vie. Des indicateurs de bien-être connus et d'autres développés dans le cadre du projet CASDAR Aqua bien-être permettent de compléter les pratiques existantes. Les travaux menés sur les enrichissements environnementaux physiques et cognitifs apportent des pistes de solutions pour mieux répondre aux besoins des truites arc-en-ciel en élevage.

En plus des besoins physiologiques et comportementaux, la perception de la douleur chez les poissons est essentielle pour évaluer leur bien-être en élevage. La sensibilité des poissons à la douleur a longtemps été ignorée. Cependant, des travaux récents révèlent que les truites arc-en-ciel possèdent des mécanismes neurophysiologiques sophistiqués leur permettant de ressentir et de réagir à la douleur, ce qui soulève des enjeux cruciaux pour la gestion de leur bien-être en pisciculture.

3. Perception de la douleur chez les truites arc-en-ciel : bases neurophysiologiques, comportementales et implications pour le bien-être animal

La question de la perception de la douleur chez les poissons fait l'objet de débats scientifiques et éthiques depuis des décennies. Des

recherches récentes montrent que, même si les poissons n'ont pas certaines structures cérébrales propres aux mammifères telles que le néocortex, ils manifestent des réponses complexes à des stimuli nociceptifs. Cette section examine comment les truites perçoivent la douleur, les changements de comportement qui en résultent, et les implications pour leur bien-être en aquaculture.

3.1. Nociception et douleur chez les poissons : définitions et implications

La nociception est le processus par lequel les animaux détectent des stimuli nocifs grâce à des récepteurs appelés nocicepteurs. Ce mécanisme déclenche souvent une réaction réflexe, comme se retirer de la source de douleur (Sneddon, 2015). Les nocicepteurs identifiés chez les poissons réagissent à des stimuli mécaniques, thermiques et chimiques pouvant causer des lésions (Sneddon et al., 2003). Il est essentiel de distinguer la nociception de la douleur : alors que la nociception est une détection de menaces, la douleur est définie par l'Association Internationale pour l'Étude de la Douleur (IASP, 2018) comme une « expérience sensorielle et émotionnelle désagréable associée à une lésion tissulaire réelle ou potentielle ou décrite dans ces termes ».

Pour déterminer si les poissons ressentent la douleur, deux critères importants ont été pris en compte :

1. **Réponses comportementales distinctes** : Les poissons doivent montrer des réactions différentes aux stimuli nocifs par rapport aux stimuli non nocifs. Cela nécessite des nocicepteurs capables de détecter ces stimuli et un traitement de l'information par le système nerveux, entraînant des réponses comportementales plus complexes

que de simples réflexes. De plus, ces réponses peuvent être atténuées par des analgésiques (Elwood, 2011).

2. **Influence sur le comportement futur** : L'expérience de la douleur doit être mémorisée et affecter les décisions comportementales futures des poissons. Par exemple, ils peuvent chercher des analgésiques ou éviter des stimuli douloureux, impactant ainsi leurs performances dans d'autres activités (Sneddon et al., 2014).

Des leviers possibles en élevage ?

Comprendre quels sont les besoins des truites est essentiel pour améliorer leurs conditions d'élevage, car cela permet d'identifier des leviers d'action efficaces. En effet, les systèmes d'élevage qui assurent un accès équitable aux ressources réduisent les effets négatifs sur le bien-être des poissons (Huntingford, 2020). Des environnements enrichis, avec des éléments comme des cailloux, des cachettes et des variations de courant, favorisent l'expression de comportements naturels tels que la nage à contre-courant ou le refuge contre les prédateurs (Näslund & Johnsson, 2016), contribuant à réduire le stress et à renforcer la robustesse physiologique des truites (Arechavala-Lopez et al., 2021).

3.2. Bases neurophysiologiques de la perception de la douleur chez les truites

Nocicepteurs et transmission des signaux douloureux

Les truites arc-en-ciel possèdent des nocicepteurs semblables à ceux des mammifères, incluant des fibres A-delta pour la douleur aiguë et des fibres C pour la douleur persistante. Ces nocicepteurs, situés dans des zones comme la peau et la tête, détectent les stimuli nocifs (Ashley et al., 2007). Les signaux de douleur sont transmis au système nerveux central par des voies similaires à celles observées chez les mammifères (Sneddon, 2004), suggérant que les truites peuvent non seulement percevoir la douleur, mais aussi y répondre de manière adaptative. La douleur chez les truites entraîne une élévation des niveaux de cortisol, un marqueur de stress aigu connu chez les mammifères (Chandroo et al., 2004) et chez les poissons (Sadoul & Geffroy, 2019).

Traitement cérébral de la douleur

Bien que les poissons n'aient pas de néocortex, d'autres parties du cerveau, comme le télencéphale et le tronc cérébral, sont impliquées dans le traitement de la douleur (Rink & Wullimann, 2004). Des études montrent que l'activité électrique dans ces zones augmente lors de stimulations douloureuses (Dunlop & Laming, 2005), et les changements de comportement observés chez les poissons lors de stimuli douloureux renforcent l'idée d'une perception de la douleur (Nordgreen et al., 2009).

3.3. Changements comportementaux en réponse à la douleur

Comportements anormaux et analgésiques

Les truites réagissent à des stimuli douloureux, comme des injections d'acide acétique, en exprimant des comportements

caractéristiques : frottements de la bouche contre des surfaces, réduction de l'alimentation et baisse de l'activité locomotrice (Sneddon et al., 2003 ; Sneddon, 2009). La réduction de la prise alimentaire peut se prolonger pendant plusieurs jours. Les truites exposées à des stimuli douloureux montrent une diminution significative de leur alimentation, se prolongeant souvent durant plusieurs jours après l'exposition (Sneddon et al., 2003). Ce changement de comportement alimentaire est un indicateur clé et constitue une base solide pour évaluer leur bien-être en aquaculture.

Les truites apprennent à se protéger en évitant les environnements où elles ont été exposées à un stimulus douloureux (Sneddon, 2003b).

L'administration de morphine permet de réduire ces comportements, indiquant que leurs réactions ne sont pas de simples réflexes, mais impliquent un traitement cognitif de la douleur (Sneddon, 2015; Sneddon et al., 2003).

La douleur inhibe les comportements naturels

Des études montrent que la douleur supplante l'expression des comportements naturels. Les truites sont néophobes et évitent naturellement de s'approcher d'objets nouveaux. Après une stimulation nociceptive, elles modifient leur comportement et s'approchent jusqu'à entrer en contact avec l'objet (Sneddon et al., 2003). Des auteurs ont réalisé une expérience similaire mais plus proche de l'environnement naturel de la truite en observant l'expression de ses comportements anti-prédateurs suite à la diffusion d'une phéromone d'alarme (Ashley et al., 2009). Sous l'effet d'une stimulation nociceptive, ces comportements adaptatifs disparaissent, ce qui suggère que l'évènement douloureux est plus important pour la truite que le risque potentiel de prédation et qu'il ne s'agit donc pas d'un simple réflexe.

Modulation cognitive de la douleur

L'effet de la morphine sur les truites montre qu'elles modulent leur perception de la douleur. Lors de l'expérience précédente, les truites approchaient de l'objet nouveau malgré leur néophobie, suite à une stimulation nociceptive. Après administration de morphine, leur comportement d'évitement a été restauré, suggérant un traitement cognitif complexe (Sneddon et al., 2003).

En conclusion, bien que la nociception et la perception de la douleur soient étroitement liées, elles représentent des phénomènes distincts. La nociception est un mécanisme de détection des stimuli nocifs, tandis que la perception de la douleur englobe une réponse émotionnelle et cognitive plus complexe traitée au niveau du système nerveux central. Les travaux scientifiques (*Tableau 1*) montrent que nous disposons d'un niveau d'évidences similaire à celui observé chez les vertébrés terrestres, indiquant que les poissons, y compris les truites arc-en-ciel, ressentent la douleur.

4. Conclusion

La reconnaissance des besoins comportementaux et physiologiques des poissons, notamment des truites, est essentielle pour garantir leur santé et leur bien-être en conditions d'élevage. Une meilleure compréhension de ces besoins, ainsi que de leur perception de la douleur, permettra d'identifier des indicateurs clés pour évaluer leur bien-être (comme l'hyperventilation, les comportements agressifs, le comportement de

nage). Ces indicateurs sont cruciaux pour développer une méthode d'évaluation objective et fiable, comme EBENE®, qui aidera les pisciculteurs à adapter leurs pratiques d'élevage. Cette démarche s'est avant tout appuyée sur les connaissances acquises dans le domaine du bien-être des mammifères, comme l'illustre la FSBI (Fisheries Society of the British Isles). En 2002, cette institution a adapté les « Cinq libertés » aux conditions spécifiques de l'aquaculture, définissant des principes fondamentaux pour garantir le bien-être des poissons :

1. Les poissons doivent être nourris avec une alimentation complète, en adéquation avec les exigences de leur espèce et de leur âge.
2. Ils doivent vivre dans une eau de bonne qualité avec un débit suffisant et avec une température et une luminosité adéquate.
3. Ils doivent faire l'objet d'une attention particulière afin de prévenir l'apparition d'infections et de maladies.
4. Ils doivent vivre dans un espace suffisamment grand pour leur espèce, afin d'exprimer leurs comportements naturels. Ils doivent également être en contact avec des congénères dans le but d'entretenir des liens sociaux, s'il s'agit d'une espèce vivant en banc. Le milieu d'élevage doit être enrichi et adapté selon l'espèce.
5. Les conditions entraînant un niveau d'anxiété très élevé comme la peur, la douleur, la faim ou des manipulations excessives doivent être minimisées.

L'outil EBENE®, développé par l'ITAVI, s'appuie entre autre sur les principes des « Cinq libertés » et constitue une avancée significative pour l'évaluation pratique du bien-être des truites en élevage. Toutefois, ces principes, bien

qu'indispensables, ne suffisent pas à garantir une approche globale. Pour aller plus loin, il est crucial de continuer les travaux de recherche pour identifier des indicateurs spécifiques capables de mesurer l'expression de comportements positifs, afin de répondre pleinement à la définition du bien-être des animaux.

5. Remerciements

Ce projet a été conduit dans le cadre du projet CASDAR Aqua Bien-Être (2019 – 2023). Nous tenons à remercier Violaine Colson et Aude Kleiber pour la relecture de cet article.

Tableau 1 - Critères de la douleur chez les animaux en fonction de leur type (vertébrés terrestres vs. animaux aquatiques dont poissons téléostéens, céphalopodes et crustacés décapode)

	Vertébrés terrestres (mammifères, oiseaux, reptiles et amphibiens)	Poissons (téléostéens)	Mollusques (céphalopodes)	Crustacés (décapodes)
Nocicepteurs	Oui	Oui	Oui	Oui
Voies d'accès au Système Nerveux Central (SNC)	Oui	Oui	Oui	Oui
Traitement central dans le SNC	Oui	Oui	Oui	Oui
Récepteurs de molécules analgésiques	Oui	Oui	Oui	Oui
Réponses physiologiques	Oui	Oui	Oui	Oui
Mouvement d'éloignement des stimuli nocifs	Oui	Oui	Oui	Oui
Changements anormaux des comportementaux	Oui	Oui	Oui	Oui
Comportement de protection	Oui	Oui	Oui	Oui
Réponses réduites par des molécules analgésiques	Oui	Oui	Oui	Oui
Auto-administration d'analgésiques	Oui*	Oui	Pas encore	Pas encore
Réponses hautement prioritaires par rapport à d'autres stimuli	Oui‡	Oui	Oui	Oui
Païement d'un coût pour accéder à l'analgésie	Oui§	Oui	Pas encore	Pas encore
Modification des choix/préférences comportementaux	Oui	Oui	Oui	Oui
Se frotter, boiter ou se protéger	Oui*	Oui	Oui	Oui
Payer un coût pour éviter un stimulus nocif	Oui*	Oui	Pas encore	Oui
Compromis avec d'autres exigences	Oui*	Oui	Pas encore	Oui

La mention « Oui » indique que le critère est démontré ; la mention « Pas encore » signifie qu'il n'y a pas de preuves empiriques pour le critère.
*Pas encore montré pour les amphibiens et les reptiles. ‡Certaines études montrent que la douleur est impérative alors que d'autres démontrent un comportement de douleur réduit lorsque les oiseaux ont faim ou sont placés dans des circonstances nouvelles. § Pas encore démontré pour les amphibiens, les oiseaux ou les reptiles.
Tableau adapté de Sneddon et al. (2014)

Pour aller plus loin

Les recherches récentes ont également révélé que les truites possèdent des capacités cognitives complexes. Elles sont par exemple capables de reconnaître leurs congénères individuellement par des repères visuels (Höjesjö et al., 2015; Johnsson & Åkerman, 1998), d'apprentissages associatifs démontrés par le biais d'un conditionnement classique (Nordgreen et al., 2010) ou opérant (Kleiber et al., 2021), d'apprentissage spatial dans un labyrinthe en forme de T (Poisson et al., 2017), de mémoire de travail et même de flexibilité cognitive (Brunet et al., 2023). Les truites sont capables de s'adapter à des environnements nouveaux et d'adapter leur comportement en fonction d'expériences passées (Brown, 2015). Comme dans la nature, les processus cognitifs représentent une composante clé du bien-être des poissons en élevage puisqu'ils leur permettent d'anticiper et de se préparer à des événements spécifiques (repas, pêche) et de s'habituer à des situations stressantes précédemment rencontrées pour moduler leur réponse de stress et pour pouvoir faire face à l'anxiété générée par des conditions d'hébergement imprévisibles (Cañon Jones et al., 2012). En effet, les truites peuvent ressentir des émotions comme la peur (Colson et al., 2015), et probablement d'autres qui restent encore à démontrer, les travaux sur ce sujet étant encore récents, mais essentiels pour nous aider à comprendre comment ces animaux perçoivent leur environnement dans la démarche de compléter au mieux la liste d'indicateurs qui servent à évaluer leur bien-être.

Références bibliographiques

- Adams, P. et James, C., 2008. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) Species and Conservation Assessment. https://www.fs.usda.gov/Internet/FSE_DOCUMENTS/stelprdb5202738.pdf
- Agreste (2024). La production aquacole en France en 2022. <https://www.agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web/disaron/GraFra2024Chap7.2/detail/> (Consulté le 17/10/2024)
- Alexandre P., 1998. Alimentation et aquaculture : cas de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*). Montpellier : CIRAD-EMVT, 34 p. Mémoire DESS (Synthèse bibliographique) : Productions Animales en Régions Chaudes : Ecole nationale vétérinaire d'Alfort
- Anses. (2018). Avis de l'Anses relatif au « Bien-être animal : contexte, définition et évaluation ». <https://www.anses.fr/fr/system/files/SABA2016SA0288.pdf> (consulté le 23/03/2024)
- Ashley, P. J., Ringrose, S., Edwards, K. L., Wallington, E., McCrohan, C. R., & Sneddon, L. U. (2009). Effect of noxious stimulation upon antipredator responses and dominance status in rainbow trout. *Animal Behaviour*, 77(2), 403-410. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.10.015>
- Ashley, P. J., Sneddon, L. U., & McCrohan, C. R. (2007). Nociception in fish : Stimulus-response properties of receptors on the head of trout *Oncorhynchus mykiss*. *Brain Research*, 1166, 47-54. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2007.07.011>
- Baglinière, J.-L., & Maisse, G. (1991). La truite : Biologie et écologie. 1-308.
- Bégout Anras, M.-L., & Lagardère, J. P. (2004). Measuring cultured fish swimming behaviour : First results on rainbow trout using acoustic telemetry in tanks. *Aquaculture*, 240(1-4), 175-186. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.02.019>
- Boujard, T., & Leatherland, J. F. (1992). Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 35(2), 109-131. <https://doi.org/10.1007/BF00002186>
- Brown, C. (2015). Fish intelligence, sentience and ethics. *Animal Cognition*, 18(1), 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0761-0>
- Callet, T. (2018). Vers l'identification des fonctions impliquées dans les capacités de différents génotypes de truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) à survivre et grandir avec un aliment uniquement à base de végétaux. [Phdthesis, Université Paris Saclay (COMUE)]. <https://theses.hal.science/tel-02042858>
- Cerqueira, M., Millot, S., Castanheira, M. F., Félix, A. S., Silva, T., Oliveira, G. A., Oliveira, C. C., Martins, C. I. M., & Oliveira, R. F. (2017). Cognitive appraisal of environmental stimuli induces emotion-like states in fish. *Scientific Reports*, 7(1), 13181. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-13173-x>
- Chandroo, K. P., Duncan, I. J. H., & Moccia, R. D. (2004). Can fish suffer? : Perspectives on sentience, pain, fear and stress. *Applied Animal Behaviour Science*, 86(3), 225-250. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2004.02.004>
- Crook, D. A., & Robertson, A. I. (1999). Relationships between riverine fish and woody debris : Implications for lowland rivers. *Marine and Freshwater Research*, 50(8), 941-953. <https://doi.org/10.1071/mf99072>
- Dunlop, R., & Laming, P. (2005). Mechanoreceptive and Nociceptive Responses in the Central Nervous System of Goldfish (*Carassius auratus*) and Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *The Journal of Pain*, 6(9), 561-568. <https://doi.org/10.1016/j.jpain.2005.02.010>
- Elwood, R. W. (2011). Pain and suffering in invertebrates? *ILAR Journal*, 52(2), 175-184. <https://doi.org/10.1093/ilar.52.2.175>
- FAO, SOFIA 2024 : LA PRODUCTION MONDIALE DE PÊCHE ET D'AQUACULTURE ATTEINT UN NOUVEAU RECORD. (2024, juin 8). <https://aquaculturefeedmag.com/fr/2024/06/08/fao-sofia-2024-la-production-mondiale-de-peche-et-daquaculture-atteint-un-nouveau-record/>

Références bibliographiques

- Fausch, K. D., Torgersen, C. E., Baxter, C. V., & Li, H. W. (2002). Landscapes to Riverscapes : Bridging the Gap between Research and Conservation of Stream Fishes: A Continuous View of the River is Needed to Understand How Processes Interacting among Scales Set the Context for Stream Fishes and Their Habitat. *BioScience*, 52(6), 483-498. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0483:LTRBTG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0483:LTRBTG]2.0.CO;2)
- Fife-Cook, I., & Franks, B. (2019). Positive Welfare for Fishes : Rationale and Areas for Future Study. *Fishes*, 4(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/fishes4020031>
- Flamarique, I. N., & Browman, H. I. (2001). Foraging and prey-search behaviour of small juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) under polarized light. *Journal of Experimental Biology*, 204(14), 2415-2422. <https://doi.org/10.1242/jeb.204.14.2415>
- Houlihan, D., & Laurent, P. (2011). Effects of Exercise Training on the Performance, Growth, and Protein Turnover of Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44, 1614-1621. <https://doi.org/10.1139/f87-195>
- Jalabert, B., & Fostier, A. (2010). La truite arc-en-ciel : De la biologie à l'élevage. Editions Quae.
- Johnson, S. L., Rodgers, J. D., Solazzi, M. F., & Nickelson, T. E. (2005). Effects of an increase in large wood on abundance and survival of juvenile salmonids (*Oncorhynchus* spp.) in an Oregon coastal stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(2), 412-424. <https://doi.org/10.1139/f04-222>
- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2009). Population Enhancement and Population Restoration. In B. Jonsson & N. Jonsson, *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout* (p. 567-632). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1189-1_11
- Macusi, E. D., Cayacay, M. A., Borazon, E. Q., Sales, A. C., Habib, A., Fadli, N., & Santos, M. D. (2023). Protein Fishmeal Replacement in Aquaculture : A Systematic Review and Implications on Growth and Adoption Viability. *Sustainability*, 15(16), 12500. <https://doi.org/10.3390/su151612500>
- Moore, M. E., Goetz, F. A., Doornik, D. M. V., Tezak, E. P., Quinn, T. P., Reyes-Tomassini, J. J., & Berejikian, B. A. (2010). Early Marine Migration Patterns of Wild Coastal Cutthroat Trout (*Oncorhynchus clarki clarki*), Steelhead Trout (*Oncorhynchus mykiss*), and Their Hybrids. *PLOS ONE*, 5(9), e12881. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012881>
- Morin, R. (2012). « Qualité de l'eau requise pour l'élevage des salmonidés ». Document d'information DADD-14. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation. 25 p. <http://www.mapaq.gouv.qc.ca/Fr/Pêche>. STATION TECHNOLOGIQUE PISCICOLE DES EAUX DOUCES.
- National Research Council. (2011). Nutrient Requirements of Fish and Shrimp. National Academies Press. <https://doi.org/10.17226/13039>
- Noble, C., Gismervik, K., Iversen, M. H., Kolarevic, J., Nilsson, J., Stien, L. H., Turnbull, J. F., Fund, T. N. S. R., AS, N., Institute, N. V., University, N., AS, N., Research, N. I. of M., Institute, N. V., Aquaculture, I. of, & 0000-0003-0741-9747. (2020). Welfare Indicators for farmed rainbow trout : Tools for assessing fish welfare. Nofima. <http://dspace.stir.ac.uk/handle/1893/31242>
- Nordgreen, J., Garner, J. P., Janczak, A. M., Ranheim, B., Muir, W. M., & Horsberg, T. E. (2009). Thermoception in fish : Effects of two different doses of morphine on thermal threshold and post-test behaviour in goldfish (*Carassius auratus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 119(1), 101-107. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.03.015>
- Olden, J. D., Kennard, M. J., Leprieux, F., Tedesco, P. A., Winemiller, K. O., & García-Berthou, E. (2010). Conservation biogeography of freshwater fishes : Recent progress and future challenges. *Diversity and Distributions*, 16(3), 496-513. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00655.x>
- Quinn, T. P., & Foote, C. J. (1994). The effects of body size and sexual dimorphism on the reproductive behaviour of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Animal Behaviour*, 48(4), 751-761. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1300>

Références bibliographiques

- Sadoul, B., & Geffroy, B. (2019). Measuring cortisol, the major stress hormone in fishes. *Journal of Fish Biology*, 94(4), 540-555. <https://doi.org/10.1111/jfb.13904>
- Sneddon, L. U. (2003). The evidence for pain in fish : The use of morphine as an analgesic. *Applied Animal Behaviour Science*, 83(2), 153-162. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(03\)00113-8](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(03)00113-8)
- Sneddon, L. U. (2004). Evolution of nociception in vertebrates : Comparative analysis of lower vertebrates. *Brain Research Reviews*, 46(2), 123-130. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2004.07.007>
- Sneddon, L. U. (2009). Pain Perception in Fish : Indicators and Endpoints. *ILAR Journal*, 50(4), 338-342. <https://doi.org/10.1093/ilar.50.4.338>
- Sneddon, L. U. (2015). Pain in aquatic animals. *Journal of Experimental Biology*, 218(7), 967-976. <https://doi.org/10.1242/jeb.088823>
- Sneddon, L. U., Braithwaite, V. A., & Gentle, M. J. (2003). Do fishes have nociceptors? Evidence for the evolution of a vertebrate sensory system. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1520), 1115-1121. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2349>
- Sneddon, L. U., Elwood, R. W., Adamo, S. A., & Leach, M. C. (2014). Defining and assessing animal pain. *Animal Behaviour*, 97, 201-212. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.007>
- Spruijt, B. M., van den Bos, R., & Pijlman, F. T. A. (2001). A concept of welfare based on reward evaluating mechanisms in the brain : Anticipatory behaviour as an indicator for the state of reward systems. *Applied Animal Behaviour Science*, 72(2), 145-171. [https://doi.org/10.1016/s0168-1591\(00\)00204-5](https://doi.org/10.1016/s0168-1591(00)00204-5)
- Stewart, W. J., Tian, F., Akanyeti, O., Walker, C. J., & Liao, J. C. (2016). Refuging rainbow trout selectively exploit flows behind tandem cylinders. *Journal of Experimental Biology*, 219(14), 2182-2191. <https://doi.org/10.1242/jeb.140475>

Abstract : Exploration of the Needs and Pain Perception in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*)

Aquaculture represents 57% of global fish production for human consumption, compared with 15% in the 90s. The development of aquaculture raises a number of ethical and social concerns about the welfare of farmed fish species. In France, with rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), accounts for 98% of farmed salmonids and is the main farmed fish species. This literature review provides a non-exhaustive overview of the physiological and behavioural needs of this species of agronomic interest in France and Europe, as well as their perception of pain. In summary, trout requires high-quality water (oxygen > 4 mg/L, optimal temperature: 10–18 °C) and a protein-rich diet (36–45% depending on growth stage). The free expression of their natural behaviours, such as swimming against the current, exploring the environment, using shelters, and engaging in social interactions, are all crucial needs for their welfare. Furthermore, neurophysiological and behavioural data confirm their ability to perceive pain. This knowledge supports the development of welfare assessment tools, such as EBENE® Trout, aimed at improving farming conditions, and also highlights the importance of implementing environmental enrichments strategies in aquaculture in order to address these needs.