

L'enrichissement du milieu de vie des poissons

Violaine COLSON¹

CORRESPONDANCE

violaine.colson@inrae.fr

RÉSUMÉ

Comme tous les vertébrés, les poissons sont des êtres sensibles et leurs capacités cognitives ont été largement démontrées. Raffiner les conditions de vie des poissons utilisés à des fins expérimentales passe par l'enrichissement de leur milieu. Qu'il soit social, alimentaire, structurel, sensoriel ou cognitif, de nombreuses études ont démontré l'intérêt de l'enrichissement chez plusieurs espèces de poissons. Dans cet article, nous dressons un état des lieux des différentes catégories d'enrichissements applicables aux poissons, ainsi que leurs effets sur les principaux indicateurs de bien-être étudiés dans la littérature : les comportements agressifs, la flexibilité comportementale, les réponses au stress, les fonctions biologiques et les capacités cognitives. En tenant compte des contraintes de temps, de ressources et d'espace disponibles de la structure expérimentale, nous proposons des solutions concrètes pour contourner les éventuels inconvénients rencontrés, notamment pour les enrichissements structurels. Des alternatives telles que les posters, les structures suspendues et la diffusion de bulles seraient des stratégies à privilégier pour leur facilité d'entretien. Les enrichissements sensoriels auditifs et visuels (modulation de l'éclairage), ou encore l'enrichissement cognitif consistant à prévenir les poissons de la survenue d'évènements sont des stratégies dont l'efficacité pour diminuer le stress et améliorer le bien-être des poissons a été démontrée chez plusieurs espèces ; de plus, ces stratégies sont relativement simples à mettre en place dans les structures expérimentales.

MOTS-CLÉS

Sensibilité des poissons, préférences, enrichissement structurel, enrichissement sensoriel, enrichissement cognitif, bien-être des poissons

1. INRAE, UR 1037, Laboratoire de Physiologie et Génomique des Poissons, F-35042 Rennes

*Affiliation actuelle : INRAE, CNR BEA, F-75007 Paris

Environmental enrichment in fish

Violaine COLSON¹

CORRESPONDENCE

violaine.colson@inrae.fr

ABSTRACT

Like all vertebrates, fish are sentient animals, and their cognitive abilities have been widely demonstrated. Refining the living conditions of fish used for experimental purposes involves enriching their environment. Whether social, dietary, structural, sensory, or cognitive, numerous studies have shown the benefits of enrichment for various fish species. In this article, we provide an overview of the different categories of enrichment applicable to fish and their effects on the main welfare indicators studied in the literature: aggressive behaviors, behavioral flexibility, stress responses, biological functions, and cognitive abilities. Considering the time, resources, and space constraints of the experimental setup, we propose concrete solutions to overcome potential disadvantages, particularly for structural enrichments. Alternatives such as posters, suspended structures, and bubble diffusion are strategies to prioritize due to their ease of maintenance. Sensory enrichments, both auditory and visual (lighting modulation), and cognitive enrichment involving notifying fish of upcoming events are strategies proven to reduce stress and improve the welfare of several fish species. Moreover, these strategies are relatively simple to implement in experimental setups.

KEYWORDS

Fish sensitivity, preferences, structural enrichment, sensory enrichment, cognitive enrichment, fish welfare

¹ INRAE – CNR BEA, Paris, France.

Introduction

En 2021, les poissons représentaient 10,5 % des animaux utilisés à des fins scientifiques en France, soit un peu plus de 182 000 individus. En Europe, cette proportion atteignait 24,6 %, soit 2,5 millions de poissons. L'arrêté du 1^{er} février 2013, transposant la Directive européenne 2010/63 en droit français, implique des dispositions concernant le raffinement (3e R), qui vise non seulement à éviter le stress, la douleur et les émotions négatives mais également à enrichir le milieu de vie des animaux utilisés à des fins scientifiques, et cela concerne explicitement les poissons qui sont inclus dans le champ de la directive comme tous les vertébrés. La diversité des espèces de poissons utilisés à des fins scientifiques implique une diversité de modes d'élevage et d'habitats dont l'enrichissement peut s'avérer complexe.

Après avoir évoqué l'univers sensoriel et cognitif des poissons, qui les rend sensibles à leur environnement, nous présenterons les différentes stratégies d'enrichissement du milieu qui ont été testées chez des poissons hébergés en structures expérimentales ou dans des conditions d'élevage se rapprochant des systèmes de production. Nous verrons l'influence de ces enrichissements sur le comportement des poissons, sur leurs fonctions biologiques et sur leurs états mentaux, ces trois approches (non exclusives) permettant d'atteindre le principe du « *positive welfare* » (Mellor, 2016).

Sensibilité et cognition des poissons

Chez plusieurs espèces de poissons, des émotions négatives telles que la peur, l'anxiété et la frustration ont été mises en évidence scientifiquement, de même que le stress². On sait par ailleurs que les poissons possèdent les éléments neuroanatomiques nécessaires pour ressentir la douleur, qu'ils manifestent par des réponses comportementales et physiologiques (Sneddon, 2003 ; 2015). Les capacités cognitives des poissons ont été démontrées chez de nombreuses espèces (Brown *et al.*, 2011). Ils ont d'abord la faculté de percevoir leur environnement grâce à un système sensoriel complexe dont l'efficacité varie selon l'espèce (vision, odorat, ouïe, goût, toucher, ligne latérale qui permet au poisson de déceler les mouvements de l'eau et les changements de pression). Après avoir perçu un événement, les poissons mettent en place un processus d'évaluation de la situation et distinguent sans ambiguïté une valence positive (distribution alimentaire) d'une valence négative (chasse avec une épuisette) (Millot *et al.*, 2014). Ils peuvent apprendre et mémoriser des informations grâce à des procédures de conditionnement classique³ ou opérant⁴. Lors d'un conditionnement classique, en faisant précéder à plusieurs reprises la distribution alimentaire d'un signal visuel ou sonore,

diverses espèces de poissons telles que le saumon Atlantique (*Salmo salar*) (Thomassen and Fjæra, 1991) ou la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) (Nordgreen *et al.*, 2010) manifestent une réponse conditionnée (augmentation de l'activité nataoire) lors de la seule émission du signal. En utilisant une procédure de conditionnement opérant, on observe que les poissons sont capables d'activer un levier (Adron, 1972), de pousser une porte (Galhardo *et al.*, 2011) ou de soulever un couvercle (Laubu *et al.*, 2019) afin d'obtenir une récompense alimentaire ou sociale. Ils ont des capacités de mémorisation à long terme leur permettant de se souvenir d'un événement très aversif afin de l'éviter. Des salmonidés peuvent se rappeler d'un événement positif pendant au moins sept mois (Tlusty *et al.*, 2008). D'autres facultés cognitives plus complexes ont été démontrées chez plusieurs espèces : utilisation d'outils (Paško, 2010), résolution de règles numériques (Agrillo and Bisazza, 2014), apprentissage de concepts abstraits (Gierszewski *et al.*, 2013).

De telles capacités démontrent la richesse de l'univers sensoriel, émotionnel et cognitif des poissons et justifient l'intérêt de leur proposer une vie qui vaille la peine d'être vécue selon le principe du « *positive welfare* », notamment de leur fournir un environnement stimulant qu'ils puissent à minima contrôler, via l'utilisation d'enrichissements cognitifs (cf. § sur les enrichissements structurels).

Les différentes stratégies d'enrichissements adaptées aux poissons

Les quatre catégories d'enrichissements du milieu présentées dans l'article précédent « L'enrichissement du milieu de vie » sont adaptables aux poissons (enrichissement social, alimentaire, structurel/sensoriel, cognitif).

Enrichissement social

L'enrichissement social consiste à optimiser les contacts avec des congénères de la même espèce ou d'espèces différentes, ou à exposer des animaux isolés à des stimuli sensoriels liés aux signaux sociaux (odeurs, phéromones, vocalisations, visuels de congénères). Ainsi, il convient de mélanger un nombre optimal de congénères selon le volume du bassin et la taille des individus tout en stabilisant la constitution du groupe social, et en maintenant un sex-ratio adapté dans le cas de groupes mixtes. Des études réalisées chez les salmonidés montrent que des densités trop élevées (80 kg/m³) ou trop faibles (10 kg/m³) augmentent le niveau de cortisol plasmatique et occasionnent davantage de comportements agressifs entraînant des blessures, par rapport à une densité intermédiaire (40 kg/m³) (North *et al.*, 2006). Chez

2 État de perturbation menaçant l'homéostasie de l'organisme, rétabli par un ensemble complexe de réponses physiologiques adaptatives (Chrousos, G.P., 1998. Stressors, Stress, and Neuroendocrine Integration of the Adaptive Response: The 1997 Hans Selye Memorial Lecture. *Annals of the New York Academy of Sciences* 851, 311-335.)

3 Le conditionnement classique (pavlovien), ou apprentissage associatif classique, implique l'association d'un signal initialement neutre (lumière, son) à un stimulus inconditionnel positif (aliment) ou aversif (chasse avec une épuisette, confinement). Après plusieurs associations successives, une réponse conditionnée apparaît lors de la seule émission du signal, devenant alors un stimulus conditionnel.

4 Le conditionnement opérant est un processus d'apprentissage associatif par lequel les animaux apprennent à associer leur comportement volontaire aux conséquences positives ou négatives qu'il génère.

le poisson-zèbre (*Danio rerio*), une étude récente suggère que la densité optimale pour cette espèce se situe entre 3 à 6 individus par litre d'eau. Maintenus à une densité plus faible (1 individu/litre), les poissons sont plus agressifs et le niveau de cortisol est plus élevé (Sen Sarma *et al.*, 2023).

D'une façon générale, les individus d'espèces grégaires ne doivent pas être isolés. Chez le poisson-zèbre, un isolement social va inévitablement provoquer une situation de stress qui se traduira par des comportements liés à l'anxiété (Kalueff *et al.*, 2013). Dans le cas où la procédure expérimentale l'exige, pour individualiser des poissons génétiquement altérés⁵ à des fins de génotypage, par exemple, il conviendra de maintenir des contacts visuels ou olfactifs entre les individus et la durée de l'isolement doit être limitée à 24 h si des contacts visuels ou olfactifs sont possibles, et à 12 h si l'isolement physique et sensoriel est total. En effet, il a été montré, lors de tests de choix, que le poisson-zèbre préfère une zone de l'aquarium où sont visibles des congénères, de même qu'une zone où un miroir reflétant son propre reflet est présent (Krueger *et al.*, 2020). Ainsi, la présence d'un simple papier-miroir ou bien disposer l'aquarium à proximité de congénères, sont des stratégies d'enrichissement social efficaces pour les espèces grégaires hébergées individuellement pour la nécessité d'une procédure. De même, placer des poissons isolés dans des circuits permettant la circulation directe de l'eau avec celle des bacs adjacents où sont présents des congénères permet de diffuser des signaux olfactifs sociaux limitant ainsi l'impact de l'isolement physique. Si ces mesures sont incompatibles avec la procédure, une demande de dérogation aux conditions d'hébergement peut être faite lors de la demande d'autorisation de projet via la plateforme AFIS du Ministère en charge de la recherche.

Enrichissement alimentaire

L'enrichissement alimentaire des poissons consiste à modifier l'alimentation en agissant sur son aspect physique (taille, forme, flottabilité, granulés ou nourriture vivante, liquide ou solide), son mode de distribution (fréquence, distribution manuelle ou automatique, nombre et emplacement des distributeurs), ainsi que sur les indices olfactifs, gustatifs (appétence) et visuels (couleur). Par exemple, des granulés flottants sont à privilégier pour les espèces qui recherchent leur nourriture en surface (carpe, truite, poisson rouge (*Carassius auratus*)), tandis que les espèces se nourrissant au fond (esturgeon (*Acipenser sturio*), tanche (*Tinca tinca*)) préféreront un aliment coulant. Chez le saumon Atlantique, la fourniture de proies vivantes (artémies) comme enrichissement alimentaire associé à un enrichissement structurel en éclosérie améliore sa prise alimentaire (Brown *et al.*, 2003). Concernant le mode de distribution, le nombre de repas et les périodes de la journée auxquelles ils ont lieu sont des facteurs importants qui dépendent des espèces considérées (Lopez-Olmada *et al.*, 2012). Par exemple, un unique repas quotidien provoque des comportements agressifs chez les saumons, même s'ils

sont nourris à satiété (Noble *et al.*, 2007). Les distributeurs d'alimentation à la demande (self-feeders), permettant aux poissons de contrôler leur ration et la fréquence de leurs repas, entrent dans la catégorie des enrichissements alimentaires mais aussi dans celle des enrichissements cognitifs (cf. § sur les enrichissements structurels).

Enrichissements physiques : structurels et sensoriels

L'enrichissement physique consiste à augmenter la complexité de l'environnement et à offrir des repères visuels en ajoutant des éléments structurels (plantes, abris, substrats) et/ou des stimuli sensoriels, favorisant l'expression de comportements plus naturels. L'enrichissement physique est un moyen efficace de promouvoir des expériences positives en stimulant le poisson, en encourageant sa curiosité et ses comportements exploratoires (Zhang *et al.*, 2023).

Enrichissements structurels

Quand on leur donne le choix, des poissons-zèbres passent deux fois plus de temps dans une zone de l'aquarium pourvue de plantes artificielles et de pots en argile servant d'abris, par rapport à la zone alternative dépourvue d'enrichissements (Kistler *et al.*, 2011). Cela suggère que même des espèces nées en captivité ont des besoins comportementaux innés qui ne peuvent être satisfaits en environnement non enrichi. Les abris permettent principalement aux poissons de se soustraire à la vue de congénères agressifs, ou à celle des humains souvent perçus comme des prédateurs. Parmi les abris, on trouve les tuyaux en plastique (Figure 1), les pots, les laminaires ou des lambeaux de plastique souple disposés en forte densité (Figure 2). En extérieur, les couvercles partiels ou complets offrent une protection aux poissons contre les coups de soleil ou contre les prédateurs (réels) et sont considérés comme des enrichissements physiques.



Figure 1. Tubes en plastique (longueurs : 10-20 cm, diamètre : 4 cm) introduits dans les bassins de saumons (Näslund *et al.*, 2013).

5 Les animaux « génétiquement altérés » sont issus soit des techniques de transgénèse additive ou soustractive (« Knock-out », « Knock-in »), soit générés par d'autres techniques de mutagenèse (rayonnement UV, agents chimiques...). Les animaux génétiquement altérés sont principalement des souris (89 %), des lapins (5 %) et des poissons-zèbres (4 %).



Figure 2. Lambeaux en polyéthylène (x100) enfilés sur une corde (150 cm) offrant une structure dense en 3D aux saumons (Rosengren et al., 2017).

Les repères visuels peuvent être des objets fixes (plantes artificielles, structures, galets) ou bien des motifs affichés sur les parois du bassin ou au fond d'un aquarium. Les plantes artificielles, les laminaires (algues, lambeaux en plastique souple), les tiges ou cordes suspendues, les galets et les substrats (graviers, sable) permettent une complexité environnementale stimulante et favorisent l'expression de comportements plus naturels.

Soumis à un test de choix, des poissons-zèbres passent plus de temps dans la zone de l'aquarium où des graviers sont disposés ou dans la zone où un simple poster de graviers tapisse le fond par rapport à une zone dépourvue de substrats ou d'image de substrats (Schroeder et al., 2014) (Figure 3). Les posters affichés présentent un grand intérêt, car ils demandent peu d'entretien par rapport à des objets sous lesquels peuvent s'accumuler les matières résiduelles.

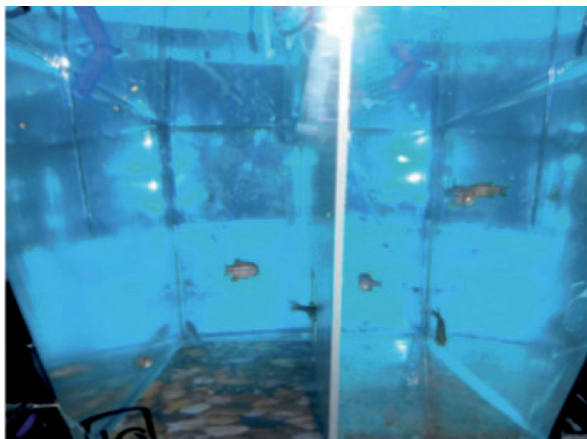


Figure 3. Poster de graviers tapissant le fond d'un compartiment lors d'un test de choix réalisé chez le poisson-zèbre (Shroeder et al., 2014).

La même préférence pour des zones avec substrats a été montrée chez la truite fario (*Salmo trutta*) (Rosengren et al., 2017) et chez l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) (Webster and Hart, 2004). Quelle que soit l'espèce, les poissons associent ces substrats à des lieux de possibles ressources alimentaires où les végétaux et les invertébrés dont ils se nourrissent en milieu naturel sont plus nombreux. La présence d'un substrat (sable) permet également aux espèces de poissons plats d'exprimer

leur comportement naturel d'enfouissement. Par sa texture granuleuse, le sable peut également entrer dans la catégorie des enrichissements sensoriels.

L'enrichissement structurel étant la catégorie d'enrichissement du milieu la plus étudiée chez les poissons, nous avons classé les différents effets bénéfiques que l'on peut lui attribuer selon les principaux paramètres observés : les comportements agressifs, la flexibilité comportementale, les réponses au stress, les fonctions biologiques et les capacités cognitives.

Effets sur les comportements agressifs et les blessures occasionnées

Chez des poissons territoriaux comme les salmonidés, la complexité environnementale permet la mise en place de stratégies sociales plus naturelles. En limitant les contacts visuels entre individus dominants (Dolinsek et al., 2007) et en créant des abris où les subordonnés peuvent se cacher, l'enrichissement structurel diminue les comportements agressifs chez la truite arc-en-ciel (Kientz et al., 2018 ; Brunet et al., 2022), le saumon (Rosengren et al., 2017), mais également chez d'autres espèces que les salmonidés comme la dorade royale (*Sparus aurata*) (Batzina et al., 2014a) ou le tilapia (*Tilapia rendalli*) (Torrezani et al., 2013). Un nombre important d'agressions s'accompagne souvent de blessures principalement au niveau des nageoires, ce que l'apport d'enrichissements structurels, notamment les abris, permet de réduire (Näslund et al., 2013). La surface couverte par les structures est un facteur important à considérer, notamment pour les espèces territoriales. Introduire trop peu d'objets dans l'habitat peut générer des compétitions pour l'accès à ces ressources (Barreto et al., 2011). Ainsi, une surface couverte d'environ 50-70 % semble un ratio correct pour fournir suffisamment d'obstruction visuelle sans générer de compétitions ni entraver les déplacements dans un groupe de truites (Brunet et al., 2022) (Figure 4).



Figure 4. Structures de types plantes artificielles, tuyaux en PVC et galets introduites dans un bac de truites, couvrant environ 60 % de la surface (Brunet et al., 2022)

Effets sur les comportements naturels et la flexibilité comportementale

Limiter la monotonie de l'environnement permet de détourner l'animal de comportements déviants souvent observés en environnement non enrichi, au profit de comportements plus naturels comme le repos ou l'exploration. Ainsi, un enrichissement structurel régule l'activité nataatoire chez la truite (Brunet et al.,

2022) ou le poisson-zèbre (von Krogh *et al.*, 2010). Par ailleurs, la présence de cordes en fibres végétales suspendues encourage le comportement exploratoire de la dorade royale (Arechavala-Lopez *et al.*, 2020). Chez le poisson rouge, un sable grossier, d'un diamètre de 1,5 mm, serait le substrat le plus approprié pour faciliter les comportements naturels d'exploration et de recherche de nourriture (Smith and Gray, 2011). L'enrichissement structurel favorise également la flexibilité comportementale des poissons, c'est-à-dire leur capacité à ajuster leur comportement face à des situations changeantes. Chez des salmonidés, des structures fixes dans les bassins génèrent davantage d'exploration, sauf en cas de risque de prédation (truite (Lee and Berejikian, 2008) ; saumon (Roberts *et al.*, 2011)). Des saumons, élevés en présence d'abris, recherchent davantage la protection des abris lorsqu'ils sont isolés, lorsqu'ils sont testés en groupe (Näslund *et al.*, 2013).

Effets sur les réponses émotionnelles et le stress

Les poissons élevés en captivité peuvent être exposés à des facteurs de stress inévitables, prolongés ou répétitifs. Lorsqu'elles sont récurrentes, ces situations génèrent un cumul d'émotions négatives (peur, anxiété) entraînant un stress chronique qu'il convient d'éviter. De nombreuses études ont mesuré les effets d'un environnement enrichi sur les réponses comportementales et physiologiques des poissons face à différentes situations anxiogènes ou à des facteurs de stress. Ainsi, un environnement enrichi de plantes artificielles, de galets et/ou d'abris réduit les comportements liés à l'anxiété lorsque les poissons sont introduits individuellement dans un nouvel environnement, situation hautement anxiogène pour les espèces testées (poisson-zèbre (Collymore *et al.*, 2015) ; truite (Brunet *et al.*, 2022)).

Concernant les réponses physiologiques, une étude a montré que la présence d'abris dans le bassin réduit le niveau de cortisol plasmatique après une intervention humaine chez le saumon (Rosengren *et al.*, 2017). Cependant, les enrichissements structurels n'ont pas toujours d'effet sur les réponses physiologiques immédiates des poissons suite à un événement stressant (truite (Pounder *et al.*, 2016) ; saumon (Näslund *et al.*, 2013)). Ils influent plutôt sur les niveaux de cortisol basal souvent plus faibles (saumon (Näslund *et al.*, 2013) ; dorade (Batzina *et al.*, 2014a)) et sur la cinétique de récupération suite à un stimulus nociceptif (truite (Pounder *et al.*, 2016)) ou à un facteur de stress (saumon (Braithwaite and Salvanes, 2005)).

Effets sur les fonctions biologiques : métabolisme, croissance, reproduction, santé

Une activation prolongée des réponses au stress entraîne à long terme des conséquences délétères sur les grandes fonctions biologiques que sont la croissance, la reproduction, le système immunitaire et la résistance aux maladies. Plusieurs études ont montré des effets positifs de l'enrichissement structurel sur les performances de croissance des poissons (truite (Brunet *et al.*, 2022) ; poisson-chat (*Mystus nemurus*) (Mohadzir *et al.*, 2022)), ce qui serait lié à la diminution des comportements agressifs et des dépenses d'énergie associées (Näslund *et al.*, 2013; Batzi-

na *et al.*, 2014b). Des auteurs ont testé les effets de suspensions (tiges en aluminium nues ou bouliers (Figure 5)) dans les bassins et ont montré une augmentation de la croissance et de l'indice de conversion alimentaire chez la truite (Krebs *et al.*, 2018 ; Crank *et al.*, 2019) et le saumon (Rosburg *et al.*, 2019). En modifiant la dynamique du courant, ces enrichissements suspendus créent des microhabitats avec une faible vitesse d'eau, permettant ainsi aux salmonidés de réduire leurs dépenses énergétiques pendant les périodes où ils ne se nourrissent pas (Crank *et al.*, 2019). Par rapport aux méthodes d'enrichissements structurels classiques pour lesquelles des structures sont posées au fond du bassin, les structures suspendues verticalement sont intéressantes car elles ne perturbent pas l'auto-nettoyage du bassin et demandent peu d'entretien. Par ailleurs, accrochées au couvercle ou au bord du bassin, elles sont facilement amovibles.

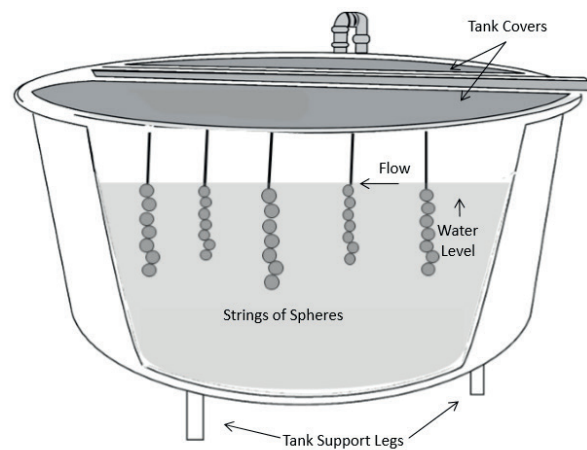


Figure 5. Bouliers (sphères enfilées sur une tige en aluminium) suspendus au couvercle d'un bac de truites (Kientz *et al.*, 2018).

En extérieur, la présence de couvercles partiels ou complets réduirait non seulement le risque de prédation, mais offrirait aussi un avantage métabolique (réduction du taux de consommation d'oxygène) au saumon (Millidine *et al.*, 2006) et à la truite fario dont la croissance et le taux de conversion alimentaire sont alors améliorés (Krebs *et al.*, 2016).

Concernant les fonctions reproductrices, une augmentation de la fertilité et de la fécondité a été observée chez le poisson-zèbre élevé avec des plantes en plastique, dont la présence favoriserait les comportements naturels de reproduction (Wafer *et al.*, 2016).

Par effet cascade, les enrichissements structurels améliorent aussi la santé des poissons. Des salmonidés élevés en présence de structures sont moins parasités (Karvonen *et al.*, 2016) et montrent une meilleure résistance à une infection de flavobactériose (Räihä *et al.*, 2019). Les auteurs attribuent ces résistances aux pathogènes à la diminution des comportements agressifs et du stress chronique qu'ils génèrent. En effet, le stress affaiblit la défense immunitaire innée des téléostéens (Tort, 2011). De plus, les lésions liées aux agressions favorisent l'entrée de pathogènes, et les comportements agressifs, en générant davantage de contacts

entre les poissons, augmenteraient la dissémination directe des pathogènes lors d'un épisode épidémique (Masud *et al.*, 2020).

Effets sur les capacités cognitives

De meilleures performances cognitives ont été mesurées chez diverses espèces de poissons exposés à des enrichissements. Par exemple, un environnement complexe permettant de stimuler les poissons avec de nombreux repères visuels, confère une meilleure orientation spatiale chez le poisson-zèbre (Spence *et al.*, 2011), le poisson rouge (Abreu *et al.*, 2019), la dorade (Arechavala-Lopez *et al.*, 2020), la perche (*Perca fluviatilis*) (Sheenaja and Thomas, 2011), la truite (Ahlbeck Bergendahl *et al.*, 2016) et le saumon (Salvanes *et al.*, 2013). Cette catégorie d'enrichissement favorise également l'apprentissage social⁶ chez la morue (Strand *et al.*, 2010).

Si l'intérêt pour un poisson d'avoir de bonnes capacités cognitives est évident en milieu naturel (localisation des ressources alimentaires et des lieux abrités, reconnaissance de partenaires et de prédateurs), en conditions captives également, des performances cognitives favorisées par l'enrichissement du milieu confèrent aux poissons des capacités d'adaptation utiles pour faire face aux différents événements survenant en élevage. Par exemple, les capacités cognitives facilitent l'habituation⁷ aux bruits répétés et réduisent ainsi le stress d'un environnement sonore imprévisible. Elles leur permettent d'anticiper les événements routiniers (distribution alimentaire, pêches), ou encore de reconnaître et d'éviter rapidement des congénères dominants (Cañon Jones *et al.*, 2012). En favorisant les capacités cognitives des poissons captifs, l'enrichissement contribue ainsi à améliorer leur bien-être.

Enrichissement sensoriel

L'enrichissement sensoriel est un principe d'enrichissement physique qui vise à stimuler les différentes modalités sensorielles des animaux (vue, ouïe, odorat, toucher). Pour des poissons captifs, les enrichissements visuels consistent à moduler les lumières ambiantes (Heydarnejad *et al.*, 2013) ou à choisir une couleur de bassin selon les préférences naturelles de l'espèce (McLean, 2021). Ainsi, alors que des sources de lumière bleue seraient recommandées pour garantir le bien-être de la truite (Güller *et al.*, 2020), une lumière rouge serait à éviter (Luchiaro and Pirhonen, 2008). Par ailleurs, les systèmes d'allumage et d'extinction progressifs de la lumière artificielle en bâtiments réduisent le stress manifesté par de vives réactions locomotrices lors des transitions photopériodiques soudaines chez ces animaux dépourvus de paupières (Mork and Gulbrandsen, 1994).

En jouant sur la modalité auditive des poissons, la musique classique représenterait un enrichissement auditif conduisant à une meilleure croissance chez la truite (Papoutsoglou *et al.*, 2013).

La diffusion de « phéromones de dominance » peut moduler le niveau d'agressions chez certains téléostéens (Da Silva *et al.*,

2021). Cependant, l'application d'un enrichissement olfactif sur les animaux aquatiques peut s'avérer complexe et les bénéfices pour leur bien-être sont encore incertains.

Les stimulations tactiles apportées par les remous du courant (Schirmer *et al.*, 2013) ou par des bâtonnets en silicone (Gauy *et al.*, 2021) entrent aussi dans la catégorie des enrichissements sensoriels. En jouant un rôle sur la somatosensation chez le poisson-zèbre (Schirmer *et al.*, 2013) et chez le tilapia du Nil (Gauy *et al.*, 2021), elles diminueraient les niveaux de stress (Gauy *et al.*, 2023). Avec sa granulométrie, le sable proposé aux poissons plats pour leur permettre de s'enfouir apporte également une dimension tactile dont les poissons bénéficient en stimulant leur production de mucus (McVicar, 1987). L'effet protecteur du mucus réduirait ainsi les érosions et les blessures occasionnées dans des bassins dépourvus de substrats, comme cela a été montré chez le flétan (*Hippoglossus hippoglossus*) (Ottesen and Strand, 1996). Une diffusion quotidienne et récurrente de bulles dans les bassins de truites a été récemment étudiée afin d'apporter aux poissons une complexification de leur environnement, une incitation à l'activité physique, mais aussi des stimulations tactiles. Les truites sont fortement attirées par le rideau de bulles ainsi formé et manifestent moins de comportements agressifs y compris lorsque les bulles ne sont pas diffusées, notamment lors de la distribution alimentaire (Amichaud *et al.*, 2024).

Enrichissement cognitif

L'enrichissement cognitif, ou occupationnel, offre aux animaux la possibilité de relever des défis modérés et d'interagir activement avec leur environnement en mobilisant leurs capacités cognitives (Manteuffel *et al.*, 2009 ; Kleiber *et al.*, 2023). La plupart des stratégies d'enrichissements cognitifs consistent à rendre les événements prévisibles ou contrôlables, et reposent donc sur le conditionnement classique ou opérant, processus d'apprentissages associatifs dont les poissons sont capables.

Dans le cas où l'on donne la possibilité à l'animal de prédire des événements à valence positive (distribution alimentaire) et lorsque ces événements surviennent, on peut alors parvenir à satisfaire ses attentes, approchant la définition du bien-être proposée par l'Anses (2018). De plus, la période qui précède l'événement pendant laquelle l'animal se prépare mentalement à l'expérience positive en manifestant des comportements actifs d'anticipation, fait intervenir le système de la récompense qui conduit à la libération de dopamine (Spruijt *et al.*, 2001). Cette période constitue alors à elle seule une expérience positive, à condition qu'elle soit rapidement suivie de l'événement pour éviter toute frustration qui peut s'exprimer chez le saumon par des comportements agressifs lors d'une omission alimentaire (Vindas *et al.*, 2014). Dans des groupes de truites soumises pendant 2 mois à un enrichissement cognitif consistant à associer un stimulus conditionnel (diffusion de bulles à heures fixes) à la

6 L'apprentissage social se produit lorsqu'une information est transmise d'un individu à un autre par observation ou interaction.

7 L'habituation est un processus cognitif d'apprentissage non associatif diminuant l'intensité de la réponse comportementale à un stimulus après de multiples expositions à ce stimulus (Lieberman, 2000).

distribution alimentaire, on observe moins de comportements agressifs que lorsque les deux stimuli sont dissociés rendant les repas imprévisibles (Kleiber *et al.*, 2022).

Permettre à l'animal d'anticiper des événements cette fois-ci aversifs (confinement, exposition à l'air) et de se préparer mentalement à leur survenue lui permet d'en réduire la valence négative. Ainsi, des bars ayant appris à prédire un événement négatif ont un niveau de cortisol plasmatique inférieur lorsque l'événement survient, par rapport à des poissons pour lesquels l'événement n'est pas annoncé (Cerqueira *et al.*, 2020).

Afin de permettre aux poissons d'exercer une forme de contrôle sur leur environnement, une pratique consiste à équiper les bassins de self-feeders. Grâce à un conditionnement opérant, les poissons activent une tige qui déclenche la distribution de l'aliment. Les poissons peuvent ainsi s'autoréguler et jouer un rôle actif dans leur programme d'alimentation. L'alimentation à la demande par self-feeders se traduit par une amélioration des performances de croissance chez la truite (Alanärä, 1992) et le bar (Suzuki *et al.*, 2008). De plus, les comportements agressifs, évalués par le nombre de blessures aux nageoires, sont réduits chez le saumon (Noble *et al.*, 2007) et la truite (Suzuki *et al.*, 2008), ce que les auteurs attribuent à l'absence de privation alimentaire et à moins de compétitions souvent observées quand les rations sont distribuées manuellement à heures fixes. Chez le tilapia, l'autocontrôle de l'alimentation diminue les réponses au stress et améliore les réponses immunitaires (Endo *et al.*, 2002).

Donner la possibilité aux poissons d'accéder à une activité physique en modifiant le courant entre également dans cette catégorie d'enrichissements dits occupationnels. Les effets d'une activité physique modérée (vitesse de l'eau : 0,5 à 1,5 fois la longueur du poisson/seconde) sur les performances de croissance ont été démontrés chez des salmonidés (Jobling, 2003; Parker and Barnes, 2014). Par ailleurs, l'exposition de truites à des courants d'intensité variable et à des périodes aléatoires réduit les niveaux de stress et offre à cette espèce un enrichissement biologiquement pertinent, proche de son habitat naturel (Villarreal *et al.*, 2021).

Outre les effets bénéfiques observés sur le comportement, la réponse au stress et certaines fonctions biologiques, l'intérêt des enrichissements cognitifs réside surtout dans le fait que s'engager dans divers challenges cognitifs et acquérir des informations constituent des formes de récompenses en soi (Wood-Gush and Vestergaard, 1989), susceptibles d'induire des émotions positives, y compris chez les poissons (Franks, 2018). Au regard de la réglementation européenne, l'apport d'enrichissements cognitifs est une stratégie de raffinement intéressante à considérer pour proposer aux poissons utilisés à des fins scientifiques des expériences positives tout au long de leur vie.

Limites des enrichissements : solutions et applications

L'enrichissement structurel consistant à introduire des structures complexes dans les bassins peut présenter certains inconvénients

qu'il est cependant possible de contourner. Potentiellement abrasives si elles sont mal conçues ou constituées de matériaux rugueux, certaines structures peuvent blesser les poissons, ce qu'il convient bien sûr d'éviter. Il est donc important d'utiliser des matériaux lisses, proposés par des équipementiers spécialisés, ou poncés correctement s'il s'agit de « fait-maison ». Choisir les éléments d'enrichissements auprès de fournisseurs spécialisés évite aussi le risque d'utiliser des matériaux susceptibles de relarguer dans l'eau des composés chimiques nocifs pour les poissons (phtalate, par exemple).

Si les structures sont simplement posées au fond du bassin, elles peuvent entraver la pêche et augmenter le temps de capture des poissons. L'apport de structures verticales suspendues et facilement amovibles par l'éleveur/expérimentateur pourrait contourner ce problème et permettre la manipulation des poissons sans entraves. En outre, ces structures suspendues, de même que les posters affichés sur le fond simulant la présence de substrats, présentent un grand intérêt, car ils évitent l'accumulation des matières résiduelles que l'on retrouve avec les substrats ou sous les structures posées, pour lesquelles l'entretien doit alors être plus fréquent. Pour les mêmes raisons, la diffusion de bulles, qui ne nécessite qu'un unique tuyau percé ou poreux pour un effet stimulant se propageant à l'ensemble du bassin, semble représenter pour la truite une stratégie d'enrichissement complète (structurel, sensoriel et occupationnel) qui demande peu d'entretien.

Les structures sont souvent suspectées de constituer un réservoir de bactéries pathogènes et d'héberger des ectoparasites réalisant une partie de leur cycle sur les voiles bactériens de tout support présent dans l'eau. Cependant, une communauté microbienne bénéfique introduite par les structures pourrait, au contraire, empêcher le développement de pathogènes grâce à un phénomène de compétition, ce qui expliquerait l'effet positif de l'enrichissement structurel sur la résistance des poissons à certains pathogènes (Karvonen *et al.*, 2021).

Les différentes structures ou objets apportés dans l'environnement peuvent générer de la peur (néophobie) chez certaines espèces comme la truite (Sneddon *et al.*, 2003), même si d'autres comme le poisson-zèbre sont plutôt curieuses et néophiles, c'est-à-dire attirées par la nouveauté (Franks *et al.*, 2023). Cependant, il suffit d'une courte période pour que les truites manifestent de l'intérêt pour les objets proposés et elles finissent par séjourner préférentiellement à leur proximité (Brunet *et al.*, 2022). Des phénomènes d'habituation peuvent également diminuer l'attrait initial des structures (Tarou and Bashaw, 2007). Ainsi, renouveler le type de structures, permettre des périodes de privation suscitant ensuite un regain d'intérêt, ou encore varier régulièrement l'emplacement des objets dans le bassin permettrait de maintenir l'intérêt des animaux dans le temps.

Stratégie d'enrichissement encore peu développée chez les poissons captifs, l'enrichissement cognitif présente, quant à lui, peu d'inconvénients et serait facilement applicable en élevage. Afin de permettre aux poissons de se préparer mentale-

ment aux événements qui surviennent en élevage, les éleveurs pourraient convenir de signaux audibles ou détectables visuellement par tous les poissons concernés par l'évènement. Ces signaux seraient différents selon la valence positive ou négative de la situation.

Afin d'éviter l'apparition indésirable de comportements agressifs observés dans certaines études (Barley and Coleman, 2010 ; Barreto *et al.*, 2011 ; Woodward *et al.*, 2019), le nombre d'éléments introduits dans les bassins et la surface couverte doivent être optimisés selon la biomasse et l'espace disponible.

Conclusion

Comme tous les vertébrés, les poissons sont des êtres sensibles à leur environnement. En accord avec la réglementation, et afin de promouvoir le bien-être des poissons utilisés à des fins scientifiques, le principe du raffinement passe désormais par le devoir de proposer aux poissons des expériences positives. L'enrichissement du milieu de vie est une stratégie de raffinement qui répond à cet objectif, et dont les effets positifs sur les comportements agressifs, la flexibilité comportementale, les réponses au stress, les fonctions biologiques et les capacités cognitives des poissons ont été largement démontrés (Näslund and Johnsson, 2016 ; Arechavala-Lopez *et al.*, 2021 ; Zhang *et al.*, 2023). Les limites mentionnées concernent principalement l'enrichissement structurel. Elles soulignent l'importance de mener une réflexion, en amont, avec tout le personnel impliqué dans le soin aux animaux utilisés à des fins scientifiques (animaliers, concepteurs de projets et membres de la SBEA⁸).

Avant tout, le personnel doit décider des méthodes d'enrichissement du milieu les plus efficaces pour le bien-être des poissons, en tenant compte des contraintes de temps, de ressources et d'espace disponibles. Cette réflexion doit s'appuyer sur les connaissances actuelles des différentes stratégies d'enrichissement du milieu des poissons et sur la biologie de l'espèce considérée. En cas d'ajout d'éléments structurels dans le bassin, il faudra veiller à utiliser des structures non dommageables pour les poissons, faciles à nettoyer et à retirer. Les posters, les structures suspendues et la diffusion de bulles semblent des stratégies à privilégier pour leur facilité d'entretien. Les enrichissements auditifs (musique) ou visuels (lumière bleue pour la truite par exemple, éclairage progressif) sont relativement simples à mettre en place. De même, l'enrichissement cognitif consistant à prévenir les poissons de la survenue d'évènements, et l'enrichissement occupationnel permettant de faire varier l'activité physique des truites en modulant la vitesse du courant, sont des stratégies facilement applicables en conditions d'élevage. Si une espèce grégaire doit être isolée pour les besoins d'une procédure expérimentale, différentes stratégies peuvent être envisagées : miroir, proximité visuelle et/ou olfactive de congénères.

Quels que soient les enrichissements choisis, qu'ils soient alimentaires, sociaux, structurels, sensoriels, cognitifs, ou qu'ils combinent plusieurs catégories, ce principe de raffinement demandé par la directive Européenne 2010/63 répond aux besoins comportementaux, physiologiques et psychologiques des poissons ainsi qu'à leurs attentes, atteignant ainsi le principe de « *positive welfare* ». ■

Références

- Abreu, C.C., Fernandes, T.N., Henrique, *et al.* 2019. Small-scale environmental enrichment and exercise enhance learning and spatial memory of *Carassius auratus*, and increase cell proliferation in the telencephalon: an exploratory study. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research* 52.
- Adron, J.W., 1972. A Design for Automatic and Demand Feeders for Experimental Fish. *ICES Journal of Marine Science* 34, 300-305.
- Agrillo, C., Bisazza, A., 2014. Spontaneous versus trained numerical abilities. A comparison between the two main tools to study numerical competence in non-human animals. *Journal of Neuroscience Methods* 234, 82-91.
- Ahlbeck Bergendahl, I., Salvanes, A.G.V., Braithwaite, V.A., 2016. Determining the effects of duration and recency of exposure to environmental enrichment. *Applied Animal Behaviour Science* 176, 163-169.
- Alanärä, A., 1992. Demand feeding as a self-regulating feeding system for rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in net-pens. *Aquaculture* 108, 347-356.
- Amichaud, O., Lafond, T., Fazekas, G.L., *et al.* 2024. Air bubble curtain improves the welfare of captive rainbow trout fry and fingerlings. *Aquaculture* 586, 740828.
- Arechavala-Lopez, P., Caballero-Froilán, J.C., *et al.* 2020. Enriched environments enhance cognition, exploratory behaviour and brain physiological functions of *Sparus aurata*. *Scientific reports* 10, 1-10.
- ArechavalaLopez, P., CabreraÁlvarez, M.J., Maia, C.M., Saraiva, J.L., 2021. Environmental enrichment in fish aquaculture: A review of fundamental and practical aspects. *Reviews in Aquaculture* 14, 704-728.

8 Structure en charge du bien-être animal, aujourd'hui obligatoire dans tous les Établissements Utilisateurs d'animaux à des fins scientifiques (Directive EU/2010/63)

- Barley, A.J., Coleman, R.M., 2010. Habitat structure directly affects aggression in convict cichlids *Archocentrus nigrofasciatus*. *Current Zoology* 56, 52-56.
- Barreto, R.E., Carvalho, G.G.A., Volpato, G.L., 2011. The aggressive behavior of Nile tilapia introduced into novel environments with variation in enrichment. *Zoology* 114, 53-57.
- Batzina, A., Dalla, C., Papadopoulou-Daifoti, Z., Karakatsouli, N., 2014a. Effects of environmental enrichment on growth, aggressive behaviour and brain monoamines of gilthead seabream *Sparus aurata* reared under different social conditions. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Molecular & Integrative Physiology* 169, 25-32.
- Batzina, A., Dalla, C., Tsopeidakis, A., Papadopoulou-Daifoti, Z., Karakatsouli, N., 2014b. Environmental enrichment induces changes in brain monoamine levels in gilthead seabream *Sparus aurata*. *Physiology & Behavior* 130, 85-90.
- Braithwaite, V.A., Salvanes, A.G.V., 2005. Environmental variability in the early rearing environment generates behaviourally flexible cod: implications for rehabilitating wild populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 272, 1107-1113.
- Brown, C., Davidson, T., Laland, K., 2003. Environmental enrichment and prior experience of live prey improve foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 63, 187-196.
- Brown, C., Laland, K., Krause, J., 2011. *Fish Cognition and Behaviour*, Fish Cognition and Behaviour, Wiley, pp. 1-9.
- Brunet, V., Kleiber, A., Patinote, A., Sudan, et al. 2022. Positive welfare effects of physical enrichments from the nature-, functions- and feeling- based approaches in farmed rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 550, 737825.
- Cañon Jones, H.A., Noble, C., Damsgård, B., Pearce, G.P., 2012. Investigating the influence of predictable and unpredictable feed delivery schedules upon the behaviour and welfare of Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) using social network analysis and fin damage. *Applied Animal Behaviour Science* 138, 132-140.
- Cerqueira, M., Millot, S., Felix, A., Silva, T., et al. 2020. Cognitive appraisal in fish: stressor predictability modulates the physiological and neurobehavioural stress response in sea bass. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 287.
- Chrousos, G.P., 1998. Stressors, Stress, and Neuroendocrine Integration of the Adaptive Response: The 1997 Hans Selye Memorial Lecture. *Annals of the New York Academy of Sciences* 851, 311-335.
- Collymore, C., Tolwani, R.J., Rasmussen, S., 2015. The Behavioral Effects of Single Housing and Environmental Enrichment on Adult Zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* 54, 280-285.
- Crank, K.M., Kientz, J.L., Barnes, M.E., 2019. An Evaluation of Vertically Suspended Environmental Enrichment Structures during Rainbow Trout Rearing. *North American Journal of Aquaculture* 81, 94-100.
- da Silva, M.C., Canário, A.V.M., Hubbard, P.C., Gonçalves, D.M.F., 2021. Physiology, endocrinology and chemical communication in aggressive behaviour of fishes. *Journal of Fish Biology* 98, 1217-1233.
- Dolinsek, I.J., Grant, J.W.A., Biron, P.M., 2007. The effect of habitat heterogeneity on the population density of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* 70, 206-214.
- Endo, M., Kumahara, C., Yoshida, T., Tabata, M., 2002. Reduced stress and increased immune responses in Nile tilapia kept under self-feeding conditions. *Fisheries Science* 68, 253-257.
- Franks, B., 2018. Cognition as a cause, consequence, and component of welfare. *Advances in Agricultural Animal Welfare*, pp. 3-24.
- Franks, B., Gaffney, L.P., Graham, C., Weary, D.M., 2023. Curiosity in zebrafish (*Danio rerio*)? Behavioral responses to 30 novel objects. *Frontiers in Veterinary Science* 9.
- Galhardo, L., Almeida, O., Oliveira, R.F., 2011. Measuring motivation in a cichlid fish: An adaptation of the push-door paradigm. *Applied Animal Behaviour Science* 130, 60-70.
- Gauy, A., Bolognesi, M.C., Martins, G.D., Gonçalves-de-Freitas, E., 2021. Preference and Motivation Tests for Body Tactile Stimulation in Fish. *Animals : an open access journal from MDPI* 11.
- Gauy, A.C.D., Bolognesi, M.C., Gonçalves-de-Freitas, E., 2023. Body Tactile Stimulation Reduces the Effects of High Stocking Density on the Welfare of Nile Tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Fishes* 8.
- Gierszewski, S., Bleckmann, H., Schluessel, V., 2013. Cognitive Abilities in Malawi Cichlids (*Pseudotropheus* sp.): Matching-to-Sample and Image/Mirror-Image Discriminations. *PloS one* 8, e57363.
- Güller, U., Önalın, Ş., Arabacı, M., Karataş, B., Yaşar, M., Küfrevioğlu, Ö.İ., 2020. Effects of different LED light spectra on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): in vivo evaluation of the antioxidant status. *Fish Physiology and Biochemistry* 46, 2169-2180.
- Heydarnejad, M.S., Parto, M., Pilevarian, A.A., 2013. Influence of light colours on growth and stress response of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) under laboratory conditions. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* 97, 67-71.
- Jobling, M., 2003. The thermal growth coefficient (TGC) model of fish growth: a cautionary note. *Aquaculture Research* 34, 581-584.
- Kalueff, A.V., Gebhardt, M., Stewart, A.M., Cachat, J.M., et al. Neuroscience Research, C., 2013. Towards a comprehensive catalog of zebrafish behavior 1.0 and beyond. *Zebrafish* 10, 70-86.
- Karvonen, A., Aalto-Araneda, M., Virtala, A.-M., Kortet, R., et al. 2016. Enriched rearing environment and wild genetic background can enhance survival and disease resistance of salmonid fishes during parasite epidemics. *Journal of Applied Ecology* 53, 213-221.
- Karvonen, A., Rähkä, V., Klemme, I., Ashrafi, R., et al. 2021. Quantity and Quality of Aquaculture Enrichments Influence Disease Epidemics and Provide Ecological Alternatives to Antibiotics. *Antibiotics* 10, 335.
- Kientz, J.L., Crank, K.M., Barnes, M.E., 2018. Enrichment of Circular Tanks with Vertically Suspended Strings of Colored Balls Improves Rainbow Trout Rearing Performance. *North American Journal of Aquaculture* 80, 162-167.
- Kistler, C., Hegglin, D., Wurbel, H., König, B., 2011. Preference for structured environment in zebrafish (*Danio rerio*) and checker barbs (*Puntius oligolepis*). *Applied Animal Behaviour Science* 135, 318-327.
- Kleiber, A., Le-Calvez, J.M., Kerneis, T., Batard, A., et al. 2022. Positive effects of bubbles as a feeding predictor on behaviour of farmed rainbow trout. *Scientific reports* 12, 11368.
- Kleiber, A., Stomp, M., Rouby, M., Ferreira, V.H.B., et al. 2023. Cognitive enrichment to increase fish welfare in aquaculture: A review. *Aquaculture* 575.
- Krebs, E., Barnes, M.E., Nero, P.A., 2016. Covering Rearing Tanks Improves Brown Trout Growth and Feed Conversion. *Agricultural*

Sciences 07, 869-878.

- Krebs, E., Huysman, N., Voorhees, J.M., Barnes, M.E., 2018. Suspended Arrays Improve Rainbow Trout Growth during Hatchery Rearing in Circular Tanks. *International Journal of Aquaculture and Fishery Sciences*, 27-30.
- Krueger, L.D., Thurston, S.E., Kirk, J., Elsaedi, F., *et al.* 2020. Enrichment Preferences of Singly Housed Zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science: JAALAS* 59, 148-155.
- Laubu, C., Louâpre, P., Dechaume-Moncharmont, F.-X., 2019. Pair-bonding influences affective state in a monogamous fish species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286, 20190760.
- Lee, J.S.F., Berejikian, B.A., 2008. Effects of the rearing environment on average behaviour and behavioural variation in steelhead. *Journal of Fish Biology* 72, 1736-1749.
- Lopez-Olmeda, J.F., Noble, C., Sanchez-Vazquez, F.J., 2012. Does feeding time affect fish welfare? *Fish Physiology and Biochemistry* 38, 143-152.
- Luchiarì, A.C., Pirhonen, J., 2008. Effects of ambient colour on colour preference and growth of juvenile rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Journal of Fish Biology* 72, 1504-1514.
- Manteuffel, G., Langbein, J., Puppe, B., 2009. From operant learning to cognitive enrichment in farm animal housing: bases and applicability. *Animal Welfare* 18, 87-95.
- Masud, N., Ellison, A., Pope, E.C., Cable, J., 2020. Cost of a deprived environment - increased intraspecific aggression and susceptibility to pathogen infections. *The Journal of experimental biology* 223.
- McLean, E., 2021. Fish tank color: An overview. *Aquaculture* 530, 735750.
- McVicar, A.H., 1987. Black patch necrosis of the skin of *Solea solea* (L.): the role of sand in prophylaxis and treatment. *Journal of fish diseases* 10, 59-63.
- Mellor, D.J., 2016. Updating Animal Welfare Thinking: Moving beyond the «Five Freedoms» towards «A Life Worth Living». *Animals: an open access journal from MDPI* 6.
- Millidine, K.J., Armstrong, J.D., Metcalfe, N.B., 2006. Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon. *Functional Ecology* 20, 839-845.
- Millot, S., Cerqueira, M., Castanheira, M.F., *et al.* 2014. Use of conditioned place preference/avoidance tests to assess affective states in fish. *Applied Animal Behaviour Science* 154, 104-111.
- Mohadzir, S., Rahmah, S., Rasdi, N.W., Jalilah, M., Abd Ghaffar, M., Chang, Y.M., Tuzan, A.D., Lim, L.S., Liew, H.J., 2022. Intraspecific aggression in the jewel cichlid *Hemichromis bimaculatus* reared under different background colours. *Aquaculture Research* 53, 6407-6413.
- Mork, O.I., Gulbrandsen, J., 1994. Vertical activity of 4 salmonid species in response to changes between darkness and 2 intensities of light. *Aquaculture* 127, 317-328.
- Näslund, J., Johnsson, J.I., 2016. Environmental enrichment for fish in captive environments: effects of physical structures and substrates. *Fish & Fisheries* 17, 1.
- Näslund, J., Rosengren, M., Del Villar, D., Gansel, L., *et al.* 2013. Hatchery tank enrichment affects cortisol levels and shelter-seeking in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 70, 585-590.
- Noble, C., Kadri, S., Mitchell, D.F., Huntingford, F.A., 2007. Influence of feeding regime on intraspecific competition, fin damage and growth in 1+ Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) held in freshwater production cages. *Aquaculture Research* 38, 1137-1143.
- Nordgreen, J., Janczak, A.M., Hovland, A.L., Ranheim, B., Horsberg, T.E., 2010. Trace classical conditioning in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): what do they learn? *Animal Cognition* 13, 303-309.
- North, B.P., Turnbull, J.F., Ellis, T., Porter, M.J., *et al.* 2006. The impact of stocking density on the welfare of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 255, 466-479.
- Ottesen, O.H., Strand, H.K., 1996. Growth, development, and skin abnormalities of halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) juveniles kept on different bottom substrates. *Aquaculture* 146, 17-25.
- Papoutsoglou, S.E., Karakatsouli, N., Skouradakis, C., Papoutsoglou, E.S., *et al.* 2013. Effect of musical stimuli and white noise on rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growth and physiology in recirculating water conditions. *Aquacultural Engineering* 55, 16-22.
- Parker, T.M., Barnes, M.E., 2014. Rearing Velocity Impacts on Landlocked Fall Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) Growth, Condition, and Survival. *Open Journal of Animal Sciences* 4, 9.
- Paško, L., 2010. Tool-like behavior in the sixbar wrasse, *Thalassoma hardwicke* (Bennett, 1830). *Zoo Biol* 29, 767-773.
- Pounder, K.C., Mitchell, J.L., Thomson, J.S., Pottinger, T.G., *et al.* 2016. Does environmental enrichment promote recovery from stress in rainbow trout? *Applied Animal Behaviour Science* 176, 136-142.
- Räihä, V., Sundberg, L.R., Ashrafi, R., Hyvärinen, P., *et al.* 2019. Rearing background and exposure environment together explain higher survival of aquaculture fish during a bacterial outbreak. *Journal of Applied Ecology* 56, 1741-1750.
- Roberts, L.J., Taylor, J., Garcia De Leaniz, C., 2011. Environmental enrichment reduces maladaptive risk-taking behavior in salmon reared for conservation. *Biological Conservation* 144, 1972-1979.
- Rosburg, A.J., Fletcher, B.L., Barnes, M.E., Trefl, C.E., Bursell, B.R., 2019. Vertically-Suspended Environmental Enrichment Structures Improve the Growth of Juvenile Landlocked Fall Chinook Salmon. *International Journal of Innovative Studies in Aquatic Biology and Fisheries* 5.
- Rosengren, M., Kvingedal, E., Naslund, J., Johnsson, J.I., Sundell, K., 2017. Born to be wild: effects of rearing density and environmental enrichment on stress, welfare, and smolt migration in hatchery-reared Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74, 396-405.
- Salvanes, A.G., Moberg, O., Ebbesson, L.O., Nilsen, T.O., *et al.* 2013. Environmental enrichment promotes neural plasticity and cognitive ability in fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280, 20131331.
- Schirmer, A., Jesuthasan, S., Mathuru, A.S., 2013. Tactile stimulation reduces fear in fish. *Frontiers in behavioral neuroscience* 7.
- Schroeder, P., Jones, S., Young, I.S., Sneddon, L.U., 2014. What do zebrafish want? Impact of social grouping, dominance and gender

on preference for enrichment. *Laboratory Animals* 48, 328-337.

Sen Sarma, O., Frymus, N., Axling, F., Thörnqvist, P.O., *et al.* 2023. Optimizing zebrafish rearing-Effects of fish density and environmental enrichment. *Frontiers in behavioral neuroscience* 17.

Sheenaja, K.K., Thomas, K.J., 2011. Influence of habitat complexity on route learning among different populations of climbing perch (*Anabas testudineus* Bloch, 1792). *Marine & Freshwater Behaviour & Physiology* 44, 349.

Smith, A., Gray, H., 2011. Goldfish in a tank: the effect of substrate on foraging behaviour in aquarium fish. *Animal Welfare* 20, 311-319.

Sneddon, L.U., 2003. The evidence for pain in fish: the use of morphine as an analgesic. *Applied Animal Behaviour Science* 83, 153-162.

Sneddon, L.U., 2015. Pain in aquatic animals. *The Journal of experimental biology* 218, 967-976.

Sneddon, L.U., Braithwaite, V.A., Gentle, M.J., 2003. Novel object test: Examining nociception and fear in the rainbow trout. *Journal of Pain* 4, 431-440.

Spence, R., Magurran, A.E., Smith, C., 2011. Spatial cognition in zebrafish: the role of strain and rearing environment. *Animal Cognition* 14, 607-612.

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, 145-171.

Strand, D.A., Utne-Palm, A.C., Jakobsen, P.J., Braithwaite, V.A., Jensen, K.H., Salvanes, A.G.V., 2010. Enrichment promotes learning in fish. *Marine Ecology Progress Series* 412, 273-282.

Suzuki, K., Mizusawa, K., Noble, C., Tabata, M., 2008. The growth, feed conversion ratio and fin damage of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* under self-feeding and hand-feeding regimes. *Fisheries Science* 74, 941-943.

Tarou, L.R., Bashaw, M.J., 2007. Maximizing the effectiveness of environmental enrichment: Suggestions from the experimental analysis of behavior. *Applied Animal Behaviour Science* 102, 189-204.

Thomassen, J.M., Fjæra, S.O., 1991. Use of light signalling before feeding of salmon (*Salmo salar*). *Aquacultural Engineering* 10, 65-71.

Thlusty, M.F., Andrew, J., Baldwin, K., Bradley, T.M., 2008. Acoustic conditioning for recall/recapture of escaped Atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture* 274, 57-64.

Torrezani, C.S., Pinho-Neto, C.F., Miyai, C.A., Sanches, F.H.C., Barreto, R.E., 2013. Structural enrichment reduces aggression in *Tilapia rendalli*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 46, 183-190.

Tort, L., 2011. Stress and immune modulation in fish. *Developmental and comparative immunology* 35, 1366-1375.

Villarroel, M., de la Lama, G.C., Bermejo-Poza, R., Pérez, C., Chávarri, E.G.D., Torrent, F., De la Fuente, J., 2021. Effects of Randomly Fired Underwater Currents as an Occupational Enrichment Program in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Water* 13.

Vindas, M.A., Johansen, I.B., Vela-Avitua, S., Norstrud, K.S., Aalgaard, M., Braastad, B.O., Hoglund, E., Overli, O., 2014. Frustrative reward omission increases aggressive behaviour of inferior fighters. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 281.

von Krogh, K., Sorensen, C., Nilsson, G.E., Overli, O., 2010. Forebrain cell proliferation, behavior, and physiology of zebrafish, *Danio rerio*, kept in enriched or barren environments. *Physiology & Behavior* 101, 32-39.

Wafer, L.N., Jensen, V.B., Whitney, J.C., Gomez, T.H., *et al.* 2016. Effects of Environmental Enrichment on the Fertility and Fecundity of Zebrafish (*Danio rerio*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science : JAALAS* 55, 291-294.

Webster, M.M., Hart, P.J.B., 2004. Substrate discrimination and preference in foraging fish. *Animal Behaviour* 68, 1071-1077.

Wood-Gush, D.G.M., Vestergaard, K., 1989. Exploratory behavior and the welfare of intensively kept animals. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 2, 161-169.

Woodward, M.A., Winder, L.A., Watt, P.J., 2019. Enrichment Increases Aggression in Zebrafish. *Fishes*, 22.

Zhang, Z.H., Lin, W.H., Li, Y.Q., Yuan, X.Y., *et al.* 2023. Physical enrichment for improving welfare in fish aquaculture and fitness of stocking fish: A review of fundamentals, mechanisms and applications. *Aquaculture* 574.



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-SA). <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « NOV'AE », la date de sa publication et son URL.