Institutional Repository - Research Portal
Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche
researchportal.unamur.be
University of Namur

RESEARCH OUTPUTS / RÉSULTATS DE RECHERCHE

Éthologie générale

Giffroy, Jean-Marie; Paquay, Raymond

Publication date:
1994

Link to publication

Citation for pulished version (HARVARD):
Giffroy, J-M & Paquay, R 1994, *Éthologie générale*.

General rights
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy
If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Download date: 03. Jul. 2025

FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX

NAMUR

DEPARTEMENT DE MEDECINE VETERINAIRE

ETHOLOGIE

GENERALE

1994-95

J.-M. GIFFROY *R. PAQUAY*

CHAPITRE 1

INTRODUCTION, HISTORIQUE et GENERALITES

I. INTRODUCTION

Le mot "**éthologie**" a été introduit en 1.801 par Geoffroy Saint-Hilaire. Il vient du grec ηθος qui signifie moeurs, coutume, habitude et de λογος qui veut dire science, étude. C'est donc la science des moeurs de l'homme et des animaux.

L'éthologie consiste en une étude descriptive et interprétative du comportement de l'être vivant dans son milieu. Elle se base donc sur l'observation et sur l'expérimentation.

On définit un comportement comme étant un mouvement ou une attitude du corps résultant de l'interaction entre l'individu d'une part et son environnement externe ou interne d'autre part.

Il ne faut pas confondre éthologie et **éthique**. Les deux mots ont la même racine. L'éthique (ou morale) est la science du bien et du mal; elle définit un ensemble de règles de conduite découlant d'une conception philosophique donnée *(morale chrétienne, morale laïque...)*. Tandis que l'éthologie décrit et analyse le comportement; l'éthique émet un jugement de valeur sur le comportement, déterminant ainsi s'il est bon ou mauvais.

Il ne faut pas non plus confondre éthologie et **écologie** (du grec οικος : maison) qui est l'étude des milieux où vivent les êtres vivants et l'étude des rapports entre ces êtres et leur environnement.

L'**étiologie** (du grec αιτια : cause) est l'étude des causes d'un phénomène, *d'une maladie par exemple*.

L'**ethnographie** (du grec εθνος : peuple) est l'étude descriptive des races animales.

Certains considèrent que l'éthologie et la **psychologie animale** forment une seule et même science. D'autres réservent à l'éthologie l'étude descriptive et analytique du comportement et voient dans la psychologie animale une approche plus expérimentale des phénomènes.

Les comportements d'une espèce animale ne sont pas semblables à ceux d'une autre espèce; ils dépendent des particularités anatomiques et physiologiques de chacune.

Ils sont contrôlés par divers systèmes; principalement le système nerveux et les glandes endocrines.

L'étude de l'évolution des espèces montre que la sélection naturelle a modifié au cours des millénaires la structure *(organes, tissus...)* et le fonctionnement *(physiologie, immunologie, comportement...)* des organismes vivants de telle sorte que seuls ont survécu les êtres qui étaient adaptés aux conditions de vie du lieu et du moment.

L'**adaptation** consiste dans le maintien de l'équilibre entre un organisme et son environnement par le biais d'interactions réciproques.

Les organismes vivants sont des systèmes autorégulés, c'est-à-dire des systèmes capables de maintenir par eux-mêmes leur équilibre. La réaction d'un organisme vivant en réponse à son environnement modifie cet environnement; ce qui, à son tour, provoque un effet sur l'organisme. La science des systèmes autorégulés est la **cybernétique.**

Le comportement est l'un des moyens dont dispose l'individu pour s'adapter aux conditions environnementales qu'il rencontre. Cette adaptation est active et rapide dans le cas du comportement et non pas passive comme, par exemple, dans le cas d'une modification de structure. Elle est, en principe, favorable à la survie de l'individu lui-même *(comportement alimentaire)* ou à celle de son espèce *(comportement reproducteur)*. En fait, la finalité ultime

d'un comportement est de donner la plus grande chance de survie aux gènes de l'individu.

L'ancêtre des canidés a donné naissance à différentes espèces dont la taille et la structure sont sensiblement identiques : les loups, les chacals, les renards.

Ce qui distingue ces espèces, c'est la faculté qu'ont les individus de communiquer avec leurs semblables et, grâce à cette faculté plus ou moins développée, de former des groupes organisés plus ou moins importants. Plus la communication est développée, plus le comportement social est élaboré, plus grande est la cohésion des groupes formés et plus nombreux sont les animaux dans un groupe. Chacune des espèces de canidés se nourrit en capturant des proies dont le format est fort différent

Nous voyons ainsi que le renard, animal solitaire, capture des animaux plus petits que lui (insectes, rongeurs). Le loup qui n'est pas beaucoup plus volumineux que le renard mais qui est un animal social disposant de moyens de communication bien perfectionnés forme de grands groupes, les meutes. Une meute peut capturer un élan de 500 kg, donc beaucoup plus grand qu'un loup, grâce à la coopération de tous ses membres. Les autres espèces de canidés ont des comportements sociaux intermédiaires entre ces deux types extrêmes. Les canidés se sont donc adaptés, au cours de l'évolution, à une particularité de leur environnement (la taille des proies) en inventant toute une série d'espèces de taille à peu près semblable, mais de comportement social différent.

Une famille voisine, celle des félidés, comprend des animaux qui sont les prédateurs d'espèces de tailles également différentes. Dans ce cas, l'adaptation des espèces prédatrices ne s'est pas faite par le comportement mais par la modification de la taille : le chat (3 kg) tue des souris; le léopard (50 kg) tue des veaux et le tigre (300 kg) tue des buffles. Tous chassent seuls.

Un autre exemple peut être trouvé dans la comparaison entre les comportements alimentaires du bovin et du cheval. Le bovin enroule la touffe d'herbe autour de la langue, il l'arrache et l'avale en la mastiquant grossièrement. Le cheval saisit la touffe entre les lèvres et la coupe avec les dents incisives; il mastique et enfin avale. La quantité d'herbe prise par unité de temps est beaucoup plus grande chez le bovin que chez le cheval. On explique cette différence de la façon suivante : le cheval a des aptitudes motrices importantes : il peut courir très vite; il peut donc se permettre de manger lentement sans risque de se faire capturer par des prédateurs. Le bovin, par contre, est moins rapide à la course; il réduit donc le plus possible le temps de préhension de ses aliments pendant lequel il est vulnérable (signalons dès à présent que le bovin complète par la rumination la mastication effectuée par les monogastriques lors de la préhension). Ces deux espèces ont chacune un comportement alimentaire particulier, adapté à leurs aptitudes locomotrices.

La comparaison entre la relation mère-jeune dans ces deux mêmes espèces. nous fournit un troisième exemple. Le poulain est un "follower" : il suit sa mère lors de tous ses déplacements; le lien mère-jeune est très étroit. Le veau est un "lyer"; cela signifie qu'il reste couché, la plupart du temps, en compagnie des autres veaux du troupeau; à cet égard, le lien mère-jeune est moins étroit. Les naissances dans l'espèce chevaline se font au printemps; dans l'espèce bovine, elles ont lieu à n'importe quelle période de l'année. Les veaux, étant des lyers, peuvent rester abrités lorsque les conditions climatiques sont défavorables. Les poulains, naissant à la belle saison, peuvent se permettre de suivre leur mère dans ses déplacements. Le comportement des nouveau-nés de ces deux espèces est donc adapté au mode de reproduction particulier à chacune d'entre elles.

La **démarche éthologique** peut être décomposée en quatre éléments :

- l'étude de la cause immédiate (stimulations internes et externes) du comportement étudié : pourquoi l'animal effectue-t-il ce comportement et pourquoi le fait-il à ce moment précis?

- l'étude du développement de ce comportement : comment se fait-il que l'animal soit développé au point d'avoir l'opportunité et la possibilité d'adopter ce comportement ?
- l'étude de la finalité du comportement : qu'est-ce que ce comportement apporte à l'animal? A quoi lui sert-il ?
- la comparaison entre le comportement étudié et celui effectué par un animal d'une autre espèce dans des conditions similaires : pourquoi un animal atteint-il son but en choisissant ce comportement alors qu'un deuxième en choisit un autre?

Un comportement, selon son **mode de développement**, peut être d'origine phylogénique ou ontogénique.

Un comportement d'origine **phylogénique** est un comportement qui s'est développé au cours de l'évolution de l'espèce considérée (du grec φυλον : espèce). C'est un **comportement inné** ou **instinctif**; il est présent à la naissance (comportement inné proprement dit) ou potentiellement présent à la naissance (comportement instinctif non inné).

Dès la naissance, le poussin court, boit, becquette, gratte la terre, pousse des cris s'il est éloigné de sa mère.

Lorsqu'ils sont adultes, les oiseaux construisent un nid au printemps.

Le comportement inné est transmis de génération en génération (héréditaire) et est soumis aux lois de la génétique. Il est présent chez tous les individus d'une même espèce (ou, dans une espèce donnée, chez les individus du même sexe ou du même âge).

Par contre, d'autres comportements sont d'origine **ontogénique**; un tel comportement s'est développé au cours de la vie d'un individu particulier (du grec οντος : être) et est propre à celui qui l'a acquis. Un **comportement appris** est le résultat de l'expérience et l'aboutissement d'un processus d'apprentissage.

Un chien s'agite, dès qu'il entend le bruit de la voiture de son maître qui rentre du travail.

Chez les espèces animales les moins évoluées, la majorité des comportements sont des comportements innés. Par contre, chez les espèces les plus élevées dans l'échelle évolutive, la part du comportement appris est prépondérante

Chez l'homme universitaire, l'apprentissage dure 25-30 ans et se poursuit durant toute la vie professionnelle.

De plus, chez les espèces évoluées, les comportements innés sont souvent modifiés (adaptés, perfectionnés...) par l'apprentissage (voir plus loin).

Les comportements humains (et aussi, dans une certaine mesure, les comportements animaux) sont également sous la dépendance des processus cognitifs, émotionnels, symboliques etc...

II. HISTORIQUE

Le comportement des animaux a intéressé l'homme depuis toujours, pour des raisons scientifiques et pour des raisons utilitaires. A l'époque préhistorique, l'espèce humaine était prédatrice de certaines espèces animales et constituait une proie pour d'autres. Dès ces temps reculés, l'étude des comportements animaux était donc déjà bien utile!

La description et l'interprétation des moeurs des animaux ont fait l'objet de nombreuses recherches dont les traces remontent à l'Antiquité. Ces premières observations faisaient principalement état de considérations philosophiques.

L'étude objective et méthodique a débuté au 19ème siècle. Différents courants d'interprétation se sont succédé; chacun expliquait le comportement à partir d'une de ses

composantes.

Selon le **courant instinctiviste** ou **vitaliste** (Fabre), l'instinct planifie toute la vie de l'animal. Celui-ci est conduit inexorablement vers un but qu'il ne connaît pas. Tous les comportements sont innés. On définit l'instinct comme un programme de comportement inscrit dans les gènes qui pousse l'individu à des actions stéréotypées généralement utiles à la conservation de l'espèce.

Pour le **courant mécaniste** (Loeb, Bechterev), chaque comportement, même le plus complexe, constitue une suite de réflexes ou réactions automatiques et involontaires dont le point de départ est constitué par des stimuli recueillis au niveau des organes des sens. Un ensemble de mêmes stimuli conduit normalement au même comportement, que celui-ci soit adapté ou non. Les êtres vivants réagissent mécaniquement et, comme des machines, fonctionnent conformément aux lois de la physique.

Les **behavioristes** (Watson, Thorndike et Skinner) considèrent que le répertoire comportemental est acquis progressivement durant le développement de l'individu, à partir de quelques comportements. Ils expliquent tous les comportements par les mécanismes de l'apprentissage. L'apprentissage est la réception d'informations et leur stockage dans la mémoire, informations auxquelles l'individu peut faire appel pour l'exécution d'une action adéquate. Certains behavioristes ont été jusqu'à nier l'existence de comportements innés, même chez les animaux.

Les courants précédents ont négligé les observations en milieu naturel; leurs théories, échafaudées sur des expériences en laboratoire, sont parfois trop éloignées de la réalité. Le **courant néo-instinctiviste** ou **objectiviste** (Lorenz et Tinbergen) s'est attaché à établir des éthogrammes, c'est-à-dire l'inventaire le plus complet et le plus exact possible des comportements d'une espèce dans un environnement naturel. Outre ce travail descriptif, il enregistre l'enchaînement logique entre les comportements et étudie l'ontogenèse des comportements. L'approche est plus globale et plus synthétique, moins analytique que celles des courants précédents.

Le comportement est expliqué par la complémentarité entre le réflexe, l'instinct et l'apprentissage.

L'éthologie d'aujourd'hui est une science en pleine expansion; elle est **pluridisciplinaire** : elle utilise les concepts et les méthodes élaborées par la neurophysiologie, la psychologie, la génétique, l'endocrinologie, la chronobiologie, l'écologie, la sociobiologie...

III. NOTIONS GENERALES

Nous avons défini un **comportement** comme un mouvement ou une attitude particulière du corps (posture) qui résulte de l'interaction entre l'individu et son milieu externe ou son milieu interne. Le comportement, c'est tout ce qu'un animal est ou fait.

Dans ce contexte, une modification du milieu a reçu le nom de "stimulus"; tandis que le comportement qui en résulte est appelé "réponse".

On remarque que le comportement est un phénomène dynamique car il a généralement, à son tour, une action sur le milieu.

Piaget, dans cette perspective, définit le comportement comme l'ensemble des actions que les organismes effectuent sur leur milieu extérieur pour en modifier les états ou pour changer leur propre situation par rapport à lui.

On appelle **éthogramme** l'inventaire le plus complet possible des comportements innés propres à une espèce animale effectués dans son milieu naturel. Faire un éthogramme est donc une démarche descriptive.

En ce qui concerne un certain nombre d'espèces, il est difficile ou impossible de faire

des observations en milieu naturel. Pour les animaux domestiques qui, depuis de nombreuses générations, ont vécu dans un environnement façonné par l'homme, les observations se feront dans des conditions d'élevage ou de laboratoire etc...

Chaque comportement peut être divisé en une série de patrons-moteurs. Un **patron-moteur** est une unité de comportement *(posture, mouvement du corps ou d'un segment du corps...)* appartenant à un registre d'activités particulier *(préhension des aliments, accouplement...)* prenant place dans une séquence d'actes et caractérisé par sa forme, son intensité, sa fréquence et son orientation.

Le comportement alimentaire des bovins comprend plusieurs patrons-moteurs dont l'un consiste dans le fait de brouter, un autre, dans celui de ruminer...

On classe les différents comportements dans des **systèmes comportementaux**. Un système comportemental regroupe tous les patrons-moteurs ayant une même fonction. Plusieurs classements existent; en fait, aucun n'est parfait car beaucoup de patrons-moteurs appartiennent à plusieurs systèmes.

Le jeu peut être classé dans le comportement social mais il appartient aussi au comportement néo-natal qui lui-même fait partie du comportement reproducteur.

Citons dès maintenant le classement qui est utilisé pour la seconde partie du cours :

Le **comportement exploratoire** est le comportement par lequel un animal se déplace dans un nouvel environnement et prend contact avec les éléments animés et inanimés inconnus qui le composent, en l'absence de toute motivation particulière immédiate *(faim, soif...)*. Il est plus développé chez le jeune animal que chez l'adulte.

Le **comportement alimentaire** consiste en la recherche et l'ingestion des aliments.

Chez les carnivores, la recherche des aliments constitue le comportement de prédation.

Le **comportement dipsique** consiste en la recherche et l'ingestion de la boisson.

Le **comportement éliminatoire** est la façon par laquelle sont émises les matières fécales et l'urine. Ce comportement peut intervenir dans la communication entre les individus.

Le **comportement social** est constitué par toute interaction qui n'a pas de fonction reproductrice entre deux ou plusieurs animaux. Il comprend les concepts de territoire, de socialisation (développement du comportement social), de communication entre individus, de ritualisation, de comportement agonistique, d'agressivité, de hiérarchie, de guidage, de relation préférentielle, de facilitation sociale, de structure sociale...

Le **comportement reproducteur** comprend le comportement sexuel, la construction du nid, l'accouchement, le comportement maternel et/ou paternel, le comportement néo-natal (ce dernier, de même que le comportement du foetus, pouvant entrer dans l'étude du développement du comportement si on l'étudie de façon particulière).

Le **comportement de toilette** est la manière dont les animaux apportent des soins à la surface de leur corps *(par léchage, par grattage, etc.)*. On le nomme parfois épouillage car il a été d'abord observé chez les singes chez qui il se traduit par la recherche individuelle ou réciproque des parasites cutanés; le terme anglais "grooming" est aussi plus employé. le comportement de toilette peut avoir une signification sociale.

Le **comportement veille-sommeil** répartit les périodes d'activité et de repos.

Le **comportement thermorégulateur** permet à l'animal de maintenir constante sa

température corporelle.

Un **stimulus** est une modification réversible du milieu externe de l'individu (stimulation exogène) ou de son milieu interne (stimulation endogène) engendrant au-dessus d'un certain seuil, une ou des excitations sensitives aptes, dans certaines conditions, à déclencher, à favoriser ou à orienter une réponse.

Les **stimulations exogènes** ou **externes** proviennent de l'environnement inanimé *(température, durée de la journée, vent sec, nourriture, abri, clôture...)* ou de l'environnement animé *(animaux de la même espèce ou d'une autre espèce : proie, prédateur, homme).*

Les stimuli sont perçus au niveau d'un organe récepteur sensoriel *(oeil, oreille, peau...)* qui transforme l'excitation sensitive en influx nerveux et la transmet au système nerveux central (moelle épinière et cerveau). Remarquons que les différentes espèces animales possèdent chacune des aptitudes sensorielles particulières et différentes des autres espèces.

L'homme est capable de percevoir des sons à condition que leur fréquence soit inférieure à 20.000 Hz; le chien lui, entend des sons d'une fréquence supérieure à 60.000 Hz.

L'univers sensoriel d'une espèce est seulement une fraction limitée de la globalité des stimulations. On a appelé **"umwelt"** l'ensemble des stimulations qu'une espèce animale est physiologiquement capable de percevoir dans son environnement.

De plus, en fonction de ses expériences, de ses motivations et de son comportement du moment, chaque individu, par un processus d'**attention**, effectue une sélection, une filtration parmi les informations constituant son umwelt.

Remarquons que certains stimuli exogènes proviennent des animaux eux-mêmes; ils consistent en des structures morphologiques spéciales, des substances odoriférantes, des manifestations sonores, des mouvements ou des postures particulières. Ils constituent des moyens de communication entre individus et ont reçu le nom de **stimuli sociaux**.

Le plumage de paon mâle, les phéromones particulières (voir plus loin) émises par la truie en chaleurs, le pépiement du poussin nouveau-né, le fait de remuer la queue chez le chien, la mimique faciale particulière du cheval qui menace son voisin d'écurie, le sourire, les insignes et les uniformes chez l'homme sont des stimuli sociaux.

Les **stimulations endogènes** proviennent de l'individu lui-même.

Certaines stimulations endogènes peuvent être perçues par des récepteurs sensitifs internes; elles sont physiques *(vacuité stomacale, réplétion vésicale)* ou chimiques *(diminution du pH sanguin, augmentation de la concentration sanguine de glucose ou de CO_2).*

D'autres stimulations sont hormonales *(augmentation de la sécrétion des oestrogènes ou de la prolactine).*

Enfin, elles peuvent également être liées aux rythmes biologiques *(rythme nycthéméral, rythme saisonnier...)*

Le concept de **motivation** correspond à la disposition à accomplir un comportement déterminé. Plusieurs auteurs regroupent sous cette dénomination l'ensemble des stimulations endogènes.

Une motivation élevée correspond à une **pulsion**, ensemble des forces incitant à une action et conduisant à un état spécifique de tension interne.

Le **seuil** est l'intensité minimale que doit avoir un stimulus pour qu'une réponse puisse être observée.

CHAPITRE 2

LE COMPORTEMENT INNE

I. DEFINITION ET FONCTION

Dans le répertoire comportemental d'une espèce animale, on observe des mouvements constants dans leur expression et bien identifiables, que les animaux n'ont pas besoin d'apprendre.

Ces mouvements sont des caractères spécifiques de cette espèce; ils sont présents chez tous les individus.

Ils sont stéréotypés, c'est-à-dire constitués d'une suite rigide de gestes élémentaires enchaînés l'un à l'autre; cette séquence est toujours effectuée de la même manière.

Il s'agit donc d'une sorte de savoir héréditaire inné, génétiquement fixé.

Ces mouvements constituent le **comportement inné**; ils sont aussi appelés mouvements instinctifs ou schèmes comportementaux ou encore coordinations héréditaires (en anglais, fixed action patterns).

Il a été signalé plus haut que, si certains comportements innés sont présents dès la naissance, d'autres apparaissent plus tard, au fur et à mesure de la maturation de l'individu. Il est d'ailleurs plus exact de parler de **comportement instinctif** que de comportement inné.

Le répertoire comportemental inné de l'écureuil comprend le fait d'enterrer des noisettes.

La pie-grièche arrache instinctivement le dard des abeilles qu'elle capture. De plus, cet oiseau a une connaissance innée des espèces munies d'un dard.

Certains comportements innés, une fois qu'ils sont déclenchés, continuent à être exécutés jusqu'à leur terme, même si les stimuli qui les ont initiés sont disparus.

Lorsque le comportement de roulement de l'oeuf est déclenché chez l'oie (voir plus loin), les mouvements continuent, même si l'oeuf est enlevé.

Remarquons que certaines espèces sont très semblables morphologiquement et ne peuvent être distinguées sur le terrain que par des particularités comportementales spécifiques.

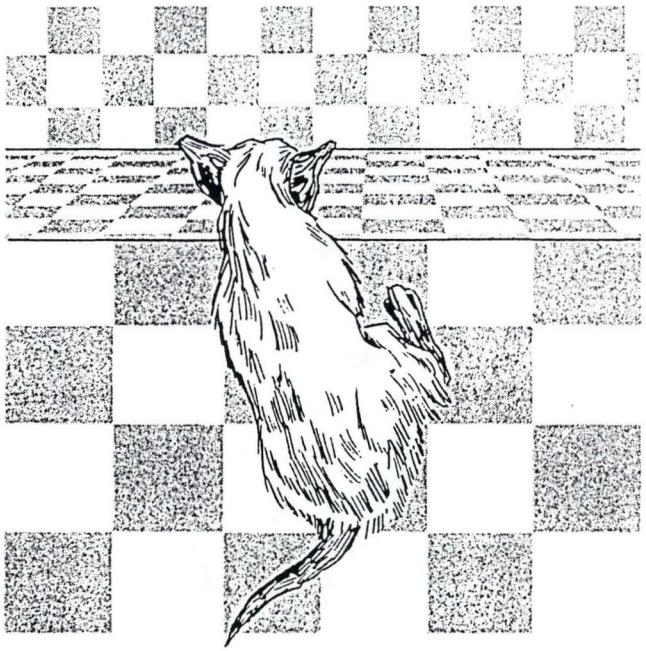
Les différentes espèces de pouillots ne peuvent être identifiées que par le chant.

La **fonction** du comportement inné est la conservation de l'individu et la maximalisation de son potentiel reproductif. L'instinct économise le temps, l'énergie et les erreurs nécessaires à l'apprentissage. Le comportement inné a été développé et acquis au cours de l'évolution de l'espèce dont il constitue une sorte de "mémoire" transmise par les lointains ancêtres de génération en génération.

Le mouvement de recul devant le vide est un comportement inné qui permet d'épargner la vie des jeunes animaux.

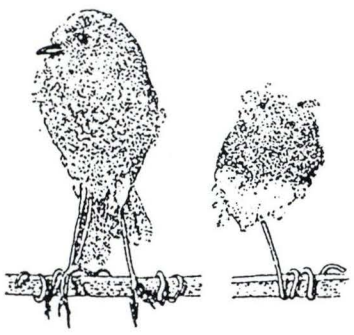
Remarquons que, de la même manière que certains caractères structurels ou fonctionnels *(l'appendice, chez l'homme)*, il peut arriver que certains comportements innés n'aient aucune utilité dans les conditions que rencontre un animal à un moment donné; il peut arriver aussi qu'ils soient défavorables.

Cela est contraire à leur fonction habituelle qui est d'adapter.



Young and inexperienced cat at a visual cliff. Although the animal has had no experiences with a precipice, which is here also covered by a glass plate, it hesitates at the edge. (After E. Gibson and R. Walk in P. R. Marler and W. J. Hamilton, 1966.)

Figure 2. 1 : Peur innée du vide chez le chaton (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).



Two robin models. *Left:* A stuffed young bird without red breast feathers; *right:* a bundle of red feathers. (After D. Lack, 1943.)

Figure 2. 2 : Leurres de rouge-gorge : oiseau brun empaillé et touffe de plumes rouges (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

Un chien, avant de se coucher dans l'herbe, tourne plusieurs fois sur lui-même afin de l'aplatir; il effectue aussi ce comportement avant de se coucher sur un plancher.

Un comportement complexe peut être constitué par un enchaînement de patrons-moteurs innés où l'exécution de l'un d'eux fait apparaître le stimulus-clé déclenchant celui qui le suit dans la chaîne et ainsi de suite.

La construction du nid chez les oiseaux est un enchaînement de patrons-moteurs consistant en la recherche de l'endroit favorable, la collecte des matériaux, l'assemblage de ces matériaux etc...

La prédation chez le chat est une chaîne comprenant la localisation de la proie, l'approche, la poursuite, la capture, la mise à mort etc...

Nous avons défini plus haut le comportement inné en le distinguant du comportement appris. Pour déterminer expérimentalement si un comportement est inné ou appris, on effectue des **expériences de déprivation** : élevage d'animaux en isolement, dans un milieu appauvri, sans aucune stimulation qui permettrait un apprentissage. Tous les comportements produits dans ces conditions ne peuvent qu'être innés.

Un chaton de 4 semaines qui n'a jamais expérimenté une chute s'immobilise devant un espace vide recouvert d'une vitre (figure 2. 1) alors qu'un rat placé dans les mêmes conditions continue sa progression.

Les expériences de déprivation sont aussi appelées **expériences de Kaspar Hauser** en souvenir de cet habitant de Nuremberg qui a vécu une privation de stimuli comparable. Pour des raisons faisant encore l'objet d'un débat entre historiens, il a vécu jusqu'à l'âge de 17 ans, seul, dans une pièce exiguë et sombre, sans voir ni entendre un être humain; pendant son sommeil, on lui apportait du pain et de l'eau. Lorsque son existence a été connue, il ne savait pas parler, il pouvait à peine marcher, craignait la lumière et ne s'alimentait que de pain et d'eau. Il est mort peu de temps après.

Les expériences de déprivation sont irréalisables de façon idéale car il n'est pas possible d'élever des animaux complètement sans expérience; elles permettent seulement une approche du problème sans donner de certitudes.

II. STIMULI-CLES

Parmi tous les stimuli que perçoivent les organes des sens d'un animal, certains - relativement peu - sont capables de déclencher des comportements innés. Ils ont reçu les noms de **stimulus-clé** ou **stimulus déclencheur inné** (S.D.I.) ou encore **stimulus-signal**.

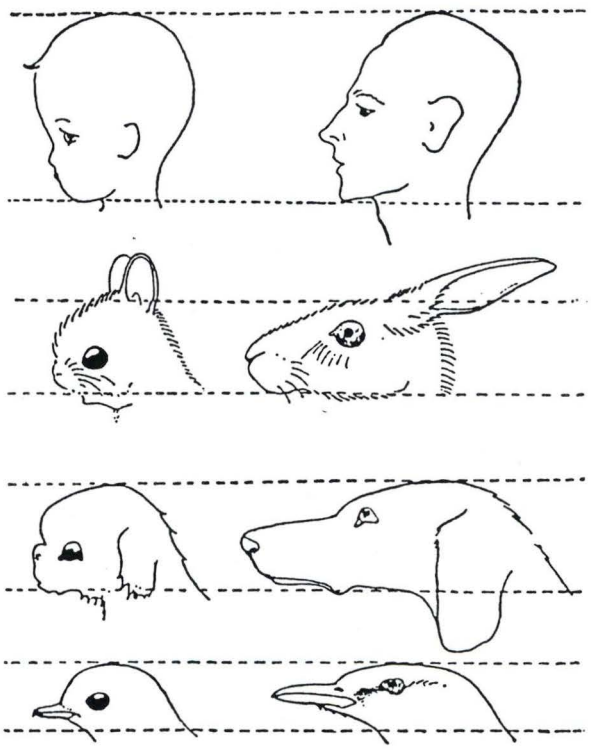
Chez le chat, tout objet qui se met brusquement en mouvement déclenche le comportement inné de capture.

Les caractéristiques des stimuli-clés peuvent être déterminées au moyen de la **méthode des leurres**. Des objets simulant le stimulus-clé naturel sont présentés à l'animal et on observe s'ils déclenchent le comportement inné. On les modifie alors dans leur couleur, leur taille, leur forme, leur contraste etc... jusqu'à pouvoir déterminer avec précision les caractéristiques minimales et celles qui sont les plus efficaces.

Le rouge-gorge au printemps attaque tout oiseau mâle de son espèce qui pénètre dans les limites de son territoire.

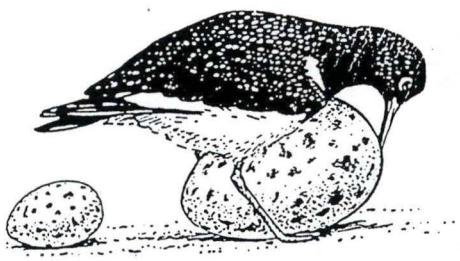
Il attaque aussi une boule de laine rouge immobile ou une touffe de plumes rouges immobile à condition que la taille de ces leurres soit équivalente à la sienne.

Par contre, il est indifférent à un oiseau empaillé d'une teinte autre que rouge



"Baby schema" of man. *Left:* Head proportions that are generally considered to be "cute"; *right:* adult forms, which do not activate the drive to care for the young (brood care). (From K. Lorenz, 1943.)

Figure 2. 3 : Stimuli-clés du comportement maternel humain (à gauche) (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).



Supernormal models: the oyster catcher tries to roll a giant egg into its nest. The bird prefers it to its own normal-sized one. (After N. Tinbergen, 1951.)

Figure 2. 4 : L'oeuf de goéland, stimulus supra-normal chez l'huitrier-pie (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

(figure 2. 2).

Les canetons becquettent le bec de leur mère. Celle-ci régurgite alors de la nourriture.

Ce comportement inné du jeune oiseau n'est déclenché que si le bec de la cane présente les caractéristiques suivantes : être vertical, avoir une largeur de 9 mm, effectuer des mouvements de translation verticale d'une fréquence de 80 par minute environ, être contrasté et, si possible, être foncé par rapport à l'arrière-fond, enfin, être maintenu à la hauteur des yeux du caneton.

Dans ces conditions, le bec de la cane constitue un stimulus-signal pouvant déverrouiller le comportement inné de becquetage du caneton.

Le comportement de protection de la poule est déclenché par le cri de détresse d'un poussin et non par la vue d'un poussin en difficulté.

Le stimulus-clé qui déclenche la piqûre de la tique doit avoit une température de 37° et une odeur d'acide butyrique.

Le pli de l'aine des ruminants présente ces particularités.

Dans l'espèce humaine, le comportement de soins aux jeunes est déclenché par des stimuli-clés.

Ceux-ci présentent les caractéristiques suivantes : tête grande par rapport au corps, front bombé et grand par rapport à la face, yeux grands, joues rebondies, membres courts, corps de forme ronde, surface du corps molle et élastique (figure 2. 3).

A ces formes, s'ajoutent les mouvements, gauches, maladroits, patauds.

Il peut se produire qu'un leurre soit plus apte que le stimulus-clé naturel à déclencher le comportement. On parle alors de stimulus-clé **supra-normal**.

L'huitrier-pie préfère un oeuf de goéland argenté qui est quatre fois plus volumineux que ses propres oeufs et essaie de le rouler vers son nid (figure 2. 4).

Un rossignol préfère nourrir un jeune coucou que ses propres jeunes car le bec de ce parasite, de par sa taille, son aspect et sa couleur, constitue un stimulus supra-normal.

Chez l'hirondelle de cheminée, les femelles sont plus attirées par les mâles auxquels on a allongé expérimentalement la queue en y collant des plumes bout à bout.

Les cuillères utilisées par les pêcheurs au lancer déclenchent le comportement de prédation chez les poissons carnassiers mieux qu'une proie naturelle.

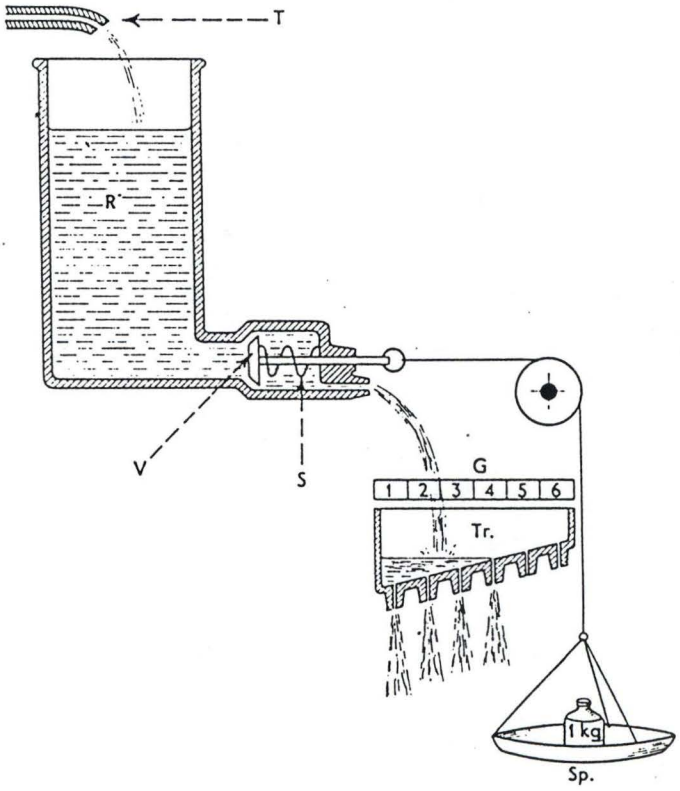
Chez l'homme, les épaules larges attirent le regard des femmes et inspirent le respect aux autres hommes. Des artifices vestimentaires, telles les larges épaulettes à franges des officiers généraux du 19ème siècle, visent à élargir la carrure et constituent des stimuli supra-normaux.

La mode des vêtements féminins a recours à des épaulettes placées sous les chemisiers; ces stimuli supra-normaux pourraient être l'expression du désir des femmes de ressembler aux hommes et / ou d'accroître leur pouvoir dans la société...

Le rouge à lèvres transforme les lèvres des femmes en stimulus supra-normal.

Si un stimulus social (voir plus haut) est susceptible de déclencher un comportement inné ou autrement dit, s'il est en plus un stimulus-clé, il porte le nom de **déclencheur social.**

Le comportement de cour qui précède le comportement sexuel chez de très



Lorenz's 'psychohydraulic' model of behaviour in which water was envisaged as building up inside the reservoir R, to be released by stimuli (represented by weights on the scale pan) (from Lorenz 1950).

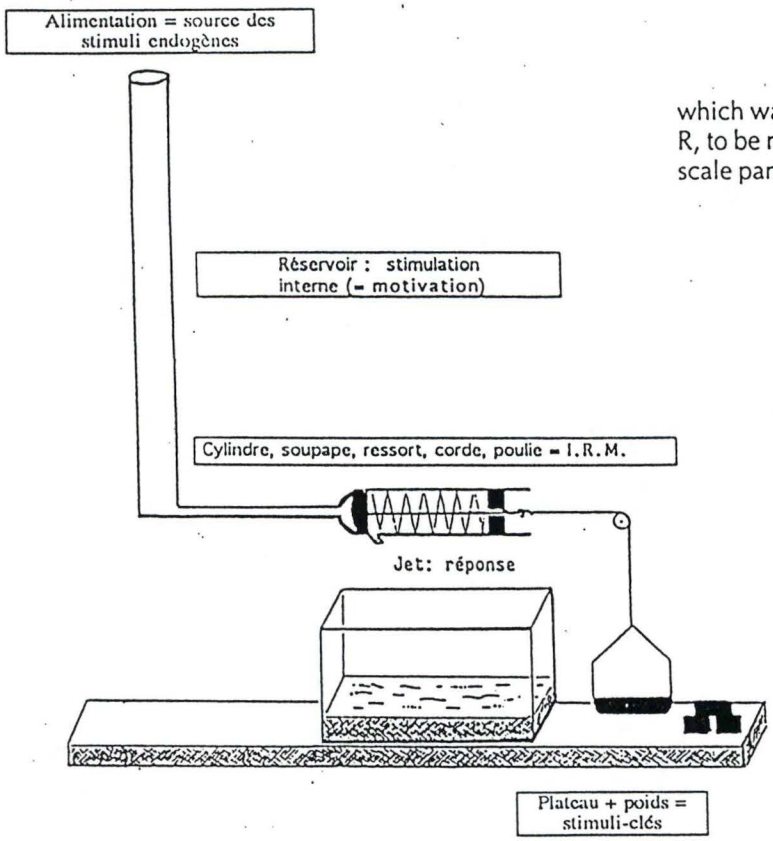


Figure 2. 5 : Deux représentations du modèle hydromécanique de Lorenz (à droite, selon Manning & Dawkins, 1992).

nombreuses espèces constitue un déclencheur social. Des attitudes particulières, des phéromones ou des vocalisations attirent le partenaire et réduisent sa crainte.

Avant l'éclosion, les poussins arrêtent tout mouvement lorsqu'ils entendent une poule pousser un cri d'alarme.

Par des danses spéciales, les abeilles indiquent aux autres ouvrières où se trouve une source de nourriture qu'elles ont repérée.

De nombreux signaux de menace, de soumission ou d'apaisement sont des déclencheurs sociaux.

III. PHASES DU COMPORTEMENT INNE

Très schématiquement, on peut dire qu'un comportement est constitué d'une suite de trois phases respectivement appelées: phase d'appétence, phase de consommation et phase d'apaisement. Les appellations proviennent d'une analogie avec les séquences du comportement alimentaire.

Pendant la **phase d'appétence**, l'animal manifeste sa tendance à se comporter d'une certaine manière. La motivation pour le comportement inné en question a augmenté; on parle de pulsion. En conséquence, il recherche dans son environnement les stimuli-clés qui correspondent à cette motivation .

La phase d'appétence peut se présenter sous différentes formes dont certaines peuvent être retenues par apprentissage.

Dans le comportement de prédation du chat, la phase d'appétence se traduit par le déplacement de l'animal vers un grenier où se trouvent des petits rongeurs.

Pendant la **phase de consommation**, les stimuli-clés étant présents, il effectue concrètement le comportement dont il est question.

Dans le comportement alimentaire de la volaille, la phase de consommation consiste en l'ingestion de grains.

Pendant la **phase d'apaisement** ou **phase de relâchement,** l'individu ne réagit plus aux stimuli externes. Il reste cependant prédisposé à produire à nouveau ce comportement lorsqu'une motivation suffisante sera réapparue. Il peut accomplir des activités "diverses".

Dans la phase d'apaisement du comportement d'élimination du chien, l'animal gratte le sol au moyen de ses membres postérieurs.

IV. MECANISME DE DECLENCHEMENT INNE

Nous avons défini plus haut le stimulus-clé, capable de faire apparaître un comportement inné. Voyons maintenant comment il agit.

Les stimuli exogènes sont perçus au niveau des organes des sens; de là, ils parviennent au système nerveux central où ils sont analysés et filtrés. Dans certains cas, ils sont suivis par une réponse; cette réponse est plus ou moins forte.

Le déclenchement de la réponse et son intensité sont fonction des stimuli-clés et de la motivation. Pour expliquer comment ces deux types de facteurs agissent ensemble, on a imaginé un modèle appelé "mécanisme de déclenchement inné" ou M.D.I. Il est aussi connu sous son appellation en langue anglaise, "innate releasing mechanism" ou I.R.M. Ce modèle est purement hypothétique.

Pour chaque comportement inné, il existe un I.R.M. et une combinaison déclenchante de stimuli-clés et de stimuli endogènes. Tous ces éléments sont spécifiques du comportement. L'I.R.M. filtre les informations, identifie et quantifie les stimuli et libère la réponse si la motivation est suffisante.

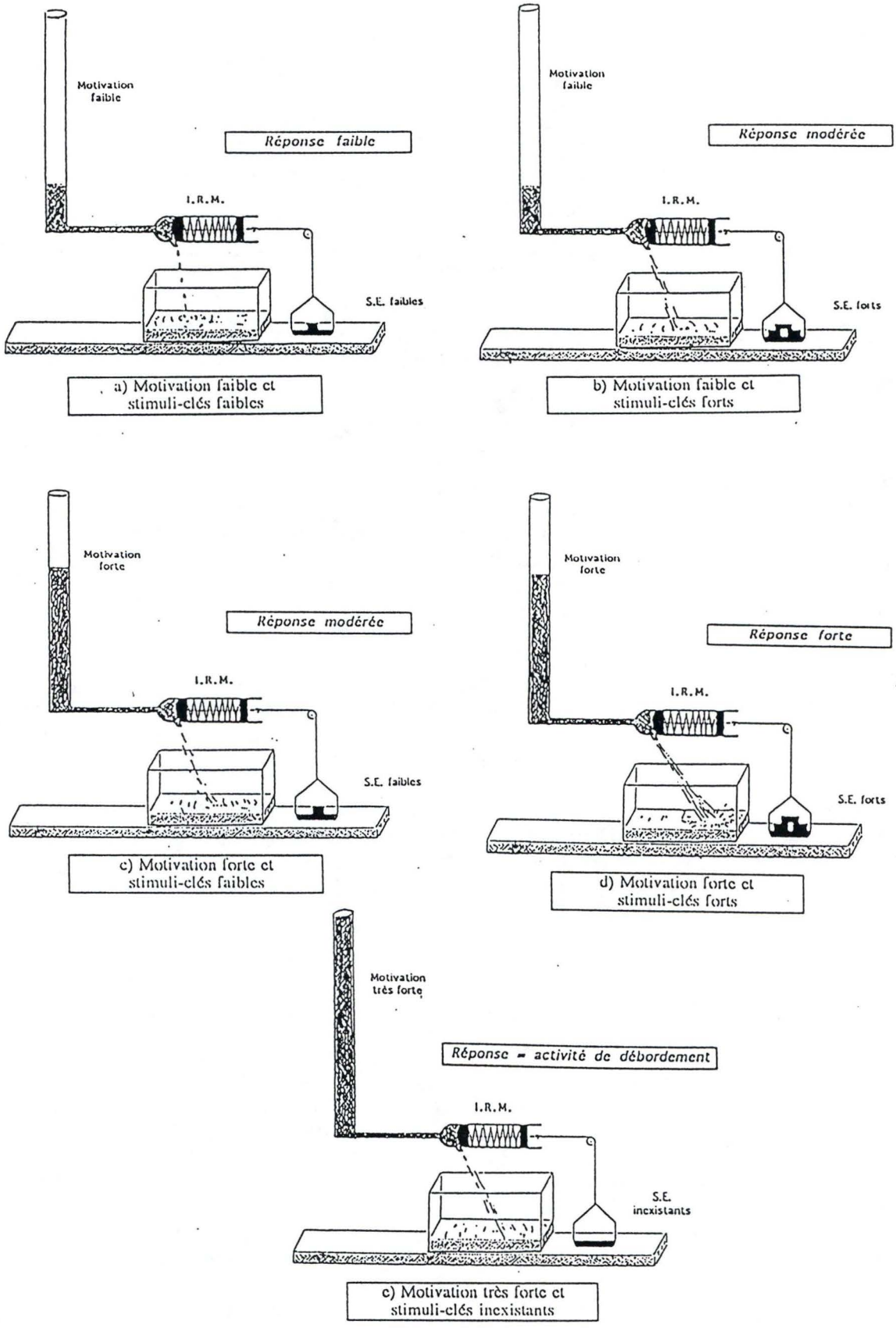


Figure 2. 6 : Modèle hydromécanique de Lorenz : fonctionnement.

La figure 2. 5 illustre un appareil que Lorenz a imaginé pour montrer le fonctionnement du mécanisme de déclenchement inné; c'est son **"modèle hydromécanique"** ou "psychohydraulique".

L'alimentation en liquide représente la source des stimuli endogènes. Le contenu du réservoir figure donc l'intensité de la motivation. La position de la soupape détermine si le liquide peut s'écouler et règle la force du jet. Le ressort tend à pousser la soupape sur son siège et donc à arrêter l'écoulement. Son action est contrebalancée par la pression du liquide du réservoir et par la traction que les poids exercent par l'intermédiaire de la poulie. La soupape, le ressort, la corde et la poulie représentent l'I.R.M. Les poids placés sur le plateau figurent les stimuli-clés. Le passage de liquide dans le tuyau inférieur et son écoulement à l'extérieur (jet) donnent une image de la réponse dont l'intensité est mesurable par la force du jet.

Voyons comment fonctionne ce modèle hydromécanique dans différentes conditions (figure 2. 6).

Pour qu'il se produise un écoulement, il faut que la soupape soit poussée vers la droite. Cette poussée peut résulter soit de la pression du liquide du réservoir, soit de la traction exercée par les poids du plateau soit de la **coopération** de ces deux forces agissant dans le même sens. Si le niveau du réservoir est élevé, un faible poids débloquera la soupape; au contraire, si le niveau est bas, il faudra un poids plus lourd.

La motivation et les stimuli-clés exercent de la même façon leur action sur l'I.R.M. : une motivation élevée abaisse le seuil d'action des stimuli-clés; une motivation faible le rehausse. Il y a donc plusieurs possibilités de combinaisons déclenchantes.

Un chien a très faim ; sa motivation est donc forte. Si on lui présente des aliments peu appétissants, c'est-à-dire des stimuli externes faibles, il mange quand même; son comportement alimentaire est déclenché.

Un chien a beaucoup mangé; sa motivation s'est affaiblie. Si on lui présente des friandises très appréciées, donc des stimuli externes forts, il mange aussi.

Si la conjugaison de la poussée du liquide et de la traction des poids représente une valeur élevée, la soupape sera d'autant plus déplacée vers la droite et le jet sera plus fort.

De la même manière, une motivation intense et des stimuli externes nombreux entraînent un nombre plus important de réponses - identiques - ou une - seule - réponse dont l'intensité sera plus grande. Explicitons ces deux possibilités :

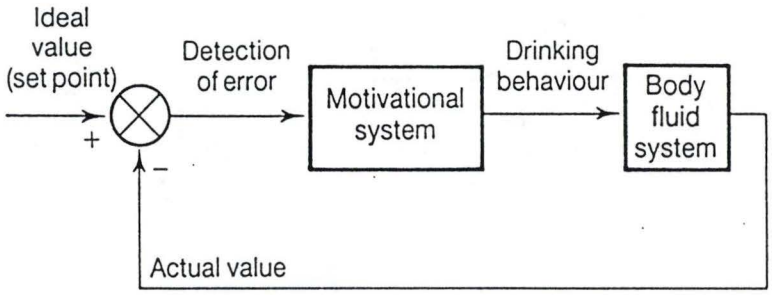
Le comportement concerné est **soumis à la loi du "tout ou rien"**. Si la combinaison déclenchante est forte, il y aura toute une série de réponses (de la même intensité : "tout"); si elle est faible, il y en aura seulement quelques-unes (toujours de la même intensité : "tout"); si elle est insuffisante, on n'observera pas de réponse ("rien").

Dans le comportement sexuel du lapin, si la motivation est élevée, on observe une douzaine de saillies successives; si la motivation est faible, on n'en observe que deux; si la motivation est insuffisante, il n'y en a pas.

Dans ce cas donc, c'est le nombre des réponses qui est modifié.

Le comportement concerné n'est **pas soumis à la loi du "tout ou rien"**. Si la combinaison déclenchante est forte, la - seule - réponse sera intense; si elle est faible, la - seule - réponse sera peu intense; si elle est insuffisante, il n'y aura pas de réponse.

Dans le comportement alimentaire du chien, si la motivation est élevée, l'animal ingère beaucoup d'aliments; si sa motivation est modérée, il mange peu et si sa motivation est insuffisante, il n'y a pas d'ingestion.



Simple homeostatic model of drinking behaviour. The actual state of the body fluids is compared to an ideal 'set-point' and any difference activates drinking. Water reaches the body fluids via the mouth and gut (part of the 'body fluid' system) and corrects the deficit, switching off drinking.

Figure 2. 7 : Modèle homéostatique (selon Manning & Dawkins, 1992).

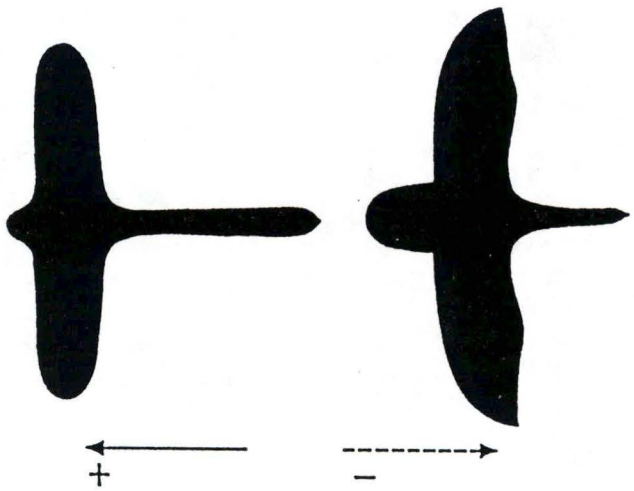


Figure 2. 8 : Leurre représentant un rapace ou un canard selon le sens de son déplacement (selon Heymer, 1977).

Dans ce cas donc, c'est l'intensité de la réponse qui est modifiée.

Eventuellement, on observera un mouvement d'intention. Un **mouvement d'intention** est un mouvement instinctif seulement esquissé ou amorcé, indiquant la disponibilité à une action déterminée ou une motivation momentanée.

On observe des mouvements d'intention, notamment, dans le comportement sexuel, en début de saison de reproduction.

Un mouvement d'intention peut constituer un moyen de communication avec les congénères (voir plus loin). Certains comportements anormaux sont des mouvements d'intention (voir plus loin).

Une attitude de menace constitue un mouvement d'intention du comportement agressif; c'est aussi un moyen de communication.

On observe également d'après le modèle de Lorenz, qu'un écoulement d'une certaine durée et d'une certaine intensité peut ne pas être compensé par l'alimentation, de telle sorte que le niveau du liquide diminue.

Ainsi, lorsque de nombreuses ou de fortes réponses sont observées, la motivation diminue et les mêmes stimuli-clés n'entraînent plus les mêmes conséquences. C'est ce qui est appelé **fatigue motivationnelle**.

Lorsqu'un chien mâle a accompli une saillie, il existe une période réfractaire durant laquelle il ne manifeste aucune activité d'ordre sexuel. Ce temps de latence est diminué si on lui présente une autre chienne réceptive.

Si le niveau du réservoir est très élevé, la poussée du liquide peut être tellement forte que la soupape est déplacée même s'il n'y a pas de poids sur le plateau.

Parallèlement, on observe ce qui a reçu le nom d'**activité à vide** ou **activité de débordement**. Si, par manque de stimulation externe, un comportement inné n'a pu être effectué depuis un certain temps et que sa motivation ait atteint un haut niveau, une réponse peut apparaître en l'absence de tout stimulus-clé. On explique ce phénomène par un abaissement progressif du seuil d'action des stimuli-clés jusqu'à 0.

Au début du printemps, un oiseau peut se mettre à couver avant d'avoir commencé à pondre, alors que le stimulus du comportement de couvaison est la présence d'oeufs dans le nid.

Certaines activités de débordement constituent des comportements anormaux (voir plus loin).

L'I.R.M. et son modèle hydromécanique permettent d'expliquer un certain nombre d'aspects du comportement animal mais pas tous.

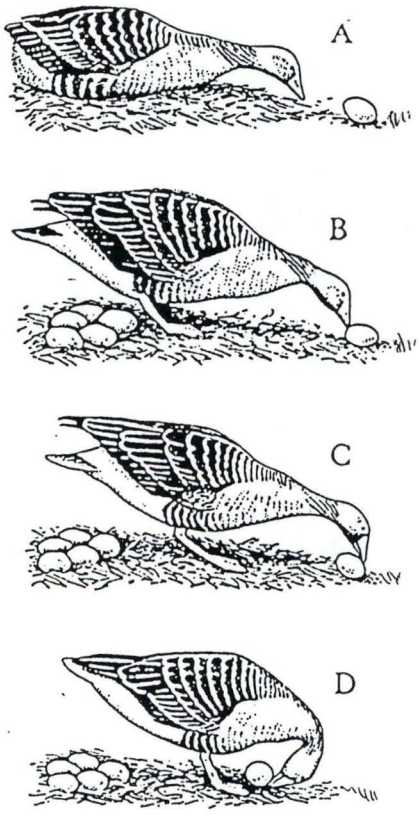
Il ne rend notamment pas compte du phénomène de feedback ou rétrocontrôle. Pour illustrer ce dernier, d'**autres modèles** ont été imaginés, comme le modèle homéostatique illustré par la figure 2. 7 appliqué au comportement dypsique.

V. COMPOSANTE APPRISE DU COMPORTEMENT INNE

Un comportement inné peut être modifié, perfectionné ou adapté aux circonstances par l'apprentissage. Dans ce cas, il perd souvent son caractère stéréotypé.

Le comportement de prédation chez le chat est d'autant plus efficace que l'individu qui l'effectue bénéficie d'expériences antérieures.

Chez le caneton nouveau-né, n'importe quel mouvement d'un leurre (figure 2. 8) représentant un oiseau en vol déclenche une réaction innée de protection : il s'aplatit sur le sol.



Egg-rolling movement of the greylag goose: After an initial glance, the goose performs several intention movements and then extends its neck fully toward the egg (A). The animal rises with some hesitation, walks toward the egg, and touches it with the tip of its bill (B). It then places the lower bill on top of the egg (C), and with a strange stiffness bends the neck to roll the egg into its nest hollow.

Figure 2. 9 : Mouvement de roulement de l'oeuf d'oie (selon Grzimek, 1977).

Chez un caneton plus âgé, ce leurre ne déclenche le comportement que s'il se déplace dans le sens où il mime un rapace. S'il se déplace dans l'autre sens, il ressemble à un canard adulte en vol que le caneton a appris à reconnaître.

Moins une espèce est évoluée, plus son comportement est réglé par l'instinct et moins ses comportements innés sont modifiés par l'expérience.

Plus une espèce est évoluée, plus important est l'apport de l'apprentissage. Jadis, on considérait que l'instinct permettait de différencier l'homme, mû par sa raison, de l'animal, mû par ses instincts.

Chez l'être humain, les conduites instinctives sont modulées par toute une série d'autres facteurs : cognitifs, relationnels, émotionnels, culturels, sociaux, historiques, économiques etc... On parle d'ailleurs de "résidu instinctif".

VI. TAXIES

Les patrons-moteurs des comportements innés sont parfois rigides et stéréotypés, surtout chez les espèces peu évoluées.

Cependant, des mouvements d'orientation peuvent les modifier en se superposant à eux.

Dans cet ordre d'idées, la composante locomotrice non orientée est appelée **cinèse** (du grec κινημα : mouvement) tandis que la composante d'orientation est appelée taxie.

Une **taxie** (du grec ταξις : arrangement) est une réponse de locomotion orientée effectuée par un animal mobile, déclenchée et entretenue par des agents physiques ou chimiques.

Ces agents sont appelés **stimuli conducteurs**. Ils peuvent être positifs et provoquer un rapprochement vers leur source ou négatifs et provoquer un éloignement de leur source.

Les taxies sont des mouvements innés.

Dès qu'un stimulus conducteur est disparu, la taxie à laquelle il a donné naissance disparaît elle aussi.

Si on enlève un oeuf du nid d'une oie et si on le pose à côté, la mère va instinctivement faire revenir l'oeuf dans le nid (figure 2. 9). Elle fait rouler l'oeuf en le poussant au moyen de la face inférieure du bec; le cou est déplacé de haut en bas, de façon rectiligne, en direction du nid. Ce mouvement constitue une cinèse.

Cependant, on constate en outre des mouvements de latéralité; ces taxies ont comme résultat la correction de la trajectoire. Ils sont sous la dépendance de stimuli conducteurs qui sont les déviations de l'oeuf par rapport au trajet en ligne droite.

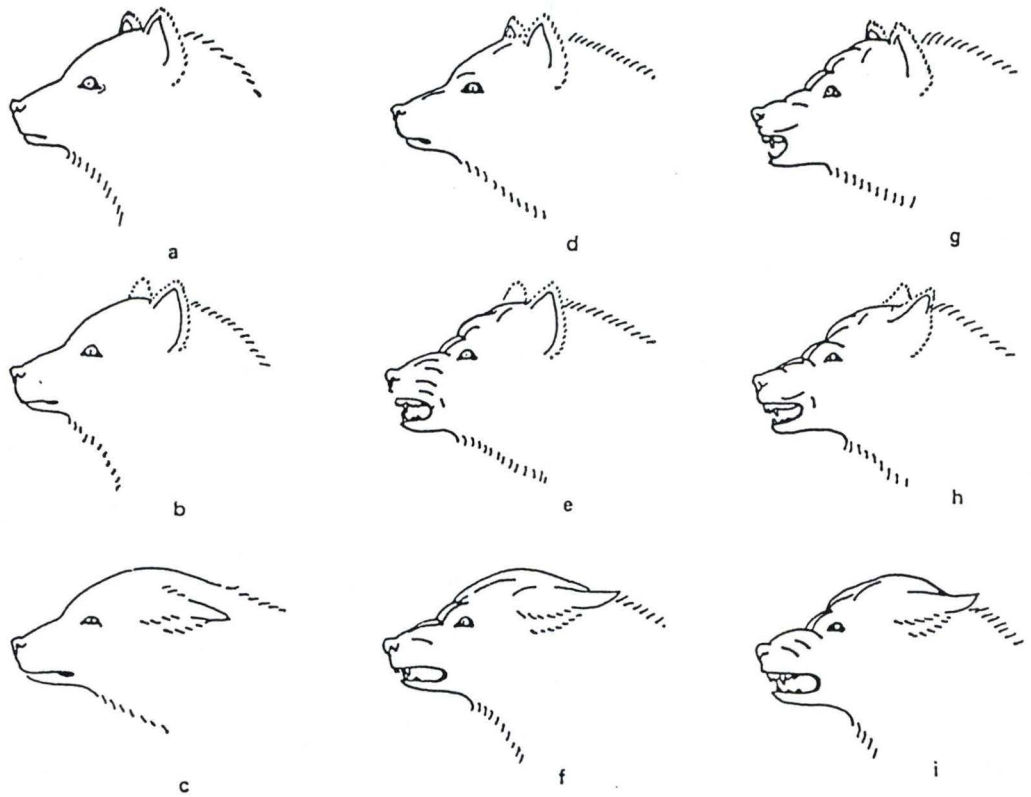
Lors du comportement de prédation, la grenouille oriente son corps de telle sorte que la pointe de son nez soit tournée dans la direction de sa proie (taxie). Ensuite, elle projette la langue vers celle-ci (patron-moteur inné).

On parle de **géotaxie** : réponse d'orientation et de locomotion due à la pesanteur, d'**anémotaxie** : réponse d'orientation et de locomotion due à un courant d'air ou au vent, de **barotaxie** : réponse d'orientation et de locomotion due à la pression, de **chimiotaxie** : réponse d'orientation et de locomotion le long d'un gradient chimique, de **phototaxie** : réponse d'orientation et de locomotion due à une excitation lumineuse, de **rhéotaxie** : réponse d'orientation et de locomotion due à un courant d'eau, d'**héliotaxie** etc...

VII. CONFLITS DE MOTIVATION

Si deux systèmes instinctifs sont activés et que la réponse au premier soit opposée à la réponse au second, on assiste à un **conflit de motivation**.

Un ruminant sauvage est occupé à brouter; il aperçoit un prédateur. Le



Facial expressions of the dog that result from a superposition of various intensities of fighting and flight intentions. *a–c:* Increasing readiness to flee; *a–g:* increasing aggression and the corresponding superpositions. (From K. Lorenz, 1953.)

a, b et c expriment une tendance croissante à la fuite.
a, d et g expriment une tendance croissante à l'agression.
e, h, f et i correspondent à des mouvements de compromis.

Figure 2. 10 : Mimiques faciales chez le chien (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

système instinctif du comportement alimentaire est déclenché : la motivation est la faim; le stimulus externe est l'herbe; la réponse est la préhension des aliments.

Un autre système instinctif est activé dont la réponse est la fuite; cette réponse est contradictoire et incompatible avec la réponse du comportement alimentaire qui implique le fait de rester sur place.

On observe que le ruminant fuit; il effectue donc la réponse du deuxième système et non celle du premier bien que toutes les conditions de son accomplissement soient présentes. On peut donc considérer que le second système est prioritaire par rapport au premier et qu'il l'inhibe.

Il existe donc, dans certains cas, une **hiérarchie** entre les systèmes instinctifs : un système est supérieur, inférieur ou égal par rapport à un autre.

Jouer, ingérer de la nourriture, ruminer sont des systèmes généralement inférieurs.

Lors de conflit de motivation, le système hiérarchiquement supérieur est activé et inhibe le système hiérarchiquement inférieur.

Les systèmes qui sont activés peuvent être du même niveau hiérarchique.

L'âne du Buridan avait autant faim que soif. Il était en présence d'un seau d'eau et d'un picotin d'avoine. Il est néanmoins mort déshydraté et l'estomac vide...

Dans ce cas, plusieurs solutions sont possibles : comportements ambivalents, activité de déplacement et activité redirigée.

Pour les étudier, imaginons par hypothèse, un système a et un système b, hiérarchiquement égaux; la réponse du système a est x, la réponse du système b est y; ces réponses x et y sont incompatibles.

En cas de **comportement ambivalent**, chacun des deux systèmes est activé, soit en même temps, on parle alors d'ambivalence simultanée, soit successivement en cas d'ambivalence successive.

S'il s'agit d'une ambivalence simultanée, on assiste à un **mouvement de compromis** qui est une sorte de moyenne entre les deux réponses que l'on peut, dans notre hypothèse, exprimer par $(x + y) : 2$.

Dans le comportement agonistique du chien, on observe que les antagonistes utilisent toute une série de signaux consistant notamment en des mimiques faciales particulières.

Ainsi, la soumission est exprimée par le fait de coucher les oreilles en arrière, tandis que la menace est exprimée par l'extériorisation des dents, les oreilles restant dressées et orientées vers l'adversaire.

Le mouvement de compromis entre ces deux motivations sera le fait de montrer les dents tout en couchant les oreilles en arrière (figure 2. 10).

Un étudiant timide passe un examen. Il est partagé entre la tendance à s'en aller et la tendance à rester pour répondre aux questions.

Cela se traduit par l'attitude suivante : il reste assis, acceptant donc de rester mais il a les bras croisés et il porte le tronc en arrière : il se protège et se place le plus loin possible de l'examinateur.

Dans la parade nuptiale des volailles sauvages de Birmanie, le coq effectue des mouvements de "valse" où on observe que, d'une patte, il cherche à s'approcher de la poule et, de l'autre, il cherche à s'en éloigner.

S'il s'agit d'une ambivalence successive, on assiste à un **mouvement composite** où chacune des deux réponses opposées se manifeste alternativement; dans notre hypothèse : x, puis y, puis x, puis y, puis x, puis y etc...

Chez des poissons territoriaux du genre Tilapia, un individu qui défend son territoire contre l'intrusion d'un voisin exécute une alternance de mouvements d'assaut, quand il est proche du centre de son territoire et de mouvements de fuite, quand il est éloigné du centre de son territoire.

Une **activité de déplacement** ou **activité de substitution** est un comportement aberrant et inattendu; il n'a aucun rapport avec le premier ni avec le second système. Dans notre hypothèse, apparaît une réponse z, sans rapport avec x ni avec y, résultant de l'activation d'un troisième système, ce qui n'a aucun lien ni avec a ni avec b. On suppose que a et b s'inhibent mutuellement et que cette inhibition provoque l'activation de c. Certains comparent ce phénomène à l'étincelle électrique qui passe d'un conducteur survolté à un autre.

Habituellement, les systèmes qui sont activés dans les activités de déplacement appartiennent à des comportements assez courants : grooming, alimentation, sommeil.

Un nouveau coq est introduit dans un troupeau de volailles. Le mâle résident lui fait front. On n'observe cependant aucun des patrons-moteurs du comportement agonistique : attaque, menace, soumission, fuite.... Les deux coqs se mettent à picorer le sol, même si aucune substance alimentaire ne s'y trouve.

Des étourneaux, dans les mêmes conditions, lissent leurs plumes.

Alors que des avocettes adoptent une position de sommeil.

Des goélands argentés arrachent des touffes d'herbe.

Chez l'homme, on observe souvent des activités de déplacement telles que sucer son pouce (enfant) ou son crayon (adulte), mâcher du chewing-gum, se gratter, passer la main dans les cheveux, se caresser la barbe, bâiller, s'étirer.

Au cours d'activités de groupe telles des réunions ou des réceptions, boire et manger sont parfois des activités de déplacement chez ceux qui ne se sentent pas à l'aise; elles peuvent conduire à l'obésité ou à l'alcoolisme.

Une activité de déplacement peut subir la ritualisation (voir plus loin); dans ce cas, elle acquiert une fonction nouvelle : elle devient un signal.

Certains attribuent aux activités de déplacement le rôle d'une sorte de "soupape de sécurité".

Ce genre de comportement s'observe d'ailleurs chez les carnivores domestiques en cas d'anxiété *(léchage des membres antérieurs, onychophagie, boulimie etc...)*

Lorsqu'on se trouve en présence d'une **activité redirigée** ou **activité réorientée**, la réponse à un des deux systèmes n'est pas inhibée mais elle est réorientée par l'autre système vers un objet ou un individu différent de celui qui est à l'origine de son activation.

Un bovin est attaqué par un dominant. Sa réponse agressive n'est pas dirigée contre lui mais vers un autre animal, généralement de rang inférieur ou vers un objet inerte.

Si on approche un jeune héron au nid, il donne des coups de bec dans la direction de celui qui approche tant qu'il reste à distance.

Si la personne s'approche plus près, les coups de bec seront dirigés vers le sol, montrant un conflit entre la tendance à attaquer et la tendance à fuir, ce que le jeune oiseau ne peut encore faire.

Un vétérinaire fait une piqûre à un chat.
L'animal mord ensuite son propriétaire qui le tient.

Les mouvements de compromis, les mouvements composites, les activités de déplacements et les activités redirigées peuvent constituer des comportements anormaux (voir plus loin).

Remarquons que les conflits de motivation concernent surtout le comportement social.

VIII. MESURE DE LA MOTIVATION

Il est intéressant d'évaluer l'intensité de la motivation d'un système donné pour pouvoir prédire l'apparition d'un comportement, pour comprendre comment fonctionnent les interactions entre deux systèmes ou pour mesurer l'intensité d'un besoin comportemental (voir plus loin).

Divers moyens peuvent être mis en oeuvre, mais dans beaucoup de cas, cette démarche est difficile.

Lorsqu'on met le sujet en situation de produire la réponse, on peut se baser sur la **durée** et sur le **nombre** des réponses observées *(quantité d'eau ou de nourriture ingérée, nombre de mouvements agressifs, durée du grooming...)*

Une des expressions du grooming chez les oiseaux est le bain de poussière. Si une poule est placée dans une cage de petites dimensions, elle n'a pas la possibilité d'en effectuer.

Si elle est déplacée en parcours extérieur, on observe qu'elle s'adonne à cette activité durant plus de temps que des poules vivant en permanence à l'extérieur.

La réponse peut être associée expérimentalement à un **stimulus aversif** (voir plus loin) plus ou moins intense. Le niveau de l'intensité qui fait disparaître la réponse peut constituer une mesure de la motivation.

La quinine est une substance amère qui, mélangée à de la nourriture ou à du lait, empêche des rats de manger ou de boire si elle atteint une certaine concentration.

Plus la concentration en quinine tolérée par les animaux est élevée, plus la motivation du comportement alimentaire ou dipsique est forte.

Des rates peuvent rejoindre un rat mâle si elles franchissent un grillage électrifié.

Selon le moment de leur cycle oestral (voir plus loin), l'intensité des chocs électriques qu'elles sont prêtes à subir est plus ou moins grande. Cette variation correspond donc à une variation de leur motivation sexuelle.

Pour accéder à l'enclos des poules, un coq doit pousser une porte retenue par un poids.

Plus sa motivation est élevée, plus lourd est le poids qu'il pousse.

La cadence avec laquelle un animal placé sur **programme de renforcement** à intervalle variable (voir plus loin) produit une réponse peut servir à évaluer sa motivation à obtenir un stimulus particulier.

Dans une cage de Skinner, un rat pousse d'autant plus rapidement sur un levier pour accéder à une tétine de boisson qu'il a été privé d'eau plus longtemps.

On a vu plus haut qu'un haut niveau de motivation peut provoquer l'apparition du comportement en l'absence des stimuli adéquats. Les **activités à vide** ainsi produites constituent donc l'indice d'une motivation très élevée.

Lorenz a observé un étourneau affamé qui exécutait les mouvements de la

capture d'un insecte alors qu'il n'y en avait pas.

Pour certains auteurs, l'apparition de **stéréotypies** (voir plus loin) se produit lorsqu'un animal est empêché d'effectuer un comportement pour lequel sa motivation est très forte.

Des truies mâchonnent continuellement les barreaux de leur cage quand elles entendent le personnel de la porcherie manipuler les bacs d'aliment alors qu'elles n'y ont pas accès.

CHAPITRE 3

LE COMPORTEMENT APPRIS

I. INTRODUCTION

1. Définitions

Un **comportement appris** est un comportement acquis par l'individu au cours de sa vie par un processus d'apprentissage.

Un comportement appris n'est pas héréditaire mais peut être congénital, c'est-à-dire présent à la naissance. En effet, le foetus est susceptible de réaliser certains apprentissages in utero.

Une mère éthéromane peut donner naissance à un bébé drogué.

L'essentiel des connaissances sur l'apprentissage est un apport de la psychologie expérimentale. Les éthologistes se sont intéressés plus particulièrement à certaines formes d'apprentissage, comme l'imprégnation, l'habituation et le jeu. Ce n'est que depuis une dizaine d'années que la synthèse entre les deux approches se fait.

Donner une définition de l'**apprentissage** n'est pas chose aisée : chaque auteur propose sa propre définition; citons-en quelques-unes :

Godefroid : l'apprentissage est un processus entraînant la modification parfois importante et persistante d'un comportement, suite à la pratique ou à l'expérience effectuée par l'individu.

Eibl-Eibesfeldt : l'apprentissage concerne toute modification de la probabilité d'apparition d'un comportement (augmentation ou diminution) en réponse à des stimuli spécifiques qui n'a pas été le résultat d'un processus de maturation ou de fatigue.

Fraser & Broom : l'apprentissage est une modification qui s'est produite dans le cerveau suite à une expérience, c'est-à-dire suite à l'acquisition d'une information provenant de l'extérieur du cerveau; cette modification a comme conséquence une modification du comportement.

Chance : l'apprentissage est une modification, relativement stable d'un organisme qui rend possible une modification du comportement, qui est le résultat de l'expérience et qui ne peut être expliquée en terme de réflexe, d'instinct ou de maturation, ni attribuée à l'influence de la fatigue, d'une lésion, d'une maladie ou d'un médicament. C'est donc une modification du comportement due à l'expérience.

Les points communs de ces quatre premières définitions sont que l'apprentissage résulte d'une expérience qui modifie quelque chose au sein de l'organisme, ce qui entraîne une modification du comportement.

Doré : l'apprentissage est un des processus cognitifs qui permet à l'animal, à partir de son expérience passée, d'assimiler l'organisation de son environnement et les conséquences de ses propres actions et d'accomplir l'autorégulation de ses comportements en fonction de cette assimilation; il se manifeste par des modifications généralement durables du comportement.

Expliquons cette dernière définition; pour cet auteur, l'apprentissage
- est un processus cognitif; cela veut dire un système de traitement d'information et d'assimilation.

- avec d'autres processus cognitifs tels que la perception, l'attention et la mémoire, il établit la structuration de l'environnement psychologique de l'animal à partir de son environnement concret (physique et social); cet environnement psychologique ainsi structuré détermine et contrôle le comportement.

- il permet l'adaptation individuelle des comportements aux particularités de l'environnement. Dans la théorie de Piaget, l'adaptation est un équilibre entre l'assimilation (action du sujet sur les objets, cette action dépendant des actions antérieures sur des objets identiques ou comparables) et l'accommodation (action des objets sur le sujet).

- il s'inscrit dans un contexte historique particulier à chaque individu; les modifications qu'il engendre sont le fruit de l'expérience.

- le phénotype comportemental subit une transformation : de nouveaux comportements sont acquis ou bien des comportements existants sont modifiés ou éliminés.

- la transformation du phénotype est généralement durable ou permanente.

La **mémoire** est la capacité du système nerveux central de stocker des informations prêtes à l'appel. Il existe une mémoire à court terme qui ne retient l'information que quelques minutes et une mémoire à long terme.

On appelle **engramme** la trace plus ou moins permanente d'une expérience qui a été enregistrée dans la mémoire et qui peut être rappelée.

La persistance de ces informations est la **fonction mnésique**.

2. Formes d'apprentissage

Nous étudierons successivement le conditionnement répondant, le conditionnement opérant, l'habituation, l'apprentissage latent, l'intuition, l'imitation, l'apprentissage vicariant, quelques apprentissages complexes et l'imprégnation.

Ces différentes formes d'apprentissage peuvent être regroupées de différentes manières :

Le conditionnement répondant et le conditionnement opérant sont regroupés sous le vocable **apprentissage associatif**.

L'imprégnation, l'apprentissage par observation et l'apprentissage par imitation sont regroupés dans les **apprentissages sociaux**.

Le renforcement négatif et les deux types de punition (voir plus loin) sont regroupés dans le **contrôle aversif du comportement**.

Godefroid classe les formes d'apprentissage selon l'importance et la complexité des structures nerveuses concernées :

Les apprentissages de type **conditionnement classique** dans lesquels l'individu subit passivement l'influence de l'environnement.
Cette catégorie comprend l'habituation et la sensibilisation, le réflexe conditionné et l'imprégnation.

Les **comportements opérants** dans lesquels l'individu expérimente activement sur son environnement.
Cette catégorie comprend l'apprentissage par essais et erreurs, le façonnement, l'observation, l'imitation et la tradition.

Les **apprentissages cognitifs** dans lesquels l'individu évalue une situation en fonction de ses réponses antérieures et des possibilités existant dans l'environnement. Il a recours au raisonnement.
Cette catégorie comprend notamment l'apprentissage latent, l'apprentissage par intuition, l'apprentissage des concepts, l'utilisation des outils...

3. Interprétation théorique

L'apprentissage provoque des modifications au sein de l'organisme qui le subit. Ces modifications donnent lieu à des hypothèses qui sont autant d'interprétations théoriques. Ces dernières sont très diverses du fait que l'apprentissage est une **variable intermédiaire**.

En effet, l'apprentissage, en tant que tel, ne peut être observé directement et il faut supposer son existence pour expliquer l'apparition d'une relation nouvelle entre un ou des éléments de l'environnement et le ou les comportements observés.

C'est également pour cette raison qu'il est difficile d'élaborer une définition sur laquelle tout le monde est d'accord.

D'une manière générale, pour expliquer la nature et les lois de l'apprentissage, deux écoles s'opposent : les connexionnistes et les cognitivistes.

Les **théories connexionnistes**, ou associationnistes (Thorndike, Watson, Pavlov, Hull, Skinner...) considèrent que l'individu reçoit des stimulations et émet des réponses. Elles s'attachent à étudier ces éléments concrets, "entrées" c.à.d. stimuli et "sorties" c.à.d. réponses et elles formulent des lois régissant l'établissement de connexions entre eux, stimulus - stimulus : S-S ou stimulus - réponse : S-R.

Ces théories ne nient pas l'existence de processus internes et abstraits (variables intermédiaires, "boîte noire", processus mentaux...) mais, comme il n'est pas possible d'observer ces processus puisque le fonctionnement mental du sujet n'est pas accessible, elles préfèrent ne pas en discuter.

Pour les connexionnistes, l'apprentissage est la modification du comportement d'un animal résultant de son expérience; par l'apprentissage, il établit des liaisons nouvelles entre des stimuli ou entre un stimulus et une réponse.

Les **théories cognitivistes** (Tolman, Köhler, Bandura...) considèrent que le connexionnisme est seulement un des - nombreux - mécanismes permettant d'expliquer le comportement.

Il existe chez toute espèce animale des processus internes non observables et non isomorphes à des liens stimulus - stimulus ou stimulus - réponse qui déterminent aussi les comportements.

Le comportement est contrôlé non par les événements concrets de l'environnement mais par l'intégration de ces événements à des structures internes. En effet, l'individu ajoute aux stimuli, objets ou événements, des éléments d'organisation qui ne sont pas fournis d'emblée.

Pour les cognitivistes, l'apprentissage est une modification des représentations que se fait l'animal de son milieu; par l'apprentissage, il acquiert des connaissances sur des régularités existant dans son environnement.

Pour les connexionnistes comme pour les cognitivistes, la **loi de la parcimonie** ou Canon de Morgan doit être respectée. Elle postule que si plusieurs interprétations tout aussi plausibles les unes que les autres peuvent être proposées, il faut choisir la moins complexe.

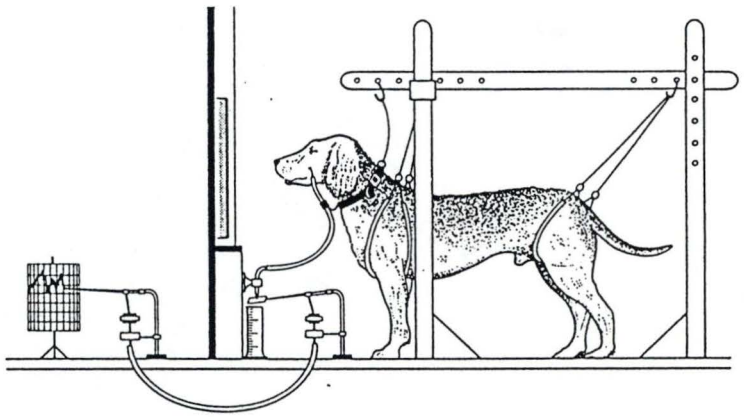
Un certain nombre de phénomènes font l'objet d'interprétations connexionnistes aussi bien que cognitivistes crédibles *(les conditionnements, l'évitement...)*.

D'autres phénomènes ne peuvent être expliqués par les théories connexionnistes.

Dans l'exposé des formes d'apprentissage nous citerons quelques exemples d'interprétations théoriques qui illustreront les différences entre ces deux théories.

II. LE CONDITIONNEMENT REPONDANT

Le **conditionnement répondant** est aussi appelé **conditionnement pavlovien**



A typical experimental set-up in Pavlov's laboratory. The dog is restrained on a stand facing a panel and, under experimental conditions, is well insulated from external disturbances. Tactile, visual or sound stimuli can be presented in a carefully controlled fashion. Tubes run from the fistula in its cheek, which collects saliva as it is secreted. A simple arrangement of a hinged plate, onto which the saliva drips, and a measuring cylinder where it collects, enables the amount of saliva to be measured together with the intensity and duration of its secretion. Not shown is the device for blowing a controlled amount of powdered meat into the dog's mouth to reward the salivary response.

Figure 3. 1 : Conditionnement salivaire chez le chien (selon Manning et Dawkins, 1992).

Tableau 3. 1 : Le conditionnement salivaire.

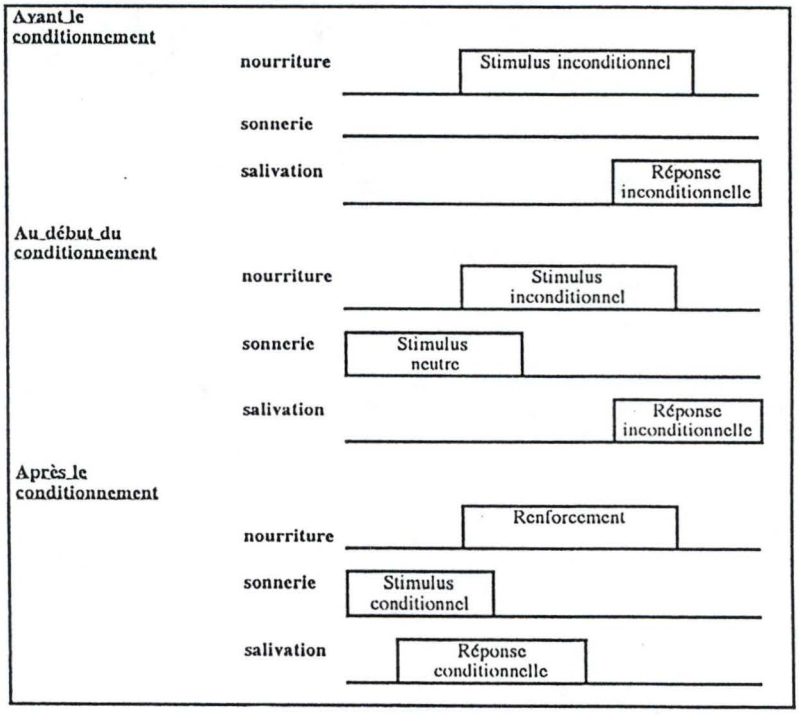
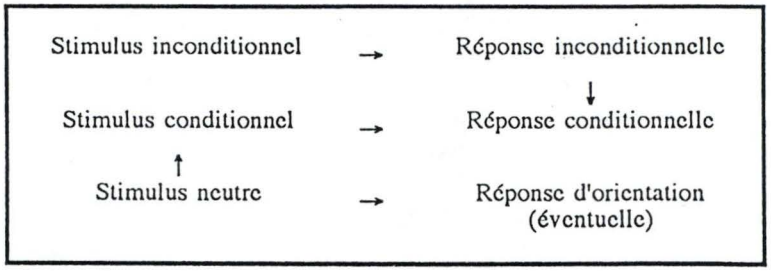


Tableau 3. 2 : Le conditionnement répondant.



ou **classique** ou de type I.

L'animal associe un stimulus nouveau à un stimulus connu et il y réagit de la même manière.

Il s'agit donc du transfert de la réponse d'un stimulus familier à un stimulus nouveau, d'une **association S-S**.

Citons l'exemple classique du chien de Pavlov soumis à un conditionnement salivire (figure 3. 1). En voici les différentes étapes :

a) Quand on place un récipient plein de nourriture (stimulus inconditionnel) devant un chien, celui-ci salive (réponse inconditionnelle). Le même effet est obtenu lorsqu'on place de la poudre de viande dans sa bouche.

La liaison stimulus inconditionnel-réponse inconditionnelle est permanente; elle est régie par la "nature" du chien, c'est-à-dire par les lois de sa physiologie (d'où la dénomination de répondant donnée à ce conditionnement).

b) Un peu avant de présenter la nourriture, on actionne une sonnerie ou un métronome (stimulus neutre); souvent, cela va provoquer chez le chien un mouvement des oreilles en direction de l'origine du son (réponse d'orientation).

c) Après un certain nombre d'exercices semblables, on constate que la sonnerie (devenue stimulus conditionnel) entraîne la salivation (devenue réponse conditionnelle), avant même que n'apparaisse la nourriture (devenue renforcement).

D'autres situations expérimentales peuvent être imaginées. Citons le conditionnement répondant cardiaque par lequel un signal lumineux annonçant un choc électrique est suivi d'une accélération (ou d'une diminution, dans certains cas) de la fréquence cardiaque.

Le renforcement doit être administré immédiatement ou après un délai très bref (voir plus loin, la loi de la contiguïté temporelle).

L'apparition de la réponse, en cours de conditionnement, est de plus en plus précoce; l'animal anticipe de plus en plus. En fin de conditionnement, la réponse apparaît avant que le renforcement ne soit présenté. Le tableau 3. 1 schématise ces étapes.

Le stimulus neutre, non significatif, est devenu un stimulus conditionnel; la réponse inconditionnelle est devenue une réponse conditionnelle; le stimulus inconditionnel, significatif, est devenu le renforcement. Il s'agit donc du transfert de la réponse d'un stimulus familier à un stimulus nouveau. Ces modifications sont synthétisées sur le tableau 3. 2.

L'animal apprend à répondre à un stimulus qui lui est indifférent, de la même manière qu'à un stimulus qui entraîne chaque fois la réponse.

La liaison établie par le conditionnement est temporaire; elle cesse de se manifester si le stimulus inconditionnel n'est pas présenté, c'est-à-dire si on ne renforce pas (voir plus loin, la loi de l'extinction).

Dans certains cas, la réponse conditionnelle présente des différences qualitatives ou quantitatives avec la réponse inconditionnelle.

Le conditionnement peut être caractérisé par un certain nombre de mesures quantitatives :

- l'intensité de la réponse, c'est-à-dire la quantité de salive produite.
- le temps de latence, c'est-à-dire, le délai entre la présentation du stimulus conditionnel et l'apparition de la réponse.
- le nombre de renforcements administrés avant que la première réponse conditionnelle n'apparaisse.
- le rapport entre le nombre de présentations du stimulus conditionnel et le nombre de réponses obtenues.

La vie quotidienne nous montre quelques applications de ce type d'apprentissage.

Chez la vache laitière, l'éjection du lait (réponse inconditionnelle) est provoquée par l'action sur le trayon des lèvres du veau ou des mains du trayeur ou de la ventouse de la machine à traire (stimuli inconditionnels).

Quand une vache a été traite un certain nombre de fois dans la salle de traite, l'éjection du lait devient une réponse conditionnée apparaissant lors du nettoyage du pis ou lors des bruits particuliers de mise en marche de la machine à traire (stimulus conditionnel).

Le jeune chimpanzé qui est transporté par sa mère sur le dos a appris par conditionnement répondant à fermer les paupières (réflexe cornéen) lorsqu'elle traverse les buissons; en conséquence, ses yeux ne sont pas heurtés par les branches.

Dans la région du Poitou, où l'élevage du mulet est bien développé, les conducteurs des baudets ont l'usage de fredonner une chanson (toujours la même) lorsqu'ils se rendent chez une jument qui doit être saillie.

Cette chanson déclenche, par conditionnement répondant, l'érection de leur animal bien avant qu'il ne puisse percevoir la présence de la femelle.

Des cailles effectuent le comportement d'accouplement en réponse à un bruit préalablement associé à la vue d'une femelle.

C'est aussi par conditionnement répondant qu'un chiot vagotonique vomit dès qu'on le place dans une voiture, avant même que celle-ci ne se mette à rouler.

Le conditionnement répondant peut être utilisé chez le chien pour l'éducation à la propreté.

On sait que la réplétion gastrique provoque une augmentation de la motricité du gros côlon et du rectum; cela entraîne la réplétion du rectum puis le relâchement des sphincters anaux et donc la défécation. La réponse (défécation) est entraînée par le stimulus inconditionnel (réplétion gastrique) par réflexe gastro-colique.

Si on sort le chien immédiatement après chaque repas, le stimulus neutre (sortie) sera associé au stimulus inconditionnel (réplétion gastrique) et sera suivi par la réponse (défécation), devenue réponse conditionnelle.

La publicité utilise le conditionnement répondant : elle associe un stimulus neutre à une situation stimulante inconditionnelle qui engendre une émotion (voir plus loin).

Le stimulus neutre est le produit dont on fait la promotion. La situation stimulante inconditionnelle est l'image d'un beau paysage, de gens souriants, une femme superbe... L'émotion peut être d'ordre esthétique ou sexuel; elle peut être aussi la joie...

On utilise le conditionnement répondant pour traiter l'énurésie chez l'enfant.

La cause de l'énurésie est que l'enfant ne se réveille pas quand sa vessie est distendue.

On utilise une couverture spéciale munie de contacts et de conducteurs électriques reliés à une sonnerie. Au moment où l'enfant urine pendant le sommeil, les conducteurs électriques déclenchent la sonnerie qui provoque le réveil.

Or, peu avant la miction, la vessie est sous tension. Ce stimulus neutre au départ, devient un stimulus conditionné qui provoque le réveil avant même que la sonnerie ne retentisse à cause de la présence de l'urine sur les contacts électriques (l'urine étant un bon conducteur de courant).

La réponse conditionnée par le conditionnement répondant consiste souvent en un réflexe *(salivation, éjection du lait, sécrétion d'insuline, vomissement, pilo-érection., variation de la pression sanguine ou du rythme cardiaque...)* **contrôlé** principalement par le système nerveux **neuro-végétatif**. Généralement, elle met en oeuvre la musculature lisse, celle des

viscères, et la sécrétion des glandes; elle est dans ce cas, involontaire et d'ordre physiologique.

On distingue deux types de conditionnements répondants : le conditionnement excitateur et le conditionnement inhibiteur.

Parmi les **conditionnements excitateurs,** les plus connus sont les réflexes alimentaires *(un son est associé à l'ingestion de nourriture, ce qui provoque la salivation)* et les réflexes défensifs *(un son est associé à une stimulation électrique douloureuse, ce qui provoque la flexion d'un membre).*

Les **conditionnements inhibiteurs** sont obtenus en présentant plusieurs fois un stimulus neutre sans jamais l'associer à un stimulus inconditionnel.
Dans ces conditions, le stimulus neutre annonce l'absence du stimulus inconditionnel et il acquiert un pouvoir inhibiteur sur la réponse conditionnelle.

Dans un premier temps, un chien est exposé à plusieurs reprises à un stimulus sonore. On lui présente aussi de la nourriture dans les - longs - intervalles de temps qui séparent les apparitions du son.
Dans un deuxième temps, le son précède directement la nourriture.
On observe chez ce chien que la liaison stimulus neutre-stimulus inconditionnel se fait beaucoup moins vite que chez un animal témoin qui est soumis seulement au deuxième temps de l'expérience.

Lors de l'extinction (voir plus loin), un conditionnement inhibiteur est mis en place.

Un conditionnement inhibiteur est un apprentissage "comportementalement silencieux" car il n'est pas accompagné par l'apparition d'une réponse.

L'existence du conditionnement inhibiteur démontre que les animaux peuvent apprendre la non-pertinence ou non-corrélation entre deux événements.

Un animal peut apprendre qu'une relation existe entre deux stimuli neutres, même si aucun renforcement n'apparaît. Ce phénomène est appelé le **préconditionnement sensoriel**.

Lors d'une première phase, un son est présenté en même temps qu'un stimulus lumineux, à plusieurs centaines de reprises.
Dans la deuxième phase, le son est suivi par un choc électrique. L'animal apprend rapidement à fléchir le membre.
Dans la dernière phase, le stimulus lumineux est présenté; on observe qu'il entraîne également la flexion.
La réponse conditionnée au premier stimulus l'est aussi au second.
Cette association entre les deux stimuli est cependant moins stable et moins durable qu'un conditionnement.

Certains animaux peuvent apprendre la pertinence d'un seul parmi deux stimuli, l'autre étant en quelque sorte "éclipsé" par lui.
Ce phénomène de **masquage** (overshadowing) ou d'**éclipse** se produit surtout lorsqu'un des deux stimuli est remarquable par son intensité ou qu'il est plus facilement perçu par les organes des sens.

On présente d'emblée deux stimuli (A et B) ensemble, juste avant de fournir le stimulus inconditionnel.
Différents résultats sont observés.
Un certain nombre de sujets répondent suite à la présentation du seul stimulus A et répondent aussi suite à la présentation du seul stimulus B. Ils ont donc appris que chacun des deux stimuli prédit l'apparition du renforcement.
Par contre, d'autres animaux répondent à un des deux stimuli, ou bien A ou bien B et pas à l'autre.
Pour eux, un des deux stimuli a éclipsé, masqué l'autre.

Un animal peut apprendre à ne pas tenir compte d'un stimulus. Ce **bloquage de stimulus**, lui fait

ignorer un stimulus parce qu'il ne prédit rien de plus qu'un autre stimulus au sujet du renforcement.

Dans la première phase, un rat apprend à produire une réponse à un choc électrique suite à l'apparition d'un stimulus sonore.

Dans la seconde phase, un stimulus lumineux est présenté en même temps que le stimulus sonore.

On constate que la présentation du seul stimulus lumineux ne provoque pas la réponse. Le rat a appris que le son prédit le choc électrique mais n'a rien appris en ce qui concerne le stimulus lumineux.

Tout se passe donc comme si un stimulus bloquait l'apprentissage d'un autre stimulus une fois que le premier stimulus a été appris.

Le bloquage ne se produit généralement pas quand on modifie les caractéristiques du stimulus inconditionnel.

Le rat apprend que la présence simultanée des deux stimuli prédit la survenue d'un choc électrique d'intensité plus grande.

Différentes **lois** permettent d'expliquer le fonctionnement du conditionnement répondant.

La loi de la **contiguïté temporelle** : un animal apprend à anticiper et acquiert une réponse conditionnelle dans la mesure où le stimulus neutre et le stimulus inconditionnel sont appariés de manière temporellement contiguë.

Le stimulus neutre doit être suivi par le stimulus inconditionnel dans un délai optimal de 0,5 secondes pour que l'association entre les deux soit installée.

La loi de la **répétition** : la réponse conditionnée est d'autant mieux mémorisée que le nombre d'associations entre le stimulus conditionnel et le renforcement est élevé, en cours de conditionement et après conditionnement.

Si la réponse apprise n'est pas répétée suffisamment, l'**oubli** peut se produire. Celui-ci est l'affaiblissement d'une réponse apprise dû au temps qui passe sans pratiquer cette réponse.

La loi de l'**extinction** : le conditionnement disparaît si on omet de fournir le renforcement après qu'un certain nombre de réponses correctes ont été apportées.

L'extinction diffère de l'oubli (voir plus haut) : dans l'extinction, le stimulus conditionnel est présenté.

L'extinction met en place une inhibition active de la réponse conditionnelle : l'animal apprend que le stimulus conditionnel n'est plus suivi par le stimulus inconditionnel. Il sera donc plus difficile de le conditionner à nouveau.

La disparition de la réponse se produit graduellement. Toutefois, après l'extinction, on observe parfois une récupération spontanée; dans ce cas, l'extinction n'est pas permanente. Cela atteste que le stimulus conditionnel n'est pas redevenu un stimulus neutre.

Pour certains apprentissages (voir plus loin, l'incubation de l'anxiété), l'extinction ne se produit jamais ou après un temps très long.

La loi de la **généralisation** : une réponse conditionnée à un certain stimulus apparaît aussi suite à un stimulus similaire mais non identique.

Si un son d'une fréquence de 1000 Hz est un stimulus conditionnel susceptible de déclencher une réponse de salivation, des sons de 950 Hz et de 1050 Hz le feront aussi.

On peut apprendre à un animal à répondre d'une façon à un signal représentant une ligne en demi-cercle. On constate qu'il répond de manière comparable à des

signaux représentant un cercle.

Il y a un vieux proverbe anglais qui dit que celui qui a été mordu par une vipère a aussi peur des cordes (voir plus loin, la réaction émotionnelle conditionnée).

Les animaux n'apprennent pas d'une manière absolue toutes les caractéristiques d'un stimulus; ils sont capables d'en distinguer les traits principaux et de reconnaître ceux-ci dans une autre situation stimulante.

Cela présente une valeur adaptative car la plupart des stimuli rencontrés dans la nature ne sont pas rigoureusement constants.

La loi de la **discrimination** : une réponse conditionnée à un certain stimulus n'apparaît pas suite à un stimulus similaire mais non identique.

Si on présente deux stimuli neutres, l'un suivi du stimulus inconditionnel et l'autre jamais suivi par ce dernier, l'animal apprend à répondre au premier (conditionnement excitateur) et à ne pas répondre au second (conditionnement inhibiteur).

Un chien apprend à saliver à la vue d'un objet qui tourne dans le sens des aiguilles d'une montre.

Lorsque l'objet tourne dans le sens inverse, le stimulus inconditionnel ne lui est pas fourni. Le chien apprend rapidement à ne saliver que quand l'objet tourne dans le sens horlogique.

Si la généralisation permet une meilleure adaptation du comportement appris en assouplissant les stimuli, la discrimination limite cet assouplissement. Les deux phénomènes sont donc complémentaires dans leur fonction adaptatrice.

Il est en effet important qu'un animal puisse faire la distinction entre les stimuli qui sont suivis d'événements biologiquement significatifs et ceux qui ne le sont pas.

Interprétation théorique

Les théories connexionnistes sont de deux types.

Le premier (Pavlov) considère que le conditionnement répondant est le résultat du remplacement, de la substitution d'un stimulus par un autre; il s'agit donc de la formation d'un lien S-S.

Le second (notamment Watson) considère plutôt que la réponse conditionnelle est acquise par l'association entre le stimulus conditionnel et la réponse; il s'agit donc de la formation d'un lien S-R.

Cela implique qu'un conditionnement répondant ne peut être installé que si un comportement est exécuté au cours de l'acquisition du lien. Dès lors, selon ce raisonnement, il devient difficile d'expliquer des phénomènes tels que le conditionnement inhibiteur et le préconditionnement sensoriel : dans le premier temps expérimental, en effet, l'animal ne produisant aucune réponse, il n'apprend rien.

Les théories cognitivistes disent que l'individu apprend que le stimulus conditionnel précède toujours le stimulus inconditionnel et produit la réponse lors de l'apparition de cet indice prédictif.

L'acquisition d'une réponse conditionnelle est l'indice de la représentation interne d'un lien qui s'est formé entre le stimulus neutre et le stimulus inconditionnel.

Les apprentissages comportementalement silencieux comme le conditionnement inhibiteur et le préconditionnement sensoriel sont en accord avec les théories cognitives car, pour elles, l'animal peut acquérir des connaissances sur son milieu sans que cela se manifeste immédiatement dans son comportement.

Névrose expérimentale

La névrose expérimentale est un phénomène étudié par l'école pavlovienne qui se produit lorsqu'un animal est amené au-delà de ses capacités de discrimination, c'est-à-dire lorsqu'il est confronté à deux stimuli différents mais tellement similaires qu'il ne lui est pas possible de les distinguer.

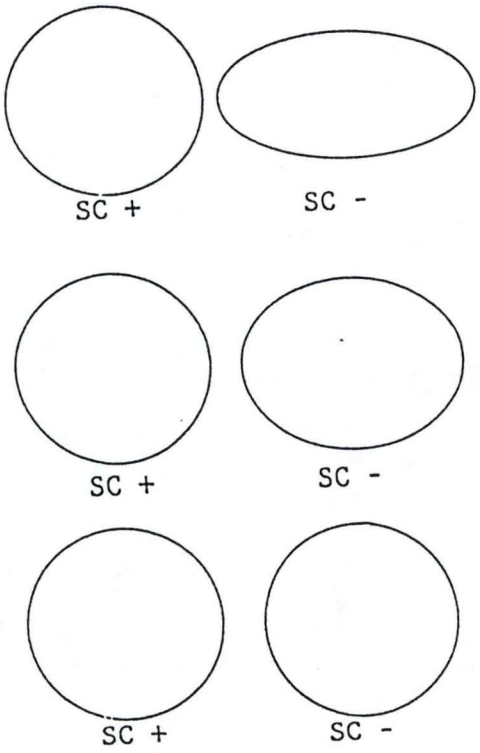


Figure. 3. 2.: Figures utilisées pour mettre un sujet en névrose expérimentale (selon Chance, 1979).

Devant un chien, on projette sur un écran des figures géométriques (figure 3. 2).
On conditionne l'animal à saliver lorsqu'un cercle lui est montré.
Par contre, lorsque l'image d'une ellipse est projetée, il n'est pas renforcé. Rapidement, le chien cesse de répondre à cette dernière image.
Ensuite, l'ellipse est remplacée par une autre ellipse dont les axes présentent une plus petite différence de longueur que la première. La seconde ellipse ressemble donc plus à un cercle. Le chien apprend aussi à ne pas y répondre.
Dans le temps expérimental suivant, l'ellipse est encore plus proche du cercle. Et ainsi de suite jusqu'à obtenir une ellipse dont les axes sont presque égaux.

Une fois que l'ellipse ressemble tellement à un cercle que le chien n'est plus capable de les distinguer, il présente une névrose expérimentale. Non seulement il ne répond plus correctement, mais, en plus, il développe toute une série de signes nouveaux : agitation, gémissements, aboiements, morsures de l'appareillage...

Cette procédure expérimentale a été proposée comme modèle pour l'étude du développement des névroses humaines; certains ont proposé de tester l'efficacité de certains médicaments psychotropes sur des animaux placés en condition de névrose expérimentale.
Ces projets ne sont plus d'actualité.

Réaction émotionnelle conditionnée

Un individu est sans cesse confronté à des modifications de son environnement. La plupart du temps, il fait face sans difficulté à ces situations nouvelles grâce à son savoir inné et à son savoir acquis.
Dans certains cas cependant, il n'existe pas de plan de conduite préétabli, adapté à la situation à laquelle l'individu est confronté. Cela provoque une **émotion**. Celle-ci est la prise de conscience que le répertoire comportemental inné et appris ne contient pas de solution programmée à la situation qui se présente. L'émotion concerne donc l'adaptation du comportement.

La peur, la colère, le chagrin, la joie, l'agressivité... sont des émotions.

De plus, une émotion est accompagnée par un certain nombre de manifestations physiologiques appelées **décharge clonique**. Elles consistent en des réactions cutanées (sécrétion sudoripare, vaso-constriction, pilo-érection), respiratoires (fréquence et amplitude augmentées), musculaires (tonus augmenté), endocrines, sanguines (augmentation du nombre des globules rouges, hyperlipémie, hyperglycémie), cardio-vasculaires (tachycardie, hypertension ou hypotension artérielle) et digestives (inhibition ou excitation de la motilité du tube digestif).
Ces manifestations peuvent varier d'une émotion à l'autre mais ne sont pas spécifiques d'une émotion particulière. La même décharge clonique peut être générée par deux émotions différentes.

On peut rougir de joie, de colère ou de honte.

Une réaction émotionnelle est subjective et, en tant que telle, elle ne peut être étudiée que par introspection. Pour savoir ce que l'individu humain ou animal ressent, il n'y a qu'un moyen, le langage.
Les seuls faits observables sont la décharge clonique et d'éventuels comportements qui sont la conséquence de l'émotion.

Certaines réactions émotionnelles sont innées; d'autres surviennent suite à des stimuli ayant acquis cette signification par apprentissage; c'est le conditionnement répondant qui, dans ce cas, est mis en oeuvre. Ces "émotions apprises" sont appelées des **réactions émotionnelles conditionnées**.

Expérimentalement, on peut apprendre à un chat, par conditionnement

répondant, à fléchir un membre en réponse à un stimulus lumineux associé à un stimulus électrique douloureux.

La douleur engendre, en plus de la flexion, une réaction émotionnelle, constatée par une décharge clonique.

En fin de conditionnement, le stimulus lumineux acquiert non seulement le pouvoir de faire fléchir le membre mais en plus celui de déclencher une émotion.

De même, dans la vie de tous les jours, une situation ou une personne particulière peuvent être associées à une douleur et provoquer une réaction émotionnelle conditionnée de peur lorsque l'animal les rencontre.

C'est par un conditionnement répondant qu'un chien, après quelques consultations, associe le stimulus nouveau : la blouse blanche du vétérinaire, à des stimuli connus : des manipulations désagréables, la douleur des piqûres et il y réagit par la même réponse de peur, accompagnée de tachycardie, pilo-érection et tremblements.

Un chien est victime d'un accident d'auto. La vue d'un tel véhicule provoque chez lui une réaction émotionnelle de peur par conditionnement répondant.

Un chien de chasse qui, au départ, n'a pas peur des coups de fusil, peut par apprentissage développer une peur des coups de fusil s'il est blessé par un tireur imprudent.

Les réactions émotionnelles conditionnées de peur présentent deux caractéristiques.

Elles sont **installées très rapidement** : une seule présentation suffit généralement pour que la liaison SC-SI soit établie. C'est utile à l'animal si le stimulus est réellement dangereux.

D'autre part, elles sont très **difficiles à éteindre** (voir plus haut, l'extinction); cette seconde particularité a été appelée par Eysenck l'**incubation de l'anxiété**.

Outre la vie quotidienne, diverses expériences mettent en évidence ces phénomènes.

Citons celle de Napalkov (Fontaine) : chez le chien, un choc électrique induit une augmentation de la pression artérielle (50 mm Hg en plus).

Après 25 présentations du stimulus aversif seul, une habituation (voir plus loin) se produit et la pression revient à la normale.

Si on présente une seule fois un stimulus neutre (un son, par exemple) suivi du stimulus inconditionnel aversif (choc électrique), on observe également une augmentation de la pression artérielle (30 à 40 mm Hg en plus).

Si, par la suite, on ne présente plus que le son seul, on observe que la pression artérielle augmente progressivement à chaque séance.

Le stimulus neutre est donc devenu très rapidement, en une seule présentation, un stimulus conditionnel.

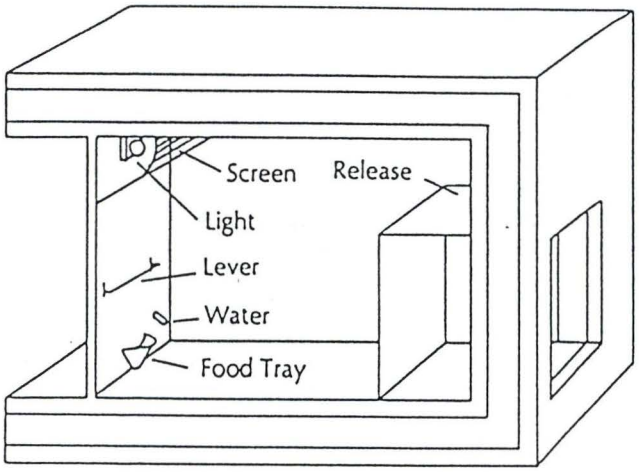
L'augmentation ainsi obtenue (70 à 110 mm Hg en plus) peut se maintenir chez certains sujets pendant plus d'un an.

En conclusion, là où on s'attendait à une extinction progressive, on assiste au contraire à une amplification du phénomène.

En résumé, nous constatons que le conditionnement répondant peut élargir la gamme des stimulations qui engendrent des réponses émotionnelles, notamment de peur.

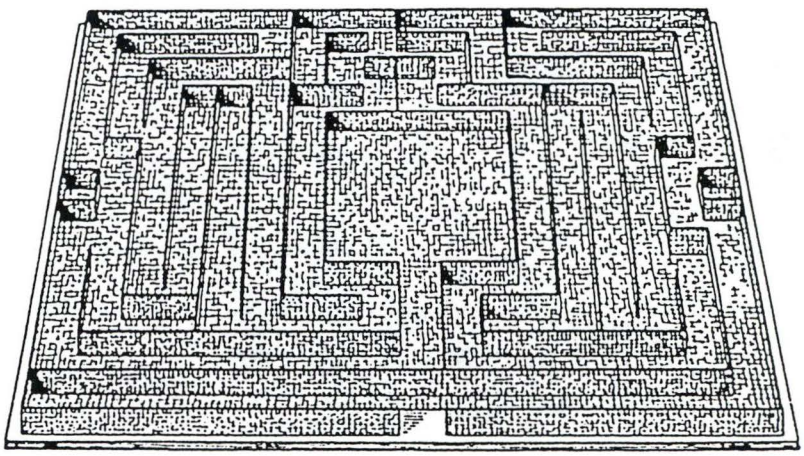
L'extinction est un procédé peu efficace pour supprimer ces réponses conditionnées.

Des techniques particulières, comme la désensibilisation systématique, le déconditionnement ou l'immersion doivent être utilisées dans ce cas (voir plus loin).



One of Skinner's original experimental boxes, now generally referred to as a Skinner box. One wall has been cut away to show the inside of the box. The food magazine and other apparatus were contained in the space outside of the left panel. Each time a rat pressed the lever, it activated the food magazine which dropped a few pellets of food into the tray. (From B. F. Skinner, *The Behavior of Organisms: An Experimental Analysis,* © 1938, Renewed 1966, p. 49. Reprinted by permission of Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.)

Figure 3. 3 : Cage de Skinner (selon Chance, 1979).



Hampton Court maze of Small (depth maze). (From N. L. Munn, 1950.)

Figure 3. 4 : Labyrinthe (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

Interprétation théorique

A l'inverse des animaux, chez l'homme, l'information (notion cognitive) peut faire disparaître une réaction émotionnelle conditionnée (Fontaine).

Une situation expérimentale de type pavlovien installe chez un certain nombre de sujets une réaction émotionnelle conditionnée par association d'un stimulus sonore avec un choc électrique douloureux. Cette réaction se traduit notamment par une augmentation du rythme cardiaque déclenchée par le seul stimulus sonore.

Un premier groupe de sujets est informé que, pour la suite de l'expérience, le choc électrique ne suivra plus le son.

Un deuxième groupe de sujets n'est pas informé que, pour la suite de l'expérience, le choc électrique ne suivra plus le son.

Un troisième groupe de sujets est informé qu'il a la possibilité de pousser sur un levier pour éviter le choc électrique.

On constate que, dans le premier et dans le troisième groupe, le rythme cardiaque ne présente plus d'augmentation, attestant la disparition de la réaction émotionnelle conditionnée.

Les connexionnistes, se référant strictement aux stimuli, ne peuvent expliquer cette extinction (réputée très difficile) sans avoir recours à l'information cognitive.

III. L'APPRENTISSAGE PAR ESSAIS ET ERREURS

Il est basé sur le **conditionnement opérant**, encore appelé conditionnement skinnérien ou instrumental ou de type II. Certains auteurs parlent de conditionnement opérant au lieu de opérant.

L'animal sélectionne parmi les opérations qu'il effectue spontanément et au hasard dans son environnement, celles qui lui sont favorables.

Si, dans une situation donnée, il produit un certain comportement et qu'un événement favorable apparaît, il associe la situation à ce comportement.

Il apprend donc une **association S-R**.

Le conditionnement opérant a été surtout étudié grâce à des expériences effectuées principalement dans des cages de Skinner ou des labyrinthes.

Une **cage de Skinner** (figure 3. 3) est une cage où l'animal est mis en présence d'un ou de plusieurs instruments *(leviers, boutons poussoirs, interrupteurs...)* et de stimuli *(lampes électriques de différentes couleurs, sonneries...)* et dans laquelle un renforcement peut lui être apporté *(aliment, choc électrique...)*.

Un chat est placé dans une cage de Skinner dans laquelle se trouve un levier actionnant un mécanisme qui fait entrer dans la cage un plateau de nourriture.

Le chat effectue au hasard toutes sortes d'opérations sur les objets qui se trouvent dans la cage, dont le levier.

Après qu'il a actionné quelques fois le levier, ce qui est suivi par la présentation de la nourriture, il ne fait plus d'erreurs : la pesée sur le levier est devenue la réponse correcte.

Un labyrinthe (figure 3. 4) est un ensemble de voies dont une seule mène au point de sortie et dont les autres, en nombre variable, sont sans issue.

L'efficacité d'un animal dans un labyrinthe s'apprécie en comptant le nombre d'erreurs ou la durée nécessaire pour atteindre la sortie.

L'apprentissage par essais et erreurs est celui qui est principalement mis en oeuvre dans le dressage des animaux de travail; de plus, il est très présent dans la vie quotidienne.

Un chien apprend que pousser sur la poignée d'une porte permet de l'ouvrir et donc d'avoir accès à la cuisine où il trouve des renforcements tels que chaleur, présence humaine ou nourriture.

Un chat apprend que si la sonnerie du téléphone retentit pendant que sa propriétaire prépare le repas, il peut s'emparer sans risque d'une nourriture inaccessible à d'autres moments.

Un chien apprend que boiter est renforcé par l'attention que lui porte son propriétaire.

Un chien apprend que poursuivre sa queue est renforcé par les cris d'excitation et d'encouragement des enfants de la maison.

Un chien de petite taille ronge un os; un chien plus grand survient qui lui vole cet os. Le petit chien se précipite alors sur un morceau de bois et le ronge (activité redirigée). Ce comportement entraîne chez le grand chien une poursuite, d'où l'abandon de l'os dérobé. Cela permet au petit chien de le récupérer .

Certains chevaux militaires apprennent à boiter lorsque retentit la sonnerie de clairon annonçant la visite du vétérinaire; le renforcement correspondant étant l'exemption d'exercice.

Certains problèmes comportementaux peuvent être modifiés ou peuvent évoluer par ce type d'apprentissage; dans ce dernier cas, il est d'usage de parler d'"**instrumentalisation**", car le conditionnement instrumental est mis en oeuvre.

Un chien présente de l'agressivité par peur. Ce comportement est déclenché lorsque l'animal est approché, acculé et/ou touché par une personne inconnue.
Il se traduit par des postures et des mimiques indiquant la peur : piloérection, oreilles en arrière, queue entre les jambes, commissure des lèvres tirées en arrière etc...
Au départ, le chien grogne et aboie mais ne mord pas. Un jour, il mord. Le retrait, généralement immédiat, de la personne inconnue (source de sa peur) constitue un puissant renforcement de la réponse de morsure.
Celle-ci est apprise et le chien mord systématiquement lorsqu'il est confronté à ce type de situation.

Dans le cadre de ce même type de problème, on peut observer aussi qu'un chien mis en présence de la situation provoquant la peur grogne, aboie et se rapproche de son maître (souvent, il se place contre sa jambe).
Celui-ci croit utile de "rassurer" son animal : il lui parle gentiment, le cajole, le caresse etc... Tous ces renforcements confirment la réponse agressive du chien.

Un chien vivant à la campagne prend la fuite quand il est confronté à un trafic automobile bruyant.
Pendant sa course éperdue, il se blesse (à des fils de fer barbelés, par exemple). Ce renforcement - négatif dans ce cas (voir plus loin) - augmente la réponse d'évitement apparaissant dans ces circonstances.

Un animal qui a peur des coups de feu apprend très vite les stimuli qui apparaissent en même temps que ceux-ci : la vue d'un fusil ou l'odeur de la poudre, le fait de se trouver sur le territoire ou au pavillon de chasse, l'équipement du chasseur etc... déclenchent la réponse d'évitement par instrumentalisation.

La réponse conditionnée par le conditionnement opérant est **contrôlée** principalement par le système nerveux **somatique** (volontaire). Elle met généralement en oeuvre la musculature striée (celle du squelette).

Comme pour le conditionnement répondant, un certain nombre de **lois** régissent le conditionnement opérant; certaines sont communes aux deux formes.

La loi de l'**effet** a été formulée par Thorndike; elle dit que tout acte qui, dans une situation donnée, produit de la satisfaction a plus de chances de se reproduire si une situation analogue survient à nouveau. Inversément, tout acte ayant produit de la dissatisfaction dans une situation déterminée aura tendance à disparaître si cette situation se représente ultérieurement.

La "satisfaction" constitue le renforcement (positif ou négatif) tandis que la "dissatisfaction" représente la punition (positive ou négative).

La loi de la **contiguïté temporelle** ne s'applique pas strictement comme dans le cas du conditionnement répondant.

Il faut distinguer entre l'installation et le maintien de la réponse lorsqu'on considère le délai séparant la réponse du renforcement.

Pour **installer** un comportement, il est préférable d'administrer le renforcement immédiatement après la réponse correcte.

S'il y a un délai, une ou plusieurs réponses différentes de celle qu'on veut installer peuvent se produire entretemps et tout se passera comme si c'était elles qui étaient renforcées.

Ce type de réponse est appelé **comportement superstitieux**; il est défini comme une réponse dont la probabilité d'émission s'accroît, non en raison d'un contrôle par le renforcement prévu par l'expérimentateur, mais suite à une contiguïté accidentelle avec un événement qui prend valeur de renforcement.

Huit pigeons sont placés dans une cage de Skinner. Régulièrement, toutes les quinze secondes, du grain leur est apporté de manière automatique, quel que soit le comportement qu'ils effectuent.

Après un certain temps, on observe que deux pigeons n'ont pas modifié leur comportement. Parmi les six autres, un pigeon effectue des mouvements en cercle, toujours dans le même sens. Un autre pigeon se positionne dans un coin de sa cage et lève la tête. Un autre produit des mouvements alternatifs de relèvement et d'abaissement de la tête etc...

Chez l'homme, les gris-gris, talismans, pattes de lapin, remèdes de bonne femme et autres médecines parallèles sont autant de comportements superstitieux.

Dans beaucoup de cas cependant, l'animal peut distinguer entre les réponses ayant un effet réel et les autres.

S'il s'agit de **maintenir** une réponse installée, un délai peut s'écouler entre la réponse et le renforcement qui est alors appelé **renforcement différé**. Ce délai est même souhaitable pour réduire la dépendance du comportement par rapport au renforcement.

Chez l'homme, le renforcement peut être retardé très longtemps; l'étudiant, par exemple, ne reçoit son diplôme qu'à la fin du cycle d'études.

La loi de la **répétition** et l'oubli sont d'application pour le conditionnement opérant aussi bien que pour le conditionnement répondant.

La loi de l'**extinction** est identique à celle qui a été formulée lors de l'étude du conditionnement répondant. Un phénomène d'inhibition s'installe également.

Quand une réponse n'est plus renforcée, on assiste dans un premier temps, à une augmentation paradoxale de la fréquence de son apparition. Ensuite seulement, cette fréquence diminue.

Après l'extinction, on peut observer une récupération spontanée.

Le conditionnement par renforcement positif est plus sensible à l'extinction que le conditionnement par renforcement négatif (voir plus loin).

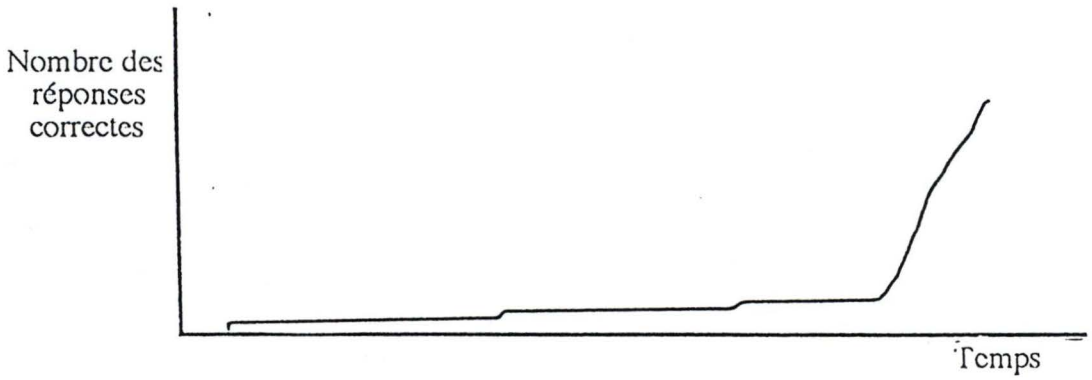


Figure 3. 5 : Courbe d'apprentissage.

Les réponses maintenues par renforcement intermittent ou par renforcement différé (voir plus haut) sont très résistantes à l'extinction.

Les réponses installées par un renforcement intense sont plus difficiles à éteindre que celles installées par un renforcement de faible valeur.

Une réponse qui demande un effort musculaire important est plus sensible à l'extinction qu'une réponse demandant un moins grand effort.

Chez l'homme, dans la vie quotidienne, la forme d'extinction la plus fréquente est le fait d'ignorer un comportement qui a été précédemment renforcé par de l'attention.

Par exemple, pour un professeur, le fait d'ignorer un élève chahuteur peut éteindre cette réponse.

La loi de la **généralisation** est identique à celle énoncée en conditionnement opérant.

On peut apprendre à des pigeons à picorer un disque de matière plastique transparente suite à la présentation d'une image représentant un être humain, enfant ou adulte, assis, debout ou couché, habillé ou non, vu en totalité ou en partie etc...

La loi de la **discrimination** est également semblable à ce qui a été expliqué.

Un pigeon apprend à picorer un disque quand ce dernier est illuminé par une lumière dont la longueur d'onde est de 550 mμ.

Il répond aussi, par généralisation, si la longueur d'onde est de 545 ou de 555 mμ.

Si on administre un stimulus aversif lorsque le disque est éclairé par une lumière dont la longueur d'onde est de 555 mμ, il ne répondra plus à cette dernière longueur d'onde ni à celles qui lui sont supérieures mais il répondra encore aux longueurs d'onde de 550 mμ et inférieures.

La généralisation et la discrimination se font aussi en ce qui concerne une propriété particulière d'un stimulus, telle que la fréquence *(d'un son, d'un signal visuel)* ou l'intensité *(d'une lumière rouge, verte...).*

La généralisation et la discrimination en conditionnement opérant présentent les mêmes caractères de complémentarité et d'adaptation à l'environnement qu'en conditionnement répondant.

Le phénomène de discrimination est un outil précieux utilisé pour étudier les aptitudes des organes des sens des animaux.

Le conditionnement s'installe graduellement, en suivant une **courbe** du type reproduit à la figure 3. 5.

Interprétation théorique

Selon les connexionnistes, lors du conditionnement opérant par renforcement positif (voir plus loin), l'animal apprend un lien entre un stimulus et une réponse. Le renforcement augmente la force des réponses et il le fait parce qu'il satisfait à un besoin physiologique.

L'interprétation cognitiviste consiste à dire que l'animal apprend que cette réponse est régulièrement suivie par l'apparition du renforcement.

Les éthologistes considèrent que l'apprentissage par renforcement positif est la modification de la phase d'appétence d'un comportement inné.

Cette phase peut se présenter sous de nombreuses formes différentes. Si une de ces formes a été antérieurement suivie par l'apparition des stimuli-clés, elle est apprise parce que renforcée par l'exécution de la phase de consommation.

Lorsque la motivation pour le comportement inné est suffisante, l'animal produit la phase d'appétence apprise.

Comme preuve de la validité de cette interprétation, les éthologistes avancent que pour qu'une réponse puisse être conditionnée, il faut qu'elle figure parmi les phases d'appétence possibles du comportement exécuté suite à l'obtention du renforcement.

Un hamster peut être conditionné à se dresser sur les pattes de derrière, à creuser le fond de la cage, à gratter les parois de la cage ou même à pousser sur un levier pour recevoir un renforcement alimentaire. En effet, ces réponses figurent parmi les phases d'appétence naturellement exécutées avant le comportement alimentaire.

Par contre, dans les mêmes conditions, il n'est pas possible de leur apprendre à se gratter.

Différences entre les deux conditionnements

Le conditionnement répondant consiste en la liaison entre deux stimuli.
Le conditionnement opérant consiste en la liaison entre un stimulus et une réponse.

Le contrôle de la réponse est généralement différent : il se fait par le système nerveux neuro-végétatif pour le premier, par le système nerveux somatique pour le second.

Les réponses installées par conditionnement répondant sont des réflexes ou des comportements innés ou stéréotypés.
Celles du conditionnement opérant sont souvent complexes et susceptibles de nombreuses adaptations.

Dans le cas du conditionnement répondant, le stimulus inconditionnel *(nourriture)* est lié obligatoirement à la réponse inconditionnelle *(salivation)*, la réponse est la conséquence inévitable du stimulus.
Dans le cas du conditionnement opérant, par contre, il n'existe pas de relation de cause à effet entre le renforcement *(nourriture)* et la réponse *(pesée sur le levier)*.

Dans le conditionnement répondant, la réponse est contrôlée par des événements qui la précèdent; elle ne provoque pas de modification de l'environnement.
Dans le conditionnement opérant, la réponse est contrôlée par des événements qui la suivent, c'est-à-dire, par ses conséquences; elle provoque une modification de l'environnement.

La distinction entre les deux types de conditionnement est l'objet de plusieurs théories et, en fait, la frontière qui les sépare n'est pas clairement délimitée.
La question se pose de savoir si les deux conditionnements sont des manifestations différentes du même mécanisme ou si, au contraire, le stockage dans la mémoire s'effectue différemment.

Préparation

La **préparation** à subir un conditionnement donné varie d'une espèce à l'autre. L'aptitude à associer rapidement un stimulus à une réponse est en effet différente d'une espèce à l'autre.

Cela tient à l'organisation du comportement propre à chaque espèce; chacune est biologiquement "préparée" à former certaines associations plutôt que d'autres. Ce phénomène limite le nombre des réponses qui peuvent être apprises.

Il est plus facile d'apprendre à des chevaux à sauter qu'à des bovins.

On peut aisément apprendre à un chat à sortir d'une cage en manipulant des leviers; par contre, il est très difficile de lui faire effectuer un comportement de grooming dans ce but.

Par **niveau opérant**, on entend la probabilité ou la fréquence initiale d'un

comportement existant avant un apprentissage.

Un comportement dont le niveau opérant est élevé a plus de chances d'être produit spontanément et donc sera conditionné plus facilement.

Un comportement dont le niveau opérant est faible est plus difficile à apprendre d'emblée; pour ce faire, on aura recours par exemple au shaping (voir plus loin).

Chez le chien, aboyer a un niveau opérant plus élevé que se dresser sur les membres postérieurs.

Les espèces diffèrent également en ce qui concerne leurs aptitudes sensorielles. Les apprentissages opérants se mettent en place suite à des stimulations adaptées à ces capacités. Certains stimuli *(olfactifs ou autres)* ne peuvent être perçus par les humains.

Le cheval de cirque Clever Hans trouvait la solution correcte à de nombreux problèmes d'arithmétique, même fort complexes. Il donnait la réponse en frappant le sol avec un de ses sabots.

N'importe qui, même en l'absence de son dresseur, pouvait poser des questions; le résultat était toujours correct.

On a pu déterminer que le seul élément qui était nécessaire à Clever Hans était qu'il voie quelqu'un qui connaissait la réponse.

Voici ce qui se passait : au moment où le cheval arrivait au nombre de coups de sabot correspondant à la réponse exacte, il percevait chez la ou les personnes connaissant cette réponse des signaux subtils et involontaires trahissant sans doute une émotion (petits mouvements, odeur...) qu'il avait appris à reconnaître.

Clever Hans ne pouvait pas répondre s'il ne voyait personne car il ignorait bien sûr tout des mathématiques. Il était plutôt un surdoué de la perception.

Shaping

Le **shaping** ou **façonnement** est une technique par laquelle on apprend un comportement particulier en renforçant des approximations successives de ce comportement. Les comportements appris, ainsi "façonnés", peuvent être très complexes et très différents, par leur forme ou par leur intensité, des mouvements habituels figurant au répertoire de l'espèce considérée.

La pratique du shaping implique une détermination des différents constituants élémentaires de la réponse; ensuite, on commence par renforcer une première approximation de la réponse finale que l'animal effectue (généralement par hasard). Quand il effectue une meilleure approximation, on renforce cette dernière en cessant de renforcer l'approximation précédente moins parfaite et ainsi de suite jusqu'à la réponse finale.

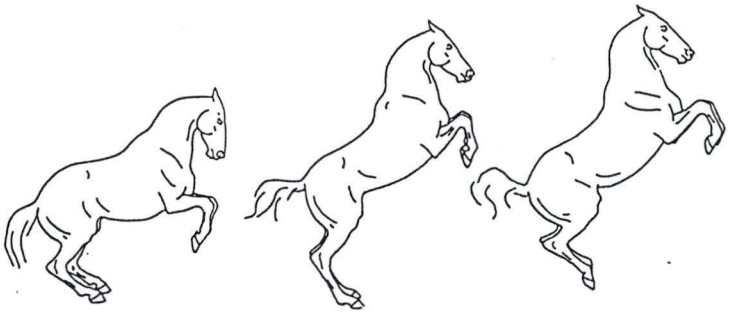
Le shaping tire parti de la variabilité naturelle du comportement; il suppose la présence d'un certain nombre de réponses dans le répertoire comportemental à partir desquelles une réponse jusqu'alors inexistante peut être obtenue.

Le shaping est une méthode lente et difficile.

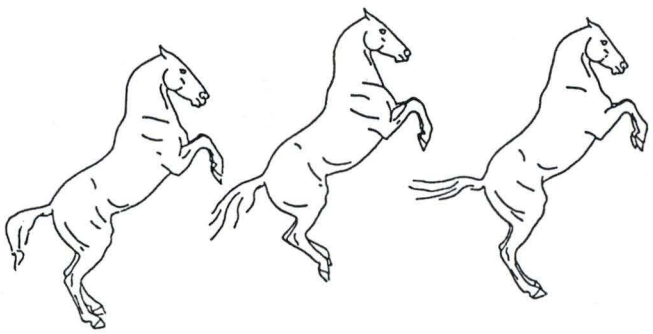
Elle est utilisée chez l'homme pour le traitement des enfants autistes, des débiles mentaux etc... C'est de cette façon, par exemple, qu'on leur apprend à s'habiller.

Les animaux de show apprennent souvent par ce type de méthode : un chien saute à travers un cerceau enflammé, des poulets jouent au base-ball, des porcs actionnent un jack pot, un cheval se déplace en posant un antérieur sur la croupe du congénère qui le précède, des dauphins sautent hors de l'eau et marchent ensemble sur l'eau etc...

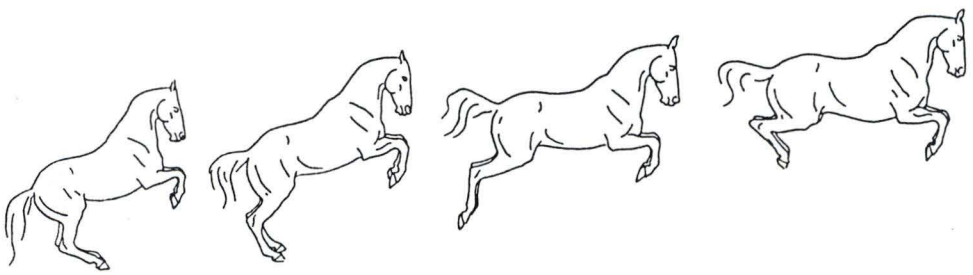
Le shaping est utilisé pour dresser des singes capucins destinés à aider dans leur vie quotidienne des personnes tétraplégiques.



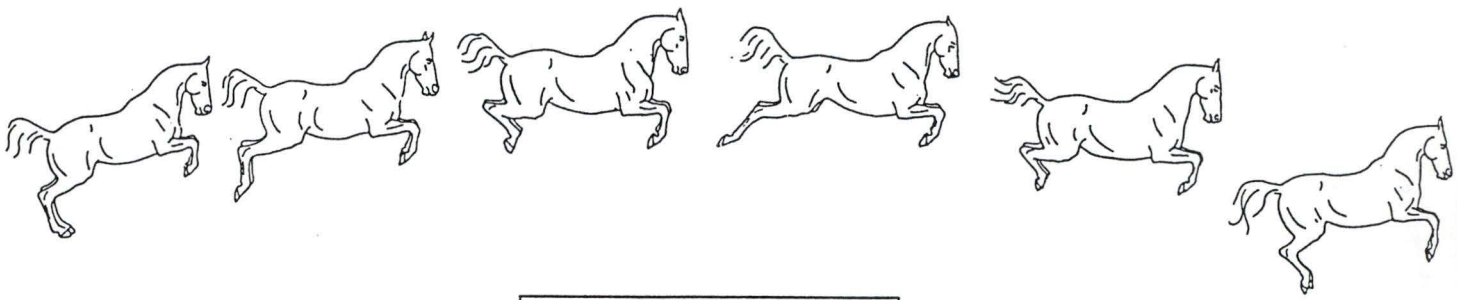
croupade



courbette



ballotade



capriole

Figure 3. 6 : Quelques "airs relevés" en équitation académique
(selon Waring, 1983).

Chez le chiot, l'éducation à la propreté peut avoir recours au shaping : on place sur le sol de la pièce un grand nombre de journaux et on renforce chaque fois qu'il urine sur un journal; on diminue progressivement le nombre des journaux en renforçant toujours chaque fois que l'animal urine dessus; finalement, il ne reste plus qu'un journal; on place le journal derrière la porte et on renforce quand le chien demande qu'on ouvre la porte et qu'il urine sur le journal etc...

Pour apprendre à un chien à retenir ses défécations pendant la nuit ou en l'absence de ses maîtres, on allonge progressivement la durée séparant deux promenades de propreté successives.

Un chien a appris que quand il aboie, ses propriétaires ouvrent la porte, ce qui lui permet de rentrer dans la maison. Plus ses vocalisations sont sonores et graves, plus vite ils réagissent et donc plus vite il est renforcé. Le chien va donc façonner ses aboiements pour obtenir le renforcement le plus rapidement.

On utilise le shaping pour apprendre à un retriever à obéir à des ordres donnés à distance.

Aux Etats-Unis, on trouve un modèle particulier de chatière. Pour qu'elle s'ouvre, le chat doit effectuer une série de comportements qu'il doit apprendre.
L'avantage est que seul un chat entraîné peut ouvrir la chatière; donc les chats étrangers ne peuvent pénétrer dans la maison.
Cet apprentissage utilise le shaping : on laisse d'abord la porte ouverte en permanence de telle sorte que le chat apprend le lieu du passage dans les deux sens (vers l'extérieur, il trouve des renforcements tels que lieux d'éliminations, proies, lieux à explorer; vers l'intérieur, il trouve des renforcements tels que chaleur, confort, nourriture, présence humaine). Ensuite, la porte est graduellement abaissée de telle sorte qu'en fin de shaping, le chat tire la porte avec sa patte, puis passe la tête dans l'ouverture et enfin soulève la porte.

Toujours aux Etats-Unis, il n'est pas rare de rencontrer des chats qui, par shaping, ont appris à faire leurs besoins assis sur la planche d'un W.C.

En équitation académique, le cheval effectue un certain nombre de figures appelées "airs relevés" (figure 3. 6). Ces réponses sont apprises par shaping : le cavalier apprend à son élève une série de mouvements dont la difficulté et la complexité sont croissantes (Fabrigoule). Des extraits du traité du colonel Podhajsky constituent un exemple détaillé de ce procédé :
"... Dans la "pesade", le cheval, assis sur son arrière-main très fléchie, élève son avant-main de façon que son corps fasse avec le sol un angle d'environ 45°..."
"... On qualifie de "lever", une élévation moindre au-dessus du sol (30°) et "levade" le fait de rester dans cette position. Celle-ci est plus difficile à exécuter que la pesade... Dans le travail à la main, la durée de la levade est augmentée jusqu'à ce que le cheval reste effectivement figé dans l'attitude d'une statue... Une fois que le cheval ait acquis la sûreté nécessaire dans la levade à la main, elle est pratiquée sous le cavalier... Non seulement la levade représente, pour ainsi dire, l'introduction aux sauts d'école, mais encore c'est en partant d'elle que l'on obtient les caprioles, courbettes, etc..."
"... La première phase du long travail qui mène à la capriole sera consacrée à la "croupade", au cours de laquelle le cheval, partant de la levade, se détache du sol et, tout en conservant une attitude analogue à celle de la pesade, ramène ses membres sous lui..."
"... Par là, on arrive à la ballotade. Les postérieurs, prêts à ruer, ramenés sous le corps, sont pliés de telle sorte que de derrière on voie les deux fers; mais il n'y a pas de ruade. Celle-ci est réservée à la capriole..."
"... Dans la "capriole", le cheval s'élève du sol de telle manière qu'au moment

où son corps plane, horizontal, il puisse détacher avec ses postérieurs une ruade énergique... Ce saut d'école est, lui aussi, enseigné tout d'abord sans cavalier, dans le travail à la main..."

Renforcement

Le **renforcement** (ou renforçateur) est un stimulus qui apparaît ou disparaît suite à l'exécution d'une réponse, entraînant une augmentation de la probabilité, de l'intensité, de la fréquence ou du taux ultérieur de cette réponse.

La **quantité** et la **qualité** du renforcement apporté va, d'une manière générale - ce n'est que partiellement exact pour la réponse d'évitement expliquée plus loin -, influencer proportionnellement la probabilité de réapparition de la réponse ou la force de celle-ci.

Un rat apprend plus vite à pousser sur un levier s'il reçoit cinq grammes de nourriture à chaque bonne réponse que s'il ne reçoit qu'un gramme.

Un rat court plus vite dans un labyrinthe s'il reçoit de l'eau saturée en glucose que de l'eau pure; le même phénomène se produit s'il reçoit de la viande au lieu de nourriture sèche.

Il faut cependant tenir compte de la satiété qui peut s'installer notamment lorsque le renforcement est de nature alimentaire.

L'établissement d'un conditionnement peut être perturbé par la présence de **stimuli étrangers**.

Un comportement que l'individu effectue fréquemment peut constituer le renforcement d'un autre comportement. Ce phénomène découvert en 1965 et appelé **principe de Premack** peut être formulé de la manière suivante : "une réponse qui a une forte probabilité d'apparition peut servir de renforcement pour une autre réponse, moins fréquente".
La fréquence de la seconde réponse va augmenter si elle est suivie de la possibilité d'effectuer la première. La condition du phénomène est l'existence d'une différence entre les probabilités d'apparition des deux réponses.

Chez l'homme, faire un hobby ou pratiquer un sport, regarder la télévision sont des comportements fréquents.

Chez l'enfant comme chez le chien, le jeu constitue un exemple type de réponse renforçante.

Certaines réponses peuvent être **auto-renforçantes,** c'est-à-dire qu'elles peuvent constituer un renforcement pour elles-mêmes.

Certains auteurs considèrent qu'un chien qui ronge le mobilier effectue ce type d'activité car ce comportement lui apporte des stimulations orales qui lui feraient défaut.

Renforcement primaire et renforcement secondaire

Un **renforcement primaire** correspond à un besoin vital de l'animal; on l'appelle aussi renforcement non conditionné.
Un **renforcement secondaire** n'est pas un renforcement, au départ; il acquiert cette capacité par apprentissage, parce qu'il a été associé de façon répétée à un renforcement primaire (ou à un autre renforcement secondaire); on l'appelle aussi renforcement conditionné.

Un renforcement primaire est suffisant, par lui-même, pour produire la réponse. Un renforcement secondaire ne produit pas d'emblée la réponse; il doit, au préalable, être associé à

un renforcement primaire et peut ensuite se substituer à lui.

Cette évolution peut se faire aussi bien pour un stimulus qui a valeur de renforcement que pour un stimulus servant de signal; on parle donc aussi de **stimulus primaire** et de **stimulus secondaire**.

Le mot "secondaire" utilisé dans ce contexte n'exprime pas une gradation dans la force de la stimulation mais trouve son appellation dans la chronologie du conditionnement.

La nourriture, la boisson, la chaleur, le repos, la suppression ou la diminution de la douleur, l'enrichissement de l'environnement après privation sensorielle sont des renforcements primaires.

Féliciter ou caresser un cheval peut être un renforcement secondaire parce qu'il a été antérieurement associé à un renforcement primaire tel qu'une friandise ou parce qu'il est devenu un signal de non agressivité.

La présence de la mère, chez certaines espèces, est un renforcement secondaire pour le jeune animal parce qu'elle a été associée précédemment à la chaleur et à la nourriture.

Chez l'homme, l'argent est un renforcement secondaire généralisé.

L'usage du renforcement secondaire permet de mettre sur pied un procédé de dressage qui consiste à substituer des indications encore inconnues de l'animal à d'autres indications déjà connues de lui.

Ces indications nouvelles sont plus commodes à utiliser que les renforcements primaires. Ceux-ci, par ailleurs, peuvent perdre rapidement leur signification au cours d'une même séance (satiété); d'autre part, ils peuvent être contraignants pour l'animal.

Atténuation

On distingue stimulus impératif et stimulus atténué.

Le **stimulus impératif** est celui qui est pourvu d'une signification importante pour l'animal; son utilisation permet un apprentissage rapide.

Le stimulus impératif peut subir une **atténuation** ou estompage, s'il diminue soit en volume soit en nombre. Cette atténuation, si elle est effectuée progressivement, peut ne pas avoir d'influence sur l'apprentissage en cours.

L'atténuation peut être utilisée de pair avec le shaping.

Un stimulus peut être très impératif dans certaines conditions et moins impératif dans d'autres circonstances.

Un jeûne de 24 heures donne une signification impérative à la nourriture; au fur et à mesure que celle-ci est consommée, elle constitue un stimulus de plus en plus atténué.

Trouver un endroit adéquat pour uriner ou déféquer constitue un renforcement seulement quand la vessie ou le rectum sont remplis.

Certains stimuli ne subissent pas d'estompage.

Ainsi, chez beaucoup de chiens les renforcements sociaux (félicitations, caresses, contacts physiques avec le maître) ne subissent pas d'estompage; ils peuvent d'ailleurs être plus impératifs que les renforcements alimentaires.

Une méthode proposée pour apprendre à un chat qui urine n'importe où à

éliminer dans son bac est la suivante : on place sur le sol du local des feuilles de papier d'aluminium.

Le chat, lorsqu'il urine dessus, est éclaboussé, ce qui constitue un stimulus impératif (stimulus aversif dans ce cas, voir plus loin).

Il urinera donc dans son bac, seul lieu dépourvu de feuilles d'aluminium. Une fois cet usage établi, la quantité des feuilles sera progressivement réduite dans le local (atténuation) jusqu'à ce qu'il n'y en ait plus.

Renforcement positif et renforcement négatif

Un **renforcement positif** est un stimulus appétitif qui apparaît suite à une réponse conditionnée et qui augmente la probabilité de réapparition de cette réponse.

Un renforcement positif apporte de la satisfaction à l'animal; c'est une récompense *(félicitation, caresse, friandise...).*

Pour définir le terme de renforcement négatif, il nous faut d'abord définir celui de stimulus aversif. Un **stimulus aversif** est une stimulation à laquelle un animal cherche à se soustraire *(choc électrique, coup, éclair lumineux, son de forte intensité; chez l'homme aussi, arrêt respiratoire par curarisation ou injection d'apomorphine...).* Le stimulus aversif est l'opposé du stimulus appétitif.

Comme un stimulus appétitif, un stimulus aversif peut être primaire ou secondaire : *réprimander, dire "Non!" etc...* peuvent acquérir par conditionnement des qualités aversives après avoir été associés, par exemple à la douleur.

Un **renforcement négatif** est un stimulus aversif qui disparaît ou qui n'apparaît pas suite à une réponse conditionnée et qui augmente la probabilité de réapparition de cette réponse.

Le sujet apprend à échapper ou à éviter une situation qui a pour lui des conséquences défavorables.

Un apprentissage par renforcement négatif (évitement) est plus rapidement installé et plus résistant à l'extinction qu'un apprentissage par renforcement positif. Cela se conçoit très bien si on considère les valeurs adaptatives respectives de ces deux apprentissages. Au laboratoire, comme dans la pratique, c'est d'ailleurs le premier qui est le plus souvent utilisé.

Dans le cas du renforcement négatif, deux types de situations peuvent se présenter.

Le stimulus aversif est présent et la réponse permet à l'animal de s'y soustraire; c'est la **réponse d'échappement** (escape).

Le stimulus aversif n'est pas présent mais l'animal, suite à un signal par exemple, effectue une réponse qui permet d'empêcher qu'il ne survienne; c'est la **réponse d'évitement** (avoidance) par laquelle l'animal anticipe. L'évitement peut s'installer après l'échappement par l'apprentissage d'un ou de plusieurs signaux permettant d'anticiper.

Il commence à pleuvoir : le chien qui se réfugie dans sa niche effectue une réponse d'échappement.

Un mal de tête s'installe : avaler un cachet d'aspirine est la réponse d'échappement.

Il ne pleut pas encore, mais le tonnerre gronde. Le troupeau de bovins gagne le couvert des arbres et évite ainsi d'être mouillé.

Un oiseau aperçoit un chat qui s'approche de l'arbre où il est perché. Il produit une réponse d'évitement en s'envolant.

Un chien se trouve sur la table d'examen chez le vétérinaire. Comme chaque fois dans ce cas, son maître le tient fermement pour que la praticien puisse faire une injection. Le chien se débat, grogne, montre les dents et mord le praticien.

Ce dernier renonce à son traitement par piqûre et prescrit le même médicament

sous forme de comprimés.

A la visite suivante, le chien adopte immédiatement une conduite agressive. Il se met en situation d'évitement qui empêche que le stimulus aversif constitué par une piqûre ne survienne dès que les signaux qui lui ont été associés (cabinet vétérinaire, table d'examen...) sont présents.

Un chien apprend à s'éloigner des enfants afin d'éviter que ceux-ci ne lui tirent la queue.

Lorsqu'on dresse un cheval, il est d'usage de terminer la leçon quand l'animal vient d'effectuer un mouvement correct.

Celui-ci devient alors la réponse renforcée négativement par la disparition de la situation aversive que constitue le fait de travailler.

Un cheval est atteint d'une inflammation douloureuse du garrot.

Lors de la pose de la selle, il effectue des "sauts de mouton", c'est-à-dire des mouvements de défense consistant en des battues sur place des quatre membres.

Cette réponse fait disparaître la selle et, avec elle, le stimulus aversif douloureux.

Les chevaux utilisés par les cow-boys apprennent à rester immobiles sur place quand le cavalier descend de cheval en laissant les rênes traîner sur le sol.

Le stimulus aversif est la douleur buccale provoquée par le mors; celui-ci est tiré par les rênes quand l'animal marche dessus.

Les épreuves de concours hippique commencent par une sonnerie de cloche.

Certains chevaux, dans le temps de l'épreuve, refusent de franchir un obstacle trois fois de suite. Or le règlement prévoit, dans ce cas, leur élimination du concours.

Ils regagnent donc leur box, ayant appris que lorsque la cloche sonne, s'ils refusent de sauter, ils éviteront de devoir faire les efforts nécessaires à la poursuite de l'épreuve.

La rétivité, en termes d'équitation, est le refus par le cheval d'effectuer une réponse suite à une stimulation du cavalier. Le cheval rétif reste immobile, recule, ne sort pas de son box ou du manège, désarçonne le cavalier, ne s'écarte pas du groupe de chevaux dont il fait partie, ne franchit pas l'obstacle.

Il n'effectue donc pas une réponse correctement apprise ou en effectue une autre alors qu'il en est physiquement capable et qu'il a reçu du cavalier le signal correspondant de manière claire et précise.

Le fait de ne pas répondre ou de produire une réponse différente de celle qui est demandée est interprété par le cavalier comme un "refus" intentionnel de la part du cheval.

La rétivité peut cependant s'expliquer comme étant une réponse apprise d'évitement à un stimulus aversif (dont le cavalier n'est parfois pas conscient).

Prenons un exemple qui se présente souvent. Un cavalier sort son animal du box afin de lui apprendre une nouvelle réponse : le saut d'un obstacle. Il néglige de faire faire au cheval la séquence d'assouplissement préalable à tout travail. Le cheval effectue néanmoins un certain nombre de fois la réponse attendue. Comme, physiquement, il n'est pas suffisamment préparé, cette réponse représente une situation aversive pour lui : douleurs musculaires, effort physiologique difficile à supporter... Face à cette stimulation aversive, le cheval émet une réponse d'échappement : il reste immobile, il désarçonne son cavalier, il contourne l'obstacle...

Cette réponse, qui le soustrait au stimulus aversif, est produite de plus en plus fréquemment. Ensuite, de façon progressive, il passe à l'évitement : dès que le cavalier lui demande de franchir l'obstacle, la réponse de rétivité apparaît.

Une réponse émotionnelle de peur constitue en elle-même un stimulus aversif. La situation stimulante qui la déclenche est donc, de toute façon, renforcée

négativement même si aucune autre conséquence désagréable n'apparaît.

Citons enfin la plaisanterie américaine classique du malade qui vient voir son psychiatre. Il entre dans le cabinet et s'assied sur les mains. Interrogé par la praticien au sujet de cette position curieuse, il répond qu'il s'assied toujours comme cela. "Et pourquoi?", demande le psychiatre. "Parce que cela éloigne les lions." "Mais il n'y a pas de lions à Manhattan!" "Vous voyez, ça marche!"

Interprétation théorique

D'une manière générale, pour les connexionnistes, une réponse d'évitement survient suite à l'acquisition d'un lien entre un stimulus (signal de danger) et une réponse tandis que pour les théories cognitivistes, l'animal apprend que le stimulus (signal de danger) précède régulièrement l'apparition d'un stimulus aversif.

Parmi les interprétations connexionnistes, citons la théorie bifactorielle de l'évitement qui explique de cette manière le déroulement du phénomène :

Dans le premier temps, le stimulus aversif déclenche une réponse de peur. Ensuite, par conditionnement répondant, l'animal associe le signal de danger ("warning signal") au stimulus aversif. Le signal devient un stimulus conditionnel qui peut déclencher à lui seul, une réponse émotionnelle conditionnée de peur, elle-même aversive.

Dans le deuxième temps, l'animal cherche à se soustraire au signal de danger, devenu aversif, et apprend par conditionnement opérant, une réponse qui le fait disparaître. Cette réponse est une réponse d'échappement.

Autrement dit, l'apprentissage d'une réponse d'évitement est le résultat de l'apprentissage d'une réponse d'échappement à un stimulus conditionnel déclenchant la peur.

Weisman & Litner proposent une interprétation légèrement différente du deuxième temps. La réponse d'évitement entraîne l'apparition de stimuli (parmi ceux-ci, la disparition du ou des signaux de danger) qui sont des signaux de sécurité ("safety signals"). Ces signaux de sécurité annoncent une période où le stimulus aversif est absent. De ce fait, ces signaux constituent des stimuli conditionnels inhibiteurs de la peur. Par conditionnement opérant, ils deviennent le renforcement positif de la réponse d'évitement qui les précède.

Le deuxième temps peut être aussi expliqué en se référant à la théorie de la relaxation de Denny. Selon celle-ci, après toute réaction émotionnelle se produit une réaction émotionnelle opposée dès que la stimulation de la première a cessé.

Un état de "relaxation" fait donc suite à l'état de peur; il est accompagné notamment par un ralentissement cardiaque et une diminution de la pression sanguine et se traduit extérieurement par une attitude plus "détendue", plus "sûre de soi" de l'animal dès que le signal de danger a disparu. Cet état de relaxation est le renforcement positif de la réponse d'évitement.

Stimulus à effet mécanique

Il est utile d'introduire ce terme qui correspond à un type de procédé particulier, fréquemment utilisé chez le cheval et rarement chez les autres espèces. La notion qu'il recouvre n'a guère été approfondie. C'est dans la spécificité de l'effet mécanique plutôt que dans la catégorisation en stimuli primaires ou secondaires que sa description est abordée.

Le stimulus à effet mécanique peut être **défini** comme un stimulus perçu par les sensibilités tactile et somato-sensorielle qui, aversif et impératif au départ, exerce sur le cheval un effet mécanique favorisant l'apparition de la réponse, et qui, au cours du conditionnement, est progressivement atténué, remplacé ou accompagné par d'autres stimuli (tactiles ou non tactiles) non impératifs (Detobel, Giffroy, Gueur & Marlier).

On distingue **deux types** de stimuli à effet mécanique selon l'origine du stimulus; ce peut être le cavalier ou le harnachement qui le produit.

Dans le premier cas, le cavalier modifie le point d'application de la charge (son propre poids) supportée par le cheval, en surchargeant soit l'avant-main, soit l'arrière-main, soit un côté, soit un membre. Cette surcharge se fait en modifiant la position sur la selle. Souvent, l'application du stimulus à effet mécanique a lieu à un moment précis *(lors du poser, de l'appui*

ou du lever d'un membre, par exemple).

Ce type de stimulus à effet mécanique est soit atténué (dans ce cas, l'effet mécanique subsiste mais de manière réduite) soit remplacé par un autre stimulus, généralement tactile ou vocal.

Dans le second cas, une disposition particulière du harnachement empêche certains mouvements et/ou en favorise d'autres.

Ce type de stimulus à effet mécanique est remplacé ensuite par un autre stimulus. Parfois, il subsiste; *par exemple, le harnachement du trotteur de course, qui l'empêche de passer au galop.*

La vitesse du cheval au galop peut être modifiée par un stimulus à effet mécanique produit par le cavalier. A cette allure particulièrement, les membres antérieurs servent de moyen de support et les membres postérieurs servent de moyen de propulsion. Le balancier tête-encolure est abaissé, portant le centre de gravité en avant.

Si le cavalier déplace son poids vers l'avant, il augmente ce déséquilibre. Pour compenser, le cheval allonge le mouvement de ses antérieurs et donc, l'étendue de ses foulées. De plus, il diminue la charge des postérieurs. Il ira donc plus vite.

Si le cavalier déplace son poids vers l'arrière, il obtient l'effet inverse, une réduction de la vitesse.

Les différentes méthodes de l'apprentissage du départ au galop peuvent être basées sur des stimulations de ce type particulier produites par le cavalier.

L'apprentissage de l'amble peut se faire par la mise en oeuvre d'un stimulus à effet mécanique produit par le harnachement.

L'amble est une allure particulière, à deux temps, dans laquelle le poids de l'animal repose sur les deux membres gauches puis sur les deux membres droits; ensuite, le cycle recommence. L'antérieur et le postérieur d'un même côté sont levés, suspendus, posés et appuyés en même temps. La vitesse atteinte à l'amble est comparable à celle du trot.

Peu de chevaux amblent spontanément; il faut donc leur apprendre.

Pour ce faire, on pose une entrave reliant les deux membres d'un même côté. Lorsque le cheval, se déplaçant au pas, désire accélérer son allure, il peut soit ambler soit trotter. S'il trotte, l'antérieur et le postérieur du même côté doivent se séparer; la présence de l'entrave rend douloureuse l'ébauche de ce mouvement et l'empêche. Pour se déplacer plus vite, le cheval n'a d'autre solution que celle de passer à l'amble.

Des systèmes de harnachement tel l'enrênement "Gogue", celui du trotteur de course, le filet releveur, les rênes rigides constituent autant d'exemples de stimuli à effet mécanique produits par le harnachement.

Le stimulus à effet mécanique présente les caractéristiques suivantes :

Par sa dimension aversive pouvant n'être qu'une simple gêne, le stimulus à effet mécanique réduit la possibilité de produire des réponses erronées et, par là, oriente l'animal vers le comportement attendu. Il permet donc un gain de temps : le cheval apprend plus rapidement.

Dans son usage impératif, le stimulus à effet mécanique doit être limité dans le temps. Si ce n'est pas le cas, des problèmes peuvent survenir, notamment, la rétivité (voir plus haut).

Un stimulus à effet mécanique peut être utilisé pour apprendre un signal (tactile, par exemple) destiné à provoquer une réponse déjà apprise; il se substitue au signal déjà connu (vocal, par exemple). Dans ce cas, la valeur aversive du stimulus à effet mécanique est souvent faible.

Tableau 3. 3 : Renforcements et punitions.

Renforcement positif	=	stimulus appétitif apparaissant	→	augmentation de la réponse
Renforcement négatif	=	stimulus aversif disparaissant	→	augmentation de la réponse (d'échappement)
	=	stimulus aversif n'apparaissant pas	→	augmentation de la réponse (d'évitement)
Punition positive	=	stimulus aversif apparaissant	→	diminution de la réponse
Punition négative	=	stimulus appétitif disparaissant	→	diminution de la réponse
	=	stimulus appétitif n'apparaissant pas	→	diminution de la réponse

Détresse acquise

Un phénomène important lié à l'utilisation des stimuli aversifs a été décrit en 1976 par Seligman & Maier. Il s'agit de la **détresse acquise**; celle-ci est l'incapacité acquise d'apprendre une réponse d'échappement ou d'évitement à un stimulus aversif suite à des présentations répétées de ce stimulus dans des conditions telles que l'animal ne peut s'y soustraire.

On l'appelle aussi résignation apprise et impuissance apprise; la dénomination anglophone est learned helplessness.

> *L'expérience qui suit permet de bien comprendre ce phénomène.*
>
> *Dans un premier temps, deux chiens, A et B, sont placés chacun dans une cage de Skinner où ils sont soumis à des chocs électriques. Le chien A peut, en poussant sur un levier, interrompre les chocs dans sa cage mais aussi dans la cage du chien B qui, lui, ne dispose d'aucun moyen d'agir sur le circuit électrique. Après apprentissage, A apprend à pousser sur le levier dès l'apparition des chocs.*
>
> *Dans un deuxième temps, les chiens A et B sont placés dans d'autres cages, identiques cette fois, où ils sont également soumis à des chocs électriques. Ces cages sont séparées en deux par une cloison. Le fait de sauter au-dessus de la cloison permet d'échapper aux chocs. On constate que le chien A apprend rapidement la réponse correcte d'échappement, tandis que le chien B n'apprend pas cette réponse et subit passivement les chocs.*
>
> *B est en état de détresse acquise parce qu'il a appris, dans la première cage de Skinner, que le stimulus aversif est indépendant de son comportement. Ce premier apprentissage l'empêche d'apprendre la réponse d'échappement dans la deuxième cage.*

Un certain nombre de **troubles** accompagnent la détresse acquise : la passivité à l'égard des traumatismes survenant ultérieurement, un manque d'agressivité et de compétitivité, une perte de poids et la diminution des comportements alimentaires.

> *Les colliers électriques, s'ils sont mal utilisés, peuvent très facilement provoquer ce phénomène et donc perdre toute efficacité. Lorsqu'une personne non initiée ayant acquis un dispositif de ce type commence par le "tester", c'est-à-dire à appliquer des décharges électriques sans raison, cela met rapidement l'animal en situation de détresse acquise.*

La détresse acquise peut survenir dans le cadre de l'utilisation des situations aversives, c'est-à-dire dans le renforcement négatif et les punitions.

> Elle intervient dans l'interprétation du développement de la dépression réactive de l'homme.

Punition

Une **punition** (ou un punisseur) est un stimulus aversif ou une situation défavorable qui survient après une réponse et qui diminue la probabilité de réapparition de cette réponse.

Le tableau 3. 3 résume les différences entre les renforcements et les punitions.

> Signalons que la plupart des auteurs établissent bien la distinction entre la punition et le renforcement négatif : la première supprime une réponse, le second installe une réponse. Certains autres, considérant que la disparition (ou l'inhibition) d'une réponse constitue une réponse, ne reconnaissent pas de différence entre les deux notions.

La punition est dite **positive** quand la réponse entraîne l'apparition d'un stimulus aversif.

Le renard qui pose la patte sur la palette d'un piège à mâchoires est capturé .

La punition est **négative** quand la réponse entraîne le retrait d'un stimulus appétitif ou d'une situation favorable déjà présents ou leur non apparition.

Un chat qui s'approche d'un oiseau sans se dissimuler correctement voit sa proie s'envoler.

Un enfant puni est privé de dessert ou mis dans le coin.

Comparativement aux renforcements positif et négatif qui augmentent la force d'une réponse, la punition la diminue. Elle réduit donc le répertoire comportemental.

L'extinction ne concerne que les réponses apprises, tandis que la punition peut supprimer des réponses innées et des réponses apprises.

Dans le cas de l'extinction, la réponse n'entraîne aucune conséquence; dans le cas de la punition, un stimulus aversif survient suite à la réponse.

Thorndike a démontré que la punition n'a qu'un effet irrégulier, temporaire et parfois inexistant sur le comportement, contrairement au renforcement.

Expérimentalement, il a été prouvé que la diminution de la force de la réponse ou de la probabilité de réapparition est proportionnelle à l'intensité du stimulus aversif, à sa durée et à la brièveté du délai stimulus-réponse. La punition est plus efficace en programme continu qu'en programme intermittent (voir plus loin).

Il a été aussi démontré que punir avec des stimuli aversifs de faible intensité peut ne pas être efficace même si, par après, on augmente graduellement l'intensité.

Par contre, si on débute la procédure avec une intensité forte, la diminution de cette intensité ne nuit pas à l'efficacité.

La punition est plus efficace sur les réponses qui se produisent fréquemment et, inversément, moins efficace sur les réponses dont la fréquence est irrégulière.

De là provient le doute de certains concernant l'utilité de punir les criminels. En effet, même chez les truands, le crime est loin d'être une activité quotidienne.

Aversion gustative apprise

L'aversion **gustative apprise** ou **effet Garcia** est un phénomène d'apprentissage particulier, différent de la punition et du renforcement négatif.

On la définit comme un processus par lequel un animal apprend à éviter un aliment qu'il a associé à un trouble interne, généralement gastro-intestinal.

Ce phénomème a été étudié à partir de l'observation qui suit : des rats ingèrent des appâts empoisonnés; l'intoxication se traduit par des troubles digestifs graves et entraîne la mort de la majorité de la population; ceux qui survivent évitent à l'avenir d'ingérer des aliments ayant le même goût que ces appâts.

Expérimentalement, l'aversion gustative apprise a été mise en évidence avec de la nourriture associée avec des doses subléthales de rayons X entraînant la forme digestive de la maladie des rayons ou contenant des vomitifs tels le chlorure de lithium, l'apomorphine ou la rilatine.

L'aversion gustative apprise diffère des apprentissages par association et par essais et erreurs par trois particularités :

- elle est spécifique du goût et de l'odorat; les stimuli visuels ne provoquent pas

l'évitement chez les mammifères, mais bien chez les oiseaux.

- le renforcement est de nature interne *(coliques, vomissements).*
- la réponse peut être séparée du renforcement par un intervalle de temps très long (12 à 24 heures).

L'aversion gustative apprise est utilisée chez l'homme notamment dans le traitement de l'alcoolisme (cure de dégoût par l'Antabuse).

Elle permet d'expliquer que, dans certains cas, des chiens ou des chats hospitalisés refusent, une fois rentrés chez leurs propriétaires, d'ingérer l'aliment qui leur a été fourni à la clinique vétérinaire. Ils évitent cet aliment parce qu'il a été associé au trouble interne (généralement d'ordre digestif) qui était contemporain au motif de leur hospitalisation.

L'aversion gustative apprise a été utilisée comme thérapie de comportement afin de traiter la coprophagie chez le chien (Mugford). L'ingestion de matières fécales est suivie (avec plus ou moins de retard) par une injection d'apomorphine qui provoque une perturbation digestive se traduisant par des vomissements.

Des expériences menées chez des bovins, des moutons, des chèvres et des chevaux ont montré que ces animaux évitent de consommer un aliment si celui-ci a été suivi par une perturbation interne endéans les quinze minutes.

Par contre, si le délai entre l'ingestion et l'apparition du trouble est de trente minutes ou plus, le comportement de ces animaux n'est pas modifié.

Aux Etats-Unis, les écologistes ont proposé cette méthode pour protéger les troupeaux de moutons de la prédation par les coyotes sans avoir à tuer ceux-ci : des carcasses de mouton étaient traitées avec du chlorure de lithium, vomitif puissant (Gustavson, Garcia, Hankins & Rusiniak).

Programmes de renforcement

On peut renforcer toutes les bonnes réponses que l'animal exécute ou n'en renforcer qu'une partie. On parle, dans le premier cas, de renforcement continu et, dans le deuxième cas, de renforcement intermittent.

Dans la nature, le renforcement, comme la punition d'ailleurs, sont généralement intermittents. Du point de vue expérimental, c'est surtout le renforcement intermittent qui a été étudié. Différents types de programmes ont été élaborés; on a observé leurs effets sur l'acquisition, sur le maintien et sur l'extinction des comportements appris.

En renforcement **continu**, chaque réponse est renforcée. C'est le programme le plus simple. Il est nécessaire pour installer une réponse (voir plus haut) et permet un apprentissage facile et rapide.

En renforcement **intermittent**, une partie seulement des réponses est renforcée.
Skinner a démontré que ce type de programme, une fois qu'il est installé, provoque un apprentissage plus résistant à l'extinction que le programme par renforcement continu.

Les différents programmes de renforcement intermittent peuvent être définis selon deux types de critères : le nombre de réponses ou le temps qui s'écoule entre deux réponses renforcées.

Dans le premier cas, c'est le nombre de réponses renforcées par rapport au nombre total de réponses émises qui entre en jeu; il s'agit donc d'une proportion, d'un rapport. Ce sont les programmes à proportion de réponses; la proportion pouvant être constante ou variable.

Dans le second cas, c'est le temps qui s'écoule entre une réponse renforcée et la réponse renforcée suivante qui entre en jeu; il s'agit donc d'un délai, d'un intervalle.

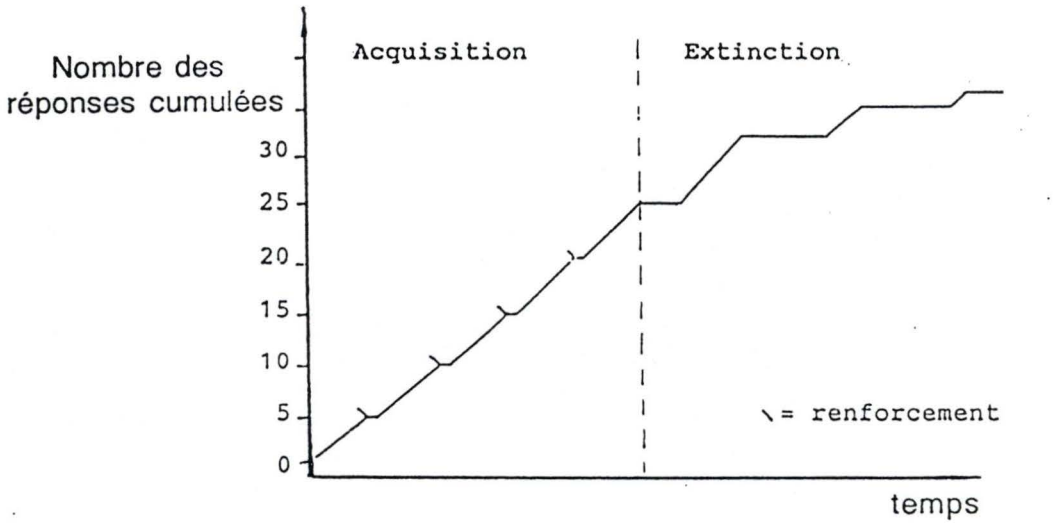


Figure 3. 7 : Programme FR 5 : enregistrement cumulatif des réponses.

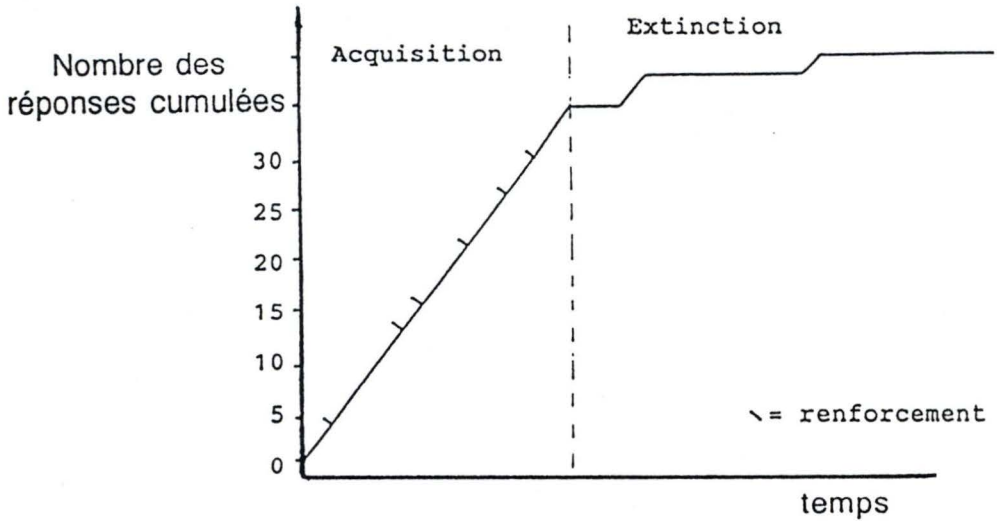


Figure 3. 8 : Programme VR 5 : enregistrement cumulatif des réponses.

Ce sont les programmes à composante temporelle; l'intervalle pouvant être constant ou variable.

Expérimentalement, le procédé est le suivant : la réponse est installée en utilisant le renforcement continu. Ensuite, on passe à un renforcement intermittent mais de façon progressive, de telle sorte que l'extinction ne se produise pas.

Un stimulus discriminatif est souvent utilisé pour annoncer le programme.

Programme à proportion constante
(FR : fixed ratio ou PF : proportion fixe)

On renforce toutes les 3 réponses correctes, ou toutes les 5 ou toutes les 10 réponses correctes...*(FR 3, FR 5, FR 10...)*. Le rapport entre le nombre total de réponses et le nombre de réponses renforcées reste constant.

A condition de procéder progressivement en commençant par des proportions faibles, il est possible d'atteindre des proportions très élevées.

L'animal continue à répondre un grand nombre de fois en plus à chaque séance.

Plus rapidement l'animal répond, plus il reçoit de renforcements dans le même laps de temps. Il apprend, par ce type de programme, à répondre vite car, il est "payé à la pièce".

L'administration du renforcement est parfois suivie d'une pause; cette pause est d'autant plus longue que la proportion est grande (figure 3. 7).

De plus, on constate que la réponse est d'autant plus résistante à l'extinction que la proportion est grande *(FR 50, FR 100 ...)*.

Si on cesse de renforcer, la durée des pauses s'allonge et la fréquence des réponses diminue jusqu'à l'extinction.

Programme à proportion variable
(VR : variable ratio ou PV : proportion variable)

La proportion des réponses correctes renforcées n'est pas toujours exactement la même; on renforce environ ou en moyenne toutes les 3 ou toutes les 5 ou toutes les 10 réponses ... *(VR 3, VR 5, VR 10 ...)*. Le nombre des réponses varie au hasard entre certaines limites autour d'une moyenne *(3, 5 ou 10...)*.

Un joueur qui introduit des pièces de monnaie dans un jack pot gagne de temps en temps : il est renforcé selon un programme à proportion variable.

Ce type de programme permet d'obtenir un débit de réponse encore plus rapide que le précédent. Contrairement à lui, on n'observe pas de pause après l'arrivée du renforcement (figure 3. 8).

C'est le mode de programme qui, selon certains auteurs, est à recommander pour la pratique habituelle de l'apprentissage chez les carnivores domestiques : au cours de la séance, le maître renforce sporadiquement les comportements corrects par quelques friandises ou par des félicitations.

C'est aussi par ce genre de programme que, inconsciemment, certaines personnes installent des réponses apprises non souhaitables. Elles sont d'autant plus difficiles à éteindre que la VR est élevée.

Un chien aboie quand son maître mange. Après une dizaine d'aboiements, le maître donne un peu de nourriture parce qu'il est agacé par le bruit.

Après quelques repas au cours desquels le chien a été renforcé environ tous les 10 aboiements (VR 10), le maître, plus ou moins conscient que cette pratique n'est

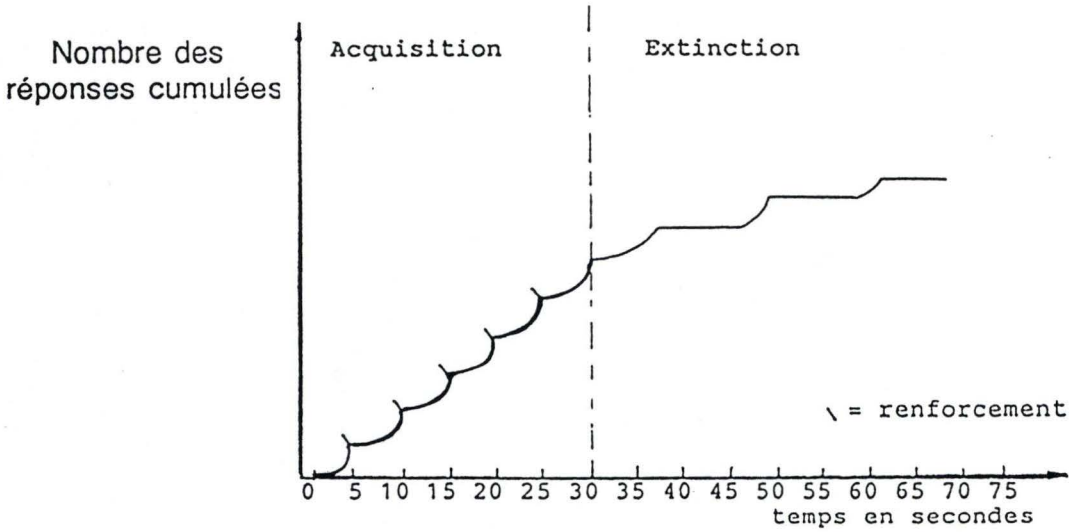


Figure 3. 9 : Programme FI 5 : enregistrement cumulatif des réponses.

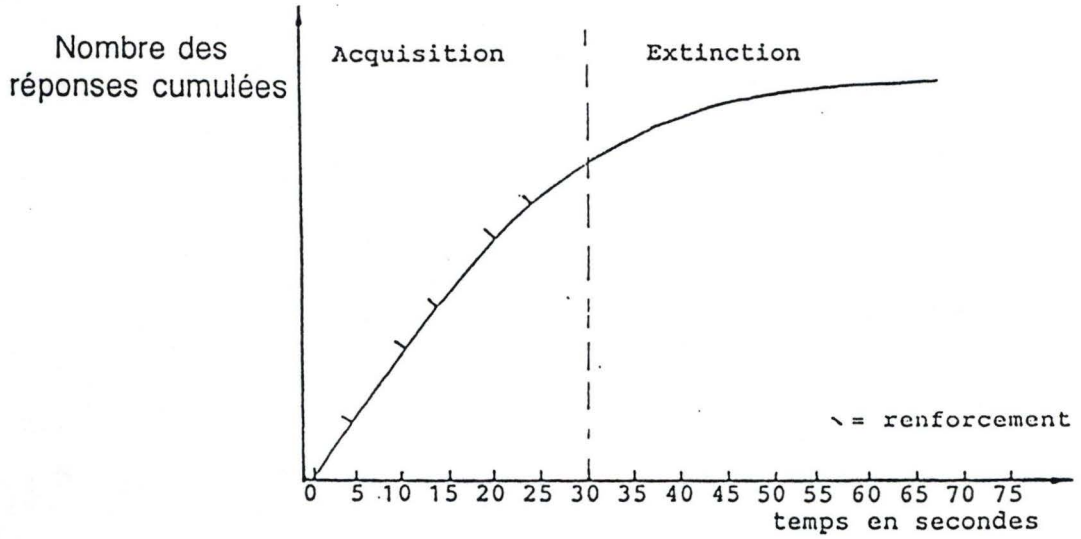


Figure 3. 10 : Programme VI 5 : enregistrement cumulatif des réponses.

pas la bonne, ne se laisse plus attendrir; il ignore les aboiements et ne renforce pas.

Mais, comme les vocalisations sont très désagréables, il finit par céder. Comme il a supporté plus d'aboiements, il a allongé la VR; d'autre part, la réponse est devenue plus résistante à l'extinction; enfin, son débit est très élevé.

Le chien aboie un très grand nombre de fois (100, 200 ...). Si on ne renforce plus, il aboiera encore très longtemps avant que cela ne cesse; de plus, il aboie très vite.

C'est de la même manière que les chiens apprennent à aboyer ou à gratter la porte un grand nombre de fois pour rentrer à l'intérieur de la maison.

Supprimer par extinction ces réponses ainsi apprises demande qu'elles soient effectuées des milliers de fois sans être renforcées.

Programme à intervalle fixe
(FI : fixed interval ou IF : intervalle fixe)

On renforce la première réponse émise après qu'un temps déterminé s'est écoulé entre cette réponse et la réponse renforcée précédente. L'animal peut répondre tout au long de l'intervalle mais les réponses effectuées dans l'intervalle ne sont pas renforcées. La durée du délai est constante; elle est de l'ordre de 2, 5, 10, 30, 60 secondes... *(FI 2, FI 5, FI 10, FI 30, FI 60...)*. On peut l'augmenter progressivement.

Les animaux qui sont conditionnés selon ce type de programme ne commencent à répondre qu'à la fin de l'intervalle de temps; une réponse renforcée est suivie d'une période sans réponse appelée pause post-renforcement (figure 3. 9).

Tout se passe comme si l'animal évitait les réponses superflues et pouvait estimer le temps de telle sorte que seules les réponses susceptibles d'être renforcées apparaissent (une seule réponse suffit, d'ailleurs); c'est-à-dire, celles qui sont émises juste à la fin de l'intervalle ("horloge interne").

Le débit est moins rapide que dans les programmes à proportion de réponses.

Si on ne renforce plus, les pauses s'allongent et les périodes où les réponses sont fréquentes raccourcissent.

La personne qui, tous les matins à la même heure, regarde dans sa boîte aux lettres agit selon un programme de renforcement à intervalle fixe.

Le chien qui, à 06 h 55, se dirige vers son maître et s'assied est renforcé (nourri) toutes les 24 heures (à 07 h 00) selon un programme semblable.

Programme à intervalle variable
(VI : variable interval ou IV : intervalle variable)

Il s'agit d'un programme identique au précédent sauf en ce qui concerne l'exactitude de la durée du délai. Ce délai varie au hasard autour d'une moyenne. L'écoulement du délai est la condition pour qu'une réponse soit renforcée. Le délai est, en moyenne, de 5, 10, 15 ou 20 secondes *(VI 5, VI 10, VI 15, VI 20 ...)*.

Ce type de programme entraîne un débit de réponses plus élevé que le précédent (figure 3. 10).
On n'observe pas de pause après l'administration du renforcement.

Si on supprime le renforcement, l'extinction s'établit sans apparition de pauses.

Les interrogations surprises sont destinées à renforcer le travail de l'élève selon un programme à intervalle variable.

On peut apprendre de cette façon à un animal à s'asseoir et à rester calme lorsque la famille est à table. On lui donne de temps en temps et irrégulièrement un peu de nourriture.

Il ne faut pas confondre le renforcement intermittent à intervalle fixe ou variable avec le renforcement différé (voir plus haut).

Programme de renforcement différentiel du débit lent des réponses
(DRL : differential reinforcement of low rates of responses ou RDL : renforcement du débit lent)

La réponse est renforcée lorsqu'un délai déterminé la sépare de la réponse immédiatement précédente; toute réponse renforcée ou non initiant un nouveau délai.
A l'encontre du programme de renforcement intermittent à intervalle fixe où l'animal peut, sans conséquences répondre pendant le délai; dans le programme DRL, toute réponse produite avant l'expiration du délai initie un nouveau délai.
L'intervalle n'est pas calculé à partir du dernier renforcement mais à partir de la dernière réponse renforcée ou non renforcée.

Un pigeon qui picore un disque coloré selon un programme DRL 1 minute, doit s'abstenir de toucher le disque pendant une minute après le coup de bec précédent.

Ce type de programme est utilisé principalement dans l'étude de l'estimation des durées par les animaux.

IV. L'APPRENTISSAGE PAR HABITUATION

L'habituation est la disparition de la réponse motrice non apprise à un stimulus donné après que l'animal a été, de façon répétée, mis en présence du stimulus sans que ce dernier ait été associé à ou renforcé par une stimulation favorable ou défavorable.

Un poisson rouge se trouve dans un aquarium. On y introduit un tube à essai contenant des crevettes d'eau douce. Le poisson, voyant ces proies s'agiter, effectue des tentatives de capture. Après une quinzaine d'essais, ce comportement de prédation cesse par habituation.

L'habituation concerne des réponses innées (l'extinction s'adresse aux réponses conditionnées).
Elle engendre notamment la disparition de l'état d'alerte et des réponses d'orientation caractéristiques de la présence d'un élément nouveau dans l'environnement.

Ces réponses d'alerte qui surviennent suite à un stimulus non familier ou dont l'intensité est très augmentée et ces réponses de peur devant une situation nouvelle sont innées et destinées à protéger l'individu contre un danger éventuel.

L'habituation est le processus d'apprentissage le plus simple, elle existe même chez les espèces les moins évoluées.

L'hydre d'eau douce est capable d'apprendre par habituation alors qu'elle ne peut pas apprendre par conditionement.

L'habituation est un apprentissage négatif : l'individu apprend à ne plus répondre à un stimulus qui a perdu sa signification ou à ne plus répondre à une certaine intensité de stimulation (relèvement du seuil de stimulation). Il concerne principalement les stimuli supra-liminaires, c'est-à-dire ceux dont l'intensité dépasse un certain seuil; ce seuil est fixé lors du

jeune âge lorsque l'animal établit son homéostasie sensorielle.

L'**homéostasie perceptive** ou homéostasie sensorielle est un état d'équilibre entre l'organisme et l'ensemble des stimuli constituant son environnement à un moment donné; cet état est déterminé par rapport à des seuils de référence, fixés dans le jeune âge, en deçà desquels se situe la normalité.

Le jeune animal est exposé à un certain nombre de situations stimulantes dont les caractéristiques qualitatives et quantitatives sont retenues. Il édifie ainsi un système de références concernant les stimuli visuels, auditifs, olfactifs, gustatifs... *(intensité des bruits, volume des objets en mouvement, etc...).*

La fixation des niveaux de stimulation est effectuée pendant une période relativement courte dont les limites sont fixées; cette période est une période sensible (voir plus loin, l'imprégnation).

> *Chez le chien, elle coïncide plus ou moins à la période de socialisation. La plupart des auteurs considèrent qu'elle commence vers trois semaines. Le moment où elle se termine n'a pas fait l'objet d'une détermination précise; on le situe habituellement entre huit et douze semaines.*

Après la période sensible, tout stimulus rencontré est évalué par comparaison avec le système de référence. Si des caractères communs sont trouvés, si le niveau est en dessous du seuil prédéterminé, il est considéré comme normal. Dans le cas contraire, l'animal le considère comme "supra-liminaire" et adopte une réponse d'alerte ou de peur qui est suivie par la fuite. On comprend facilement la fonction protectrice de ce phénomène. Si l'animal n'a pas la possibilité de fuir, la réaction émotionnelle de peur persiste, ce qui peut engendrer une perturbation évolutive.

L'habituation rend possible un ajustement ultérieur des références; une fois que la période sensible est terminée; elle permet à un individu de relever le seuil de stimulation, afin de mieux l'adapter à son environnement. Elle supprime les réponses de fuite et de peur si les stimuli qui les provoquent sont sans conséquences néfastes.

L'habituation présente les caractéristiques suivantes :

Elle est d'autant plus facilement réalisée que l'animal est **jeune**.
Elle s'installe plus facilement lorsque le stimulus est présenté à des **intensités** d'abord **faibles** puis croissantes et s'il est présenté fréquemment.
Elle est **spécifique** à un stimulus avec, dans une certaine mesure, généralisation à des stimuli très proches (voir plus haut).
Elle peut être **transitoire** et **réversible** : une récupération spontanée est possible. Afin de maintenir l'habituation, l'animal doit être exposé occasionnellement à la situation stimulante.

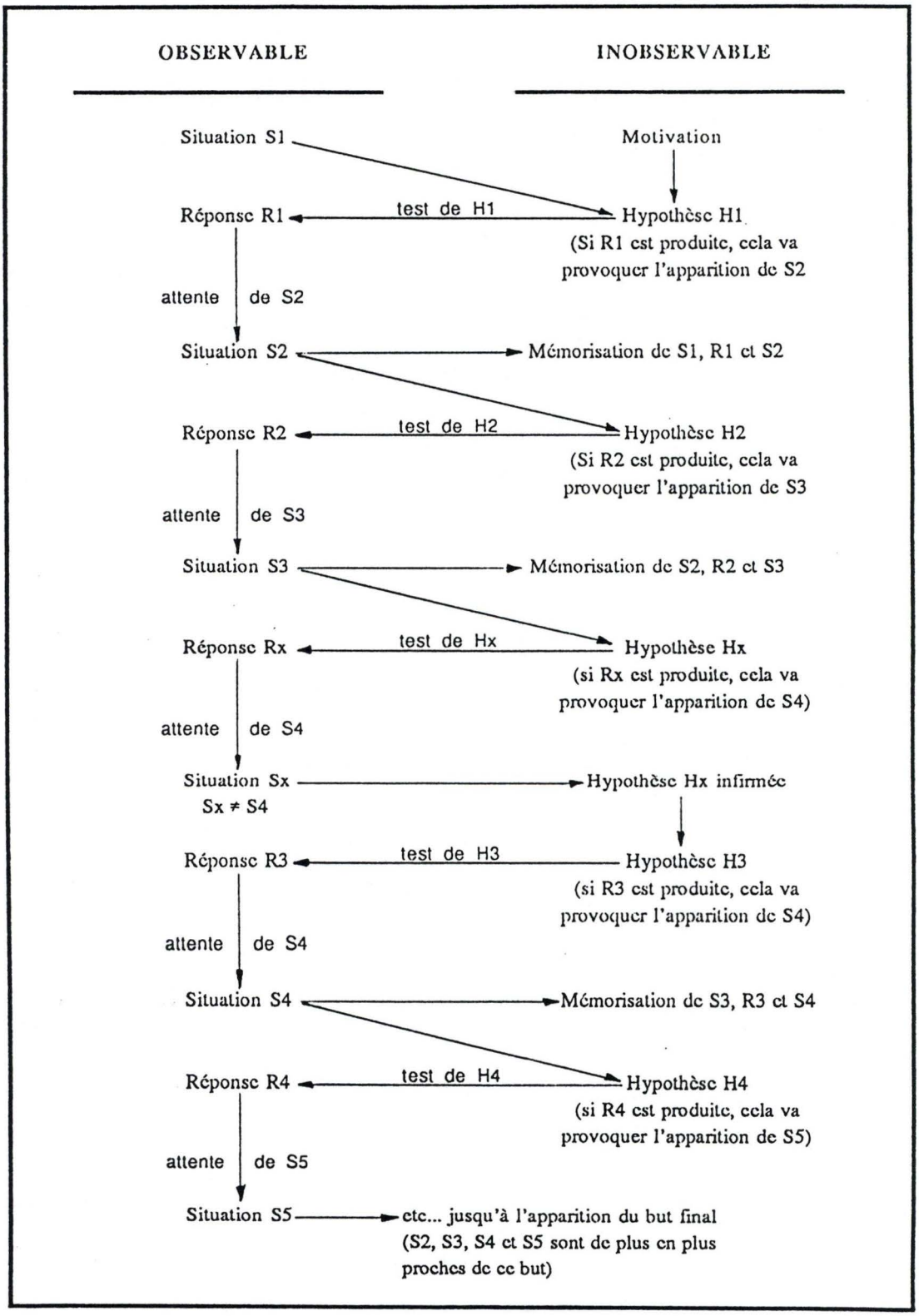
Citons quelques exemples de situations où l'habituation entre en jeu :

> *Un jeune cheval de trait est placé dans une pâture située le long d'une voie de chemin de fer. Un train passe; cet objet volumineux, mobile et bruyant constitue un stimulus inhabituel et supra-liminaire. Le cheval fuit. Après un certain nombre de passages des trains, cette réponse de fuite disparaît.*

> *Un chien présente un comportement de peur innée à la vue d'un guépard naturalisé. Par habituation, cette réponse disparaît après quelques heures.*

> *C'est par habituation que le jeune cheval perd ses réponses de défense au licol, à la selle, au poids du cavalier, au mors, au harnachement etc...*
> *Il est important de veiller à ce que cet apprentissage ne soit pas perturbé ou*

Tableau 3. 4 : L'apprentissage latent.



neutralisé par des stimulations aversives administrées de manière intempestive telles des coups de cravache, par exemple.

Un chien qui est né dans une ferme est adopté par une personne vivant en ville. Durant son jeune âge, il n'a pas été confronté aux intensités de stimulations (bruits, nombres de personnes) caractéristiques du milieu urbain.

Le trafic automobile constituera donc pour lui une situation stimulante supra-liminaire, c'est-à-dire dont le seuil est suffisant pour déclencher une réponse (de peur, en l'occurrence). Un apprentissage par habituation est nécessaire pour supprimer cette réaction.

Un chiot de quatre mois exposé à des coups de fusil peut apprendre par habituation à ne plus répondre à ce stimulus auditif dont l'intensité est nettement supérieure au seuil de référence établi durant la période sensible. Si cet apprentissage n'est pas entretenu, il se peut qu'à l'âge d'un an, il développe une phobie des coups de fusil.

L'exposition répétée à une situation stimulante sans conséquences défavorables peut, dans certains cas, entraîner - à l'inverse de l'habituation - une augmentation de la réponse d'alerte. Ce phénomène est appelé la **sensibilisation**.

Un agneau s'enfuit lorsqu'il rencontre un chien pour la première fois de sa vie. La seconde fois, il s'enfuit plus tôt et plus vite.

V. L'APPRENTISSAGE LATENT

Il s'intègre dans la théorie de Tolman selon lequel tout apprentissage consiste en l'acquisition de cartes cognitives, c'est-à-dire d'informations sur des séquences ordonnées d'événements se produisant de façon régulière dans l'environnement.

L'apprentissage latent est l'association de plusieurs stimuli indifférents sans qu'un avantage ou un désavantage immédiat n'apparaisse; ces stimuli sont mémorisés et sont utilisés plus tard. La réponse est fixée sans renforcement préalable de la connexion entre cette réponse et les stimuli qui la provoquent.

Un jeune enfant (commençant à parler) qui prononce un mot pour la première fois le fait dans le contexte adéquat : il a appris le mot antérieurement par apprentissage latent.

Interprétation théorique

Selon Tolman, l'apprentissage consiste donc en l'acquisition d'informations sur des séquences ordonnées d'événements se produisant de façon régulière dans l'environnement. Il appelle ces cartes de l'environnement des cartes cognitives.

La signification des comportements doit être comprise à travers la totalité des actions qui les composent et à travers les buts vers lesquels ils sont orientés. Les conduites animales sont en effet organisées comme si elles poursuivaient des buts fixés et précis. Les éléments de l'environnement sont utilisés dans la mesure où ils ont une signification par rapport à ce but.

Lorsqu'un individu est confronté à une situation stimulante nouvelle donnée (appelons-la S1) et s'il est motivé (voir plus loin) pour un certain but, il formule une hypothèse (appelons-la H1).

Cette hypothèse est établie à partir des expériences antérieures et à partir de stratégies innées de l'individu. Elle stipule que, dans l'environnement S1, une réponse donnée (R1) modifiera la situation ou fera apparaître un stimulus nouveau (S2) de telle sorte que l'individu sera plus proche du but fixé.

L'individu teste ensuite son hypothèse H1 : il produit la réponse R1 et développe une attente en ce qui concerne l'apparition de la situation S2. Si S2 apparaît effectivement, c'est-à-dire si l'hypothèse est vérifiée, il mémorise la séquence S1, R1, S2. Dans le cas contraire, il peut formuler une autre hypothèse.

Le tableau 3. 4 résume ces démarches successives.

Le comportement est donc façonné en fonction de la connaissance qu'a l'individu de son environnement (carte cognitive) et en fonction de la performance du comportement par rapport au but final.

Une fois la situation S2 obtenue, l'individu formule une nouvelle hypothèse H2 par laquelle la réponse R2 fera apparaître S3, encore plus proche du but et ainsi de suite.

Chaque fois qu'une hypothèse est vérifiée, il mémorise la séquence correcte des événements et développe des attentes en ce qui concerne l'événement qui suit. Chaque événement devient l'indice de la présence future de l'événement suivant.

Les comportements deviennent ainsi de plus en plus coordonnés, organisés et prévisibles.

Selon Tolman, le renforcement doit être compris en tant qu'événement qui confirme une hypothèse ("confirmation") plutôt qu'en tant qu'événement augmentant la force d'une connexion comme l'affirment les connexionnistes.

La motivation (ou "demande") n'est pas une condition nécessaire à l'apprentissage (l'apprentissage est une acquisition - inobservable - d'informations) bien qu'elle soit nécessaire à la production de la réponse. En effet, un animal qui a acquis des informations sur son environnement ne les utilise que s'il est motivé pour un but particulier.

La motivation est constituée par deux dimensions : une dimension qualitative, la tendance (drive) et une dimension quantitative, l'incitateur (incentive) c'est-à-dire le degré d'attrait (valence) de l'objet-but.

Ces deux facteurs déterminent jusqu'à quel point l'animal est prêt à agir et à utiliser ses structures cognitives (hypothèses, attentes, etc...) pour exécuter un comportement adapté.

L'apprentissage latent correspond à l'acquisition d'une carte cognitive; lors de l'introduction d'un renforcement, cette cognition s'oriente vers un but et permet à l'individu de réaliser immédiatement la performance pour l'atteindre.

Comme image, citons l'expérience de Tolman & Honzik. Des rats à jeun parcourent chaque jour un labyrinthe complexe pour parvenir à la nourriture. Ils sont répartis en trois groupes.

Le premier groupe reçoit la nourriture chaque fois qu'il parvient à la sortie du labyrinthe.

Le deuxième groupe ne reçoit jamais de nourriture.

Le troisième groupe reçoit la nourriture après avoir parcouru chaque jour le labyrinthe pendant dix jours sans rien recevoir.

On observe que le premier groupe est de plus en plus rapide pour trouver la sortie.

Le second groupe ne fait pas de progrès.

Le troisième groupe est peu performant jusqu'au dixième jour (moment où on introduit le renforcement); à partir de ce jour, les progrès de ces rats sont rapides et leurs résultats deviennent comparables à ceux du premier groupe.

Pour Tolman, ces rats ont appris la réponse correcte de manière latente. Leur performance ne s'est manifestée qu'à partir de l'introduction du renforcement. La "carte cognitive" apprise antérieurement est utilisée dès que la motivation est présente et qu'un but apparaît; l'animal exécute alors immédiatement la performance pour y accéder.

Les cartes cognitives permettent d'expliquer la manière par laquelle les animaux s'orientent dans l'espace, par exemple dans un labyrinthe. L'**orientation spatiale** fait l'objet de deux théories, l'une connexionniste, l'autre cognitiviste.

Selon les connexionnistes, l'animal apprend à trouver la sortie en apprenant progressivement une suite d'associations entre les stimuli du labyrinthe et les réponses (modèles de mouvements) qu'il doit effectuer.

Il mémorise un itinéraire *: au premier carrefour, je tourne à droite; aux second et troisième carrefours, je vais tout droit, au quatrième carrefour, je tourne à gauche etc...*

Le modèle connexionniste est donc un système basé sur l'utilisation de repères locaux ou sur une suite de séquences motrices d'après lesquelles l'animal se repère au fur et à mesure de sa progression ("guidage visuel"). Ce système est rigide et stéréotypé : la disparition ou l'oubli d'un élément de la séquence entraîne un échec.

Selon les cognitivistes, l'animal bâtit mentalement une "carte cognitive" correspondant au plan du labyrinthe.

Le modèle cognitiviste est donc basé sur une représentation mentale de l'espace et sur l'établissement de relations spatiales stables entre différents points de l'espace permettant à l'animal de se situer et de s'orienter

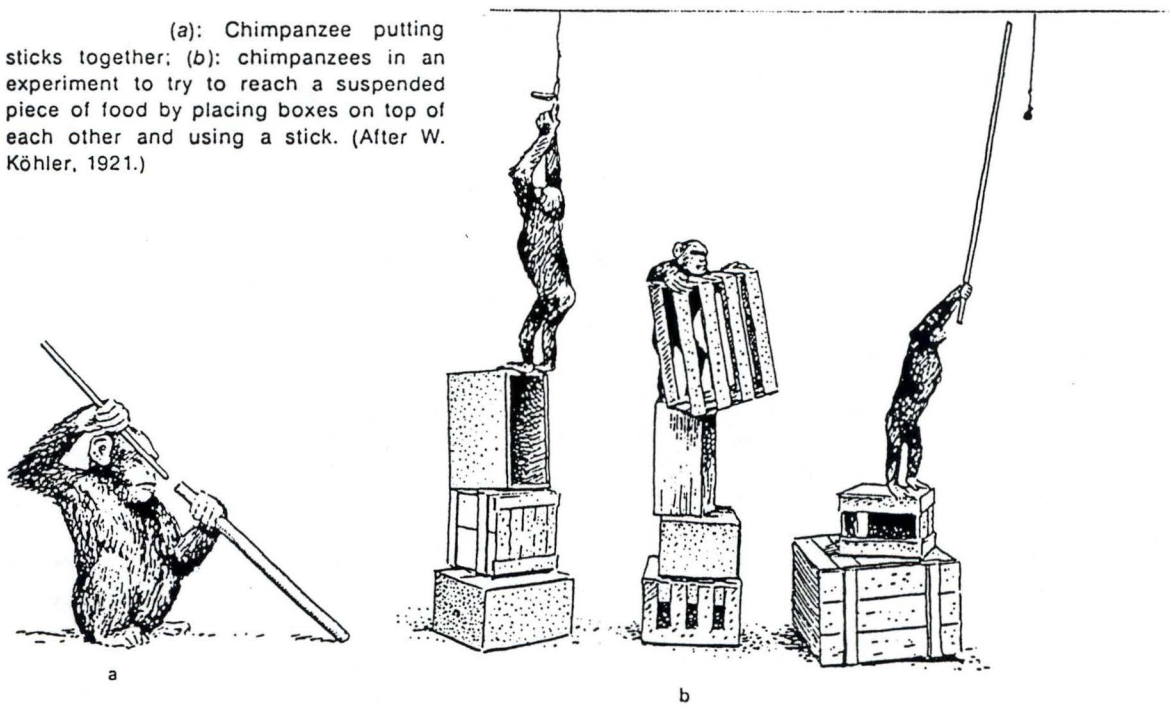


Figure 3. 11 : Apprentissage par intuition chez le chimpanzé (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

quels que soient sa propre situation et ses déplacements. Ce système est plus élaboré et plus souple : il permet une adaptation si des éléments nouveaux surviennent et rend possible l'utilisation de raccourcis.

MacFarlane a pu démontrer par une expérience que la théorie cognitiviste était la plus valable (Doré).

Dans un premier temps, les rats se trouvent dans un labyrinthe rempli d'eau. Ils doivent le traverser en nageant, parvenir à la sortie et sortir de l'eau pour atteindre la nourriture.

Dans le deuxième temps, il n'y a plus d'eau dans le labyrinthe et les rats doivent le parcourir en marchant.

Les indices sensoriels et les mouvements à effectuer dans la première situation sont donc tout-à-fait différents de ceux de la seconde.

On observe cependant qu'ils parviennent aussi vite à la sortie que dans le premier temps.

Si l'hypothèse connexionniste était exacte, les rats auraient appris, lors du premier temps, une série d'associations S-R qui ne sont pas répétables dans le deuxième temps. Il leur aurait fallu, en conséquence, autant de temps pour apprendre le parcours correct dans le second temps que dans le premier.

Dans l'hypothèse cognitiviste qui est correcte, lors du premier temps, les rats apprennent le plan du labyrinthe indépendamment des mouvements effectués.

Cette expérience peut être confirmée par une autre : des souris connaissant bien un labyrinthe s'y retrouvent aussi si elles sont aveuglées.

Une chien aveugle peut se déplacer dans la maison sans heurter les meubles à condition que ceux-ci restent au même endroit. Il s'oriente par "carte cognitive".

VI. L'APPRENTISSAGE PAR INTUITION

L'intuition est la capacité de combiner spontanément et mentalement deux ou plusieurs expériences pour résoudre un problème qui ne s'est jamais posé, sans que l'animal effectue des essais et des erreurs préliminaires.

Cet apprentissage est également appelé **compréhension subite, apprentissage par insight** ou **apprentissage brusque**.

L'intuition est accomplie par l'intermédiaire de la compréhension, c'est-à-dire la saisie cognitive soudaine des relations entre différents éléments séparés. Des relations nouvelles apparaissent entre les stimuli; ensuite se produit la réponse.

Elle implique le raisonnement; elle est basée sur la connaissance des causes, des effets et des relations entre les situations stimulantes; elle est une restructuration du champ perceptif.

Pour démontrer qu'un comportement est le résultat d'un apprentissage par intuition, il faut s'assurer que le comportement n'est pas inné, que l'animal n'a pas pu effectuer des essais préalables et qu'aucun apprentissage latent n'a pu se produire.

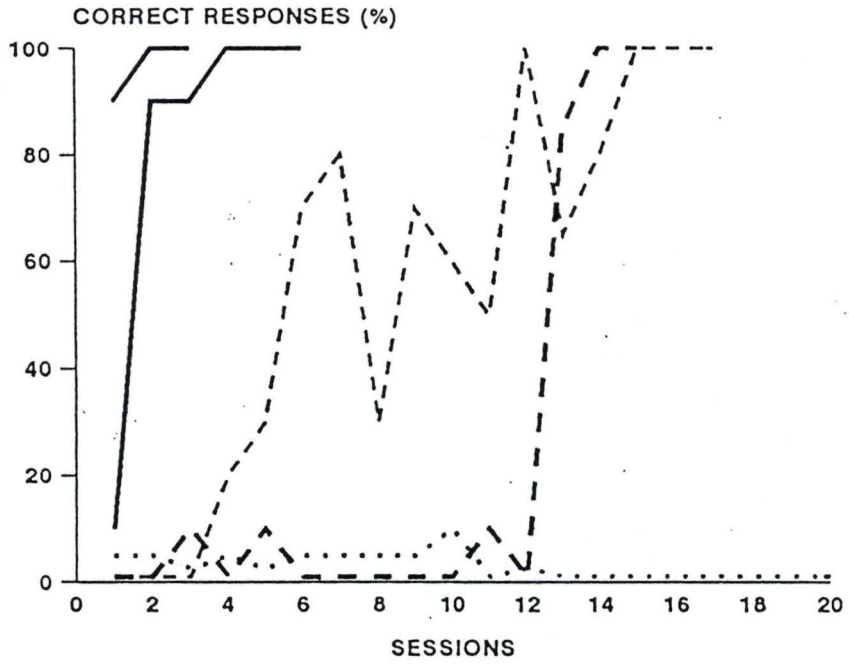
L'intuition est le fait des vertébrés supérieurs et principalement des primates.

Ce sont les gestaltistes (psychologues de la Gestalt, c'est-à-dire de la forme), particulièrement Köhler, Koffka et Wertheimer, qui l'ont étudiée.

Un chimpanzé se trouve dans une cage (figure 3. 11). Au plafond de la cage, on a accroché une banane. De plus, on a y placé plusieurs caisses. Pour atteindre la banane, il est nécessaire d'empiler les unes sur les autres, trois caisses au moins. Le singe n'a jamais été confronté avec ce genre de problème.

Dans un premier temps, le chimpanzé reste assis; son regard se porte sur la banane, sur les différentes caisses, sur le sol sous la banane...

Dans un second temps, il se lève, empile les caisses, grimpe dessus et saisit la banane. Il le fait dès le premier essai. Tout semble s'être passé comme si l'enchaînement des actions avait été pensé, les essais et les erreurs intériorisés jusqu'à ce que la solution soit venue à l'esprit.



The acquisition of a response (pressing a lever) in representative kittens from three groups given different opportunities to learn. The solid lines indicate the proportion of correct responses in kittens allowed to observe their mothers completing the same task; the broken lines, kittens that observed a stranger; the dotted line, a kitten that was given no opportunity to observe. (Redrawn from Chesler, 1969.)

Figure 3. 12 : Expérience de Chesler sur l'apprentissage par imitation chez le chaton (selon Bradshaw, 1992).

Interprétation théorique

Seules les théories cognitivistes peuvent admettre l'existence de cette forme d'apprentissage.
Pour elles, le premier temps est un temps de réflexion durant lequel se produit un assemblage interne d'images, l'élaboration d'une organisation mentale correspondant à la solution du problème.

Pour les connexionnistes - ils nient l'existence de l'apprentissage par intuition -, ce premier temps n'est que le reflet de la fatigue de l'animal.

Le deuxième temps consiste dans le test de l'hypothèse.

VII. L'APPRENTISSAGE PAR IMITATION

L'**apprentissage par imitation** est le phénomène par lequel le comportement d'un individu, appelé modèle (M), induit un comportement identique chez un autre individu, appelé observateur (O).

La réponse du modèle constitue l'indice essentiel pour l'apprentissage que subit l'observateur. Celui-ci apprend à réagir à cette réponse et non aux stimuli qui la provoquent. L'observateur ne fait que reproduire la réponse effectuée par le modèle.

L'imitation implique l'observation mais l'apprentissage par observation (ou apprentissage vicariant) est un concept différent (voir plus loin).

Chez le chaton, Chesler a démontré (figure 3. 12) que l'observation d'un chat adulte modèle effectuant une réponse telle que pousser sur un levier rend plus rapide l'acquisition de cette réponse .
Il a aussi montré que si le modèle est la mère du chaton, la mise en place de la réponse est encore plus rapide.
La différence entre l'efficacité respective des deux modèles est expliquée par la crainte du chaton envers un chat adulte inconnu se trouvant à proximité de lui.

L'imitation est le processus mis en oeuvre lors de la transmission d'une information apprise à la génération suivante, c'est-à-dire, la **tradition**.

Des macaques habitant une île du Japon ont été nourris, à partir de 1952, au moyen de patates douces.
En 1953, une femelle de 1 an 1/2, appelée "Imo", enlève le sable de ses patates en les plongeant d'une main dans un ruisseau et en les frottant de l'autre main. Les autres singes enlèvent grossièrement la terre qui les recouvre avec leurs doigts.
Entre 1953 et 1962, cette technique est diffusée parmi le troupeau de telle sorte qu'à la fin, les trois quarts des singes, dont pratiquement tous les jeunes, lavent leurs patates.
Elle s'est transmise par imitation d'abord d'Imo à ses descendants; ceux-ci l'ont transmise aux individus de leur âge et ces derniers, à leurs jeunes.

Des mésanges bleues apprennent par tradition à percer les couvercles des bouteilles de lait déposées devant les portes d'entrée.

Chez de nombreux mammifères et oiseaux sauvages, les jeunes apprennent de leur mère ce qui est mangeable; ainsi, se créent de véritables traditions alimentaires locales.

Les membres d'un groupe de rats délaissent les appâts empoisonnés dont certains ont été les victimes.

Interprétation théorique

L'apprentissage par imitation chez l'homme montre que seules les théories cognitivistes permettent de

le comprendre.

Deux groupes d'enfants en âge préscolaire présentent une difficulté à établir des contacts sociaux avec d'autres enfants.

On projette au premier groupe un film où ils voient des enfants jouer entre eux dans la bonne humeur.

Au second groupe, on montre un autre film où des enfants interagissent de manière neutre.

On constate ensuite que les enfants du premier groupe présentent plus de contacts sociaux que les enfants du second groupe. L'apprentissage par imitation a donc été plus positif.

Les connexionnistes peuvent expliquer l'augmentation des interactions par le renforcement qu'elles entraînent mais ne peuvent pas expliquer pourquoi dans le premier groupe, les premières interactions, c'est-à-dire les premières imitations, ont été produites.

VIII. L'APPRENTISSAGE VICARIANT

L'**apprentissage vicariant** est également appellé **apprentissage par observation**.

Il consiste en la modification de l'acquisition d'une réponse par l'individu observateur (O) suite à l'observation par lui de la séquence des événements constituant l'apprentissage de cette réponse par l'individu modèle (M).

Cette séquence vécue par M comprend l'apparition des stimuli et leur perception, l'exécution de réponses et le renforcement des réponses correctes.

Les **critères** énoncés ci-dessous ont été définis par Robert afin de bien distinguer l'apprentissage vicariant de l'imitation :

M est soumis à l'influence des stimuli; O ne peut que les observer.
M répond à ces stimuli et O observe ces réponses sans effectuer de réponses lui-même.
M est renforcé lorsqu'il produit une réponse correcte; O ne reçoit aucun renforcement.

L'observation de M qui subit un conditionnement opérant *(par renforcement positif, par exemple)* engendre chez O l'acquisition de nouveaux comportements.

Cela peut consister aussi bien en une acquisition plus rapide de la réponse conditionnée que par l'apprentissage direct : le nombre d'essais est plus petit ou le temps nécessaire à l'acquisition diminue.

Cela peut consister aussi en l'élimination des réponses non correctes qu'un individu isolé aurait effectuées en début d'apprentissage : O effectue un meilleur choix des réponses.

Nous avons vu plus haut que l'apprentissage par **imitation** concerne seulement les réponses (O regarde M qui effectue la réponse); l'apprentissage vicariant s'intéresse aussi aux stimuli, aux réponses non correctes et au renforcement (O regarde M qui apprend la réponse).

L'apprentissage vicariant est également différent de la **facilitation sociale** (voir plus loin).

L'**apprentissage co-actif** est un apprentissage par lequel deux ou plusieurs individus apprennent simultanément une réponse, en présence les uns des autres.

Le conditionnement **répondant vicariant** n'a pas été mis en évidence chez l'animal. Chez l'homme, par contre, on a pu observer le conditionnement répondant aversif vicariant d'une réponse psycho-galvanique suite à un choc électrique. Cette réponse permet une mesure de l'émotion par une modification bio-électrique au niveau de la peau.

L'existence de conditionnement **opérant vicariant** (renforcement positif, renforcement négatif et discrimination d'objets) a été prouvée chez diverses espèces de mammifères *(singe, chien, chat, rat, souris, hamster...)* et d'oiseaux *(pigeon, perruche, canard...)*. Chez le cheval, des expériences menées par Baer, Potter, Friend & Beaver n'ont pu mettre en évidence un apprentissage par observation.

Interprétation théorique

L'interprétation de l'apprentissage vicariant est l'objet d'une dichotomie entre l'homme et l'animal.

Nous aborderons des interprétations connexionnistes (théorie de l'accentuation locale, théorie de Miller & Dollard, théorie de Gewirtz & Stingle) et des interprétations cognitivistes (principalement, la théorie de Bandura).

La théorie de l'accentuation locale prétend que l'activité de M conduit O à diriger son attention vers certaines régions particulières de son environnement. De ce fait, O apprend par observation une R donnée.

En réalité, cette théorie ne peut répondre aux questions suivantes : pourquoi O accorde-t-il plus son attention à M qu'aux autres stimulations de son environnement? Pourquoi l'attention particulière de O produit-elle un apprentissage alors que O n'est pas exposé aux stimuli, ne produit pas de réponses et ne reçoit pas de renforcement?

Enfin, des expériences ont mis en doute cette accentuation locale de l'attention de O sur un lieu privilégié.

La théorie de Miller & Dollard affirme que lors de l'observation, aucun apprentissage ne se produit. Le comportement de O n'est modifié qu'à partir du moment où il engendre des conséquences, c'est-à-dire quand il est renforcé.

La réponse de M constitue pour O un stimulus discriminatif (Sd) qui indique qu'une réponse imitée sera renforcée.

Au début, O émet n'importe quelle réponse. Ensuite, lorsqu'il produit une réponse semblable à Sd, cette dernière est renforcée et devient ainsi plus forte. Donc, quand O voit M effectuer une réponse, il "apparie" son comportement à ce Sd ("matched-dependent behavior").

Cette hypothèse ne peut expliquer les apprentissages vicariants qui répondent aux critères de Robert, car les situations expérimentales n'y satisfont pas : en effet, O est exposé aux stimulations; il peut répondre et être renforcé alors que M est toujours actif.

La théorie de Gewirtz & Stingle est basée sur l'hypothèse de l'imitation généralisée.

Selon celle-ci, O, qui dans le passé a reçu un renforcement suite à une réponse semblable à celle de M, produit à nouveau cette réponse dans des situations identiques et dans d'autres situations.

L'objection à cette théorie est le fait que le passé d'un sujet ne nous est connu que de manière imparfaite.

Les interprétations cognitivistes ont surtout été appliquées aux expérimentations chez l'homme. La plus connue est la théorie de Bandura

Alors que les modèles connexionnistes, basés sur la liaison S-R, prétendent que l'apprentissage ne peut se produire que quand O produit des réponses et reçoit ou non des renforcements, Bandura affirme que l'apprentissage se produit pendant l'observation de M par O, sans qu'une modification quelconque ne soit visible extérieurement. Comme les autres cognitivistes, il prétend qu'il n'est pas possible d'interpréter l'apprentissage par observation sans faire appel à des processus inobservables.

O acquiert à ce moment des informations à partir des activités de M et, par la suite, il utilise ces informations.

Bandura décrit quatre processus cognitifs d'acquisition : le processus d'attention, le processus mnésique, le processus de reproduction motrice et le processus de motivation.

L'attention permet à O de sélectionner les éléments significatifs du comportement de M parmi toutes les autres informations présentes (statut social de M, complexité de ses réponses etc...).

La mémoire permet à O d'effectuer les réponses en l'absence de M et après un certain temps. Le comportement de M fait l'objet d'une "répétition mentale" avant d'être encodé dans la mémoire. Chez l'homme, deux systèmes d'encodage symbolique existent, l'encodage verbal, encore appelé encodage linguistique (par le langage, les mots) et l'encodage iconique (par les images).

La reproduction motrice permet à O de traduire en réponses appropriées les informations sélectionnées par l'attention et emmagasinées par la mémoire en fonction du moment et de la situation spatiale de O.

La motivation sélectionne les réponses qui sont effectuées concrètement parmi celles qui ont été apprises.

La théorie de Bandura fait appel à la représentation symbolique, typiquement humaine. On peut donc se poser la question de sa pertinence chez l'animal. Si elle est correcte, de toute manière, les réponses apprises ne peuvent être trop complexes ni être reproduites dans un délai trop grand.

IX. QUELQUES APPRENTISSAGES COMPLEXES

Trois apprentissages cognitifs complexes sont abordés ici : la permanence de l'objet, le détour et la réaction retardée; il y en a beaucoup d'autres, notamment l'apprentissage des concepts, l'utilisation des outils, etc...

La **permanence de l'objet** est le fait que, pour l'animal, il conserve son identité indépendamment de sa présence ou de son absence du champ perceptif et des changements survenant dans sa position dans l'espace.

Ce concept permet d'expliquer comment, en situation expérimentale, un animal comprend où se trouve un objet qu'on a caché et comment, dans la nature, un prédateur sait où il doit rechercher une proie qui s'est dissimulée.

Le pionnier de l'étude de la permanence de l'objet a été Piaget qui en a jalonné l'évolution chez l'enfant.

Cette notion se développe graduellement et est complètement installée à la fin de la période sensori-motrice, c'est-à-dire à l'âge de deux ans.

Piaget décrit par une analyse diachronique l'élaboration des structures de l'intelligence de l'enfant en quatre périodes principales.

La première (de 0 à 2 ans) est celle de l'intelligence sensori-motrice; son instrument est la perception, définie comme l'organisation immédiate des données sensorielles. La fonction symbolique, la pensée, les concepts, le langage, l'intelligence verbale n'existent pas encore. Les processus cognitifs permettant l'acquisition de comportements nouveaux doivent donc fonctionner sans représentation symbolique. Les stimulations *(objets, personnes, situations)* absentes ne peuvent pas être imaginées ni évoquées par des mots; elles doivent donc être présentes pour pouvoir être traitées.

Durant la seconde période (de 2 à 7-8 ans), celle de l'intelligence préopératoire la représentation symbolique apparaît. Elle permet à l'enfant de voir mentalement ce qu'il évoque par un système d'encodage iconique, c'est-à-dire par images ou verbal, c'est-à-dire par des mots. Elle rend le langage possible.

Au cours de la troisième période (de 7-8 à 11-12 ans), qui est celle de l'intelligence opératoire concrète apparaît la réversibilité logique propre aux opérations mentales.

Enfin, à partir de 12 ans, l'adolescent parvient à l'intelligence opératoire formelle par l'acquisition de la dimension hypothético-déductive.

La permanence de l'objet passe par six stades évolutifs chez l'enfant.

Aux stades 1 et 2 (jusqu'à 4 mois), l'objet n'a aucune permanence; dès qu'il a quitté son champ perceptif, il n'existe plus pour l'enfant.

Au stade 3 (4 à 8 mois), l'enfant cherche un objet qui disparaît mais dont une partie est encore visible. Si un objet disparaît alors qu'il a amorcé un mouvement pour l'atteindre, il essaye de le toucher. Il y a donc un début de recherche active.

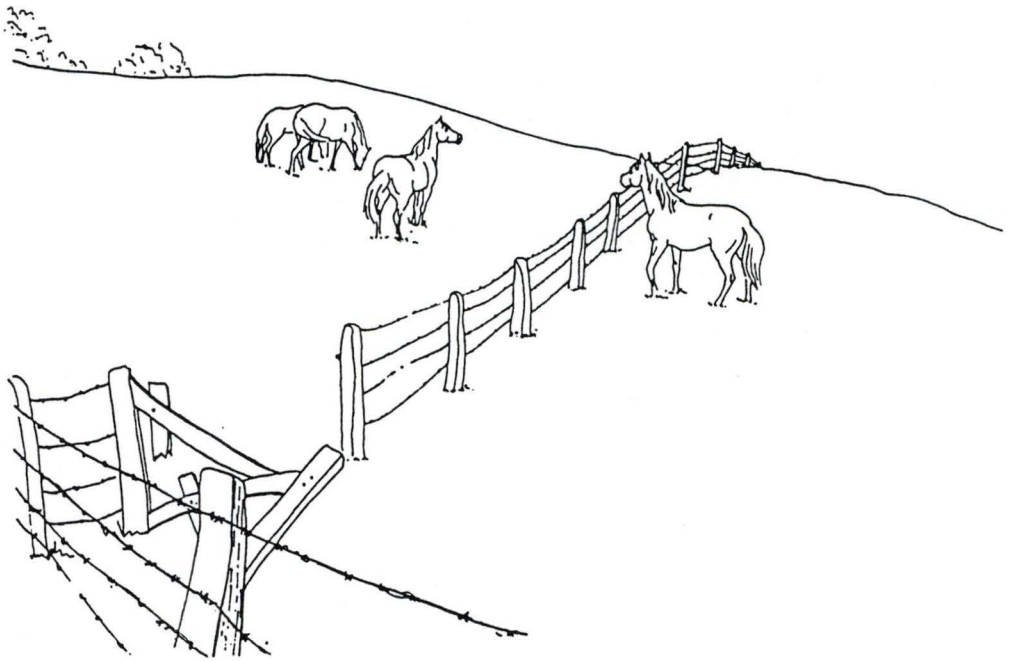
Au stade 4 (8 à 12 mois), l'enfant recherche activement un objet qui vient de disparaître.

Cependant, si on cache plusieurs fois l'objet derrière un même écran, qu'il le trouve et qu'ensuite on cache, de manière visible, l'objet derrière un autre écran, il cherche toujours derrière le premier écran. Il a appris par conditionnement opérant que l'objet disparaît toujours derrière le premier écran, mais il n'a pas été capable de tenir compte du dernier mouvement, pourtant bien visible, de l'objet.

Au stade 5 (12 à 18 mois), dans une première étape, il réussit le test où il échouait au stade précédent : il cherche un objet caché à l'endroit où il l'a vu disparaître en dernier lieu.

Dans la seconde étape, il suit des yeux le déplacement visible de l'objet derrière trois écrans successifs et le recherche derrière le dernier.

Il tient donc compte de déplacements multiples et visibles.



Horses tend to persist at one location rather than try alternate solutions to problems requiring a detour.

Figure 3. 13 : Problème de détour chez le cheval (selon Waring, 1983).

Au stade 6 (18 à 24 mois), il peut retrouver des objets qui ont subi des déplacements multiples et non visibles.

Si on déplace l'objet derrière plusieurs écrans successifs en l'ayant rendu invisible en le cachant dans la main, l'enfant le recherche systématiquement en fonction des déplacements que la main a effectués. Pour lui, l'objet est permanent, il continue d'exister dans son esprit, il s'en fait une représentation mentale et imagine son trajet.

Les recherches effectuées chez différentes espèces d'animaux, au moyen des tests de Piaget modifiés, ont montré que le chimpanzé et le gorille atteignent le stade 6; de plus, on a déterminé qu'ils y parviennent au même rythme que l'enfant. D'autres singes, comme le lagotriche n'atteignent que le stade 5.

Le chien parvient au stade 6 (Triana & Pasnak) tandis que le chat atteint certainement le stade 5 (Thinus-Blanc, Poucet & Chapuis) et peut-être le stade 6. L'âge auquel ils y parviennent n'a pas été déterminé.

Selon Piaget, il se pourrait que les opérations cognitives liées à la permanence de l'objet constituent la base du développement intellectuel ultérieur.

Selon lui, d'autre part, le degré de permanence de l'objet développé par une espèce donnée est sans doute un indicateur valable et simple du niveau cognitif atteint et donc, un indicateur de la complexité des performances susceptibles d'être accomplies dans d'autres types de situations expérimentales.

Enfin, dans la même espèce, on pourrait observer des différences interindividuelles en ce qui concerne la permanence de l'objet; ces différences pourraient expliquer ou détecter des déficits d'aptitude à l'apprentissage d'origine héréditaire ou pathologique.

Un **détour** est une situation dans laquelle un individu, pour atteindre un but, doit s'éloigner de celui-ci dans un premier temps parce qu'un obstacle l'empêche de s'y rendre en ligne droite, comme il le ferait instinctivement.

Confronté à une épreuve de détour, le sujet évite un obstacle et utilise un trajet indirect pour atteindre un but. Le détour est considéré comme une forme majeure de comportement "intelligent" car il suppose l'intervention de processus intermédiaires fondés sur la structuration de l'ensemble de la situation expérimentale et établissant un lien fonctionnel entre le point de départ et le but (Thinès & Lempereur).

L'aptitude à réussir une épreuve de détour est l'indice d'un certain développement cognitif, d'où son intérêt pour l'évaluation de l'"intelligence" animale ou de l'"intelligence" d'un animal particulier. L'épreuve de détour permet aussi d'étudier les mécanismes de l'orientation spatiale (voir plus haut); cela a été entrepris notamment chez le cheval (Chapuis & Tournadre).

Les problèmes de détour sont de deux types. Dans le premier (barrière transparente), le but est visible tandis que dans le second (écran opaque), il ne l'est pas.

La plupart des chiens sont capables de résoudre des problèmes de détour se présentant dans la vie quotidienne, tels que le contournement d'une barrière. Certains, particulièrement les jeunes chiots, échouent (O'Farrell).

Confrontés au même problème, les chevaux sont moins performants (figure 3. 13)

La **réaction retardée** ou réponse différée se produit dans la situation expérimentale suivante : le sujet est soumis à une tâche à choix multiple et ne peut réagir que quand un certain délai (fixé arbitrairement) s'est écoulé depuis la disparition des stimuli signalant la réponse correcte menant au renforcement.

La réaction différée a été introduite pour démontrer l'existence de processus de représentation symbolique.

Elle a été utilisée comme modèle de la mémoire à court terme.

Elle a été également employée pour déterminer le niveau d'intelligence des espèces animales, partant de l'hypothèse selon laquelle la capacité de représentation de l'animal est

Testing intelligence: show the dog a tit-bit being hidden under one of two cups.

Figure 3. 14 : Réaction retardée chez le chien (selon O'Farrell, 1989).

d'autant plus grande que la trace mentale d'un stimulus est plus permanente (Thinès & Lempereur).

O'Farrell nous décrit cette expérience chez le chien (figure 3. 14).
On dispose de deux bols retournés devant l'animal.
On cache, en présence de l'animal, une friandise sous un des deux bols.
Le chien est ensuite déplacé dans une autre pièce et y est maintenu durant quinze à vingt minutes.
Après ce délai, on lui présente les deux bols; dans beaucoup de cas, il choisit le bol correct. Pour s'assurer qu'il ne repère pas la friandise par l'olfaction, on peut retirer la friandise ou la changer de bol.

Outre le chien, dans des conditions similaires, le singe et le chat sont très performants. On peut supposer que c'est parce que ces espèces ont des aptitudes visuelles bien développées et que leur tendance naturelle est de bien les utiliser.

La chèvre, par contre, est moins performante sauf si on en modifie quelque peu les conditions expérimentales.

X. L'IMPREGNATION

L'imprégnation ou empreinte (en anglais : imprinting) est un processus d'apprentissage particulier; il est très différent des formes d'apprentissage conventionnelles, décrites précédemment.

Elle consiste en l'apprentissage d'un stimulus dont la réponse est connue de façon innée. On constate en effet que, pour certains comportements innés, le stimulus-clé ou les stimuli-clés ne sont pas connus de façon innée et doivent donc être appris.

Signalons dès à présent que ce sont principalement des patrons-moteurs du comportement social et reproducteur qui présentent cette particularité.

Le cheval ne connaît pas le stimulus de son comportement social. Cela revient à dire qu'il ne sait pas que c'est avec des chevaux qu'il doit entretenir des relations sociales; il ne sait donc pas en naissant à quelle espèce il appartient.
C'est d'ailleurs aussi le cas chez les autres espèces qui nous intéressent.

La cane connaît de manière innée le stimulus de son comportement sexuel; ce qui veut dire qu'elle sait que c'est avec un canard mâle présentant telles et telles caractéristiques morphologiques qu'elle doit s'accoupler.
Par contre, le canard mâle ne connaît pas de manière innée les caractéristiques de la cane; il ne connaît pas le stimulus déclenchant son comportement sexuel; il doit l'apprendre. Cet apprentissage se fait par imprégnation.

L'imprégnation est un processus d'apprentissage particulier, persistant, généralement irréversible et se faisant durant une période critique habituellement précoce, par lequel l'animal donne une forme précise au stimulus qui déclenche ou déclenchera un système inné particulier.

A l'inverse des autres modes d'apprentissage, une simple exposition au stimulus peut suffire pour qu'il soit mémorisé, même à long terme.

Chez une même espèce animale, plusieurs systèmes innés peuvent avoir leur(s) stimulus(i) non connus instinctivement; on observera donc plusieurs imprégnations; celles-ci peuvent être simultanées ou successives.

L'imprégnation a été découverte en 1935 par Lorenz lors de ses recherches sur les préférences sociales et sexuelles chez l'oie domestique.
Lorenz observait un comportement inné qu'il appelait le "comportement de suivre" chez les oisons nouveau-nés. Ce comportement, qui se retrouve chez

beaucoup d'espèces d'oiseaux nidifuges, consiste à suivre la mère dans tous ses déplacements. Sa fonction est évidente : l'oison trouve dans cette proximité un abri, la chaleur, la protection, la nourriture etc... Un oison qui, dans la nature, ne suit pas sa mère est condamné à très brève échéance.

Or l'oison, à la naissance, ne sait pas que c'est sa mère qu'il doit suivre. Lorenz a démontré expérimentalement qu'il suit le premier objet en mouvement qu'il aperçoit. Dans la nature, cet objet , c'est sa mère. Cependant si on présente pendant un certain temps (quelques heures) à un oison qui sort de l'incubateur artificiel autre chose qu'une oie, n'importe quoi, du moment que cela bouge, c'est cet objet qu'il suit et qu'il suivra. L'objet peut être vivant (une cane, une poule, un homme) ou inanimé (une petite auto téléguidée); sa forme, sa taille, sa couleur, les sons qu'il émet sont sans grande importance; ce qui est prépondérant, c'est le mouvement. L'oison est imprégné sur cet objet pour le "comportement de suivre".

Le "certain temps" dont il est question plus haut est, dans ce cas, d'une durée de quelques heures et est situé chronologiquement peu après la naissance; il correspond à la période critique. Avant la période critique, l'oison suit n'importe quel objet en mouvement. Après la période critique, il ne suit plus que les objets ou les êtres présentant les caractéristiques de celui auquel il a été exposé durant la période critique, à l'exclusion de tous les autres. Il est même impossible de lui faire suivre sa propre mère.

Dans le cas du "comportement de suivre" de l'oison, l'apprentissage du stimulus est donc persistant et irréversible; la période critique est précoce et courte.

Si les travaux ultérieurs à ceux de Lorenz ont montré que l'imprégnation est en réalité un phénomène plus complexe, elle est toujours considérée comme un des aspects les plus importants des apprentissages sociaux.

Les principales **caractéristiques** de l'imprégnation sont :

- l'existence d'une période critique déterminée génétiquement, en dehors de laquelle l'apprentissage ne se produit pas.

Cette période est située précocement dans la vie à des moments qui varient selon les espèces et les stimuli à apprendre. Sa durée varie également; elle est généralement courte. Son début et sa fin sont nettement fixés.

La période critique coïncide parfois - mais pas toujours - avec la fin du développement de l'organe sensoriel capable de percevoir le stimulus ou avec la fin du développement des organes destinés à effectuer la réponse.

Chez le poussin et le caneton, l'apprentissage du stimulus du "comportement du suivre" se fait durant une période critique entre la douzième et la dix-huitième heure.

Chez le dindonneau, pour le même apprentissage, la période critique se situe entre le premier et le deuxième jour.

Chez le canard, la période critique de l'apprentissage du stimulus du comportement sexuel se trouve entre le cinquième et le dix-neuvième jour.

Chez le veau, le stimulus de la tétée doit être appris au cours du premier jour.

Chez les jeunes oiseaux, l'imprégnation peut avoir lieu avant l'éclosion.
Les stimuli auditifs caractéristiques de l'espèce sont perçus avant la fin de l'incubation; ils sont reconnus et préférés par le nouveau-né.

Le terme de période critique a été emprunté à l'embryologie; c'est Lorenz qui l'a introduit, en 1937.

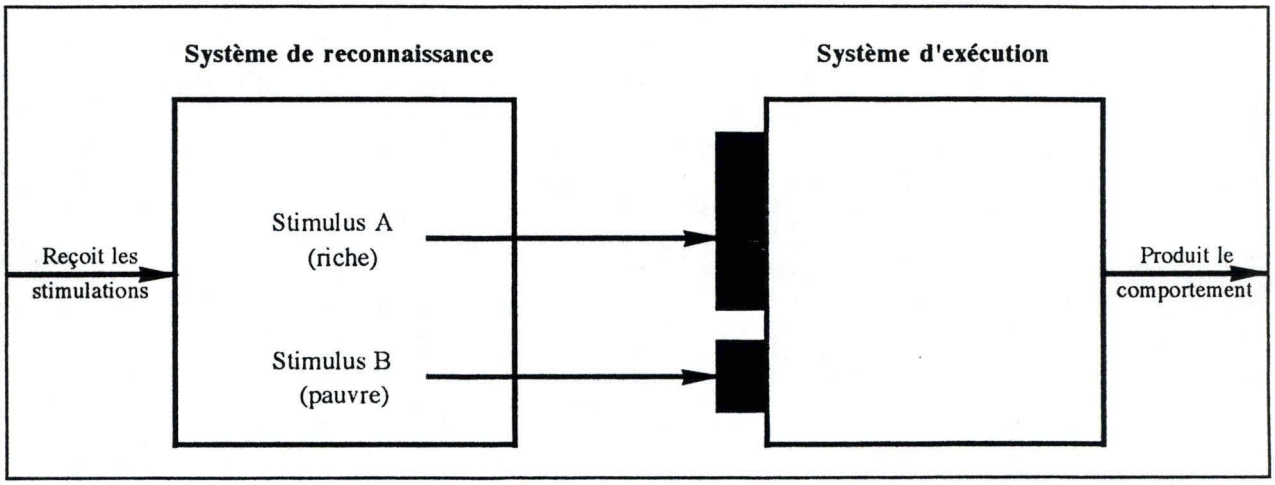


Figure 3. 15 : Modèle d'exclusion compétitive de Bateson.

Durant les années 1960 et 1970, les idées ont évolué et le concept de période sensible a été introduit, notamment par Immelman et Suomi et par Bateson; il se distingue de celui de période critique par diverses caractéristiques :

- le début de la période sensible coïncide avec la fin du développement sensoriel et moteur du jeune;
- la fin de la période sensible n'est pas subite mais consiste plutôt en une diminution graduelle;
- une modification de l'environnement peut changer les limites (allonger) de la période sensible;
- l'attachement social se fait plus facilement et plus rapidement durant la période sensible mais il n'est pas exclu qu'il soit modifié ultérieurement.

Pour expliquer certains phénomènes, Bateson propose un **modèle d'"exclusion compétitive"** comprenant un système de reconnaissance et un système d'exécution (figure 3. 15). Nous en retiendrons deux notions :

Tout d'abord, un stimulus nouveau peut être ultérieurement préféré à un stimulus auquel le jeune a été confronté plus tôt si la première exposition a été quantitativement faible.

Ensuite, tout stimulus présente un caractère de richesse ou de pauvreté. Si le jeune animal est exposé à un stimulus riche (image de la mère, par exemple), celui-ci établit rapidement beaucoup de connexions avec le système d'exécution (il le "sature") et la période sensible se termine plus tôt. Par contre, une stimulation pauvre (cage d'isolation, par exemple), a moins d'influence sur le système d'exécution et la période sensible est allongée.

Ce modèle permet, entre autres, d'interpréter les différences entre les socialisations intra- et inter-spécifiques chez le chien.

- la connaissance acquise du stimulus est persistante; elle subsiste pendant toute la vie, alors que, dans l'apprentissage conventionnel, l'oubli peut se produire.

Si des poussins sont imprégnés sexuellement sur l'homme, leurs préférences sexuelles peuvent s'adresser définitivement à lui.

- L'empreinte est généralement irréversible: l'objet imprimé est toujours préféré, dans certains cas, il est même choisi exclusivement. Une fois établi, le lien est stable.

Dans une même espèce (pigeon), on a pu mettre en évidence trois degrés dans l'irréversibilité de l'apprentissage.
Si on élève à la main, sans présence de pigeon, des pigeonneaux nouveau-nés de trois races différentes, on observe que, lorsqu'ils ont atteint leur maturité sexuelle, une race présente une préférence sexuelle exclusive pour l'homme; une seconde race est indifférente et la troisième oriente son comportement sexuel vers le pigeon.

- L'imprégnation, dans certains cas, est réalisée bien avant que l'animal puisse effectuer le comportement dont elle a fixé le stimulus-clé.

Ainsi, la période critique d'imprégnation de l'objet du comportement sexuel chez le canard se situe entre le 5ème et le 19ème jour, alors que la puberté ne se produit, au plus tôt, que le 5ème mois.

Des génisses élevées depuis la naissance par l'homme sont, d'une certaine façon, imprégnées sexuellement par l'espèce humaine.
Chez ces bêtes, l'insémination artificielle donne un pourcentage de gestations plus élevé que la saillie naturelle.

- pour un même comportement, il peut y avoir plusieurs périodes critiques chacune donnant lieu à l'apprentissage d'un stimulus différent.

Une femelle d'ongulé domestique apprend, pendant les minutes ou les heures qui suivent l'accouchement, à reconnaître son jeune et à le distinguer parmi les autres jeunes du troupeau. Son comportement maternel ne s'adresse qu'à sa propre progéniture et elle repousse les autres.
Lorsqu'elle accouche à nouveau, le processus d'imprégnation recommence et se

fait sur son nouveau né.

- Les stimuli qui doivent être appris par le processus d'imprégnation appartiennent généralement au comportement social *(communication, caractéristiques supra-individuelles de l'espèce...)*, au comportement reproducteur *(identification du partenaire sexuel, comportement maternel ...)*. Ce sont les caractères généraux et non les caractères particuliers ou individuels de ces stimuli qui sont appris.

- Un phénomène particulier augmente l'importance de l'imprégnation. Si un animal n'effectue pas, pendant la période critique, l'imprégnation d'un stimulus, il ignore toute sa vie ce stimulus; il n'effectue donc jamais le comportement inné correspondant. Il perd progressivement la connaissance de ce comportement : le patron-moteur inné disparaît

L'enfant connaît à la naissance tous les phonèmes de toutes les langues parlées (un phonème est une unité sonore du langage).

A l'âge de 15 ans, il ne possède plus que ceux de la langue qu'il a entendu parler pendant la période critique.

Si un enfant n'a pas entendu parler des personnes durant cette période critique (entre 2 et 9 ans), sa fonction du langage est définitivement atrophiée.

Des enfants nés sourds et guéris par une intervention chirurgicale à 10 ans n'ont jamais pu parler (on ne les a pas opérés plus tôt car la technique chirurgicale n'était pas au point).

Si un veau n'a pas appris que le trayon était le stimulus de son comportement de tétée pendant la période critique (les premières heures de la vie), le patron-moteur de la tétée disparaît.

Les caractéristiques de l'apprentissage par imprégnation (c'est-à-dire : période critique, persistance et irréversibilité) s'observent également lors de l'**apprentissage de certains patrons-moteurs**.

Si une femelle chimpanzé n'a jamais vu une autre femelle s'occuper de son jeune pendant son adolescence, elle ne pourra jamais le faire elle-même. Son comportement maternel sera inexistant.

De même, des génisses précocement séparées de leur mère et élevées en groupe auront un comportement maternel moins évolué que celles qui sont restées plus longtemps avec leur mère.

L'apprentissage du chant chez certaines espèces d'oiseaux est un autre exemple d'imprégnation d'un patron-moteur.

La connaissance de la façon de chanter peut être innée ou apprise. Chez le rossignol, elle doit être apprise.

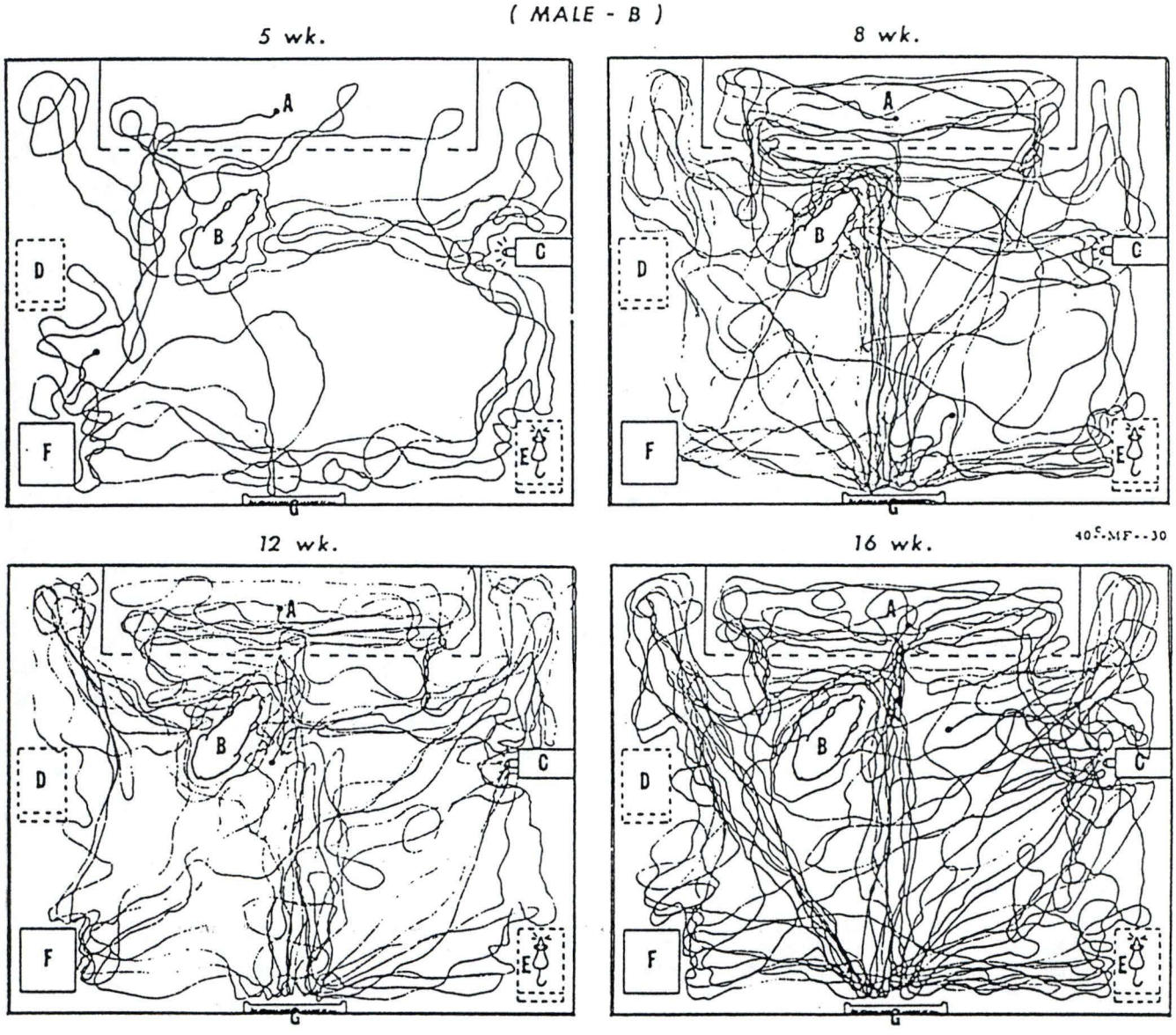
Heinroth a élevé à la main de jeunes rossignols en l'absence de leurs parents. Il leur a fait écouter des enregistrements du chant de la fauvette à tête noire, entre le 12ème et le 20ème jour.

Au printemps suivant, ces oiseaux ont reproduit le chant complet de la fauvette qui coïncidait jusque dans les moindres détails avec le chant enregistré.

XI. L'EXPERIENCE PRECOCE ET LE COMPORTEMENT LUDIQUE

L'**expérience précoce** (early experience) est la confrontation du jeune animal avec un environnement physique et social qui est varié et spacieux.

La période du jeune âge a une grande importance à plusieurs égards; certains d'entre eux ont déjà été évoqués tandis que d'autres seront abordés ultérieurement, notamment la socialisation.



— Traces de l'activité du chiot placé dans une arène pendant 30 minutes à des âges divers ; l'activité et l'interaction avec des stimuli plus complexes augmentent avec l'âge (A : chambre de départ ; B : chiot en peluche ; C : lampe clignotante ; D : cage vide ; E : rat dans une cage ; F : boîte à bruit ; G : miroir).

Figure 3. 16 : Développement du comportement exploratoire chez le chien (selon Fox, 1974).

Le jeune animal prend contact avec un nouvel environnement (figure 3. 16) par des mouvements alternatifs d'approche et de retrait. Il "dialogue" avec la chose. Ensuite, les divers organes des sens entrent en jeu *: il regarde, il flaire, il lèche....* Enfin, il agit sur cette chose : *il mordille, il pousse, il transporte, il escalade....*

Le fait de pouvoir exécuter ce comportement exploratoire développe l'aptitude à l'apprentissage.

Des jeunes rats dont les parois des cages sont couvertes de schémas représentant des figures, des couleurs etc... sont plus faciles à conditionner que des rats élevés dans des cages dont les parois sont uniformes.

Des expériences ont démontré que si un chiot n'a pu se livrer à un comportement exploratoire de façon suffisante, entre l'âge de 6 semaines et l'âge de 4 mois, son aptitude à l'apprentissage est faible. Par contre, l'élevage dans un environnement varié et riche produit des animaux qui apprennent facilement.

On pourrait penser qu'un jeune animal, pour se développer de manière optimale, a besoin de l'environnement le plus favorable possible : confort, température, calme...

Ce n'est pas tout à fait exact; en effet, des expériences effectuées chez des rongeurs de laboratoire et chez des chats ont démontré que placer les jeunes animaux dans des **situations aversives** *(chocs électriques...),* accélère la croissance et la maturation de certains organes, réduit l'intensité ultérieure des réactions émotionnelles lorsque les animaux sont confrontés avec un environnement inconnu *(manipulations, froid...)* et augmente la résistance aux maladies.

Par contre, si la mère subit des conditions adverses en fin de gestation, on peut observer une diminution de la stabilité émotionnelle des jeunes.

Les **manipulations** des animaux durant leur jeune âge diminuent leurs réponses de peur lorsque, plus tard, ils sont mis en présence de l'homme. Cela entraîne un effet favorable sur leur niveau de production.

Hemsworth & Barnett ont soumis des porcs à trois types de traitements durant leur jeune âge : manipulations agréables, contact minimal avec l'homme et manipulations désagréables.

Les taux de croissance entre 7 et 13 semaines ont été respectivement de 455 , de 458 et de 404 grammes par jour.

Les mêmes taux calculés entre 8 à 18 semaines ont été de 897, de 888 et de 837 grammes par jour.

Chez les truies, le taux de gestation après première insémination a été respectivement de 88, de 57 et de 33 %.

Chez les animaux âgés de quatre mois, le temps de latence pour interagir avec une personne, test mesurant la peur de l'homme, a été respectivement de 10, de 92 et de 160 secondes.

Les concentrations sanguines en corticostéroïdes (voir plus loin) étaient respectivement de 1,6, de 1,8 et de 2,4 nanogrammes par millilitre.

Le **comportement ludique** consiste en l'accomplissement des jeux.

Seuls les vertébrés supérieurs jouent : certaines espèces de mammifères (pas toutes) et quelques espèces d'oiseaux.

Il est principalement le fait des jeunes animaux quoique les adultes l'adoptent également.

Il se manifeste en solitaire ou en groupe.

Certains animaux jouent beaucoup : *le jeu constitue 75 % du total des activités du poulain.*

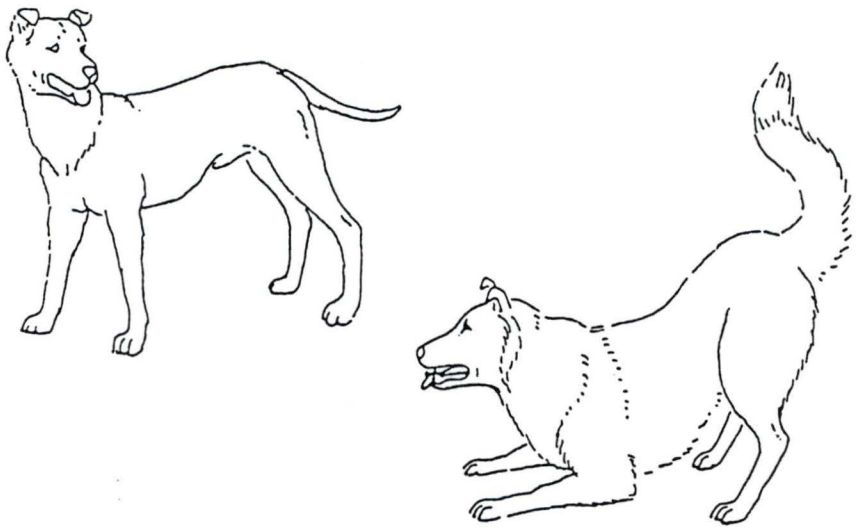


Figure 3. 17 : Posture d'invitation au jeu chez le chien (selon Hart, 1985).

Le comportement ludique n'apparaît que lorsque l'animal a satisfait à ses autres motivations *(faim, sommeil ...)* et qu'il se trouve dans un certain état de "détente", ayant un excès d'énergie à dépenser.

Le jeu est plus fréquent chez les animaux bien nourris, par beau temps, dans un environnement varié et lorsque l'espace disponible est important.

Le jeu est un indice de santé; à l'inverse, l'absence de jeu est un signe de problème ou de maladie.

Le jeu semble être la réponse à une motivation propre.

Le jeu comprend les patrons-moteurs de divers comportements *(combat, fuite, poursuite, prédation, monte...)* qui se suivent souvent sans logique et sans que leur motivation particulière soit présente.

Parfois ils sont exécutés de manière incomplète ou imparfaite; au cours des jeux, ils peuvent s'améliorer.

Le comportement ludique demande une importante dépense d'énergie et comporte un certain risque. Cela implique qu'il doit avoir une utilité certaine, immédiate ou différée. On est cependant loin de connaître tout sur ses fonctions.

Une de celles-ci est d'apprendre à se connaître : le jeune animal prend conscience des aptitudes de ses organes locomoteurs et il se familiarise avec eux.

Le jeu développe son système musculaire, sa force, son endurance et son habileté.

Le jeu constitue une source de stimuli et peut être considéré comme un comportement auto-renforcé (voir plus haut).

Il est aussi l'occasion de récolter des informations sur l'environnement.

En jouant, l'animal apprend quels sont les effets de ses comportements grâce à la façon dont réagissent les autres animaux; de cette manière le comportement social se développe et notamment la communication (voir plus loin).

Le jeu intervient dans l'établissement des relations préférentielles.

Beaucoup d'auteurs considèrent que les activités ludiques vont de pair avec l'aptitude à l'apprentissage, probablement en développant l'apprentissage latent. Voici leurs arguments (Beilharz):

- les espèces animales qui jouent sont celles qui sont les plus performantes en apprentissage.
- pendant le jeu, l'individu est exposé à de nombreuses situations différentes et il produit de nombreux comportements; il dispose ainsi de l'opportunité de constater les conséquences de ses comportements sur son environnement et sur les animaux avec lesquels il joue.
- le jeu permet l'observation des conséquences du comportement des autres animaux.

Chez beaucoup d'espèces, il existe un signal d'invitation au jeu qui informe le partenaire que le comportement qui va suivre est un jeu (figure 3. 17). Ce signal est généralement une posture particulière.

XII. APPLICATIONS DE L'APPRENTISSAGE

Les diverses formes d'apprentissage sont mises à profit chez les animaux domestiques à de nombreuses occasions et dans de nombreux domaines. Un certain nombre d'applications seront évoquées pour chaque espèce; au terme de ce chapitre, il est cependant intéressant d'en dresser une liste synthétique.

Les animaux dont la justification est le **travail** fourni à l'homme *(cheval, chien, boeuf, éléphant...)* doivent apprendre les tâches attendues; leur utilisation est complètement subordonnée à l'apprentissage.

Le mécanisme le plus fréquemment mis en oeuvre est l'apprentissage par essais et erreurs.

L'habituation intervient également, notamment chez le cheval.

Les méthodes de dressage des animaux sont souvent des recettes purement empiriques et très anciennes. La connaissance relativement récente des différentes formes d'apprentissage nous permet de mieux les comprendre et de les améliorer de manière rationnelle.

En réalisant une **imprégnation** des animaux sur l'homme, on peut les rendre plus faciles à manipuler ou appliquer avec plus d'efficacité des techniques de reproduction.

Les fauconniers imprègnent les jeunes sur l'homme afin de pouvoir inséminer les formes avec de meilleurs résultats.

Il est cependant nécessaire de veiller à ce que les jeunes animaux ne soient pas exclusivement en contact avec l'homme car ils pourraient ultérieurement présenter des difficultés à interagir avec les autres animaux et à effectuer un comportement sexuel normal.
De plus, les animaux imprégnés sur l'homme ne le craignent pas. Lorsqu'il s'agit d'espèces de grand format, cela peut constituer un danger.

Enrichir l'**expérience précoce** des jeunes animaux augmente leur aptitude à apprendre.

Les **manipulations** des animaux lors du jeune âge diminuent la crainte de l'homme et augmentent leurs performances.

Les performances des animaux dans les différentes formes d'apprentissage donnent des indications sur la capacité des différentes espèces à résoudre un problème. Le débat sur l'"**intelligence**" des animaux en est ainsi alimenté.

La capacité à résoudre les problèmes de détour, la réponse retardée, la permanence de l'objet, sont des méthodes utilisées pour comparer les aptitudes des différentes espèces.

Le phénomène de discrimination (voir plus haut) permet de déterminer les **aptitudes sensorielles** des différentes espèces.

Des cages de Skinner particulières permettant aux animaux d'agir sur certains paramètres de leur environnement *(température, luminosité, aération, hygrométrie...)* en poussant sur des boutons-poussoirs ou des leviers ont permis de déterminer les **besoins** des animaux d'expérience en fonction de plusieurs variables *(jour/nuit, niveau d'alimentation...).*

Les expériences de Baldwin sur le porc et sur le mouton l'ont bien montré (voir plus loin, l'appréciation du bien-être).

Toute une série de **systèmes** mécaniques, électriques ou électroniques ont été imaginés afin de réduire la main d'oeuvre ou pour donner plus d'autonomie aux animaux. Ces dispositifs sont déclenchés par l'animal lui-même qui doit apprendre comment le faire.

L'abreuvoir automatique, la clôture électrique, la tétine pour porcelets... sont mis en oeuvre par conditionnement opérant.

On peut dresser des vaches laitières à ne pas déféquer dans la salle de traite, à rentrer à l'étable lors de la mise en marche d'un signal sonore...

Des bovins sont équipés d'un collier muni d'un transpondeur destiné à déclencher un mécanisme distribuant la quantité exacte de supplément alimentaire adaptée chaque jour à chaque individu. A chaque animal correspond un distributeur. Les bovins apprennent très vite lequel est le leur.

Certains ont proposé l'utilisation du conditionnement pour réduire l'inactivité et

compenser la pauvreté en stimuli de l'environnement de bêtes à l'engrais susceptibles de développer des stéréotypies.

Les chatières à ouverture automatique (voir plus haut) donnent plus de liberté au chat résident.

De **nouvelles fonctions** peuvent être imaginées, pour des animaux domestiques ou pour d'autres animaux en raison d'aptitudes particulières.

Les chiens guides d'aveugle existent depuis plusieurs dizaines d'années. Depuis peu, on dresse aussi des chiens à aider d'autres personnes handicapées : sourds, myopathiques, paralysés...

Des singes capucins sont dressés afin de venir en aide aux tétraplégiques : ils ouvrent des boîtes de conserve, tournent les pages d'un livre, donnent à manger, brossent les cheveux, essuient le visage après les repas... Plus de cinquante tâches différentes leur sont ainsi apprises.

L'examen des films tournés par les caméras des satellites espions est très long, fastidieux et monotone.

On a pu apprendre à des pigeons à picorer un disque dès qu'ils observent la trace d'un avion, d'un hélicoptère ou d'une fusée sur un film qui leur est présenté (Lubow).

Un pigeon dressé vole en avant d'une patrouille progressant dans la jungle au Viet-Nam. Dès qu'il repère un indice d'activité humaine (sol fraîchement remué par exemple), il vole sur place. L'homme de tête de la patrouille qui le suit des yeux peut ainsi savoir qu'une embuscade est peut-être tendue à cet endroit ou que des mines ont été enterrées (Lubow).

Des otaries ont appris à fixer des cordages autour de mines sous-marines pour qu'on puisse les remonter à la surface et les désamorcer (Lubow).

La connaissance des mécanismes d'apprentissage permet de comprendre comment s'installent des **comportements non souhaitables** chez les animaux de compagnie et donc de les prévenir.

Le traitement de ces problèmes comportementaux peut mettre en oeuvre des **thérapies comportementales** (voir plus loin). Celles-ci sont fondées sur la connaissance de l'apprentissage.

CHAPITRE 4

LES THERAPIES COMPORTEMENTALES

INTRODUCTION

Les animaux de compagnie présentent des **problèmes comportementaux**. Ceux-ci peuvent être des comportements normaux mais inappropriés dans l'environnement où ils sont produits *(prédation des volailles, agression entre mâles, matou aspergeant d'urine les meubles...)* (Campbell) ou des comportements anormaux du même type que ceux qui sont observés chez les animaux de rente (voir plus loin) *(succion du flanc du Doberman, hyperkinésie...)* (Hart & Hart; Luescher).

Il n'est pas du ressort d'un cours d'Ethologie générale de candidature vétérinaire d'entreprendre l'étude systématique des problèmes comportementaux; à de nombreuses occasions cependant, certains d'entre eux soient cités à titre d'exemple.

La thérapeutique des problèmes comportementaux des carnivores de compagnie a recours à des approches comportementales *(thérapies comportementales, modifications de l'environnement, inversion de la position hiérarchique...)* et à des approches non comportementales *(chirurgie, utilisation de médicaments...)* utilisées seules ou combinées à d'autres.

Les thérapies comportementales sont basées sur la connaissance des différentes formes d'**apprentissage** décrites plus haut dont elles constituent le prolongement et l'application concrète. Il est donc intéressant de les étudier à ce moment du cours.

Les thérapies de comportement sont appliquées chez l'homme depuis les années 60 (Cottraux; Fontaine; Seron, Lambert & Van Der Linden) et chez les animaux de compagnie depuis 1975 (Giffroy).

Elles constituent l'ensemble des théories et des techniques d'inspiration behavioriste visant à décrire, à expliquer et à modifier les troubles du comportement (Fontaine). Elles sont basées sur l'application sélective et empirique de différentes formes d'apprentissage.

Yates donne la définition suivante : les thérapies de comportement représentent la tentative d'utiliser de manière systématique ce corps de connaissances empiriques et théoriques qui résulte de l'application de la méthode expérimentale en psychologie et dans les disciplines étroitement liées dans le but d'expliquer la genèse et le maintien des comportements anormaux ainsi que l'application de cette connaissance au traitement et à la prévention de ces anomalies par des études expérimentales contrôlées de cas uniques tant au niveau descriptif qu'au niveau thérapeutique (Fontaine).

En médecine humaine, elles sont utilisées notamment dans le traitement des phobies, des attaques de panique, de l'anxiété généralisée, des obsessions, de certains problèmes sexuels, de la dépression, des comportements liés au stress et dans la sociothérapie des psychotiques (Cottraux).

Il ne faut pas confondre thérapie de comportement et psychothérapie. Cette dernière est basée sur l'écoute attentive, profonde et neutre du discours du patient par le thérapeute; le patient renégocie son rapport avec le réel à travers sa relation privilégiée avec le thérapeute. Il est évident que les discours des patients-animaux ne nous sont guère accessibles...!

Nous étudierons successivement l'extinction, le renforcement négatif, la punition positive, la punition négative, l'habituation, la désensibilisation systématique, le déconditionnement et l'immersion en spécifiant chaque fois comment mettre concrètement en oeuvre la thérapie et les indications.

Les cinq premières techniques de cette liste ont déjà été abordées lors de l'étude des formes d'apprentissage; seule leur application dans ce contexte sera donc développée.

L'aversion gustative apprise est aussi une thérapie de comportement; l'essentiel de ce qui la concerne a déjà été vu.

D'une manière générale, une thérapie comportementale ne peut être entreprise avec n'importe quel **propriétaire** d'animal. Celui-ci doit posséder une compétence intellectuelle suffisante, une stabilité émotionnelle adéquate, être motivé, avoir la possibilité matérielle, pouvoir disposer du temps suffisant et des créneaux horaires adaptés et présenter la patience d'attendre des résultats non immédiats et parfois aléatoires.

Pour mettre en oeuvre une désensibilisation systématique (voir plus loin), il faut beaucoup de temps...

Tout le monde n'a pas nécessairement envie de dominer son chien...

Pour concrétiser par quelques chiffres relatifs à la Médecine humaine, précisons qu'une thérapie dure de 2 à 6 mois à raison d'une séance de 15 à 60 minutes par semaine.

En principe, les thérapies comportementales utilisées comme seul moyen thérapeutique, sont aptes à traiter un certain nombre de problèmes comportementaux. Cette façon de procéder permet, de plus, d'évaluer valablement leur efficacité.

L'expérience clinique a cependant montré que le recours à un traitement médicamenteux concomitant augmente les chances de succès, notamment par le rôle sécurisant qu'il exerce sur le propriétaire.

Les thérapies de comportement servent à corriger des comportements gênants qui peuvent être les manifestations terminales d'un problème plus fondamental. On peut donc leur reprocher, dans certains cas, de n'être que des traitements symptômatiques, nuisibles dans la mesure où ils ne résolvent pas la vraie cause, ce qui peut entraîner des rechutes et/ou une substitution des symptômes. Il faut cependant tenir compte que "le mieux peut être l'ennemi du bien" et se garder de "psychiatriser" outre mesure le propriétaire.

Une thérapie comportementale est souvent accompagnée par l'administration de médicaments **psychotropes** *(anxiolytiques, neuroleptiques...)* qui ont fait l'objet de revues dans la littérature, notamment par Marder et par Chaurand & Pageat.

Dans la plupart des cas, ces produits ne constituent qu'un adjuvant qui, utilisé seul, ne donne aucun résultat ou, au mieux, un résultat très passager.

Les thérapies comportementales sont basées sur l'apprentissage. Or, les sédatifs - et beaucoup de psychotropes exercent dans une certaine mesure un effet sédatif - ont un effet défavorable sur l'aptitude à l'apprentissage ce qui revient à dire qu'il existe une relative incompatibilité dans l'usage simultané des deux approches.

Un certain nombre de sujets présentent de la peur accompagnée d'une inhibition de l'agression. Certains psychotropes, comme les anxiolytiques, peuvent entraîner une levée de cette inhibition et transformer un animal peureux en un animal aghressif.

Dans la plupart des cas, le fait d'éduquer l'animal et de lui apprendre le plus grand nombre de comportements possible - sans nécessairement se soucier de leur utilité - affermit la relation homme / chien, augmente le contrôle du maître sur le chien et confirme sa dominance. Ces apprentissages se feront le plus tôt possible dans la vie du chien. La fréquentation d'un club canin peut la rendre plus facile.

L'euthanasie devra être envisagée dans un certain nombre de cas : *lorsque le pronostic est défavorable, lorsqu'une agression représente un danger (particulièrement pour les enfants et les personnes âgées ou handicapées), lorsque le vétérinaire prévoit que les propriétaires n'effectueront pas correctement la thérapie de comportement (par manque de temps, par incompérence physique, psychologique ou intellectuelle,...).*

Parmi les 87 cas d'agression rapportés par Blackshaw, 12,6 % ont été euthanasiés.

Le traitement de certains problèmes comportementaux présente des aspects **éthiques** importants qu'il faut évaluer préalablement de manière sérieuse et approfondie. C'est

particulièrement le cas des agressions en raison du danger qu'elles représentent.

Il appartient à chaque vétérinaire de prendre sa décision en fonction de son éthique personnelle, chaque cas étant un cas particulier.

Selon Lambert, l'éthique vétérinaire peut se construire à partir des trois réseaux de contraintes cités ci-dessous et aboutir au respect de ces trois dimensions unifiées d'une manière équilibrée et dynamique.

1. l'animal-objet, être biologique différent de l'homme présentant des caractères neurophysiologiques, éthologiques etc... propres, mais qui n'est ni jetable, ni interchangeable.
2. l'animal-sujet, être investi du sens que son propriétaire lui attribue à titre personnel, mais qui ne peut être défini seulement par les phantasmes de cette personne.
3. l'animal-machine, être doté d'utilités et de risques sociaux, mais qui n'est pas un esclave.

Dans la plupart des cas, il importe de déculpabiliser le propriétaire.

Du point de vue **juridique**, la responsabilité de celui qui traite un animal dont le comportement constitue un danger doit être envisagée à deux niveaux.

L'article 1385 du Code Civil qui stipule que le propriétaire d'un animal ou celui qui s'en sert pendant qu'il est à son usage, est responsable du dommage que l'animal a causé, soit que l'animal fut sous sa garde, soit qu'il fut égaré ou se fut échappé peut être appliqué au vétérinaire examinant en consultation un animal agressif.

Il peut être reconnu comme son "gardien" et, comme tel, tenu pour responsable d'une morsure infligée au propriétaire ou à un aide lorsque cette personne assure la contention ou manipule l'animal.

Le traitement d'un animal agressif peut comporter des risques, son succès n'est pas assuré et il peut y avoir des récidives.

Afin que la responsabilité du thérapeute ne puisse être mise en cause, celui-ci veillera à informer de manière détaillée le propriétaire de l'animal sur ces caractères aléatoires du traitement. Idéalement, cette information se fera par écrit.

La mise en oeuvre d'une thérapie de comportement n'est pas, en principe, l'apanage exclusif du **Médecin Vétérinaire**.

Cependant, aucune autre profession n'a la compétence ni le droit de dire si un comportement donné est l'expression d'une pathologie comportementale ou le symptôme d'une autre maladie. Le comportement d'un chien ou d'un chat peut être en effet perturbé lors de très nombreuses maladies : *tumeur de l'encéphale, épilepsie, intoxication par le plomb ou par les amphétamines, accident vasculaire cérébral, encéphalite, méningite, rage, toxoplasmose, péritonite infectieuse féline, maladie de Carré, hyper- ou hypothyroïdie, carence en vitamine B, insuffisance rénale, parasitisme, cystite, obstruction urétrale....* Une synthèse en a été faite par Reisner.

Il est donc impératif que l'animal soit examiné, au moins au départ, par un vétérinaire qui posera un diagnostic et décidera d'un traitement. Il peut éventuellement en confier l'exécution à un profane qui travaille sous son contrôle.

Si un médicament est utilisé, il est du ressort exclusif du vétérinaire d'en faire la prescription et d'en assumer la responsabilité et le suivi.

I. L'EXTINCTION

L'extinction est une thérapie destinée à faire disparaître une réponse apprise par la suppression de tout renforcement positif contingent à cette réponse. Cette réponse a généralement été installée par conditionnement opérant.

L'extinction met en place une inhibition active : un nouvel apprentissage de la même

réponse sera plus difficile.

Certaines réponses sont très résistantes à l'extinction : les réactions émotionnelles conditionnées, les réponses maintenues par un programme de renforcement intermittent, les réponses maintenues par un renforcement différé, les réponses répétées un grand nombre de fois et les réponses installées par un renforcement intense.

Une réponse qui demande un effort musculaire important est plus sensible à l'extinction qu'une réponse demandant un moins grand effort.

Mise en oeuvre

Une **anamnèse** très fouillée est parfois nécessaire pour bien identifier tous les renforcements qui ont été à l'origine de l'installation de la réponse (Spreat & Spreat).

Il est aussi impératif de tenir compte du principe de **Premack** (Seron, Lambert & Van Der Linden) et du fait que certaines réponses, *comme le jeu,* sont **auto-renforçantes.**

Un renforcement souvent méconnu, dont la suppression peut conduire à l'extinction, est l'ensemble des manifestations de l'**attention** que le propriétaire porte à son animal lorsque celui-ci a effectué un comportement non souhaitable.

> *"Tu es un méchant chien!"; "Tu as encore fait une bêtise!" sont autant de preuves de l'intérêt que l'on porte à son animal qui peuvent constituer des renforcements. Dans ce cas donc, l'extinction consiste à ne rien dire et à ignorer l'animal.*

Les renforcements doivent être supprimés de manière **définitive** et **complète** pour éviter de mettre l'animal sur programme de renforcement différé ou intermittent.

> *Quand un chien aboie durant le repas des maîtres, il faut cesser de lui donner à manger non seulement en semaine, mais aussi lors des week-end, lors des anniversaires et autres festivités.*

Il n'est pas toujours matériellement possible de retirer tous les renforcements.

> *Lorsqu'un chien aboie en présence du facteur, il est difficile de supprimer ce comportement par extinction. En effet, le facteur finit toujours par partir et sa "fuite" constitue le renforcement.*
>
> *De plus, ce type de conditionnement est souvent sous programme de renforcement intermittent à intervalle variable et donc très difficile à éteindre.*

Indications

Les applications de l'extinction sont limitées par la possibilité de récupération spontanée, par les inconvénients provoqués par l'augmentation possible du nombre des réponses au début de la mise en oeuvre (Chance), par la difficulté d'identifier et de supprimer certains renforcements et enfin parce que ce procédé peut entraîner un état émotionnel perturbant.

Elle est surtout utilisée pour supprimer des réponses apprises que l'animal produit afin d'attirer l'attention du propriétaire; l'attitude à adopter est donc de l'ignorer (Hart & Hart).

L'extinction peut être efficace devant diverses simulations *(boiterie, toux, dyspnée, anorexie, vomissement, diarrhée)* ou des comportements qualifiés d'irrationnels *(courir après sa queue, happer des mouches imaginaires, poursuivre son ombre)* renforcés par l'intérêt des adultes ou par l'excitation des enfants.

La miction de salutation ou d'émotion lors du retour du maître peut être supprimée par extinction.

Si un comportement de fugue est effectué dans un but précis *(nourriture, femelle en oestrus)* et quand il est possible de supprimer le renforcement - ce qui est rarement le cas -, l'extinction peut aussi être utilisée (Hart & Hart).

Les réponses liées à la peur, *l'agression par exemple*, apparaissant dans le cadre d'une phobie, qui ont été renforcées - "instrumentalisées" - par le propriétaire dont l'intention était de "rassurer" son animal peuvent être éteintes (Giffroy).

En thérapie comportementale humaine, citons les crises de colère de l'enfant qui peuvent être éteintes lorsqu'on les ignore si le renforcement est l'attention portée à l'enfant (Seron, Lambert & Van Der Linden).

II. LE RENFORCEMENT NEGATIF

Le renforcement négatif est un stimulus aversif qui disparaît suite à une réponse d'échappement ou d'évitement et qui augmente la probabilité de réapparition, l'intensité, la fréquence ou le taux ultérieur de cette réponse.

Selon certains auteurs, le renforcement négatif est plus résistant à l'extinction que le renforcement positif et que la punition.
Cela se comprend aisément car la valeur adaptative d'une réponse d'évitement est supérieure à celle d'une réponse acquise par renforcement positif.

Remarquons que beaucoup de comportements produits par le chien de travail et par le cheval sont des réponses d'évitement. Il est courant d'utiliser successivement le renforcement positif et le renforcement négatif : le premier apprend quelle est la bonne réponse et le second apprend que, quand l'ordre est donné, la réponse doit toujours être produite.

Les stimuli aversifs primaires qu'on peut utiliser sont par exemple *le poivre, le pili-pili, l'essence de citronnelle, un son intense, un choc électrique par collier, un spray, une traction violente sur la laisse, le collier étrangleur, pincer l'oreille...*

Les stimuli aversifs secondaires peuvent être *une réprimande, dire "non!", l'odeur d'un spray déodorant (le stimulus aversif primaire est, dans ce cas, le chlorhydrate d'aluminium faisant partie de l'excipient qui irrite les muqueuses)...*

Mise en oeuvre

La méthode consiste à présenter le stimulus aversif dans les conditions où on souhaite que l'animal effectue une réponse d'échappement ou d'évitement.

Le stimulus aversif doit être approprié au point de vue qualitatif, au point de vue quantitatif et sur le plan du délai.

L'animal doit avoir la possibilité effective de produire une réponse lui permettant de se soustraire au stimulus aversif. Dans le cas contraire, la détresse acquise peut s'installer.

Indications

En cas de prédation d'oiseaux domestiques, le fait d'attacher un cadavre de poulet au cou du chien fautif peut installer une réponse d'évitement à leur égard afin qu'une pareille situation ne reproduise pas (Hart & Hart).

Des stimuli aversifs *(poivre, pili-pili)* peuvent être utilisés pour détourner les animaux qui détruisent les plantes d'appartement, qui tètent les vêtements (chats) ou qui sont coprophages (Hart & Hart).

De la même manière, on peut leur apprendre à ne pas pénétrer dans un local

particulier.

Le collier électrique, dans des conditions bien précises, peut être utile pour installer une réponse de retour vers le maître même si des stimuli appétitifs très forts s'opposent à cette réponse *(jouer avec un autre chien, poursuivre un joggeur ou un lièvre...).*

Chez l'homme, le renforcement négatif a été jadis utilisé pour le traitement de l'alcoolisme, des perversions sexuelles (en 1935, on a "traité" l'homosexualité par chocs électriques), de l'obésité et de certaines toxicomanies (Fontaine).

Pour des raisons éthiques et des raisons d'efficacité (l'homme sait qu'une fois la cure terminée, il ne rencontrera plus le stimulus aversif dans la vie courante), cette technique est abandonnée ou utilisée seulement en complément d'autres méthodes (Seron, Lambert & Van Der Linden).

III. LA PUNITION POSITIVE

La punition positive est un stimulus aversif survenant après une réponse (innée ou apprise) qui diminue la probabilité de réapparition, l'intensité, la fréquence ou le taux ultérieur de cette réponse.

Les attitudes et les comportements de dominance qu'une personne effectue à l'égard d'un animal ne sont pas des punitions à proprement parler.

Ils constituent en effet des signaux appartenant au répertoire inné de communication et agissent en faisant appel à d'autres mécanismes que le contrôle aversif du comportement.

Rappelons que l'expérimentation a démontré que la punition n'a souvent qu'un effet temporaire et irrégulier sur le comportement.

D'autre part, elle présente le désavantage d'appauvrir le répertoire comportemental en supprimant sans remplacer.

Mise en oeuvre

La méthode consiste à présenter le stimulus aversif lorsque l'animal produit la réponse non souhaitable.

> *Un chien accueille les personnes qui entrent dans la maison en posant les antérieurs sur leurs épaules. Comme c'est un grand chien, cela présente un danger. Quand cela se produit, le propriétaire réprimande l'animal et demande aux visiteurs de poser le pied sur les doigts d'un des membres postérieurs du chien. On constate que ce comportement diminue puis disparaît; la punition (réprimande et action sur les doigts) a été efficace.*

L'agent punisseur doit être **effectivement aversif** pour le sujet concerné.

> *Un coup de journal mollement administré à un chien de 40 kg peut très bien être un stimulus appétitif s'il est considéré comme une marque de l'attention, par ailleurs complétée par le contact physique également très appétitif, même s'il est un peu rude.*

Paradoxalement, des stimuli aversifs peuvent augmenter l'**attachement** d'un animal à une personne.

> *La punition interactive peut donc être contre-indiquée dans l'anxiété de séparation.*

La stimulation aversive doit avoir une **intensité** et une **durée** suffisantes (Seron, Lambert & Van Der Linden).

L'**intensité de départ** est importante. En effet, l'effet suppressif de la punition est atténué si l'intensité est graduellement augmentée et il est amplifié si l'intensité est réduite : l'animal réagit plus à un stimulus aversif faible si, préalablement, il a été exposé à des stimuli forts et inversément.

En conséquence, il est préférable de punir, au départ, au moyen d'un stimulus aversif de forte intensité, quitte à diminuer par la suite, que de débuter avec un stimulus d'intensité insuffisante et d'augmenter celui-ci ensuite.

Les **stimuli douloureux** doivent être utilisés avec prudence. Trop intenses, ils peuvent engendrer un état émotionnel défavorable à l'apprentissage que l'on désire mener.

Ils peuvent conduire à l'installation d'anxiété, à l'inhibition de tout comportement, à des manifestations agressives etc...

De toutes façons, les diverses formes d'agression ne peuvent être traitées par des stimuli aversifs provoquant la douleur qu'avec une extrême prudence.

Donner des coups pour arrêter un combat entre chiens ou pour empêcher un chien dominant de menacer peut exacerber l'agression.

L'administration d'un stimulus aversif par une personne doit être suspendue dès que l'animal adopte une attitude de **soumission**.

L'éthogramme du chien lui apprend que s'il produit une telle attitude, l'agression de son antagoniste est inhibée; ne pas être en accord avec ce rituel peut engendrer des perturbations graves.

La punition doit être administrée **chaque fois** que la réponse est produite (programme continu).

Un chien qui saute sur les visiteurs doit être puni chaque fois qu'il le fait et par toutes les personnes qui en sont l'objet. S'il est puni seulement en semaine (quand on est bien habillé) et pas le week-end (quand on porte une tenue sportive) ou seulement par les adultes et pas par les enfants, la punition ne sera pas efficace.

Idéalement, le stimulus aversif doit être administré **immédiatement** après le comportement qu'on désire supprimer; le délai doit donc être nul (Seron, Lambert & Van Der Linden).

Si le comportement à éliminer est constitué par **plusieurs unités** comportementales successives, l'effet de la punition est plus rapide si elle est appliquée à la première des unités constituant la séquence (Seron, Lambert & Van Der Linden).

Il faut que le stimulus aversif soit bien **associé à la réponse** à supprimer. L'animal ne doit pas associer le stimulus à une personne précise, à un endroit ou à une situation particulière; sinon il évitera ces situations ou évitera de répondre seulement dans ces circonstances (Spreat & Spreat).

L'association punition-maître risque de s'établir d'autant plus facilement si le maître est en colère au moment où il administre la punition (Chance).

Le port d'un collier factice durant trois à quatre semaines évite l'établissement de la liaison entre le fait de porter un collier et la possibilité d'être confronté à un choc électrique.

Un chien défèque sur le sol pendant l'absence de son maître. Il est systématiquement puni au retour de celui-ci. Il associe la correction à la présence de matière fécales sur le sol couplée au retour du maître.
Il adopte donc une attitude de soumission destinée à apaiser le maître.

Ce dernier interprète habituellement cette attitude comme une preuve de culpabilité et affirme :"D'ailleurs, il sait bien qu'il a mal fait!".

On perçoit donc l'avantage de la punition **automatique** ou **commandée à distance** sur la punition interactive (Hart & Hart).

L'utilisation de petits pièges à souris placés à l'envers pour empêcher un chien de voler les objets se trouvant sur les meubles peut être une punition efficace : l'administration du stimulus est immédiate et elle ne peut être associée à une personne.

De même, le pistolet à eau, éventuellement commandé à distance, peut être utilisé chez le chat.

Les colliers électriques déclenchés par les aboiements ou par le franchissement d'un fil électrique enterré, peuvent être des punitions utiles.

Il faut veiller à ce que la punition ne supprime pas un comportement indésirable pour le **remplacer** par un autre tout aussi indésirable *(chien aboyeur devenant chien mordeur; chien laissé seul qui ne détruit plus le mobilier mais qui défèque).*

L'usage inconsidéré de la punition peut installer la **détresse acquise** (Doré).

Indications

Beaucoup de personnes considèrent la punition comme un traitement logique, notamment parce qu'elle est utilisée fréquemment chez l'enfant. Cependant les exigences à respecter lors de la mise en oeuvre en montrent bien les limites.

Un certain nombre de comportements non souhaitables peut être supprimé par la punition interactive : tirer sur la laisse, sauter sur les personnes, aboyer (si ce n'est pas une manifestation d'anxiété ni d'agression), certaines mictions *(de marquage, d'accueil)*, si elles se produisent en présence du maître.

Selon certains auteurs (Hart & Hart), l'agression "territoriale" - qui, si l'on adopte la classification de Borchelt, est l'agression de protection - est aussi une indication.

La punition automatique qui a recours à des systèmes mécaniques ou électriques plus ou moins ingénieux, permet de prévenir les comportements tels que aboyer, sauter sur les meubles, creuser dans le jardin, grimper aux arbres (chats), détruire les plantes d'appartement, voler de la nourriture sur la table, aboyer, renverser les poubelles.

La punition commandée à distance, par pulvérisateur ou par collier électrique est indiquée à condition de respecter les précautions décrites plus haut.

IV. LA PUNITION NEGATIVE (TIME-OUT)

Le time-out, ou punition négative est une situation stimulante appétitive qui disparaît après une réponse innée ou apprise et qui diminue la probabilité de réapparition, l'intensité, la fréquence ou le taux ultérieur de cette réponse.

La disparition de la situation favorable peut se présenter sous plusieurs formes différentes : on peut soit retirer des stimuli appétitifs présents, soit empêcher l'animal d'effectuer une activité renforçante (mise au "down"), soit encore déplacer l'animal d'un environnement riche en stimuli appétitifs vers un autre lieu qui en est dépourvu.

Mise en oeuvre

Le retrait d'un stimulus appétitif et la restriction d'activité se comprenant aisément, voyons comment procéder pour déplacer l'animal vers un environnement moins renforçant.

Il faut inventorier la richesse en stimulations appétitives pour le chien des différents lieux ou locaux dont on dispose.

La salle de séjour peut constituer un environnement riche : local spacieux et connu par le chien, présence du maître et de sa famille, présence éventuelle d'autres animaux, présence d'objets familiers, des jouets...

Par contre, la cave ou la salle de bains constituent généralement des environnements pauvres en stimuli appétitifs : locaux petits, occultés, solitude, peu ou pas d'objets, pas de jouets, pas d'eau, pas de nourriture...

L'animal est, au départ, dans le lieu ou le local riche en stimuli appétitifs. Dès qu'il effectue la réponse à supprimer, il est emmené dans le local pauvre en stimuli appétitifs.

Il y reste un certain temps, de l'ordre de quelques minutes. S'il gémit ou aboie, on attend l'arrêt de ces vocalisations et on l'y maintient au moins une minute de plus.

La durée du time-out ne doit pas être trop longue pour que l'animal puisse être à nouveau confronté aux stimuli qui provoquent la réponse à supprimer et qu'il ait ainsi la possibilité d'apprendre une réponse différente.

Il est ensuite ramené dans le local riche.

Si la réponse indésirable survient à nouveau, il est renvoyé au local pauvre, pour la même durée que précédemment.

Indications

Le time-out a été proposé comme traitement de l'agression provoquée par la peur (Nobbe, Niebuhr, Levinson & Tiller) et de certaines agressions envers les enfants.

Chez l'homme, on l'utilise pour supprimer les tics (on interrompt une émission de TV), dans les crises de colère (on isole l'enfant), dans l'agressivité chez les délinquants, pour empêcher un schizophrène de voler la nourriture...(Fontaine; Seron, Lambert & Van Der Linden).

V. L'HABITUATION

L'habituation est la disparition de la réponse innée d'alerte à un stimulus non familier ou à un stimulus d'intensité supra-liminaire après exposition à ce stimulus ou cette intensité de stimulation sans conséquence aversive.

La réponse est une réponse d'orientation ou une réponse motrice; elle est accompagnée de peur.

Lors du jeune âge, se produit la détermination des seuils de stimulation au-delà desquels la réaction d'alerte se déclenche (homéostasie sensorielle).

La réponse d'alerte possède une fonction de protection : selon la théorie de la fonction biologique des phobies de Seligman, elles permettent l'évitement de situations pouvant menacer la survie de l'espèce.

L'habituation provoque la perte de signification du stimulus familier ou le relèvement du seuil de stimulation.

Mise en oeuvre

L'animal est exposé à des présentations répétées du stimulus à son intensité habituelle sans qu'aucune suite défavorable n'apparaisse pour l'animal.

Les réponses d'alerte disparaissent.

Par la suite, des présentations régulières du stimulus sont effectuées après la disparition de la réponse afin d'entretenir l'habituation car elle peut être transitoire et réversible.

L'habituation est surtout efficace chez le jeune.

Chez l'adulte, elle est parfois nocive et peut aggraver le trouble comportemental parce que la réponse émotionnelle de peur peut elle-même présenter des qualités aversives,

Elle peut être inefficace parce que le stimulus peut avoir été associé concrètement à un événement aversif *(traumatisme provoqué par le stimulus aversif lui-même, comme lors d'un accident avec une voiture ou traumatisme indirect, comme une blessure due au passage trop rapide d'une clôture de fil de fer barbelé lors de la fuite)* et la réponse d'échappement ou d'évitement a été ainsi effectivement renforcée.

Indications

L'habituation est indiquée pour toute réponse de peur innée présente chez un individu jeune : tonnerre, coups de fusil, feux d'artifice, avions, trafic automobile, machines agricoles, aspirateurs, tondeuses à gazon, personnes inconnues, chiens (pour les chats), solitude, être enfermé dans une cage pour un voyage aérien, rouler en voiture... (Voith & Borchelt).

VI. LA DESENSIBILISATION SYSTEMATIQUE

La désensibilisation systématique est une thérapie de comportement utilisée dans le traitement des phobies, consistant en des présentations répétées, à des intensités progressivement augmentées, du ou des stimuli provoquant la réponse indésirable, dans des conditions qui minimisent les qualités aversives de ces stimuli, de telle sorte que la réponse n'apparaisse jamais au cours du traitement.

Cette méthode a été introduite en médecine humaine par Wolpe en 1958.

Sa dénomination provient de l'analogie entre la désensibilisation à un stimulus provoquant une réponse émotionnelle et la désensibilisation à une protéine, allergène ou antigène, provoquant une réponse immunitaire. Le terme systématique a été choisi parce que le stimulus est présenté à des intensités croissantes d'une manière planifiée et systématique.

L'hypothèse de Wolpe repose sur la loi de l'inhibition réciproque musculaire selon laquelle "l'action d'un muscle entraîne l'inhibition proportionnelle de son antagoniste" (Seron, Lambert & Van Der Linden).

En conséquence, si, dans la situation anxiogène, on parvient à placer le sujet dans un état de non-anxiété qui est plus fort que la réponse d'anxiété, ces deux états vont s'inhiber réciproquement.

Il est donc nécessaire, au début du traitement, de présenter le stimulus anxiogène à une intensité très faible tout en plaçant l'individu dans un état physiologique inhibant l'anxiété.

Cet état persiste et le lien unissant le stimulus et la réponse anxieuse est affaibli.

Au cours du traitement, au fur et à mesure que l'on progresse dans le continuum de stimulation croissante, les stimuli aversifs perdent progressivement leur capacité à déclencher la réponse, par généralisation, au fur et à mesure que les stimuli aversifs plus faibles ont perdu leur pouvoir.

Les "conditions qui minimisent les qualités aversives" ou l'"état physiologique inhibant l'anxiété" sont obtenus, chez l'homme par l'hypnose ou par la relaxation (relaxation progressive de Jacobson, training autogène...), pouvant être combinées avec l'usage de psychotropes (Fontaine).

Actuellement, l'interprétation du mode d'action de la désensibilisation systématique a évolué.

Des expérimentations ont en effet démontré que l'efficacité de la méthode n'est pas modifiée si la progressivité de l'intensité de stimulation n'est pas respectée. Elle n'est pas non plus modifiée lorsque le sujet n'est pas dans un état de relaxation.

Le facteur décisif de la méthode est donc l'exposition prolongée, in vivo, aux stimuli aversifs sans qu'ils soient suivis d'un renforcement, afin d'obtenir l'habituation des réponses émotionnelles et l'extinction des réponses d'évitement (Cottraux).

La relaxation et la présentation des stimuli selon une hiérarchie peuvent cependant jouer un rôle important en facilitant le processus.

Mise en oeuvre

Chez l'homme, les "conditions qui minimisent les qualités aversives du stimulus" sont un état de relaxation *(repos, relâchement musculaire, repas)* ou l'hypnose.

Chez l'animal, le recours à la relaxation ou à l'hypnose étant difficile, on associe souvent cette méthode au déconditionnement.

Dès que la décision a été prise de mettre en oeuvre une désensibilisation systématique, il est nécessaire de **soustraire** le sujet aux stimulations aversives. Cela peut être difficile dans certaines conditions, notamment, en cas d'anxiété de séparation.

Dans un premier temps, on étudie de façon détaillée la **réponse**; il est particulièrement important de bien connaître la plus faible manifestation du comportement à supprimer.

On identifie les **stimuli** qui déclenchent la réponse et les circonstances dans lesquelles elle apparaît. La liste la plus complète possible est établie. Il est parfois utile de vérifier si certains stimuli auxquels on prévoit d'exposer l'animal provoquent bien la réponse *(une bande magnétique sonore reproduisant les bruits de l'orage).*

Ensuite, on détermine le **seuil** d'action de chacun de ces stimuli en retenant particulièrement ceux dont l'intensité peut s'exprimer par un **gradient** : *gradient de distance pour la peur des inconnus, gradient de durée pour l'anxiété de séparation, gradient de volume pour la peur des véhicules, gradient d'intensité pour la peur du tonnerre ou des coups de fusil....* Plus il est possible de "doser" les stimuli, plus la thérapie a des chances de succès.

On **planifie**, par écrit, la présentation des stimuli en fonction d'un gradient. L'intensité de départ doit être inférieure au seuil d'action.

La désensibilisation systématique peut alors commencer. On présente les stimuli à l'animal suivant le plan préétabli en augmentant leur intensité progressivement et graduellement, en veillant à ce que la réponse n'apparaisse jamais.

Si la progression est trop rapide, la réponse se produit; il faut alors recommencer à des intensités très faibles. Cet aspect de la méthode se retrouve d'ailleurs dans le déconditionnement.

Indications

La désensibilisation systématique associée au déconditionnement est indiquée, d'une manière générale, dans les cas de peurs résistantes à l'habituation chez les adultes et dans les peurs qui ont fait l'objet d'un conditionnement (Hart & Hart; Tuber, Hothersall & Peters; Young).

C'est le traitement de choix de la peur des bruits forts, tels le tonnerre, les avions, les coups de fusil, les pétards, les feux d'artifice..., de la peur des inconnus (éventuellement instrumentalisée en agression par peur), de la peur du trafic automobile, de l'anxiété de séparation *(destructions, éliminations, vocalisations)*, de la peur d'objets particuliers (Borchelt & Voith; Tuber, Hothersall & Peters; Young).

Elle est utilisée dans l'anxiété de privation.

Dans l'agression de dominance, il a été proposé de coupler les situations qui provoquent la réponse agressive avec une réponse incompatible avec celle-ci (Voith & Borchelt).

Lorsqu'un gradient de présentation peut être élaboré, certaines mictions inappropriées *(de soumission, de salutation, d'excitation)* peuvent être traitées de cette façon (Voith & Borchelt).

Chez l'homme, elle est utilisée dans les mêmes circonstances : peur dans les transports en commun, dans les grands magasins, dans un endroit particulier, peur des serpents, des oiseaux... (Cottraux; Fontaine; Seron, Lambert & Van Der Linden).

VII. LE DECONDITIONNEMENT (CONTRE-CONDITIONNEMENT)

Le déconditionnement est une thérapie comportementale consistant en l'association du ou des stimuli déclenchant la réponse indésirable avec une réponse physiologiquement incompatible ou entrant en compétition avec la réponse indésirable.

Les différences essentielles entre la désensibilisation systématique et le déconditionnement résident essentiellement dans le fait que, dans le déconditionnement, le stimulus est associé avec une réponse incompatible et que dans la désensibilisation, l'accent est mis sur les circonstances "de relaxation". Rappelons que les deux méthodes sont souvent utilisées ensemble.

Le déconditionnement est dérivé d'une particularité du conditionnement mise en évidence par l'école pavlovienne (Chance; Tuber, Hothersall & Peters).

On sait qu'il est possible de conditionner un chien à saliver en réponse à une sonnerie; ce stimulus nouveau est, dans l'exemple classique, un stimulus neutre.

Or, il est aussi possible de lui faire effectuer une telle réponse suite à un stimulus aversif comme un choc électrique, à condition de procéder avec des intensités progressives.

La réponse émotionnelle qui suit le choc électrique se produit, puis diminue et enfin disparaît tout en étant graduellement remplacée par la salivation.

L'attrait du renforcement est plus fort que la répulsion du stimulus aversif. On peut donc, dans certaines conditions, associer un stimulus aversif à un stimulus connu de telle sorte que l'animal y réponde de la même façon. Le sujet semble donc "avoir plus faim que peur".

Les conditions environnementales de l'expérience, qui sont aussi associées au renforcement, contribuent à réduire les qualités aversives du stimulus aversif.

Concrètement, le déconditionnement associe le stimulus aversif conditionnel *(anxiogène, par exemple)* à un stimulus qui déclenche une réponse incompatible avec la réponse indésirable; en même temps le renforcement de cette réponse indésirable est retiré.

La méthode est donc une combinaison entre l'extinction d'une réponse conditionnelle non souhaitable et le conditionnement d'une réponse adaptée.

Mise en oeuvre

La théorie nous apprend qu'il faut minimiser l'impact des qualités aversives du stimulus, augmenter très progressivement l'intensité du stimulus et pratiquer cette thérapie dans des conditions connotées favorablement par l'animal.

Chez l'animal, le déconditionnement est associé à la désensibilisation systématique.

La première démarche consiste en l'identification soigneuse des diverses manifestations de la **réponse** et de la façon dont elles s'enchaînent.

On fait de même en ce qui concerne les **stimuli** ou des situations stimulantes qui la déclenchent. Par la même occasion, on repère l'intensité minimale déclenchante (**seuil**) de ces stimuli.

Sur la base de ce qui précède, on **planifie** la présentation des stimuli en fonction d'une échelle de **progressivité**.

Le stade suivant est l'**apprentissage** de la réponse incompatible. *Celle-ci est généralement s'asseoir ou se coucher et rester dans cette position ("assis, reste").* Pour ce faire, des renforcements positifs très impératifs sont utilisés. Les séances sont effectuées dans une ambiance ludique et détendue et dans des conditions qui restent identiques de l'une à l'autre. Ces circonstances peuvent en effet être également associées au renforcement *(même couverture, mêmes lieux, poste de radio en fonctionnement...).* Le renforcement est d'abord

continu, ensuite, on passe au renforcement intermittent pour accroître la force de la réponse.

Le déconditionnement proprement dit peut alors débuter : on présente les stimuli à des intensités nettement inférieures au seuil déterminé préalablement et on fait effectuer la réponse incompatible. Cela se passe dans les circonstances habituelles des séances. La réponse à supprimer ne se produit pas. On augmente très graduellement l'intensité des stimuli jusqu'à atteindre les conditions qui déclenchaient la réponse indésirable avant le déconditionnement. Celle-ci ne doit jamais se produire. Si c'était le cas, il faudrait reprendre le déconditionnement à un niveau beaucoup plus bas.

Un déconditionnement trop rapide peut faire associer le stimulus supposé déclencher la réponse incompatible au stimulus aversif conditionnel. Dans ce cas, la réponse non souhaitable apparaît; c'est le "retour de flamme" (Chance). Un phénomène similaire peut se produire également dans la désensibilisation.

Des séances épisodiques d'**entretien** sont nécessaires pour prévenir une récupération de la réponse indésirable.

Indications

Le déconditionnement est utilisé de pair avec la désensibilisation systématique et pour les mêmes problèmes.

VIII. L'IMMERSION (FLOODING)

L'immersion est une thérapie de comportement destinée à traiter les phobies, consistant à placer d'emblée l'animal dans la situation anxiogène à son intensité maximale dans des conditions telles qu'il ne peut s'y soustraire, jusqu'au moment où la réponse d'anxiété diminue ou cesse.

Cette méthode consiste donc à "inonder" (to flood, en Anglais) le sujet avec le stimulus déclenchant la réponse indésirable jusqu'à son épuisement (Spreat & Spreat).

Chez l'homme, l'immersion peut se pratiquer in vivo ou en imagination. L'implosion est une méthode mixte ayant recours à l'immersion et à la psychanalyse (Fontaine).

L'immersion diffère de l'extinction et de l'habituation par le fait qu'au cours de chaque séance, on maintient la confrontation avec les stimuli aversifs jusqu'au moment où la réponse de l'animal disparaît ou présente une diminution notable.

L'immersion est basée sur la démonstration expérimentale qu'une réponse apprise d'évitement ou d'échappement à une situation anxiogène peut s'éteindre quand le sujet est placé dans la situation stimulante sans pouvoir s'y soustraire.

Le but est donc d'obtenir l'extinction des réactions émotionnelles conditionnées de peur qui sont à la base des réponses d'échappement ou d'évitement (Fontaine).

L'immersion peut être efficace même en présence du phénomène d'incubation de l'anxiété.

Il est important de maintenir constante l'intensité de la réponse anxiogène; si on la diminue, la réponse d'anxiété est ainsi renforcée et devient une réponse d'échappement à l'état émotionnel fortement aversif qui résulte de la présentation du stimulus anxiogène à toute sa puissance.

Mise en oeuvre

L'animal est plongé dans la situation anxiogène et il y est maintenu jusqu'à ce que la réponse diminue.

La séance est répétée.

Au cours des séances successives, on assiste à une réduction progressive du temps nécessaire pour obtenir la réduction de la réponse.

On pratique le nombre de séances nécessaires à la disparition complète de la réponse.

En outre, on observe que de nouveaux comportements s'installent, en réponse à d'autres stimuli de l'environnement.

Certains auteurs (Young) préfèrent, lors des premières séances, confronter le sujet avec une situation anxiogène d'anxiété modérée et limitent le temps d'exposition.

Cette thérapie n'est pas dépourvue de risques. Pour certains, l'état émotionnel intense et persistant qu'elle provoque peut accroître la peur et la faire évoluer vers un syndrome anxieux grave.

Chez l'homme, l'immersion peut être couplée avec l'intervention d'un modèle.

Indications

D'une manière générale, l'immersion n'est indiquée que quand les autres méthodes ne peuvent être pratiquées, parce que la situation stimulante est tellement complexe et multiple (comme dans l'agoraphobie, par exemple), qu'un gradient ne peut être établi ou que la maîtrise de la situation stimulante ne peut être réalisée.

A cause des risques, on se limitera aux cas où le problème comportemental est d'apparition récente et à la condition que la réponse soit peu intense (Hart & Hart; Spreat & Spreat).

Observons que, dans l'anxiété de séparation, l'animal est quotidiennement placé dans une situation d'immersion sans que l'on observe un progrès dans la plupart des cas (Tuber, Hothersall & Peters).

Chez le chien, cette thérapie peut être tentée dans les cas de peur du trafic urbain, de peur des environnements inconnus, de peur des individus humains inconnus, surtout en groupe, de peur généralisée de tout ce qui est nouveau (Young).

Chez l'homme l'immersion est pratiquée dans les phobies, notamment sociales, dans l'angoisse "flottante", dans l'agoraphobie. Dans ce dernier cas, l'immersion est préférée à la désensibilisation systématique à cause de la complexité de la situation anxiogène et de la difficulté de maîtriser un gradient (Cottraux; Cottraux & Mollard).

CHAPITRE 5

LA DOMESTICATION

I. DEFINITION

La domestication est un phénomène qui intéresse **plusieurs disciplines**. Chacune d'entre elles la définit en fonction de ses approches et de ses finalités.

Les historiens et les archéologues parlent d'un événement qui s'est produit à un moment et à un endroit précis.
Ils formulent des hypothèses quant aux différents rôles qu'ont joués les animaux domestiques dans l'histoire humaine.

Les zoologistes ont longtemps considéré l'état de l'animal domestique comme un statut altéré, dénaturé, pollué par rapport à l'animal sauvage.

Les ethnologues et les sociologues s'intéressent plutôt à l'homme-éleveur et à ses actions sur les animaux, à ses relations avec eux et à l'influence des animaux sur l'économie, la culture, la religion.

Citons quelques définitions :

Hecker considère la domestication comme une "activité humaine s'exerçant sur le comportement, les déplacements, la reproduction et la composition des populations d'animaux sauvages" (Digard).

Gautier définit la domestication comme "le processus pendant lequel des animaux sauvages acquièrent, par l'effet de certaines formes de contrôle culturel, des caractères qui les rendent plus faciles à être exploités par l'homme".

Ruwet définit ainsi un animal domestique : "un animal qui vit au contact de l'homme, soit dans son domaine soit dans sa maison, qui dépend de lui pour l'essentiel de sa nourriture, qui lui fournit des productions ou un travail et qui a été tellement modifié par ce compagnonnage et ces interrelations au fil des siècles et des millénaires que sa forme domestique se distingue de sa souche ou du prototype sauvage, d'ailleurs parfois disparu".

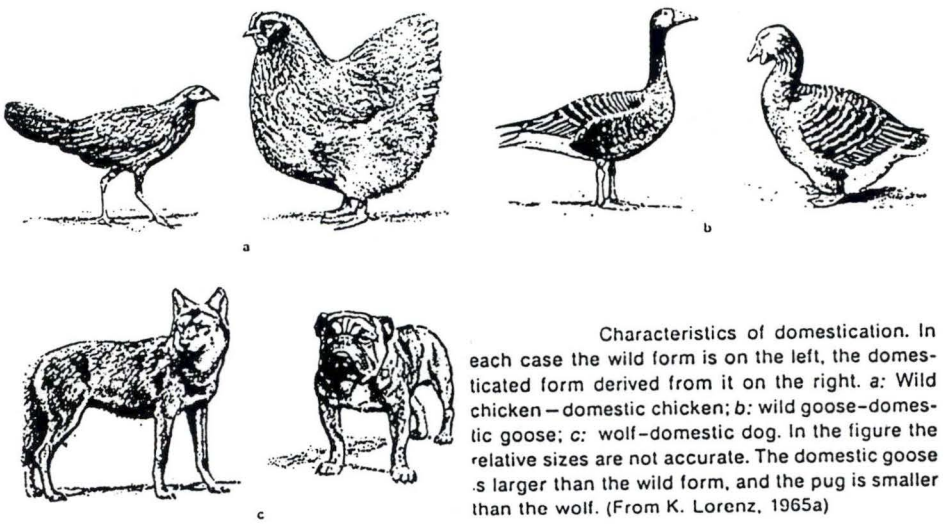
Hale est plus général; pour lui, la domestication est "la condition où la reproduction, les soins et l'alimentation des animaux sont plus ou moins contrôlés".

Ratner & Boice définissent la domestication comme suit : " le fait par lequel l'homme soustrait un organisme à l'emprise de la sélection naturelle sur les générations successives; les modifications qui en résultent sont d'abord le résultat de la captivité et, à long terme, le résultat des changements au sein du génotype" (le génotype est le potentiel héréditaire d'un individu; l'expression du génotype dans un environnement donné constitue le phénotype).

Les **idées maîtresses** qui se dégagent de ces définitions sont les suivantes :

- La domestication est plus un **processus évolutif.** Ce processus, initié il y a des milliers d'années et concernant au début des animaux sauvages, se poursuit toujours aujourd'hui.

Les bovins actuels ne sont plus les mêmes que ceux qu'on trouvait dans les fermes au début du siècle; pourtant, les races auxquelles ils appartiennent n'ont



Characteristics of domestication. In each case the wild form is on the left, the domesticated form derived from it on the right. *a:* Wild chicken – domestic chicken; *b:* wild goose–domestic goose; *c:* wolf–domestic dog. In the figure the relative sizes are not accurate. The domestic goose is larger than the wild form, and the pug is smaller than the wolf. (From K. Lorenz, 1965a)

Figure 5. 1 : Comparaison entre la souche sauvage et l'animal domestique (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

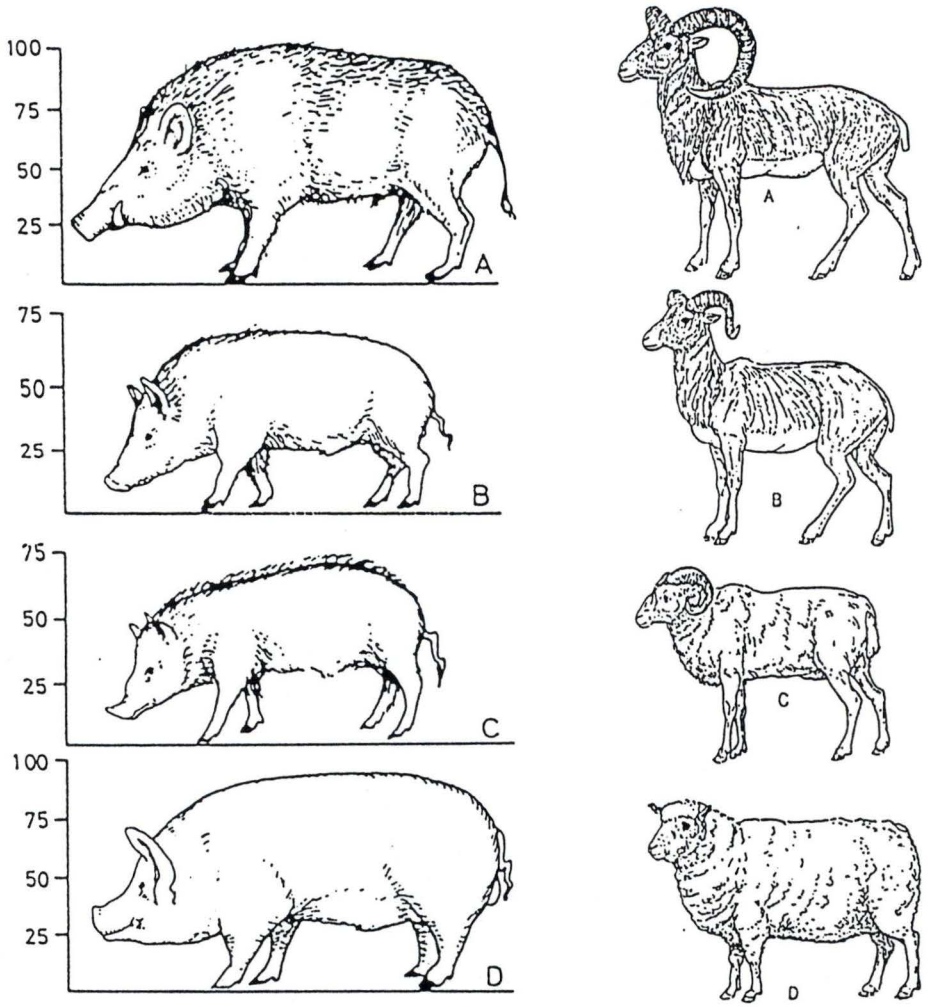


Figure 5. 2 : Evolution du porc et du mouton à partir du sanglier et du mouflon (selon Gautier, 1990).

pas changé de nom.

- L'animal domestique vit au **contact** de l'homme. La crainte qu'il manifeste à l'égard de ce dernier est réduite. Il est - pour le moins - apprivoisé, ce qui veut dire que sa tendance à fuir l'homme est diminuée ou supprimée.

- L'animal domestique est **dépendant** de l'homme et **contrôlé** par lui, pour certaines choses et à des degrés différents : *pour sa subsistance, pour son abri, pour sa santé, pour sa reproduction...*

- L'animal domestique est **utile** à l'homme qui peut l'exploiter; il lui fournit des productions et/ou des travaux.

- L'animal domestique a été **modifié** par rapport à l'espèce sauvage qui lui a donné naissance; ces modifications ont porté essentiellement sur la morphologie (figures 5. 1 et 5. 2), sur la physiologie et sur le comportement.

Comme modifications morphologiques, citons : le raccourcissement de la face, de l'encolure et de l'extrémité des membres, l'augmentation du format, la diminution de la taille, la coloration plus vive de la robe, la disparition des cornes, la modification de la texture du pelage (angora, long, bouclé, laineux...) ou de certains tissus (muscles de teinte plus claire parce que contenant de la graisse intermusculaire), les changements du poids relatif de nombreux organes comme celui du coeur qui diminue, comme certaines masses musculaires qui s'hypertrophient (boeuf cul-de-poulain, zébu à bosse), comme certaines formations adipeuses qui se constituent (mouton à queue grasse, mouton stéatopyge) etc...

Parmi les modifications physiologiques, citons : des cycles oestraux plus fréquents, une croissance plus rapide, une meilleure utilisation des aliments, des mises-bas pendant toute l'année, une puberté précoce, une production laitière plus grande (65 litres de lait par jour), une production d'oeufs plus grande (un oeuf par jour) etc...

D'une manière très générale, on constate que l'animal domestique comparé à l'animal sauvage, garde une morphologie et un comportement juvéniles.

Les animaux appartenant aux races viandeuses porcines et bovines ont un cou et les membres courts et une tête massive.

La communication visuelle chez le chien adulte comprend plusieurs postures typiques du chiot.

La communication auditive du chat présente le ronronnement, signal sonore qui disparaît souvent à l'âge adulte chez les félidés sauvages.

Ce phénomène a reçu le nom de **néoténie**; on la définit comme la perpétuation chez l'adulte des caractères morphologiques et des comportements du jeune.

- L'animal domestique n'est plus soumis à la **sélection** naturelle mais bien à celle de l'homme et sa **variabilité** est plus grande.

Le loup a une taille variant entre 55 et 100 cm et un poids variant entre 20 et 75 kg. Le chien a une taille variant entre 20 et 90 cm et un poids variant entre 1 et 80 kg.

Les modifications introduites par la domestication ont, par définition, des effets favorables pour l'espèce animale et, par conséquent, pour l'homme : *meilleure adaptation à l'environnement imposé, augmentation des productions etc...*

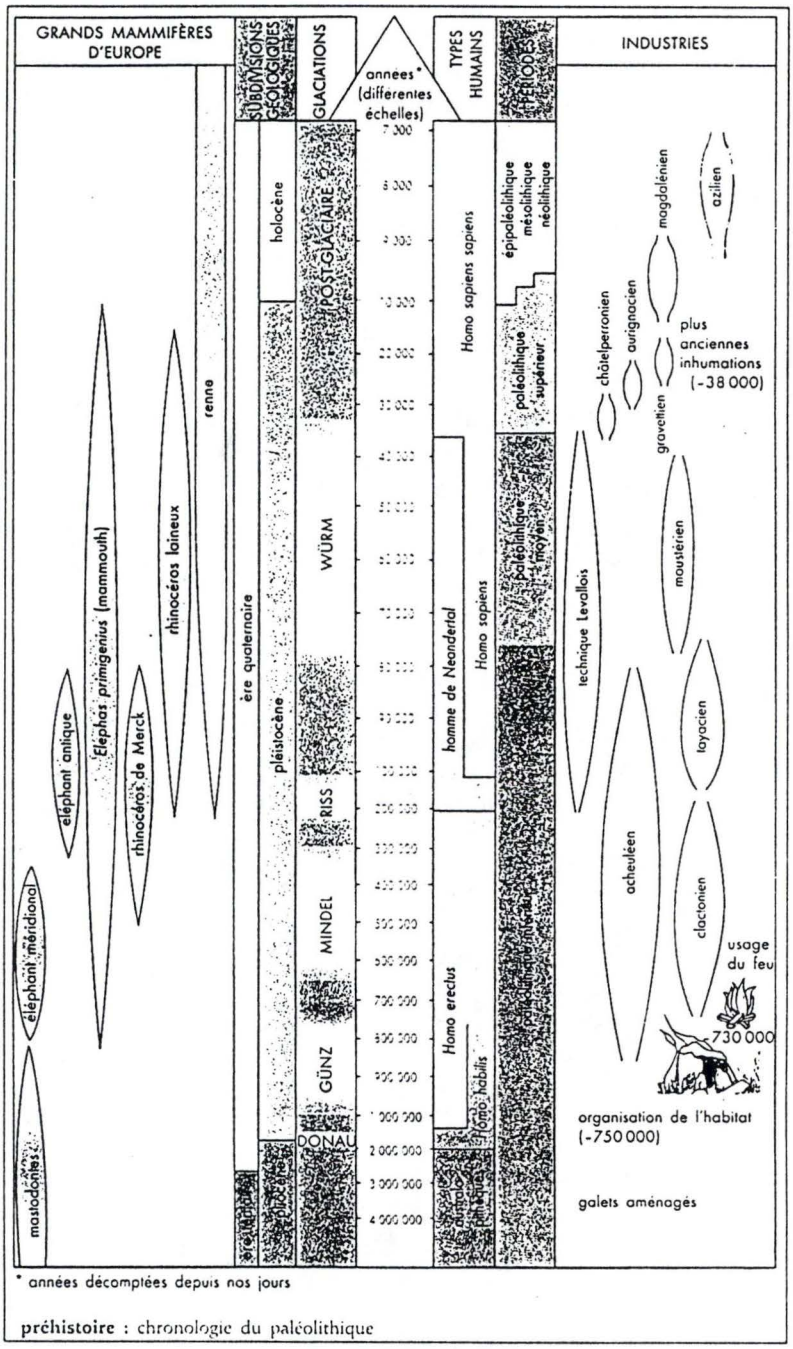


Figure 5. 3 : Chronologie du paléolithique (selon le Petit Larousse grand format).

Cependant, dans certains cas, elles ont des effets défavorables; les individus produits sont mal adaptés au milieu; ou bien, l'environnement est inadéquat. Si cette inadaptation est importante, la production est abandonnée par suite de rendement insuffisant et/ou de pertes par maladies. Si cette inadaptation est plus discrète, les animaux ont leur bien-être appauvri ou sont dans un état de stress (voir plus loin).

II. HISTORIQUE

Il n'est pas possible de déterminer avec précision à partir de quel moment l'homme a commencé à domestiquer les animaux.

Situons d'abord le cadre chronologique : l'homme est apparu au début de l'ère quaternaire, soit il y a deux millions d'années.

L'ère quaternaire débute par la préhistoire qui comprend successivement le paléolithique ou âge de la pierre taillée (entre - 2.000.000 et - 10.000 ans), le néolithique ou âge de la pierre polie (à partir de - 10.000 ans) et enfin l'âge des métaux, réparti en âge du cuivre, âge du bronze et âge du fer (figure 5. 3).

Au paléolithique inférieur, le régime alimentaire de l'homme primitif, au départ végétarien, est devenu plus varié. La cueillette de nourriture végétale a été complétée par la capture d'animaux. C'est ce qui a été appelé la **révolution cynégétique**.

L'alimentation animale présente de nombreux avantages : elle est riche en protéines et surtout sa récolte demande moins de temps. Cela donne des possibilités pour d'autres activités : *explorer son environnement, inventer des outils, communiquer avec ses semblables, s'organiser...*

Les hommes primitifs chasseurs, comparativement à leurs contemporains non-chasseurs, bénéficiaient donc d'avantages certains. Leurs populations se sont accrues plus rapidement. La chasse a donc été le facteur majeur de progrès.

Le chasseur paléolithique a sans doute été, au début, opportuniste et/ou charognard avant de pouvoir pratiquer une chasse organisée, utilisant la connaissance du comportement du gibier.

Au paléolithique supérieur (entre 20.000 et 10.000 ans avant J.-C.), se produit, longtemps avant celle des autres espèces, la domestication du chien. Les premières traces de celle-ci ont été retrouvées à Oberkassel en Allemagne (Rhénanie); elles datent d'environ 12.000 ans avant J.-C.

La croissance des populations humaines au delà des possibilités offertes par le milieu a conduit à une modification fondamentale du mode de vie : la **révolution néolithique**, par laquelle l'homme est passé d'une économie basée sur la chasse et la cueillette à une économie basée sur la production d'aliments végétaux et animaux.

Cette mutation était obligatoire et certains la comparent avec l'expulsion d'Adam et Eve du paradis terrestre, expulsion accompagnée de l'obligation de "gagner son pain à la sueur de son front".

La révolution néolithique est la mise en route du processus de transformation de la terre par l'homme et des crises écologiques successives qui en ont été les conséquences.

La sédentarisation, l'apparition des premiers villages, l'invention de la céramique, la domestication des végétaux (céréales) et la conservation des aliments en silos ont été suivies par la domestication des petits ruminants et du porc (entre 7.500 et 7.000 avant J.-C.) puis du bovin (6.500 avant J.-C.).

Trois à quatre mille ans plus tard, ont été réalisées les domestications dites secondaires : celles du cheval, de l'âne, du chameau et des volailles.

Plus tard, d'autres espèces ont encore été domestiquées, *notamment le lapin et la carpe durant le Moyen-Age.*

Les techniques d'utilisation des animaux ont évolué très lentement *: le cheval a été*

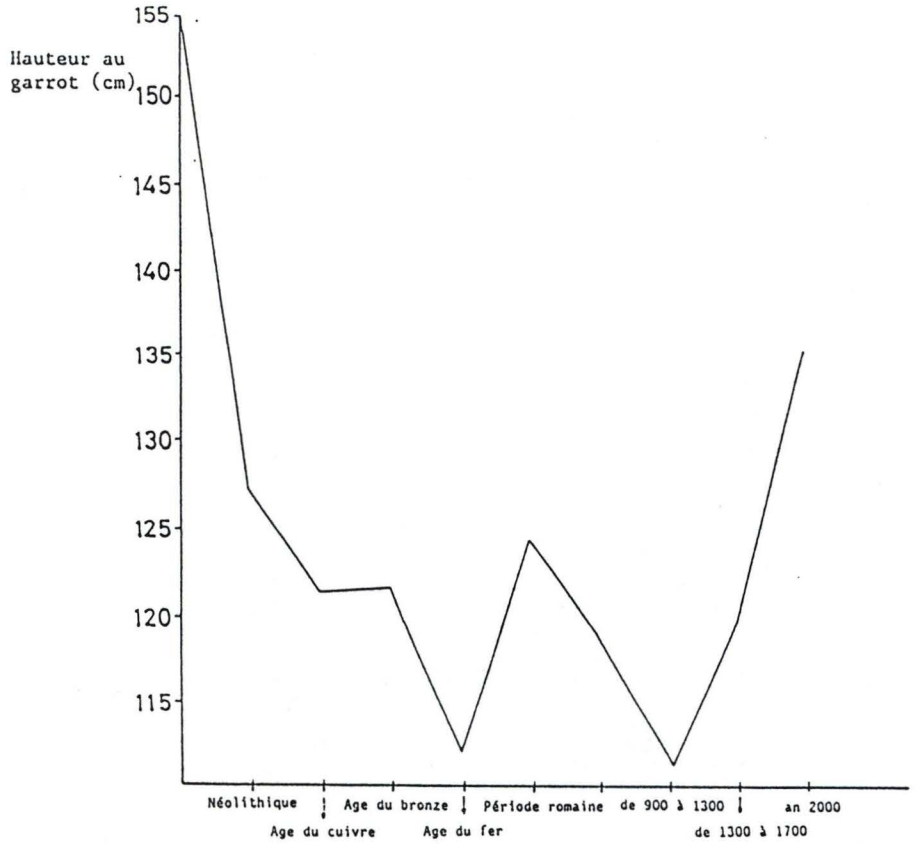


Figure 5. 4 : Modification de la taille des bovins (selon Gautier, 1990).

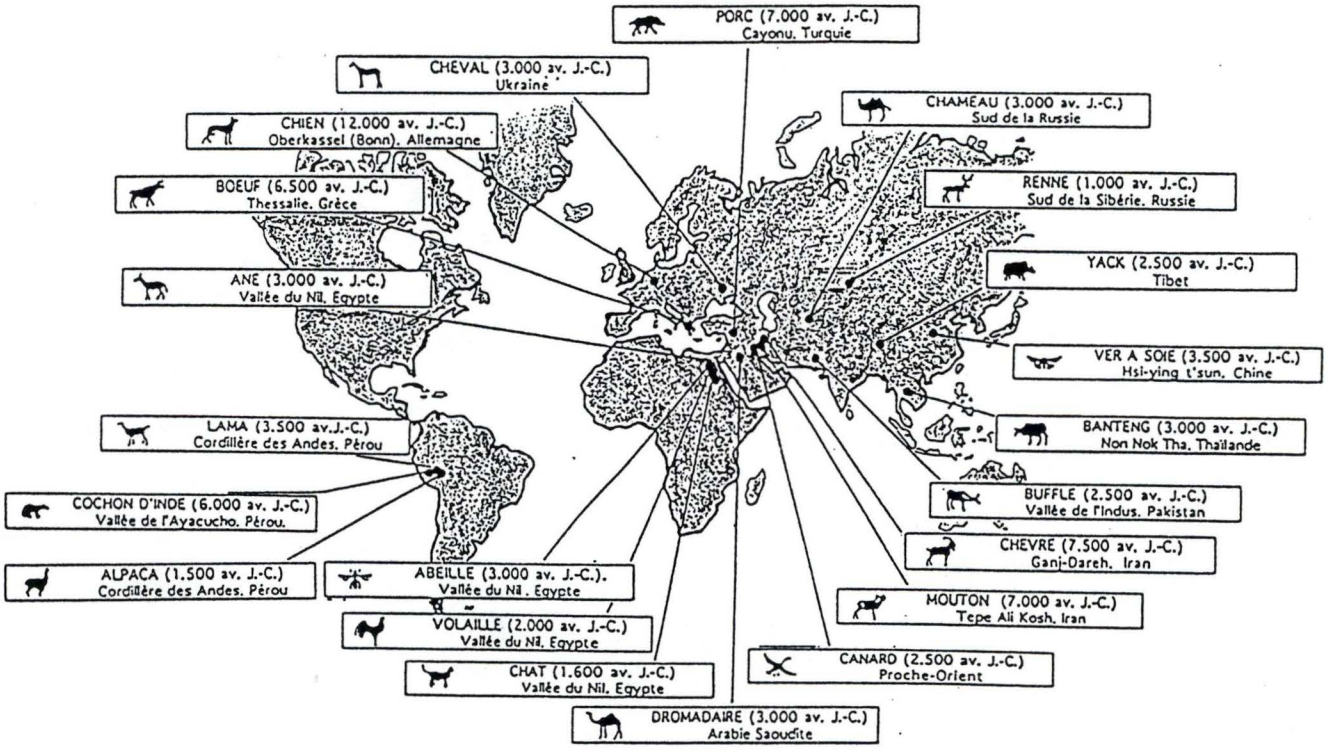


Figure 5. 5 : Origine géographique des principales espèces domestiques (selon Gautier, 1990).

élevé pour sa viande pendant très longtemps avant d'être attelé puis, plus tard encore, monté.

Si la **finalité** de la domestication durant la préhistoire est utilitaire, le débat concernant l'existence d'autres motivations est toujours d'actualité.

L'analogie avec les sociétés primitives contemporaines supposées vivre comme durant la préhistoire (Aborigènes d'Australie, Indiens d'Amérique du Sud, populations de Mélanésie et de Polynésie etc...) laisse penser que les premières domestications se seraient faites à partir de jeunes animaux *(chiots-louveteaux, porcelets etc...)* ramenés au campement par les chasseurs-cueilleurs. Ces animaux sont ensuite protégés, soignés et éventuellement même allaités par les femmes. Ils présentent en effet, un certain nombre de stimuli-clés propres à déclencher le comportement de soins aux jeunes dans l'espèce humaine (voir plus haut). Ils ne sont pas, en principe, destinés être consommés mais servent à la compagnie, assouvissent l'instinct maternel des femmes ou répondent à des critères religieux.

Selon Digard, d'autres motivations sont à prendre en considération telles la soif intellectuelle et gratuite d'observer et de connaître et le besoin d'appropriation et de pouvoir sur les êtres vivants.

Le processus de domestication a, de toute façon, été progressif. Ratner & Boice, s'inspirant notamment des travaux de l'archéologue Zeuner, proposent la séquence suivante :

- Contacts sporadiques avec l'homme, reproduction libre.

- Contacts plus fréquents et plus étroits, apprivoisement et reproduction en captivité.

- Stabilité émotionnelle en présence de l'homme, reproduction organisée par l'homme en vue de l'obtention de certaines caractéristiques; quelques croisements avec des individus sauvages se produisent encore.

Cette phase, qui constitue le pivot du processus parce qu'elle entraîne l'apparition de différences morphologiques reconnaissables (les "traits" ou caractères domestiques), serait, selon certains auteurs, assez rapide : 20 à 60 générations.

Parmi ces caractères, on observe notamment la diminution de la taille (figure 5. 2, l'évolution du porc). Par la suite, son format augmente et peut dépasser celui de la forme sauvage (figure 5. 4).

- Elevage contrôlé complètement par l'homme et sélection systématique; l'animal produit et travaille pour l'homme (qui le dresse pour cela).

- Disparition totale des échanges avec l'ancêtre sauvage et parfois, disparition de celui-ci; *c'est le cas pour la poule, par exemple.*

- Symbiose avec l'homme ou parasitisme de l'homme.

L'**origine géographique** des espèces domestiques est variée (figure 5. 5). Un certain nombre d'entre eux proviennent d'Asie mineure.

Chaque forme domestique tire son origine d'un seul ancêtre sauvage; actuellement, en effet, la plupart des auteurs semblent d'accord sur cette hypothèse **monophylétique**. Celle-ci n'exclut pas qu'occasionnellement des croisements avec d'autres espèces apparentées se soient produits.

L'hypothèse polyphylétique qui affirme qu'un animal domestique est le résultat de croisements répétés de plusieurs espèces sauvages est maintenant abandonnée.

La domestication peut être un phénomène **réversible**.

Si des animaux domestiques sont placés dans un environnement naturel, une grande partie d'entre eux va mourir rapidement; certains peuvent cependant s'adapter et survivre.

Lorsque la sélection naturelle agit durant suffisamment de temps, l'animal perd progressivement ses caractères domestiques et reprend dans une certaine mesure les

caractères sauvages.

Un animal domestique ainsi retourné à l'état sauvage est appellé **féral**, cette dénomination d'origine anglaise est maintenant utilisée en français; le terme **marronnage**, signifiant retour à la vie sauvage, est aussi employé.

Il y a 200 ans, des porcs qui étaient à bord de l'Endeavour, navire appartenant à l'expédition de James Cook, s'échappèrent alors que le navire était sur la côte australienne.

Actuellement, leurs descendants vivent à l'état féral : ce sont des animaux aux membres longs, au poil dru et sombre, à l'échine aiguë...

Leur comportement est comparable à celui du sanglier : ils fuient l'homme; les femelles construisent des nids pour leurs jeunes...

C'est aussi le cas de leur physiologie : leur taux de croissance est peu élevé.

Les populations de mouflons (sauvages) de Corse et de Sardaigne proviennent sans doute de moutons domestiques primitifs retournés à l'état sauvage au septième millénaire avant l'ère chrétienne.

Nos lapins sauvages de Belgique sont issus des lapins domestiques du Moyen-Age.

Les chiens parias d'Asie, les feral dogs des Etats-Unis, les brumbees australiens, les poneys de la New-Forest et le bétail de parc Chillingham en Angleterre sont autant d'exemples de retour plus ou moins complet à l'état sauvage.

III. PRINCIPALES ESPECES DOMESTIQUES

La liste qui suit montre la position des principales espèces domestiques dans la systématique.

Remarquons que d'autres espèces ont été jadis domestiquées et ne le sont plus actuellement : *la belette, la mangouste, la hyène, le hérisson, le lièvre, le loir, l'élan du Cap et plusieurs autres antilopes, l'élan et plusieurs autres cervidés etc...*

D'autre part, un certain nombre d'espèces animales dont la domestication est récente ou en cours peuvent ou pourront être ajoutées à cette liste : *le ragondin, le rat musqué, la perruche ondulée, le serin des Canaries (canari), le faucon pélerin, le pinson zébré, l'autruche, la carpe, le poisson rouge, la truite arc-en-ciel, la plie, la sole, l'escargot de Bourgogne, l'escargot petit-gris etc...*

Le total des espèces domestiques ou ayant été domestiquées atteint environ 200.

Classe : **MAMMIFERES**
- Ordre : **PERISSODACTYLES**
  - Famille : EQUIDES
    - Espèces : Cheval (Equus caballus)
      Ane (Equus asinus)
- Ordre : **ARTIODACTYLES**
  - Famille : BOVIDES
    - Espèces : Bovin (Bos taurus)
      Yack (Bos grunniens)
      Buffle d'Asie (Bos bubalus)
      Gayal (Bibos frontalis)
      Mouton (Ovis aries)
      Chèvre (Capra hircus)
  - Famille : SUIDES
    - Espèce : Porc (Sus scofra)
  - Famille : CAMELIDES
    - Espèces : Chameau (Camelus bactrianus)
      Dromadaire (Camelus dromedarius)
      Lama (Lama glama)
      Alpaga (Lama pacos)

Famille : CERVIDES
Espèce : Renne (Rangifer tarandus)
Ordre : **PROBOSCIDIENS**
Famille : PROBOSCIDES
Espèce : Eléphant d'Asie (Elephas maximus)
Ordre : **CARNIVORES**
Famille : CANIDES
Espèces : Chien (Canis familiaris)
Renard arctique (Alopex lagopus)
Famille : FELIDES
Espèce : Chat (Felis catus)
Famille : MUSTELIDES
Espèces : Furet (Mustela putorius)
Ordre : **LAGOMORPHES**
Famille : LEPORIDES
Espèce : Lapin (Oryctolagus cuniculus)
Ordre : **RONGEURS**
Famille : MURIDES
Espèces : Rat (Rattus norvegicus)
Souris (Mus musculus)
Famille : CAVIIDES
Espèce : Cobaye (Cavia cobaya)
Famille : CRICETIDES
Espèce : Hamster (Mesocricetus auratus)
Famille : LAGOSTOMIDES
Espèce : Chinchilla (Chinchilla lanigera)

Classe : **OISEAUX**
Ordre : **GALLIFORMES**
Famille : PHASIANIDES
Espèces : Poule (Gallus gallus)
Paon (Pavo cristatus)
Faisan (Phasianus colchicus)
Caille (Coturnix coturnix)
Pintade (Numida meleagris)
Famille : MELEAGRIDES
Espèce : Dinde (Meleagris gallopavo)
Ordre : **ANSERIFORMES**
Famille : ANATIDES
Espèces : Canard (Anas platyrhynchos)
Canard de Barbarie (Carina moschata)
Oie (Anser anser)
Ordre : **COLOMBIFORMES**
Famille : COLOMBIDES
Espèce : Pigeon (Columba livia)
Ordre : **PELECANIFORMES**
Famille : PHALACROCORACIDES
Espèce : Cormoran (Phalacrocorax carbo)

Classe : **INSECTES**
Ordre : **LEPIDOPTERES**
Famille : BOMBYCIDES
Espèce : Ver à soie (Bombyx mori)
Ordre : **HYMENOPTERES**
Famille : APIDES
Espèce : Abeille (Apis mellifera)

IV. CARACTERISTIQUES COMPORTEMENTALES FAVORABLES A LA DOMESTICATION

Les animaux domestiques ont été domestiqués soit pour leurs productions *(viande, lait, oeufs, laine, fourrure...)* soit parce qu'ils étaient aptes à effectuer et à apprendre certains comportements utiles à l'homme, pour le travail et le transport *(équidés, boeuf, chameau, éléphant)*, pour la protection de la propriété *(chien, paon)*, pour la chasse *(chien, guépard, furet, faucon)*, pour la pêche *(cormoran)*, pour la destruction des animaux nuisibles *(chat, furet)*.

Beaucoup d'espèces animales peuvent fournir ces productions ou ces services; on constate que seules quelques espèces ont été domestiquées. La disponibilité, l'adaptabilité et la tolérance aux contraintes engendrées par la captivité et par la présence permanente de l'homme sont intervenues dans ce choix de même qu'une série de caractéristiques comportementales favorables à la domestication. Passons-les en revue.

Comportement alimentaire

Les animaux ayant des **besoins** nutritifs spécifiques sont peu aptes à être domestiqués.

Par contre, les espèces omnivores qui trouvent leur alimentation dans l'environnement humain, spécialement parmi les sous-produits de l'agriculture présentent des avantages.

Comportement social

La domestication a historiquement d'abord requis l'apprivoisement et ensuite la **socialisation à l'homme** (voir plus loin), c'est-à-dire la reconnaissance par l'animal domestique du fait que l'homme fait partie des espèces amies, qu'il communique avec lui et qu'il occupe éventuellement une position hiérarchique au sein de son groupe.

L'animal socialisé à l'homme ne le fuit pas et se laisse manipuler avec facilité. La proximité de l'homme ne provoque pas de troubles chez lui.

Les animaux **moins agiles** étaient également plus avantageux.

L'utilisation rationnelle des animaux implique la possibilité de les rassembler dans des groupes de divers types en fonction de la production envisagée *(groupes de femelles, de jeunes à l'engraissement etc...)*.

Les espèces dont la structure sociale et les facteurs de cohésion du groupe (voir plus loin) permettent beaucoup de souplesse à cet égard présentent de grands avantages.

Ainsi, la **territorialité** est un obstacle à la domestication : la proximité des congénères n'est pas tolérée. De ce fait, on trouve peu d'espèces domestiques dont la structure sociale est bâtie sur la territorialité; il s'agit du chat et du pigeon.

Par contre les espèces vivant en groupes où les **deux sexes** sont représentés de façon équivalente dans des **groupes mixtes** sont plus aptes à la domestication.

L'existence d'une **hiérarchie** au sein du groupe augmente sa stabilité et réduit les conflits entre individus; elle est donc également favorable à la domestication.

> *Chez le loup, la forte tendance à s'intégrer dans une hiérarchie et à mener des activités communes avec d'autres animaux a été un élément favorable à la domestication.*

Comportement reproducteur

La sélection artificielle se fait plus rapidement si l'animal accepte aisément le **partenaire sexuel** que l'homme a choisi pour lui.

Les espèces dont le comportement sexuel n'est pas ritualisé (voir plus loin); celles qui pratiquent des accouplements sans qu'un lien durable ne se forme entre les partenaires; celles où plusieurs mâles peuvent être acceptés successivement par une femelle en chaleurs; celles où la position hiérarchique des mâles est dominante par rapport à celle des femelles, ce qui entraîne une réduction de l'agressivité lors de l'accouplement, sont plus aptes à être domestiquées.

Lorsque les mères ne réservent pas exclusivement leur **comportement maternel** à leur descendance, l'homme en tire avantage : il peut regrouper plusieurs jeunes avec une seule mère et il peut faire adopter un orphelin.

Les espèces **précoces et nidifuges** dont les jeunes présentent une relative autonomie

dès la naissance sont préférées.

V. EFFETS DE LA DOMESTICATION SUR LE COMPORTEMENT

La domestication a modifié les espèces au point de vue morphologique, au point de vue physiologique et au point de vue comportemental. Voyons les lignes directrices de ce dernier aspect.

Méthodes d'investigation

L'étude des modifications comportementales provoquées par la domestication a recours à deux méthodes différentes.

- On étudie l'éthogramme d'espèces sauvages dans leur milieu naturel. Ensuite, on capture ces animaux et on les place dans des conditions comparables à celles qui sont imposées aux animaux domestiques. Enfin, on observe les modifications comportementales qui se sont produites.

- On étudie, dans le milieu naturel, l'éthogramme des espèces sauvages qui ont été à l'origine des espèces domestiques *(sanglier, loup...)* ou bien, on étudie l'éthogramme d'animaux féraux *(chats vivant dans des îles inhabitées en Ecosse, poneys de la New Forest...)*.

Ensuite, on compare les comportements observés avec ceux des animaux domestiques de la même espèce dans diverses conditions : élevage intensif *(porc, rongeurs de laboratoire...)*, milieu familial *(chien, chat...)*, semi-liberté *(chevaux de Camargue, free ranging dogs...)*.

Causes des modifications comportementales

Le processus de domestication a agi sur l'animal par deux moyens : la modification de l'environnement et la sélection artificielle.

L'**environnement** fourni par l'homme à l'animal domestique est modifié à de nombreux égards *(proximité de l'être humain, alimentation imposée, regroupement sur une surface plus petite, soins vétérinaires, abri, protection contre les prédateurs...)*. L'espèce a donc progressivement adapté son génotype à ces conditions nouvelles plus contraignantes pour certains aspects et plus favorables pour d'autres.

L'homme, par ailleurs, a favorisé la reproduction des individus qui sont les plus productifs ou les plus efficaces de leur espèce. Il a donc remplacé la sélection naturelle par la **sélection artificielle**.

Modifications comportementales

Examinons en quoi la domestication a modifié les patrons-moteurs innés, les stimuli, la perception des stimuli et le seuil d'action des stimuli.

Patrons-moteurs innés

D'une manière générale, les patrons-moteurs des divers comportements sont restés très stables. Cela s'oppose à l'augmentation de la variabilité que la domestication a fait apparaître en ce qui concerne la morphologie.

Pendant de nombreuses générations, des porcs ont été confinés et élevés sur béton.

Remises dans des conditions de semi-liberté, les truies construisent néanmoins des nids pour accoucher.

Ces nids constituent une protection efficace pour les porcelets : alors que la

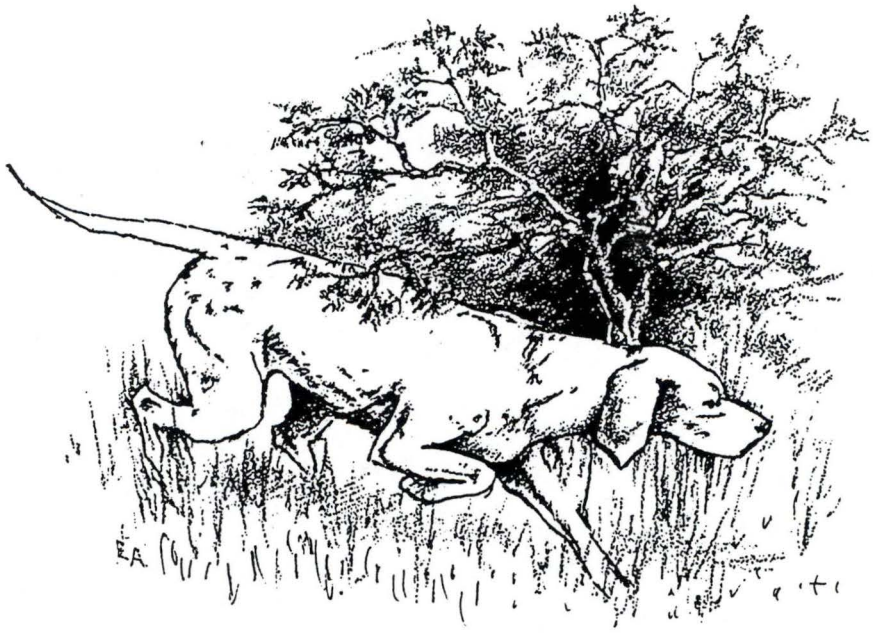


Figure 5. 6 : Chien à l'arrêt (selon Elliott, 1973).

température extérieure est de -2°, la température à l'intérieur du nid atteint une moyenne de 20°.

Signalons cependant les évolutions suivantes :

- Des patrons-moteurs ont été modifiés.

Dans le comportement de communication des canidés, le loup émet peu de sons : quelques grognements, des hurlements... tandis que le chien aboie fréquemment.

- Dans de rares cas, des patrons-moteurs sont devenus plus complexes.

Dans le comportement précopulatoire du pigeon biset (souche du pigeon domestique) et du pigeon ramier, lors du vol ritualisé de la parade nuptiale, le mâle claque fortement les ailes l'une contre l'autre au-dessus du dos à quatre ou cinq reprises puis se laisse glisser vers la bas, les ailes horizontales.

La domestication, dans certaines races, a intensifié et complexifié ce patron-moteur.

Certains pigeons boulants effectuent un nombre plus grand de claquements (une trentaine) à tel point que les extrémités des rémiges s'effilochent au fur et à mesure que la saison de reproduction avance. A la fin, la surface portante des ailes est réduite des deux tiers.

Les pigeons culbutants remplacent la partie planée du vol nuptial par une série de culbutes en arrière; l'oiseau tombe ainsi de plusieurs dizaines de mètres en faisant des loopings.

- Dans des cas moins rares, des patrons-moteurs sont devenus plus simples.

Dans le comportement sexuel de l'oie cendrée, souche de l'oie domestique, l'accouplement est précédé d'une parade nuptiale ritualisée longue et compliquée; d'autre part, l'oie cendrée est monogame.

Chez l'oie domestique, la parade nuptiale est quasi inexistante et les oiseaux sont polygames.

On a comparé le comportement sexuel du canard domestique de race Aylesbury et celui du canard colvert, souche sauvage du précédent.

Les patrons-moteurs de la parade nuptiale sont identiques mais on a constaté une diminution de la fréquence ou de l'intensité de certains d'entre eux et la disparition des vocalisations.

Les couples de colverts sont plus stables : ils se nourrissent et dorment ensemble tandis que ce n'est pas le cas chez les Aylesbury.

- Des patrons-moteurs ont été amputés d'une partie de leurs composantes.

Dans le comportement de prédation des canidés sauvages après l'approche sur la proie et avant le bond final, il y a un temps d'immobilisation.

Les chiens d'arrêt, lorsqu'ils "pointent", prolongent cette composante du patron-moteur et n'effectuent pas le bond final; la position particulière qu'ils adoptent ne fait pas fuir le gibier et signale sa présence au chasseur (figure 5. 6).

Les chiens de berger, notamment les Border Collies, font de même pour mettre en mouvement les moutons.

Chez certaines souches de volailles, la couvaison est disparue du comportement reproducteur.

- La phase d'appétence de certains comportements a été modifiée.

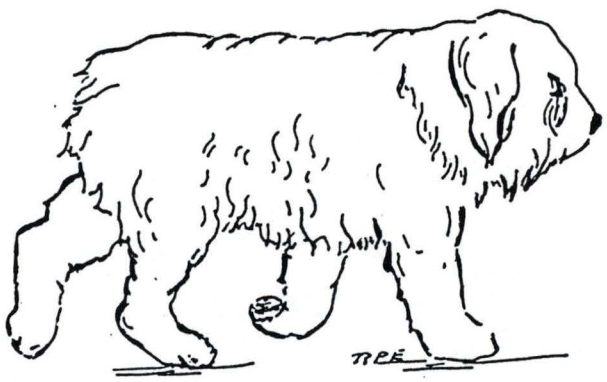


Figure 5. 7 : Morphologie du bobtail (selon Elliott, 1973).

Dans le comportement alimentaire du sanglier, on observe l'utilisation du groin et des membres antérieurs pour fouiller la terre à la recherche de larves et d'invertébrés; on observe également la capture de reptiles, de rongeurs et d'autres vertébrés.

Chez le porc en porcherie, cette forme de prédation disparaît de la phase d'appétence du comportement alimentaire; l'animal se dirige vers son auge dès qu'elle est remplie, il en flaire le contenu et il mange.

- la phase d'apaisement de certains comportements a été modifiée.

Lors de l'accouchement chez les ongulés sauvages, au cours de la phase d'apaisement, la mère ingère les enveloppes foetales (voir plus loin) après la naissance.

Cette placentophagie n'existe pas chez la jument; cela peut entraîner l'asphyxie du poulain si le sac amniotique ne s'est pas déchiré par lui-même.

- Certains comportements ont été modifiés dans leur aspect fréquence ou dans leur aspect intensité.

D'une manière générale, le comportement alimentaire et le comportement reproducteur sont augmentés chez les espèces domestiques.

Par rapport au loup, le chien présente une plus grande persistance des comportements infantiles, notamment le jeu.

Stimuli

- Certains stimuli sociaux sont disparus, sont apparus ou ont été modifiés; la sélection a agi sur certaines structures morphologiques ayant valeur de signaux.

Chez les ovidés sauvages, la longueur des cornes est un élément important qui fixe la position hiérarchique de l'individu.

Chez certaines races de moutons domestiques, notamment les races existant en Belgique, les cornes ont été éliminées génétiquement; ce stimulus est donc disparu.

Chez le chat mâle, on observe un développement important de la tête, du cou, du garrot et des épaules : les muscles sont volumineux, la peau est épaissie, tandis que le reste du corps paraît fluet en comparaison. La silhouette du matou est, de ce fait, caractéristique et constitue un signal pour les autres chats.

La domestication a créé un "troisième sexe", celui des mâles castrés dont la forme du corps est différente : silhouette plus uniforme, graisse sous-cutanée répartie partout et notamment au niveau de l'abdomen et des membres postérieurs. Cette forme constitue donc un stimulus social différent.

Chez le chien, la sélection a amené la disparition ou la modification de structures morphologiques servant de support à des moyens de communication visuelle : la longueur du poil, le port des oreilles, la queue... (figure 5. 7).

La couleur de la robe de beaucoup d'espèces a été modifiée suite à la disparition totale (robe blanche) ou partielle (robe pie) de la pigmentation.

- L'apprentissage des stimuli sociaux, c'est-à-dire la socialisation, présente des différences.

Zimen, étudiant la socialisation chez le loup, a montré que, dès le début de la période sensible, les louveteaux présentent des réactions de peur vis-à-vis de l'homme. Ces réactions qu'on n'observe pas chez le chiot à ce stade, ne peuvent être surmontées que si le jeune animal s'habitue à l'éleveur et si, en plus, aucun

autre loup n'est présent.

Belyaev, dans ses expériences sur le renard argenté, forme domestiquée ou en voie de domestication du renard roux, a observé qu'en 25 générations, il y a eu une augmentation notable de la durée de la période de socialisation primaire.

- Certains stimuli ont été appris.

Chez les femelles des ongulés sauvages, l'éjection du lait est déclenchée par l'action des lèvres du jeune sur le trayon.
Chez les vaches, elle peut l'être par le bruit de la machine à traire.

Perception des stimuli

La perception des stimuli n'a pas été affectée par la domestication même dans les conditions où la fonction biologique est disparue.

La sensation du vide existe toujours chez les animaux domestiques bien que leur environnement soit généralement exempt de ce danger.

Seuil d'action des stimuli

Le seuil d'action des stimuli peut avoir été élevé ou abaissé.

Le seuil de l'agressivité intraspécifique des animaux domestiques est en général plus élevé que celui de leurs congénères sauvages, sauf quelques exceptions telles que les taureaux et les coqs de combat.

Le seuil de réaction vis-à-vis de l'homme est aussi plus élevé.

Le comportement maternel des volailles sauvages est déclenché seulement si le poussin pousse le cri spécifique; de plus, il doit porter sur le dos et la tête des marques colorées particulières.
Chez les volailles domestiques, n'importe quel poussin est accepté, la plupart du temps, s'ils émettent le cri spécifique et quelle que soit leur couleur.
Les volailles de la race Plymouth Rock sont encore moins exigeantes : elles effectuent le comportement maternel vis-à-vis de tout jeune oiseau (pintadeau, faisandeau, caneton, oison).

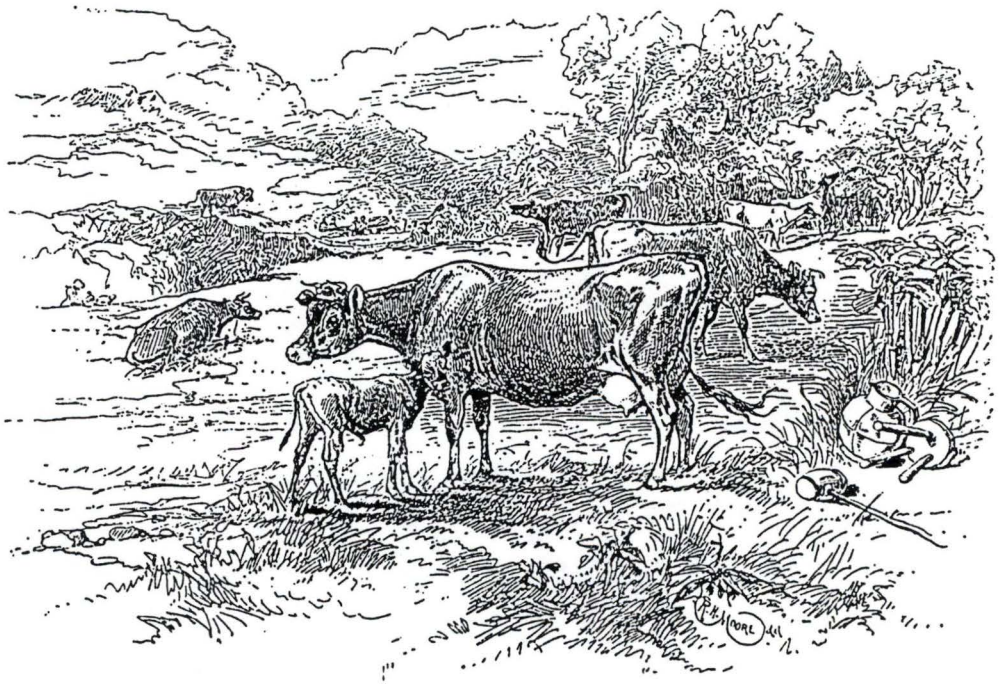


Figure 6. 1 : Figure extraite de "Chevaux, Chiens, Oiseaux, Bétail, Premiers secours aux Animaux malades et blessés ", ouvrage publié en 1906 par Elliman fils et Cie à Slough.

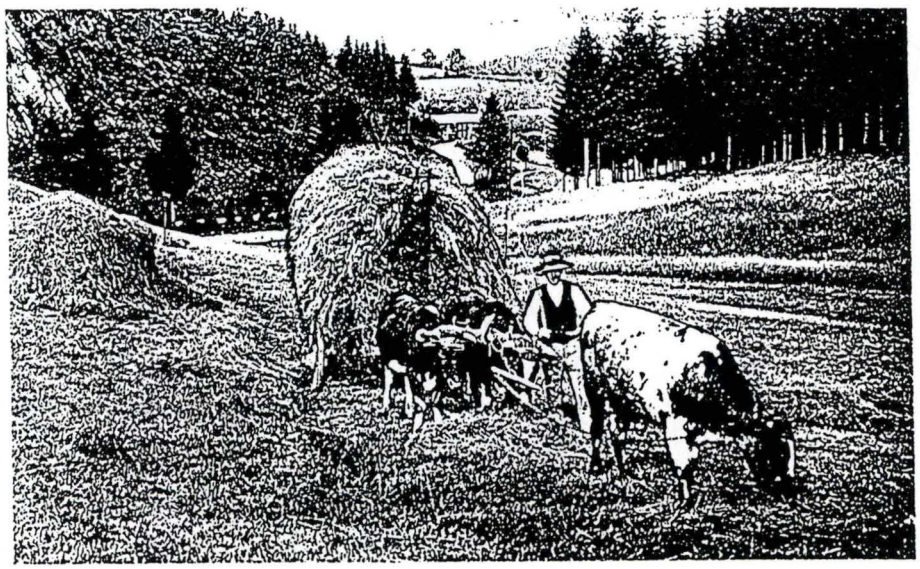


Figure 6. 2 : Rentrée du foin à Houffalize au début du siècle (carte-vue).

CHAPITRE 6

RELATIONS HOMME-ANIMAL et ETHOLOGIE APPLIQUEE

I. LES RELATIONS HOMME-ANIMAL

Au cours des dernières décades des changements importants se sont produits dans les relations entre l'homme et l'animal de compagnie et dans les relations entre l'homme et les animaux de rente (un animal de rente est un animal qui procure un revenu).

Relations Homme - Animal de rente

Pendant des siècles, les méthodes d'élevage traditionnelles ont opéré des modifications de manière lente et progressive, faisant évoluer graduellement le génotype des animaux domestiques dans un environnement relativement stable, sans provoquer de ruptures brutales des équilibres fondamentaux (figure 6. 1).

Les animaux pouvaient plus ou moins se regrouper selon leurs tendances naturelles et vivaient dans des espaces relativement grands.

Les bovins étaient en prairie, les moutons dans les prés salés, les volailles sur le tas de fumier et les porcs dans les bois, à la glandée...

Jusqu'à la seconde guerre mondiale, les exploitations étaient nombreuses, de petite taille et pratiquaient plusieurs cultures et élevages différents.

Les paysans étaient beaucoup plus nombreux qu'aujourd'hui; d'autre part, un certain nombre d'ouvriers et d'employés se livraient à l'agriculture comme activité complémentaire.

Toutes ces personnes entretenaient généralement un cheval de trait et une ou quelques vaches laitières; des relations relativement étroites se nouaient entre ces fermiers et leurs animaux qui constituaient une part importante de leurs richesses (figure 6. 2).

Au cours des cinquante dernières années, les structures agricoles ont fort évolué et cela, pour plusieurs raisons : diminution de la main d'oeuvre par l'exode rural, rétrécissement des surfaces disponibles, développement des matériels et des techniques...

En 1950, le poste main-d'oeuvre représentait 70 % des coûts en agriculture. En 1990, il était tombé à 35 %.

Le temps de travail affecté à chaque animal est devenu très faible : 35 heures par vache et par an, moins de 15 minutes par porc engraissé, 10 à 20 minutes par poule pondeuse par an (Nicks & Dechamps).

Le revenu par animal est lui-même aussi très faible : de l'ordre de 400 BeF par porc engraissé, une vingtaine de francs par poule pondeuse et entre 5 et 7 BeF par poulet engraissé (Nicks & Dechamps).

La rentabilité exige que cela soit compensé par un nombre accru d'animaux.

Les prix des productions animales ont diminué. De ce fait et grâce à une amélioration parallèle du pouvoir d'achat, la consommation de viande a augmenté pour atteindre 94 kg par an et par habitant en Belgique.

Cette augmentation concerne surtout les viandes provenant des élevages industrialisés, c'est-à-dire les viandes de porc et de volaille; la consommation de viande bovine est restée stable.

Les unités se sont spécialisées et se limitent souvent à exploiter un seul type de production appartenant à une seule espèce animale et souvent à une seule classe d'âge de cette espèce.

L'environnement des animaux est considérablement modifié.

L'espace disponible est réduit, le "hors-sol" est de plus en plus pratiqué, l'aliment est d'origine industrielle...

Il en est de même pour les paramètres sociaux et reproducteurs : *regroupement des individus par âge, par sexe, insémination artificielle, transplantation embryonnaire, diminution de la présence de l'homme, transports fréquents...*

Enfin, la sélection s'effectue d'une façon méthodique et rationnelle de telle sorte que l'évolution des races et des lignées est beaucoup plus rapide.

L'agriculture passe de l'état artisanal à l'état industriel.

Cela se constate dans la manière de s'exprimer : on ne parle plus d'élevage, mais de productions animales; on ne parle plus de fermes, mais d'exploitations.

Pour le grand public, animal domestique signifie surtout chien et chat et de moins en moins boeuf, porc et poulet...

Beaucoup d'enfants des villes sont persuadés que le lait, les oeufs, voire les cuisses de poulet congelées viennent de "l'usine"....

Selon toute probabilité, cette industrialisation va encore s'intensifier à l'avenir, du moins en ce qui concerne les productions porcine et avicole.

Ces méthodes actuelles d'élevage prennent bien en compte les besoins de santé, d'hygiène et d'alimentation. L'individu cependant exige aussi que soient satisfaits certains de ses impératifs comportementaux que la domestication n'a pas effacés et qui sont susceptibles d'influencer ses productions et son bien-être.

Ecoutons Borrel à ce propos : "...l'animal s'adapte beaucoup moins bien, plus lentement et dans des limites plus étroites que le végétal, aux progrès mécaniques (et chimiques) de l'agro-industrie. En particulier, la sélection à outrance, basée sur des critères de productivité en élevage intensif traité sur ordinateur, tend à éliminer les races au profit de "souches" dont l'adaptation à des conditions non standardisées d'élevage est problématique, par disparition du matériel génétique. A la limite, cette politique conduirait à imposer à l'élevage tout entier une intégration totale, allant de la fourniture de la souche animale à celle des installations nécessaires pour l'abriter, et de toutes les fournitures en amont - en particulier de la nourriture - et de toutes celles en aval. On en arriverait ainsi à un élevage ubuesque, totalement hors sol, effroyable consommateur d'énergie, consommation hors de proportion avec le bénéfice protéique obtenu..."

Les exigences de la productivité et l'évolution des moeurs imposent une sélection génétique, une alimentation, une reproduction et un habitat parfois contraignants et fort éloignés du modèle "naturel". Certains disent même que "l'animal est malade de l'homme" (Dantzer).

Cela se traduit par l'inconfort, l'état de stress, des comportements anormaux ou des maladies qui entraînent non seulement une souffrance pour l'animal mais aussi des préjudices pour les producteurs.

En réaction, un courant de pensée a surgi dans les pays développés, s'inquiétant d'obligations éthiques concernant le bien-être des animaux de production.

Depuis une quinzaine d'années, des biologistes, des agronomes et des vétérinaires se sont attachés à appliquer aux animaux domestiques les connaissances acquises par différentes disciplines sur le comportement, créant l'**éthologie appliquée**.

Van Putten la définit comme l'étude du comportement des animaux de ferme dans un environnement façonné par l'homme et la détermination des caractéristiques qu'un système d'élevage doit comporter pour pouvoir être qualifié de satisfaisant pour l'animal.

Sa finalité est, par la connaissance du comportement de l'animal domestique, de

mieux comprendre et de mieux identifier certains troubles organiques et comportementaux et d'assurer un compromis optimal entre le bien-être de l'animal et ses productions.

Relations Homme - Animal de compagnie

Depuis le début de ce siècle, on a assisté à des modifications quantitatives et qualitatives des populations d'animaux de compagnie et à une modification de leurs relations avec l'homme.

La **taille** des **populations** des carnivores domestiques a considérablement augmenté.

En 1994, on estime à 1.700.000 le nombre approximatif des chiens vivant en Belgique et à 1.800.000 celui des chats.
La proportion des ménages possédant un ou plusieurs chiens est de 32%. A cet égard, notre pays se trouve en troisième position, derrière l'Irlande (42 %) et la France (36 %).

En France, le nombre d'animaux familiers a progressé de 40% ces vingt dernières années pour atteindre 8.500.000 chiens et 7.500.000 chats en 1992.

Une mutation sociale a donc poussé l'homme, qui vit de plus en plus dans les villes, à s'entourer d'animaux.
A côté des chiens et des chats, on trouve des petits rongeurs *(hamster, cobaye, lapin nain...)*, des oiseaux de cage ou de volière et des animaux à sang froid *(poissons, tortues...)*.

Comment expliquer ce véritable phénomène de société, qu'est le besoin de l'homme moderne de s'entourer d'animaux?

Ecoutons d'abord ce qu'en pensent les **sociologues** (principalement Javeau) :
- Dans une certaine mesure, l'animal de compagnie vient combler la solitude qui résulte du fait que la cellule familiale d'aujourd'hui est réduite de même que les rapports affectifs s'y rapportant.

- Le chien permet à l'homme urbain de retrouver son identité et de rétablir le contact avec la nature face à l'univers minéral des grandes villes. Il constitue la preuve vivante de la survie de la nature au milieu de l'environnement urbain et facilite le rapprochement avec celle-ci.
Précisons qu'au début du siècle, 5 % de la population mondiale vivait dans des villes; à la fin de notre millénaire, 95 % des hommes vivront en milieu urbain.

- L'animal représente dans certains cas un facteur de valorisation sociale au même titre qu'une voiture de marque prestigieuse, qu'une chaîne hi-fi ou qu'une résidence secondaire.
Parfois, le chien souligne l'aspect physique de son propriétaire, soit par ressemblance, soit par contraste.

- L'animal renvoie à son propriétaire l'image flatteuse d'un être supérieur et indispensable.

- L'animal est le confident idéal : il ne juge pas, ni les actes ni les paroles; on peut donc tout lui dire.

- L'animal sécurise moralement, grâce au sentiment de domination que l'homme éprouve par rapport à lui et grâce à l'affectivité qu'il provoque.
Il sécurise aussi physiquement quand il peut jouer le rôle de gardien.

- Le chien ou le chat est une source de plaisir et d'enrichissement, notamment par les multiples formes de la communication non verbale qu'il suscite.
Il constitue une possibilité de détente et d'amusement entrant dans le cadre des activités ludiques humaines.

- Le chien ou le chat peut représenter le substitut inconscient du jeune enfant avec l'avantage d'être moins encombrant et plus facile à éduquer. Il ne se révolte pas et sa présence implique moins de responsabilités.
Cet argument, souvent évoqué avec une nuance péjorative, ne semble pas devoir figurer parmi les

motivations principales. Plusieurs enquêtes ont en effet démontré que les foyers avec enfants ont plus souvent des animaux que les ménages sans enfant.

- L'animal de compagnie répond à un besoin d'affectivité pluraliste car il est beaucoup plus souvent le complément que le substitut de l'enfant.

Ce besoin est marqué de sensualité pour les amateurs de chats et d'amitié fraternelle pour les amateurs de chiens.

- Pour l'enfant, la présence d'un animal permet de prendre contact avec la nature qu'il connaît à peine. Il participe à la mise en place de la communication non verbale. Le chien ou le chat est une réalité vivante, un facteur de sécurisation. Il joue un rôle éducatif notamment dans l'acquisition du respect de la vie et du premier apprentissage de l'existence de la mort.

A côté de cet abord de la part des Sciences Humaines, les disciplines **bio-médicales** ont cherché des explications au phénomène basées sur des données physiologiques et statistiques. L'équipe de Katcher et de Friedmann à Philadelphie étudie depuis plus de quinze ans les effets de la présence de l'animal de compagnie sur la santé et sur l'équilibre émotionnel chez l'homme.

Ces chercheurs constatent une augmentation de la longévité et une diminution de la morbidité chez l'humain adulte. Ils ont accumulé un certain nombre d'observations et de faits expérimentaux.

Les patients ayant souffert d'infarctus du myocarde ont une probabilité de survie, mesurée un an après hospitalisation, significativement plus élevée s'ils possèdent un animal (le paramètre exercice musculaire a été éliminé des calculs statistiques).

Lors d'une conversation normale, la pression sanguine augmente dans tous les cas tandis que lorsqu'on parle à un chien ou qu'on le caresse, elle descend en dessous des valeurs mesurées au repos.

Une interaction avec un animal induit donc un état de relaxation à l'inverse d'une interaction avec un être humain.

Ajoutons que, dans ces conditions, la pression sanguine diminue également chez l'animal.

La simple présence d'un animal, sans interaction avec lui, diminue également la pression sanguine.

L'analyse du "discours" tenu par quelqu'un qui parle à un chien révèle que le débit est lent, le volume est faible et le ton aigu. Ces caractéristiques sont typiques d'un niveau d'excitation bas.

Les mimiques faciales qui l'accompagnent expriment également un état de relaxation.

A titre de synthèse, Katcher propose sept facteurs par lesquels l'animal de compagnie est bénéfique pour l'homme :

L'animal fournit une compagnie.

Il est prouvé que la solitude et l'isolement augmentent la probabilité de l'apparition de maladies et diminuent l'espérance de vie. Or l'animal rompt la solitude.

L'animal de compagnie est un être dont on peut prendre soin.

L'animal répond au besoin de s'occuper d'un être vivant et prévient ainsi le sentiment d'inutilité et l'état dépressif qui apparaissent quand ce n'est pas le cas, notamment pour les personnes qui prennent leur retraite.

De plus, s'occuper d'un être vivant transforme celui qui le fait : l'aspect de la personne et ses mimiques faciales sont plus engageants. Cela facilite ses contacts sociaux.

Des personnes photographiées avec des animaux sont perçues comme plus attirantes que lorsqu'elles sont photographiées seules.

Des enfants handicapés qui se déplacent en rue avec leur chien d'assistance sont douze fois plus souvent l'objet de contacts sociaux que quand ils sont seuls.

Des personnes se promenant dans un parc sont accostées plus fréquemment quand elles sont avec un animal que lorsqu'elles sont seules.

Lorsque des animaux sont placés auprès de personnes âgées dans des homes, auprès de patients hospitalisés ou chez des prisonniers, le personnel des établissements perçoit plus favorablement les pensionnaires et répond plus à leurs demandes.

Aux Etats-Unis, les politiciens tirent profit de cette propriété de l'animal en se faisant accompagner par des chiens durant leur campagne électorale et en se faisant photographier avec eux.

L'animal de compagnie oblige à se maintenir en activité.

Une étude épidémiologique a démontré que parmi un grand nombre de variables, les deux qui ont la plus forte valeur prédictive de la longévité sont l'absence de tabagisme et l'existence de routines journalières variées et complexes.

L'animal étant routinier lui-même, il impose ses routines à son maître.

L'animal est quelque chose qui peut être touché et caressé.

L'importance de ces interactions tactiles dans le développement de l'enfant est bien démontrée. De plus, elles auraient un effet inhibiteur sur l'éveil orthosympathique.

L'animal focalise une attention non anxiogène.

Il distrait des pensées introspectives génératrices de dépression. Lorsque l'attention est attirée sur l'environnement naturel, le tonus orthosympathique diminue; cela provoque un ralentissement cardiaque et une diminution de la pression sanguine.

Il a été démontré que n'importe quelle "représentation de la nature" présente un certain nombre de propriétés : elle attire l'attention; elle induit un état de relaxation en diminuant le niveau d'anxiété; elle joue donc un rôle antidépresseur et augmente le bien-être.

Par "représentation de la nature", on entend aussi bien des peintures ou des photos de paysages montrant des arbres, des prés, des torrents et des montagnes, que la vue d'un aquarium ou que la présence d'un animal de compagnie.

Parmi les hypothèses concernant la réduction de l'anxiété provoquée par les animaux, il y en a une qui est particulièrement séduisante.

Chez les groupes de primates, la fuite d'autres animaux constitue un signal de danger. Par contre, la présence d'animaux calmes est un signal de sécurité. Nos animaux de compagnie constitueraient une image similaire particulièrement évidente pour l'homme dont le savoir inné comprendrait toujours cette information.

L'animal apporte la sécurité.

La présence d'un chien est souvent dissuasive : il détecte bien une présence humaine inhabituelle, il avertit par ses aboiements et enfin, certains peuvent défendre en cas d'agression physique.

L'animal est l'occasion d'exercices physiques.

La présence d'un chien oblige à le sortir pour lui donner de l'exercice et lui faire effectuer son comportement éliminatoire.

Il est donc incontestable que l'animal de compagnie **répond à des besoins** importants que la société d'aujourd'hui a créés. Dans la grande majorité des cas, il a une influence très favorable sur la qualité de la vie de nos contemporains.

Les mécanismes par lesquels il exerce son action commencent à être explorés.

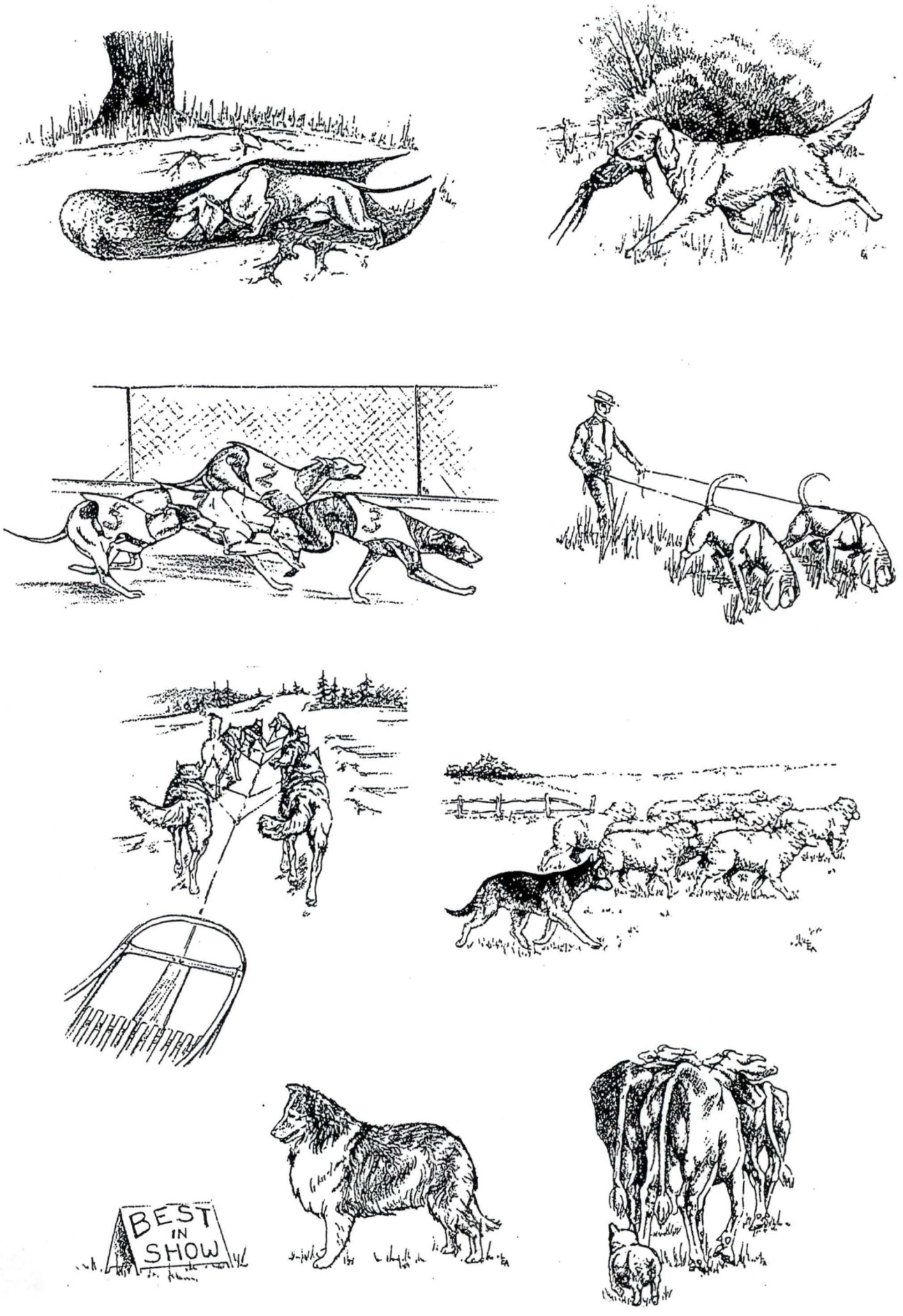


Figure 6. 3 : Quelques utilisations du chien (selon Elliott, 1973).

Les populations canines ont aussi évolué **qualitativement**.

Le chien est un animal polymorphe et remarquablement adaptable. A l'origine, il a été domestiqué et diversifié en de très nombreuses races pour des utilisations variées et parfois très spécialisées (figure 6. 3).

Citons quelques-unes parmi les utilisations du chien : la conduite des troupeaux de bovins ou de moutons (Bouvier des Flandres, Border Collie, Berger allemand), la garde de la maison et des biens (Dogue, Schnauzer, Dobermann, Boxer), les multiples modes de chasse : Lévriers (Greyhound, Whippet, Afghan, Sloughi), chiens courants (Beagle, Basset Artésien-Normand, Saint-Hubert), chiens d'arrêt (Braque, Epagneul, Griffon, Pointer, Setter), Retrievers (Labrador), chiens de chasse sous terre (Terrier, Teckel), chiens de sang (Bavarois, Hanovrien), chiens ratiers, la montagne (Saint-Bernard, Pyrénéen), la mer (Terre-Neuve), la traction (Mâtin, Husky), la parade (Dalmatien) ou la compagnie (Epagneul papillon, Caniche nain, Pékinois), chiens militaires, chiens d'aveugle, chiens de cirque...

Le chat avait pour rôle de détruire les petits rongeurs qui envahissent les habitations et ravagent les greniers à blé.

Le chien de compagnie qui était jadis l'apanage de l'aristocratie et de la bourgeoisie est actuellement celui qui est le plus représenté, y compris dans les couches les moins favorisées de la population.

La raison d'exister de la plus grande partie des chiens a donc été profondément modifiée : le travail, parfois très spécifique, pour lequel les races ont été inventées et patiemment perfectionnées est remplacé par une nouvelle fonction : la compagnie de l'homme.

A côté des chiens de race, vivaient un grand nombre de chiens bâtards. Ceux-ci étaient plutôt de petite taille; ils vivaient une bonne partie de la journée à l'extérieur des habitations et donc se reproduisaient au hasard des rencontres, généralement avec d'autres bâtards.

Ils étaient soumis à une sorte de sélection : *les fugueurs ne tardaient pas à disparaître, les agressifs étaient supprimés séance tenante et ceux qui présentaient un autre problème comportemental n'étaient pas conservés non plus.* Seuls avaient donc une descendance ceux dont le comportement était adéquat du point de vue de leur maître.

On constate aujourd'hui que la proportion des bâtards a diminué significativement au profit des animaux à pédigrée.

Les éleveurs, jusqu'à la dernière guerre, sélectionnaient principalement pour des qualités de travail, c'est-à-dire selon des critères comportementaux d'aptitude à l'apprentissage, concrétisés par des résultats à des concours de travail ou par une efficacité constatée sur le terrain.

Actuellement, la plupart d'entre eux sélectionnent seulement selon des critères de beauté, c'est-à-dire des critères morphologiques, parfois changeants farfelus, concrétisés par des résultats à des championnats de beauté.

D'autre part, la position particulière du chien présenté en exposition est favorable à la dominance (voir Comportement des animaux domestiques).

L'aptitude au travail est toujours la préoccupation majeure de certains éleveurs et de certains clubs; cependant, la majorité des animaux ne passe pas par cette filière.

S'il est exact que beaucoup d'aspects de l'héritabilité du comportement nous échappent toujours, la sélection sur la base du comportement pourrait être plus poussée qu'elle ne l'est. En conséquence, on élève des animaux, peut-être très beaux au goût de certains, mais inadaptés à un propriétaire ordinaire *parce que, par exemple, difficiles à éduquer ou difficiles à dominer.*

Or, si le consommateur aime avoir un beau chien, il est plus important pour lui

d'avoir un bon chien car il doit vivre à ses côtés pendant dix à quinze ans...

De plus, l'élevage canin est l'objet du phénomène de mode.

Les races dont la liste suit, ont été successivement en vogue : les Fox terriers, les Cockers, les Caniches, les Teckels, les Labradors, les Bobtails, les Chiens de traîneau, les West Highland white terriers, les Shar-Pei, les Cairn terriers...

Les chiots d'une race à la mode sont très demandés et se vendent cher; celui qui les élève va donc chercher à en produire le plus possible, privilégiant la quantité par rapport à la qualité.

Il n'est pas rare de constater que, chez certains éleveurs, le "stock" des chiots sevrés et à vendre est maintenu dans des locaux pauvres en stimulations.

Or, c'est à cet âge que se situent plusieurs périodes sensibles (voir plus haut, l'homéostasie perceptive et plus loin, la socialisation).

Ces animaux risquent donc de développer des troubles comportementaux tels que peurs et phobies.

La **relation** entre l'homme et son animal de compagnie a évolué au cours de ces dernières décennies; voyons comment l'animal de compagnie est perçu par son propriétaire.

On observe qu'il est physiquement très proche de l'homme.

Les chiens et les chats ont accès à toutes les pièces de l'habitation. Certains dorment dans la chambre ou dans le lit des propriétaires; ils mangent à leur table; ils les accompagnent en vacances...

Au siècle dernier, bon nombre de maisons bourgeoises et de fermes étaient munies d'un chenil dans la cour. Actuellement, on n'en construit plus aucun car plus personne ne songe à y faire séjourner son chien.

Une conséquence de cette proximité est que certains sujets peuvent devenir trop attachés et dépendants à l'égard de l'homme.

L'animal de compagnie bénéficie souvent d'un statut d'être humain.

L'image que beaucoup se font de leur animal est une image anthropomorphique : ils lui attribuent des pensées, des intentions, des capacités et des raisonnements humains.

Un sondage aux Etats-Unis a montré que près de la moitié des sujets interrogés ont défini l'animal comme un membre de la famille; 79 % ont dit parler à leur animal comme s'il était une personne, dont 26 % disent se confier à lui. Tous considèrent que l'animal participe au dialogue et 80 % estiment qu'il est sensible à leur humeur.

Beaucoup célèbrent l'anniversaire du chien ou du chat.

Une étude a été faite sur les réactions émotionnelles présentées par des personnes apportant leur animal au service des urgences d'une clinique vétérinaire universitaire.

Elle a montré que ceux qui estimaient leur animal en danger de mort avaient des niveaux d'anxiété équivalents à ceux observés chez des parents amenant leur enfant à la clinique pour des maladies graves telles la leucémie ou l'hémophilie.

Le nombre des chiens à qui on donne comme nom un prénom humain contemporain est en augmentation (Julie, Max...).

L'attitude des personnes à l'égard de leurs animaux de compagnie est profondément

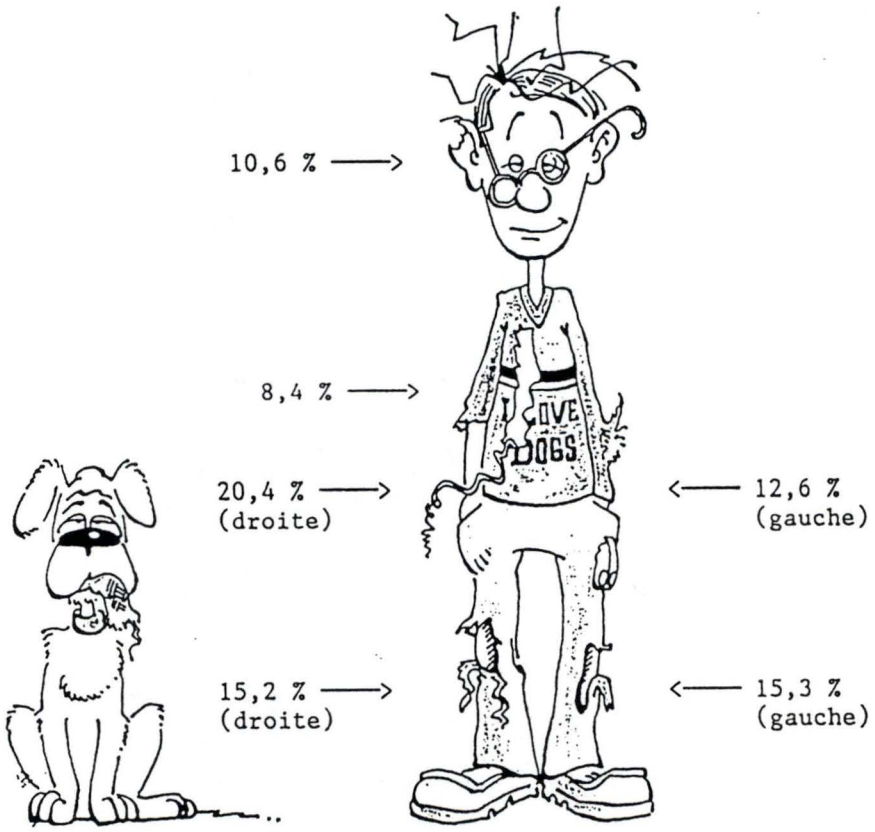


Figure 6. 4 : Localisation des morsures d'origine canine (selon Gagnon, 1989).

influencée par le courant de pensée contemporain écologiste et zoophile, qui présente incontestablement des aspects positifs et même nécessaires, mais aussi des aspects excessifs .

Pour cette philosophie, l'animal, comme tout ce qui est "naturel", est fondamentalement "bon" et innocent et ne peut qu'être une victime.

L'image véhiculée par les médias auprès de notre population essentiellement urbaine et avide de retour à la nature va dans le même sens.

L'animal doit donc être contemplé avec admiration, aimé, soigné et protégé. Toute violence, toute contrainte, toute contrariété même doit lui être évitée. Celui qui commet de pareils actes est souvent apostrophé voire montré du doigt par des médias généralement culpabilisateurs à l'égard de tout ce qui touche de près ou de loin à l'environnement.

Celui dont le chien se méconduit en recherche d'abord la cause chez lui-même *("il n'y a pas de mauvais chiens, il n'y a que des mauvais maîtres").*

Les pratiques éducatives d'aujourd'hui, aussi bien au sein de la famille qu'à l'école, sont plutôt orientées vers une permissivité plus ou moins raisonnée que vers une discipline imposée.

Cette façon de faire et d'être se retrouve aussi dans l'attitude envers l'animal : on le regarde "vivre sa vie", on pense qu'il a "le droit d'épanouir sa personnalité"... sans trop vouloir intervenir.

Tout cela s'accompagne d'une absence ou d'une insuffisance d'information sur les conséquences possibles de pareilles attitudes : au lieu de punir, on cherche à "raisonner"; plutôt que de dominer, on tente de "calmer" l'animal, en s'imaginant "négocier" ainsi une entente.

Or l'animal interprète les attitudes humaines selon ses propres schémas et peut les considérer comme autant de démissions ou de soumissions.

Ainsi s'installent des malentendus dans la communication et l'éducation et des erreurs dans la perception de la hiérarchie dont les conséquences peuvent être graves.

Ces modifications considérables de la relation entre l'homme et l'animal de compagnie, alliées à une sélection inadéquate ou à des conditions d'élevage inappropriées ont favorisé l'apparition et la multiplication de **problèmes comportementaux** : *animaux indisciplinés, différentes formes d'agression, peurs, anxiété...,* dont l'incidence est de l'ordre de 15 à 80 %, selon les définitions et les auteurs. Ils constituent un domaine d'application important de l'Ethologie.

Les comportements agressifs méritent une attention particulière à cause du danger qu'ils représentent.

L'étude de Gagnon basée sur le nombre des personnes examinées ou soignées par un médecin pour morsures canines cite les chiffres suivants : aux Etats-Unis : 300 morsures par 100.000 habitants par an; en France : 200 morsures par 100.000 habitants par an.

Les hommes et les jeunes garçons sont plus souvent mordus que les femmes.

Les parties du corps les plus souvent atteintes sont, chez les adultes, les extrémités supérieures : 33 % et les extrémités inférieures : 30,5 % (figure 6. 4).

Les victimes des accidents les plus graves sont souvent des enfants âgés de moins de dix ans.

Chomel & Trotignon ont réalisé à Lyon une étude épidémiologique sur les morsures effectuées par des chiens ou par des chats. Une enquête auprès des propriétaires d'animaux a révélé un taux nettement plus élevé: entre 3.400 et 8.600 mordus par 100.000 personnes par an. A titre de comparaison, on dénombre environ 850 blessés par 100.000 habitants par an sur les routes belges.

La plupart des agressions sont dirigées vers des membres de la famille.

La même étude cite un rapport des Postes françaises faisant état de 3.357 morsures chez les facteurs, correspondant à 58.000 jours d'incapacité de travail et à un coût de 15.000.000 FrF pour l'année 1985.

Aux Etats-Unis, on compte 1.000.000 morsures canines par an pour une population de 48.000.000 chiens (Polski).

Celui qui cherche à déterminer l'origine d'un problème comportemental doit donc s'orienter vers deux directions : le propriétaire ou l'animal lui-même.

L'agression de dominance a fréquemment comme origine une mauvaise information des maîtres au sujet de la hiérarchie au sein de laquelle le chien cherche à trouver sa place. Elle est alors le résultat d'une trop grande tolérance.

L'anxiété de séparation se traduit par des destructions, des aboiements ou des éliminations lors des absences des propriétaires.
Elle est due à un attachement excessif de l'animal à ces personnes.

La peur des personnes inconnues se rencontre souvent chez des chiens qui ont été confrontés à un environnement inadéquat durant le jeune âge.

Thérapies facilitées par l'animal

Les effets bénéfiques des animaux sur la santé et sur l'équilibre émotionnel des personnes en bonne santé (voir plus haut) ont suscité de nombreuses initiatives visant à utiliser les animaux comme aide dans le traitement de personnes malades, âgées ou en difficulté.

Les pionniers de la thérapie facilitée par l'animal (en anglais : pet facilitated therapy) ou zoothérapie ont été Levinson, un psychologue américain qui a introduit le chien comme aide en psychothérapie des enfants et Condoret, un vétérinaire français qui a surtout étudié comment les animaux pouvaient intervenir chez les enfants atteints de troubles de la communication.

Plusieurs espèces : chiens, oiseaux, dauphins... ont été utilisées pour traiter des autistes. Dans la plupart des cas, les animaux ont permis l'établissement ou le développement de la communication en jouant un rôle de transition.

Des chiens ont été utilisés en milieu psychiatrique pour améliorer l'état des psychotiques et des schizophrènes.
On attribue l'effet d'adjuvant de l'animal à trois facteurs : il augmente les interactions entre les patients eux-mêmes et entre les patients et les thérapeutes. Il restitue au patient le sens des responsabilités.
Enfin, il comble les besoins fondamentaux d'aimer et d'être aimé.

Les effets de la présence d'animaux de compagnie en hôpital gériatrique ont fait l'objet de recherches : on a constaté des augmentations significatives de l'activité physique, du bien-être émotionnel (nombre de rires et de sourires), des interactions avec les autres patients ou avec le personnel soignant (11 heures de solitude par jour contre 16 heures dans le groupe témoin) et une amélioration des relations entre les vieillards et le personnel.

Des aquariums installés dans la salle d'attente d'une clinique dentaire diminuent l'anxiété chez les jeunes patients.

Monter à cheval est bénéfique dans de nombreux handicaps physiques et mentaux.
En plus des effets comparables à ceux des autres animaux, l'"équithérapie" développe l'équilibre, la coordination des mouvements, les réflexes musculaires...

Tous ces exemples montrent que l'animal est utile dans de nombreux domaines. Il serait cependant erroné de penser qu'il constitue une panacée ou un must.
En effet, le rôle du thérapeute et / ou de l'éducateur reste primordial : la présence d'un

animal ne pallie pas l'insuffisance ou l'incompétence du personnel humain.

D'autre part, l'animal peut être défavorable dans un certain nombre de troubles.

II. LE BIEN-ETRE ANIMAL

Le désir d'empêcher toute forme de cruauté envers les animaux s'est fortement développé au cours des dernières décades. Le mouvement, parti des pays nordiques et anglo-saxons, s'est généralisé au monde occidental. Il réclame notamment un "bien-être suffisant" pour les animaux de rente.

L'Ecriture dit : "Croissez, multipliez-vous, remplissez toute la terre et soumettez-la".

Cette idée anthropocentrique de l'homme roi de la création est en opposition avec la vision actuelle plus "biocentrique" de l'intervention humaine sur les autres êtres vivants. La tendance d'aujourd'hui lutte contre le spécisme qui considère l'espèce humaine comme supérieure aux autres espèces : le spécisme est à l'espèce ce que le racisme est à la race.

Beaucoup considèrent l'espèce humaine comme une espèce parmi d'autres, sans droits particuliers. Ils s'opposent ainsi à l'expérimentation animale, refusent de manger la chair des animaux, etc....

Les végétariens refusent de manger de la viande parce qu'ils n'admettent pas que des animaux puissent être tués à des fins alimentaires. Les végétaliens vont plus loin puisqu'ils refusent toute utilisation de l'animal (lait, oeufs, laine, cuir...).

Le débat concernant la pertinence d'élever des animaux afin de les tuer est distinct de celui de la qualité de la vie dont bénéficient ces animaux. On peut accepter que des animaux soient tués tout en exigeant que, jusqu'à la dernière seconde avant leur abattage, ils vivent dans un état de bien-être. Le premier débat ne concerne pas ce cours.

L'opinion publique étant sensibilisée à la question du bien-être des animaux, une **législation** a été mise en place et les scientifiques sont régulièrement sollicités pour émettre des avis sur la question.

La **loi** du 14 août 1986 (parue au Moniteur belge du 3 décembre 1986) a pour but de veiller à la protection et au bien-être des animaux. Elle fixe notamment le cadre général d'une réglementation sur la détention, le commerce, le transport, la mise à mort, les interventions et expériences sur les animaux. Elle concerne donc les éleveurs d'animaux de rente et de compagnie, les marchands et transporteurs d'animaux, les laboratoires où sont pratiquées des expériences sur animaux, les zoos et parcs animaliers, les sociétés de protection animale, les abattoirs, le animaux errants, les vétérinaires... Elle instaure le Conseil du bien-être des animaux. En voici quelques extraits :

Art. 1er. Nul ne peut se livrer sciemment à des actes non visés par la présente loi, qui ont pour but de faire périr inutilement un animal ou de lui causer inutilement une mutilation, une lésion ou des souffrances.

Art. 4. § 1er. Toute personne qui détient un animal, qui en prend soin ou doit en prendre soin, doit prendre les mesures nécessaires afin de procurer à l'animal une alimentation, des soins et un logement qui conviennent à sa nature, à ses besoins physiologiques et éthologiques, à son état de santé et à son degré de développement, d'adaptation ou de domestication.

§ 2. Aucune personne qui détient un animal, en prend soin, ou doit en prendre soin, ne peut entraver sa liberté de mouvement au point de l'exposer à des douleurs, des souffrances ou des lésions évitables.

Un animal habituellement ou continuellement attaché ou enfermé doit pouvoir disposer de suffisamment d'espace et de mobilité, conformément à ses besoins physiologiques et éthologiques.

§ 3. L'éclairage, la température, le degré d'humidité, la ventilation, la circulation d'air et les autres conditions ambiantes du logement des animaux doivent être conformes aux besoins physiologiques et éthologiques de l'espèce.

La Belgique a ratifié la **Convention** européenne sur la protection des animaux vertébrés utilisés à des fins expérimentales ou à d'autres fins scientifiques et la Convention européenne pour la protection des animaux de compagnie (toutes deux parues au Moniteur belge du 19 février 1992).

Pour que les lois et conventions mentionnées ci-dessus puissent être appliquées, des **Arrêtés** royaux ou ministériels doivent être adoptés; *ainsi, par exemple, l'A.R. du 14 novembre 1993, relatif à la protection des animaux d'expérience, qui suit la publication de la loi de près de sept ans...* Le domaine couvert étant très vaste, les intérêts financiers, économiques et sociaux étant parfois considérables, les personnes concernées étant fort nombreuses et les données scientifiques étant insuffisantes dans certains cas, on comprend que l'élaboration de ces textes suppose de très larges concertations et exige beaucoup de temps.

L'arsenal législatif belge est néanmoins un des plus complets et va beaucoup plus loin que celui de nombreux autres pays, notamment parce qu'il intègre le concept de bien-être. Les pays anglo-saxons eux-mêmes qui ont été les pionniers dans ce domaine ne sont pas aussi restrictifs. Si la loi belge devait être appliquée à la lettre, elle entraînerait la disparition de nombreux types d'élevage, *par exemple, celui des Teckels parce qu'ils présentent de l'achondroplasie, lésion du cartilage entretenue de manière héréditaire; or, l' Art. 1er, cité plus haut, interdit de causer des lésions inutiles...*

L'expert qui est sollicité pour émettre un avis sur le bien-être d'animaux placés dans des conditions données, doit être le plus **objectif** possible et se cantonner en dehors de toute considération morale ou de sensibilité personnelle.

Apprécier le bien-être d'un animal placé dans une situation donnée ne peut se baser sur des démarches subjectives ou anthropomorphiques.

L'**anthropomorphisme** est un raisonnement cherchant à expliquer les phénomènes biologiques en les évaluant à partir de la nature, des comportements et des intentionnalités de l'homme.

Un chien est malheureux parce que son regard est implorant.

Les porcs aiment la saleté parce qu'ils se vautrent dans la boue.

Les moutons ne peuvent rester l'hiver en pâture parce que des hommes ne supporteraient pas de vivre à l'extérieur à des températures aussi faibles.

Un lion de jardin zoologique a "besoin de liberté" parce que la représentation culturelle que le grand public se fait d'un lion est celle d'un animal majestueux, roi d'une vaste plaine, craint par les autres animaux et donc apparemment très "libre".

Or, les lions des zoos sont souvent nés en cage ou en enclos et n'ont jamais connu d'autre environnement depuis des générations.

Certaines espèces ont le don d'éveiller la sympathie de l'homme parce qu'il les côtoie : *le cheval, le chien, le chat*, ou parce que leur aspect physique l'attendrit : *les bébés phoques, avec leurs grands yeux et leur tête ronde, ont un avantage certain sur les rats blancs, avec leurs longues dents jaunes et leurs queues roses ressemblant à des serpents (voir plus haut, les stimuli-clés du comportement maternel chez l'homme).*

D'où le risque d'une double démarche : favorable pour les animaux "sympathiques" et indifférente pour les autres.

On entend souvent que les animaux doivent être placés dans leur **"milieu naturel"** car celui-ci leur assurera leur bien-être.

Outre le fait qu'il est difficile de déterminer ce qui est "naturel" pour un animal domestique, vouloir à tout prix le retour à des conditions naturelles n'assure pas nécessairement le bien-être. En effet, les conditions de vie dans le cadre de la domestication présentent un certain nombre d'avantages par rapport à celles de la vie sauvage et sont donc favorables au bien-être : *absence de prédateurs entraînant un abaissement de l'état général de vigilance, contrôle de l'état sanitaire visant à mettre l'animal hors d'atteinte de la maladie, suppression de tout besoin de recherche de nourriture, logement conçu de telle sorte que température, degré hygrométrique et ventilation soient adaptés, ôtant toute utilité au comportement thermo-régulateur et enfin, pour la plupart d'entre eux, assurance que la mort sera rapide et indolore, ce qui n'est pas le cas dans la nature.*

Les conditions adverses auxquelles l'animal doit faire face sont très différentes dans la nature, en élevage extensif et en élevage intensif.

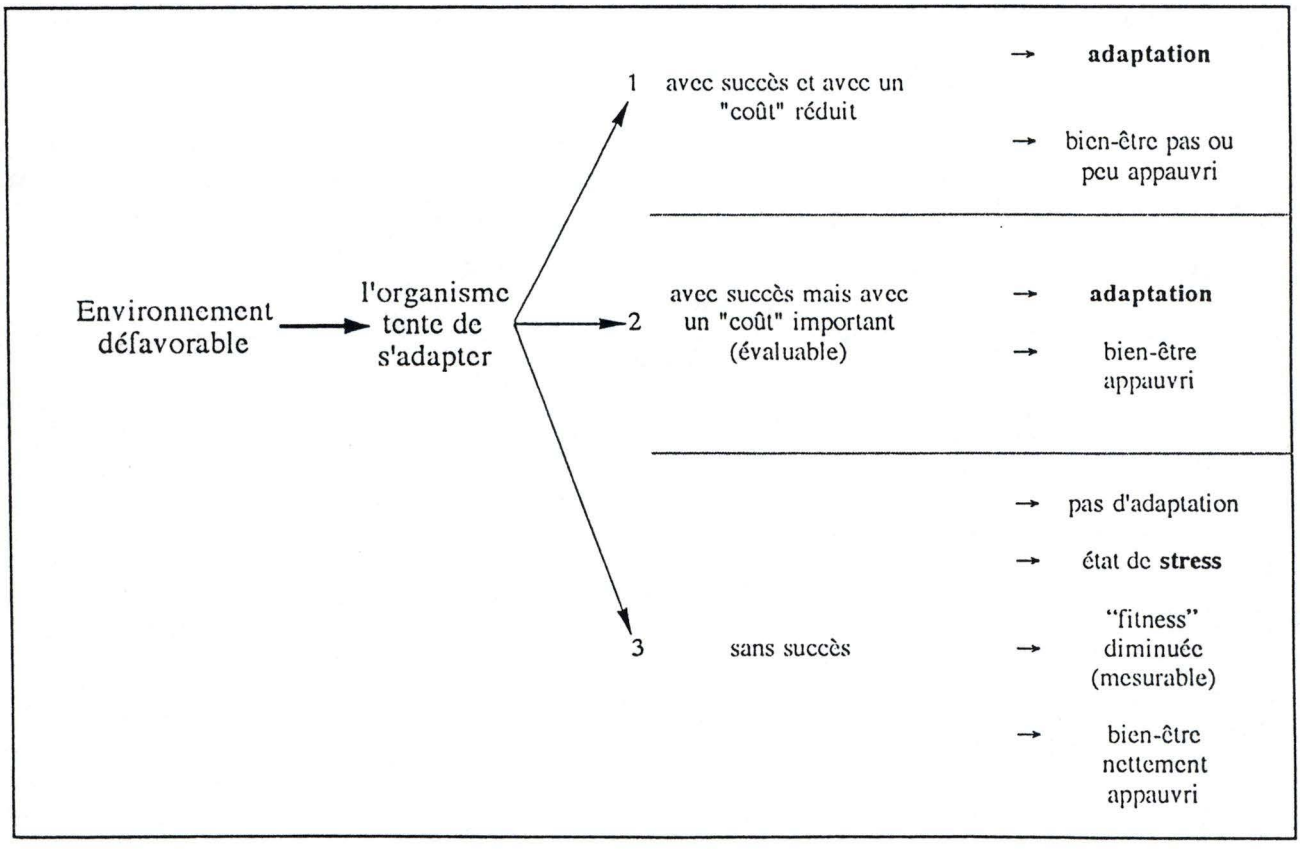
Un lapin sauvage peut être pris par un renard; il est couvert de puces en été et est sensible au virus de la myxomatose.

Un lapin domestique en parcours extérieur est confronté à l'humidité et au froid.

Un lapin domestique en clapier est sevré précocement, placé en confinement et subit la proche présence de l'homme.

La **cruauté** est le fait de faire souffrir inutilement un être vivant.

Tableau 6.1 : Solutions possibles en cas d'environnement défavorable.



Pour empêcher la cruauté, il est donc nécessaire de savoir ce qu'est la souffrance et de pouvoir la mesurer.

Ensuite, il faut décider si une souffrance est inutile ou utile et, dans ce dernier cas, déterminer quelle est l'intensité qui peut être imposée à un animal en fonction du niveau d'utilité de l'objectif poursuivi.

Le Père Troisfontaines décrit la souffrance humaine comme l'état global d'un sujet qui n'est pas en accord avec le milieu ambiant, son propre corps faisant partie de ce milieu ambiant.

> *Le désaccord, la disharmonie, le désordre, la rupture, la lésion peuvent siéger dans le milieu physique : "j'ai mal" ou intéresser l'environnement psychique, moral ou social de l'être : "je suis mal".*
>
> *Ce peut être la vue d'une oeuvre d'art détériorée, d'un visage défiguré, de couleurs ne s'accordant pas entre elles, la sensation d'un froid intense, d'une lumière aveuglante, de mauvaises odeurs, de la soif ou de la faim, de la fatigue, la perception d'une brûlure, d'un coup, d'une coupure, une névralgie, la mort d'un proche parent, le remords, l'humiliation...*
>
> *Tout cela provoque une aversion plus ou moins violente qui sera ressentie différemment selon les individus.*

La **souffrance** est donc un mouvement affectivo-émotif d'aversion concomitant à la prise de conscience d'un désordre.

Certaines souffrances sont aiguës; d'autres sont chroniques.

Certaines souffrances sont accompagnées de douleur (voir plus loin); d'autres pas.

Les trois termes importants de la définition sont : désordre, aversion et prise de conscience; si l'un des trois n'est pas présent, il n'y a pas souffrance.

La différence entre la souffrance humaine et la souffrance animale peut se situer au niveau de chacun des trois termes, mais surtout au niveau de la prise de conscience, car, physiologiquement, les êtres humains et les vertébrés supérieurs sont très proches.

Les concepts de bien-être et de stress

D'après Fraser & Broom, le **bien-être** est le bilan, à un moment donné, des tentatives que l'individu effectue pour s'adapter à son environnement. S'adapter à un environnement peut exiger peu ou beaucoup d'efforts de la part de celui qui le fait; autrement dit, l'adaptation peut être plus ou moins "coûteuse".

L'adaptation doit être entendue au plan physiologique, au plan médical et au plan éthologique.

> *Le bien-être d'un lapin dans un clapier dépend de nombreux facteurs : la taille de la cage, la température, la complexité de l'environnement, la présence ou l'absence d'autres lapins, la quantité et la qualité de la nourriture et de la boisson, la présence ou l'absence d'organismes pathogènes et de substances irritantes ou toxiques, la survenue de stimulations qui l'effraient...*

Des différences existent dans le degré d'adaptation. Un être est généralement toujours plus ou moins adapté; il est rarement tout à fait adapté ou tout à fait inadapté.

Il y a donc un **continuum**, c'est-à-dire différents degrés dans le bien-être entre ces deux extrêmes : le bien-être infini, "total", le paradis sur terre... et le bien-être zéro, nul, les horreurs de l'agonie, l'enfer... Si les deux extrêmes sont faciles à reconnaître, il n'en va pas de même pour un certain nombre de cas litigieux.

Le bien-être peut être appauvri pour deux raisons : la première, parce que l'animal n'a pas réussi à s'adapter, la seconde, parce que, bien qu'il ait pu s'adapter, les efforts qu'il a dû consentir pour y parvenir ont été trop "coûteux". Le tableau 6. 1 schématise les différentes possibilités.

Lorsqu'un animal est mis en présence de conditions environnementales adverses ou défavorables, il essaie d'y faire face en mettant en oeuvre les systèmes dont il dispose.

Faire face avec succès signifie dans ce contexte, s'adapter, c'est-à-dire maintenir ou

rétablir son équilibre corporel et mental.

La gamme des **situations adverses** ou défavorables que peut rencontrer un animal est évidemment très étendue : *un coup donné par un congénère, une blessure, une brûlure, une intervention chirurgicale, une infection virale ou bactérienne, une infestation parasitaire par des larves de dictyocaules, l'ingestion d'un toxique comme strychnine, la faim, la soif, une piqûre d'abeille dans le pharynx, la peur, le bruit continuel, une élévation ou un abaissement de la température, un revêtement glissant du sol, un espace limité, un air trop sec, l'absence de litière, le fait d'être entravé, l'introduction d'un nouvel individu dans le troupeau, la surpopulation, le sevrage précoce, le transport, l'approche d'un prédateur, l'absence de stimulation, l'isolation sociale, une frustration...*

La plupart de ces exemples peuvent être aisément compris. D'autres, notamment les trois derniers, méritent quelques éclaircissements. Dans ces situations, certains besoins de l'animal ne sont pas satisfaits.

Un **besoin** est un déficit auquel l'animal peut remédier en se procurant une ressource particulière dans son environnement ou en répondant à un stimulus particulier, corporel ou environnemental (Fraser & Broom).

A chaque instant, chaque individu a un certain nombre de besoins dont l'importance et l'urgence sont différentes. Ils dépendent principalement des motivations.

La faim induit le besoin de nourriture qui disparaît dès que l'animal trouve des aliments.

La présence d'un prédateur ou l'existence d'un danger mettent l'animal dans un état de besoin auquel il remédie en répondant par la fuite.

Un refroidissement de la température peut induire le besoin d'ingérer des aliments ou celui d'augmenter le comportement locomoteur.

Le prurit entraîne le besoin de se gratter.

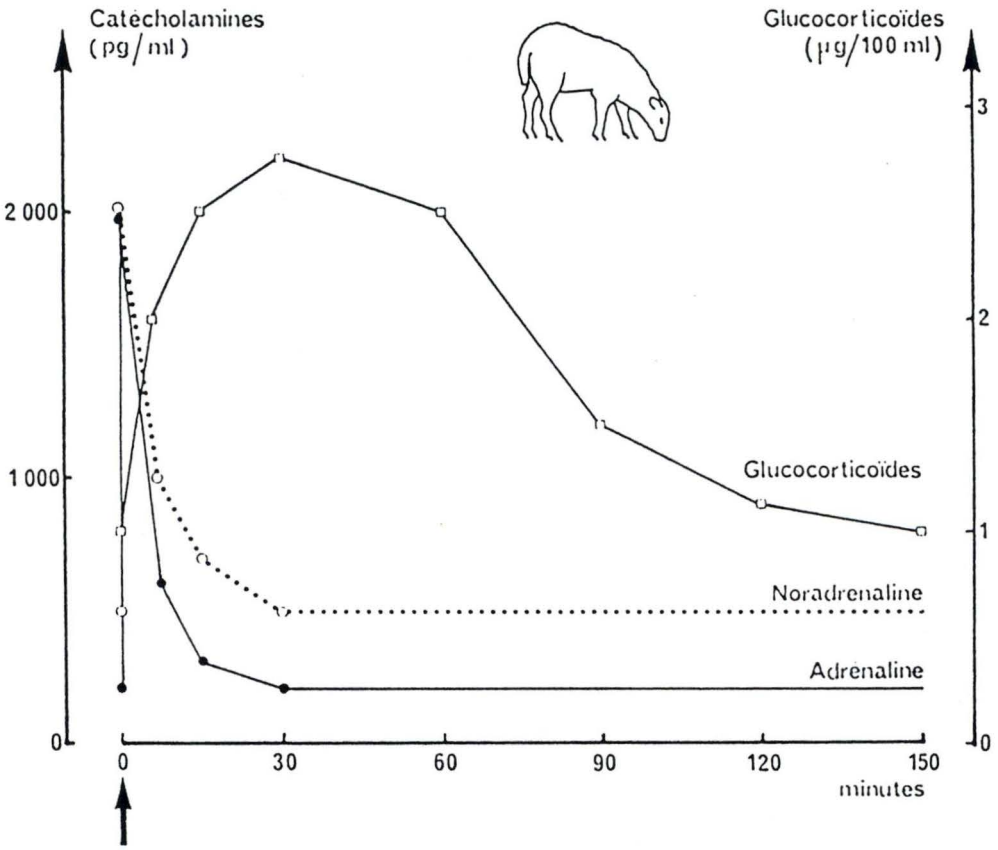
Les besoins d'un animal peuvent donc ne pas être satisfaits parce qu'il ne peut se procurer une ressource - c'est la déprivation - ou parce qu'il ne peut répondre - c'est la frustration.

La **déprivation** est l'absence des stimuli externes correspondant à une motivation particulière.

La **frustration** est l'impossibilité d'accomplir un comportement particulier alors que la motivation et les stimuli sont présents.

Un veau en box est motivé pour interagir socialement avec les veaux des boxes voisins dont il perçoit olfactivement, auditivement et visuellement la présence mais dont il est séparé par des parois de bois. Il est donc frustré.

Les **systèmes** qui peuvent être **activés** pour faire face à une situation adverse sont nombreux : le comportement, le système nerveux, le système immunitaire, l'inflammation, le système endocrinien, les opiacés endogènes, etc... : *s'éloigner d'un congénère suite à un coup, se serrer contre les autres animaux suite à un abaissement de la température, menacer un animal nouveau dans le groupe, rechercher de l'eau pour étancher la soif, retirer la main suite à une brûlure, vomir suite à l'ingestion de strychnine, édifier une immunité suite à une infection, faire une entérite hémorragique en cas de virose, faire un oedème du larynx suite à une piqûre d'abeille, sécréter des endorphines pour s'auto-analgésier suite à l'arrachement d'un membre, faire de la fièvre lors de peste porcine, tousser lors de bronchite vermineuse, trembler de tout le corps suite à une peur subite, développer une stéréotypie suite à une frustration...*



— *Évolution dans le temps des taux circulants de catécholamines et de glucocorticoïdes à la suite d'une agression ménagée telle que l'exposition à un nouvel environnement ou les manipulations accompagnant la tonte chez le mouton.* Noter la brièveté de la latence de la réponse catécholaminergique et le long délai nécessaire pour l'apparition du pic de sécrétion des glucocorticoïdes.

Figure 6. 5 : Taux sanguins des catécholamines et des glucocorticoïdes chez le mouton suite à la tonte (selon Dantzer & Mormède, 1979).

Ces réactions sont **toujours** accompagnées d'une sécrétion rapide et brève d'hormones **catécholamines** par la glande surrénale : l'adrénaline et la noradrénaline (figure 6. 5).

La **glande surrénale** est une glande endocrine située à proximité du rein. C'est à ce voisinage qu'elle doit son nom.

Sa portion interne est la médullo-surrénale. Elle est sous le contrôle du système nerveux neuro-végétatif orthosympathique. Les hormones qu'elle sécrète, l'adrénaline et la noradrénaline, sont appelées catécholamines.

La portion externe de la glande est la cortico-surrénale. Elle est sous le contrôle du lobe antérieur de l'hypophyse qui sécrète à son intention l'hormone adréno-corticotrophique ou ACTH ou corticotrophine. Le cortex surrénalien sécrète notamment des hormones glucocorticoïdes.

Les actions physiologiques des catécholamines sont nombreuses et complexes .

Elles sont destinées à agir dans les situations d'urgence en réduisant l'énergie affectée aux activités habituelles, en mobilisant les réserves et en préparant l'organisme à effectuer à court terme une réponse rapide appelée réponse "fight or flight" (combat ou fuite). Elles augmentent notamment la pression sanguine.

Quand la médullo-surrénale est fréquemment activée, on peut observer l'apparition d'artériosclérose, d'inflammation des reins et de maladies cardiaques.

Les **catécholamines** provoquent l'augmentation de la fréquence et de l'amplitude cardiaques, ce qui entraîne un renouvellement plus rapide du sang; elles provoquent la broncho-dilatation et l'augmentation de l'amplitude respiratoire, ce qui entraîne une meilleure oxygénation du sang; elles font contracter la rate, ce qui entraîne une mobilisation de la réserve de globules rouges; elles mettent en circulation les sucres stockés dans le foie, ce qui entraîne une augmentation de l'énergie disponible pour les muscles; elles ajustent le diamètre des capillaires sanguins, ce qui entraîne un déplacement de la masse sanguine de la peau et des viscères vers les muscles et le cerveau; elles font dilater la pupille, ce qui entraîne une meilleure acuité visuelle.

En outre, lorsque les conditions adverses sont **durables** ou **intenses**, la cortico-surrénale est aussi activée et sécrète des **glucocorticoïdes** (figure 6. 5). Ces hormones sont principalement du cortisol *(cheval, ruminants, homme)* et de la corticostérone *(oiseaux, rongeurs).*

Les glucocorticoïdes activent le métabolisme du glucose pour augmenter le taux plasmatique de ce sucre afin que l'organisme puisse faire face à une demande d'énergie soudaine ou prolongée.

A côté de cela, ils peuvent avoir des conséquences défavorables parce qu'ils sont anti-inflammatoires, anti-cicatrisants et immuno-dépresseurs (voir plus loin).

De plus, chez certaines espèces *(homme, porc),* ils favorisent l'apparition d'ulcères gastriques et intestinaux.

Les **glucocorticoïdes** complètent l'action des catécholamines et activent le catabolisme, c'est-à-dire la destruction de certains tissus afin de libérer de l'énergie et des acides aminés.

La sécrétion des glucocorticoïdes fait partie du **syndrome général d'adaptation** ou **syndrome de Selye**.

Chez l'homme, le syndrôme général d'adaptation se déroule en trois phases : phase d'alarme, phase de résistance et phase d'épuisement. Chez les animaux domestiques, cette chronologie n'a pas été mise en évidence.

La mise en oeuvre des systèmes qui sont activés peut être coûteuse pour l'individu *en termes de dépenses d'énergie, de douleur, d'affaiblissement des autres systèmes de défense...*

Il est possible de mesurer l'effort qu'il doit ainsi consentir. Plus cet effort est important, plus le bien-être est appauvri.

Quelle que soit l'intensité de cet effort, les tentatives d'adaptation peuvent être efficaces ou ne pas être efficaces.

Dans ce dernier cas, les conditions environnementales vont entraîner des conséquences défavorables pour l'individu. On dit qu'il est en état de stress.

Le **stress** est l'état dans lequel se trouve un individu qui, placé face à des conditions défavorables, a mis en oeuvre ses sytèmes d'adaptation sans résultat suffisant; la conséquence de cet état est une diminution de sa "fitness" (voir plus loin).

Le concept de stress est différent de celui de bien-être : lorsque les mécanismes de défense et d'adaptation ont rempli leur mission, il n'y a pas stress mais il peut y avoir un appauvrissement du bien-être; par contre, l'état de stress implique de facto un appauvrissement du bien-être.

Selon la définition énoncée ci-dessus, il ne peut donc y avoir de "bon stress".
Cette définition implique aussi que l'environnement exerce un effet d'une certaine durée et non pas un effet instantané.
Il n'est généralement pas nécessaire d'utiliser le concept de stress lorsqu'une circonstance fortuite agit seule *: accident, épidémie...*

On qualifie parfois de **stressant** (en anglais : stressor) un facteur environnemental provoquant l'état de stress.

Le terme stress vient de l'anglais distress; il est utilisé dans de très nombreux domaines et est défini de différentes manières.
Il peut qualifier une cause, un état ou une réaction...

Pour les ingénieurs qui étudient la résistance des matériaux, un stress est toute force extérieure à un système qui le déplace de son état d'équilibre.

Dans la vie quotidienne, on parle d'un stress comme d'un stimulus ou d'ensemble de stimuli constituant pour l'organisme une agression susceptible de déclencher une réaction de résistance active, cette réaction pouvant être utile, inutile ou nuisible.

Pour les endocrinologues, le concept de stress a été longtemps associé à toute situation produisant l'activation de la glande surrénale.

Ces définitions ne correspondent pas à celle qui est énoncée ci-dessus et qui est celle utilisée pour l'ensemble du cours.

Détection de l'état de stress

Un individu est en état de stress parce qu'il n'a pas réussi à s'adapter à son environnement; il en subit des conséquences défavorables.
Pour détecter l'existence de conséquences défavorables, la méthode la plus adéquate consiste à mettre en évidence une diminution de la "fitness".

La **"biological fitness"** d'un génotype dans un environnement donné peut être mesurée à partir du taux d'accroissement de ce génotype par individu.
Ce taux d'accroissement dépend d'un certain nombre de variables : l'âge de la puberté ou de la première reproduction, l'intervalle entre deux mises-bas successives, le pourcentage de survie des jeunes entre la naissance et leur première reproduction, le pourcentage de survie des adultes entre deux reproductions successives, le nombre de descendants femelles obtenus par reproduction...

> *On comprend aisément que si dans un type d'environnement donné, l'âge de la puberté est retardé ou si les mortalités avant la première reproduction sont nombreuses ou encore si le nombre de jeunes par femelle pubère diminue, la population correspondant à ce génotype diminue ou s'accroît moins vite.*

Fraser & Broom apprécient concrètement une diminution de la "fitness" d'après des paramètres qu'ils regroupent en trois catégories : la mortalité, les retards dans la reproduction et la diminution du nombre des jeunes.

Chez l'homme, le manque de sommeil, un travail dangereux, la perte de son emploi, un divorce sont des circonstances qui prédisposent aux maladies cardiaques. De ce fait, la probabilité de mourir avant d'avoir des enfants augmente. La fitness diminue donc et on peut en déduire que ces conditions sont stressantes.

Chez les animaux sauvages, la mortalité après capture est souvent importante.

Si un rat sauvage est placé dans des conditions telles qu'il ne peut s'échapper du territoire d'un autre rat, il sera l'objet d'attaques intermittentes de la part de ce dernier.
Il peut mourir après quelques heures, même s'il n'a subi aucune blessure.

Dans l'espèce porcine, les transports provoquent jusqu'à 7 % de décès.

Une augmentation des mortalités peut être indirecte lorsque des animaux meurent de maladies infectieuses parce que leur système immunitaire a été déprimé par les glucocorticoïdes sécrétés en réponse à une condition environnementale défavorable.

La température élevée d'un local peut causer une diminution de la conversion alimentaire chez des jeunes animaux dont la croissance est ainsi retardée. Ils commencent à se reproduire plus tard. Cette réduction de la fitness atteste donc que la température trop haute provoque un état de stress.

Si une condition adverse diminue la fertilité ou empêche que les femelles viennent en cycle, le taux d'accroissement de la population sera aussi réduit.

En élevage extensif, les ressources alimentaires peuvent être tellement dispersées à certaines saisons que les animaux doivent utiliser beaucoup d'énergie pour trouver leur subsistance. Cela diminue leur vitesse de croissance et donc reporte à plus tard la reproduction.

Des veaux élevés en isolation ont une croissance normale. Lorsqu'on les regroupe, on constate qu'ils ont des difficultés à interagir normalement entre eux. Cela retarde chez eux l'âge de la première reproduction bien qu'ils soient pubères.

L'introduction d'animaux inconnus dans un troupeau de vaches provoque des interactions agonistiques qui augmentent l'intervalle entre les mises-bas successives.

On a comparé certains paramètres de la reproduction chez des truies en box individuel et chez des truies en parcours extérieur.
Les pourcentages d'animaux en anoestrus ont été respectivement de 17 % et de 6 %.
L'incidence des mammites a été respectivement de 11 % et de 7 %.
Les pourcentages d'accouchements trop longs ont été respectivement de 5 % et de 2 %.
La mortinatalité a été respectivement de 6 % et de 5 %.
La fitness des truies en box est donc moindre que celle des truies vivant à l'extérieur.

Chaque variable doit être étudiée sur une **période** suffisamment **longue** : *quelques mesures isolées du taux de croissance ne sont pas assez significatives.*

Il est nécessaire de mesurer **plusieurs variables** car certaines d'entre elles peuvent ne pas montrer de modification de la fitness.

Dans certaines conditions, les mesures de la croissance montrent des résultats normaux alors que les paramètres liés à la reproduction prouvent le contraire.

Une variable peut attester une **augmentation** de la fitness et être contemporaine d'**une autre** qui atteste une **diminution** de celle-ci.

Lors du rut, les cerfs qui effectuent le plus de saillies sont ceux qui mangent le moins et qui donc perdent le plus de poids.

Chez certaines espèces, l'intervalle séparant deux gestations peut être plus long mais comme il va de pair avec une augmentation du nombre de jeunes, la fitness n'est pas modifiée.

Si, de manière répétitive, on pince la queue d'un rat au moyen d'une pince hémostatique, cet animal augmente sa prise de nourriture et donc son poids. Si on se limite à ce seul critère, on déduit erronément que la fitness est satisfaisante.

Le comportement alimentaire n'est pas le seul système qui est modifié dans ce cas. En fait, c'est le niveau d'activité générale qui est augmenté; cela peut aussi se traduire par un comportement sexuel augmenté, par plus d'interactions agonistiques, par un accroissement de la prise de boisson etc...

Dans certaines circonstances, la fitness des animaux ne peut être mesurée que **par comparaison** ou **par expérimentation**.

Les taureaux des centres d'insémination artificielle ne peuvent être évalués valablement à partir de l'accroissement de leur génotype. Celui-ci peut très bien s'accroître malgré un problème concernant le comportement reproducteur, comme l'absence de libido.

Si des animaux sont abattus avant d'avoir eu la possibilité de se reproduire, la mesure de la fitness doit s'appuyer sur d'autres paramètres que ceux de la reproduction.

Une diminution de fitness constitue un critère rigoureux et significatif du point de vue biologique, permettant d'affirmer que l'individu subit des conséquences défavorables suite aux conditions environnementales auxquelles il a été confronté sans pouvoir s'y adapter avec efficacité et qu'il est donc en état de stress.

La plupart des paramètres qui permettent d'apprécier la fitness sont en fait des mesures des performances zootechniques à long terme des animaux auxquelles un exploitant compétent est attentif.

La mesure de la sécrétion du **cortex surrénalien** a longtemps été considérée comme un critère fiable pour détecter l'état de stress.

Dans un certain nombre de cas, elle constitue un élément d'appréciation intéressant.

Dans d'autres cas cependant, elle est peu fiable pour diverses raisons :

L'activation de la surrénale peut remplir sa fonction et aider effectivement à adapter l'organisme qui ainsi ne subit pas de conséquences défavorables.

Certains comportements entraînent toujours une augmentation du taux des glucocorticoïdes même en l'absence de conditions adverses : *l'accouplement, la recherche de nourriture...*

Dans des circonstances normales, on note des variations importantes au cours de la journée.

Enfin on observe aussi de grandes variations interindividuelles dues notamment à l'âge, à la familiarité avec la situation, à l'influence de l'environnement pendant le jeune âge (voir plus haut, l'expérience précoce).

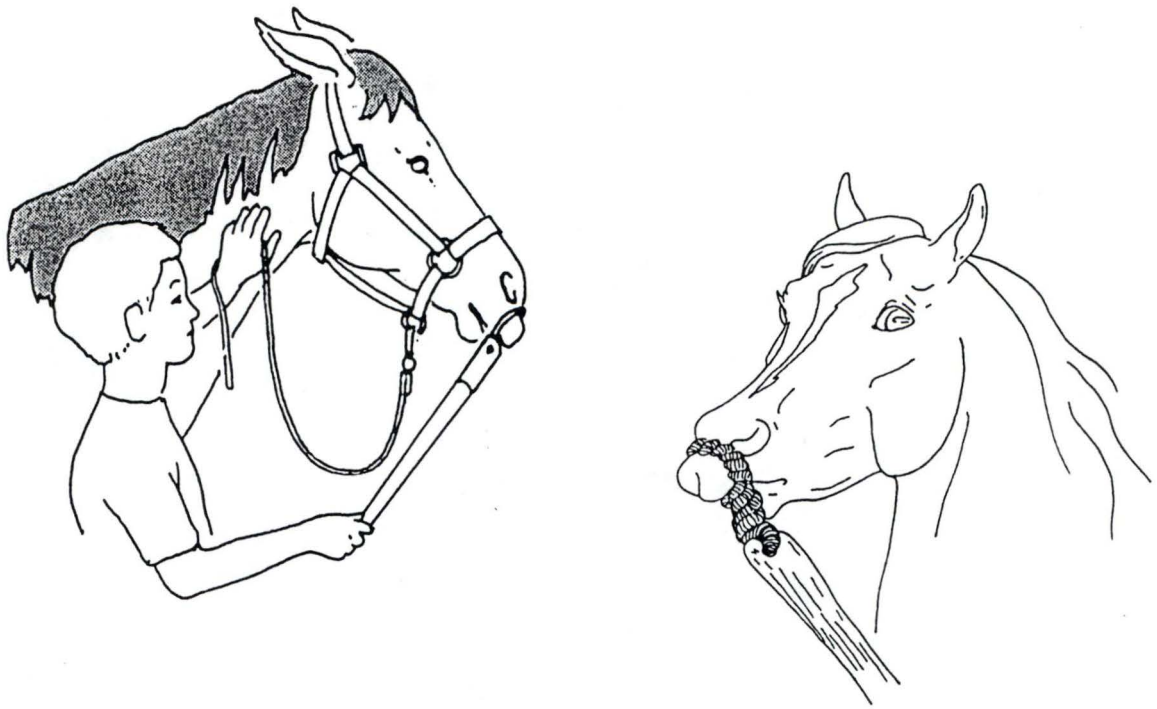


Figure 6. 6 : Tord-nez (à gauche, selon Hart, 1985; à droite, selon Waring, 1983).

Le dosage de la sécrétion des **catécholamines** est également peu fiable car, d'une part, elle est de très courte durée et, d'autre part, le seul fait d'opérer un prélèvement de sang provoque généralement une décharge de ces substances.

L'appréciation du bien-être

Chaque fois que l'état de stress est mis en évidence, le bien-être de l'animal est ipso facto appauvri. Les paramètres de la "**fitness**" peuvent donc être utilisés.

Lorsqu'elle est diminuée, la production des animaux chute à plus ou moins brève échéance. De ce fait, il existe généralement un consensus entre ceux qui exploitent les animaux et ceux que le bien-être préoccupe pour admettre que les conditions dans lesquelles vivent les animaux doivent être modifiées.

En l'absence de stress donc, lorsque la fitness n'est pas diminuée, l'appréciation du bien-être repose sur l'évaluation du "coût" de la mise en oeuvre des systèmes d'adaptation (voir plus haut la définition du bien-être).

Il est nécessaire de ne pas perdre de vue que le bien-être d'un individu à un moment donné et dans un environnement donné s'inscrit dans un continuum. On procède donc par comparaisons avec d'autres situations et on mesure à plusieurs reprises plusieurs paramètres différents.

Le bien-être d'un individu peut être différent de celui d'un autre car chacun d'entre eux peut mettre en oeuvre des stratégies adaptatrices différentes. Les mesures doivent donc être effectuées sur un nombre suffisant de sujets.

L'appréciation du bien-être est l'objet de nombreuses recherches interdisciplinaires car les connaissances sont insuffisantes dans un certain nombre de domaines.

En effet, les systèmes d'adaptation des animaux sont nombreux et plusieurs sont mal connus.

> *Les opiacés endogènes constituent un système d'adaptation dont la découverte est récente; d'autre part, leurs mécanismes d'action ne sont pas complètement élucidés.*
>
> *Lors d'un assaut, un soldat a le bras traversé par une balle; il ne s'en aperçoit que quand la position ennemie est nettoyée.*
>
> *Un surfeur a la moitié de la cuisse arrachée par un requin; il ne ressent qu'un choc et peut nager jusqu'à la côte avant de sentir la douleur.*
>
> *Cette mise en veilleuse des sensations douloureuses a comme fonction biologique de permettre à l'individu de continuer à fuir ou à se défendre en cas de danger et ce, malgré des lésions importantes.*
>
> *Elle est due à une "auto-analgésie" du cerveau par des opiacés endogènes : β endorphine et métenképhalines.*
>
> *L'application du tord-nez (figure 6. 6) permet de maîtriser un cheval difficile. Des recherches récentes ont mis en évidence que l'effet sédatif de ce moyen de contention serait plus lié à une sécrétion d'endorphines qu'à une douleur.*

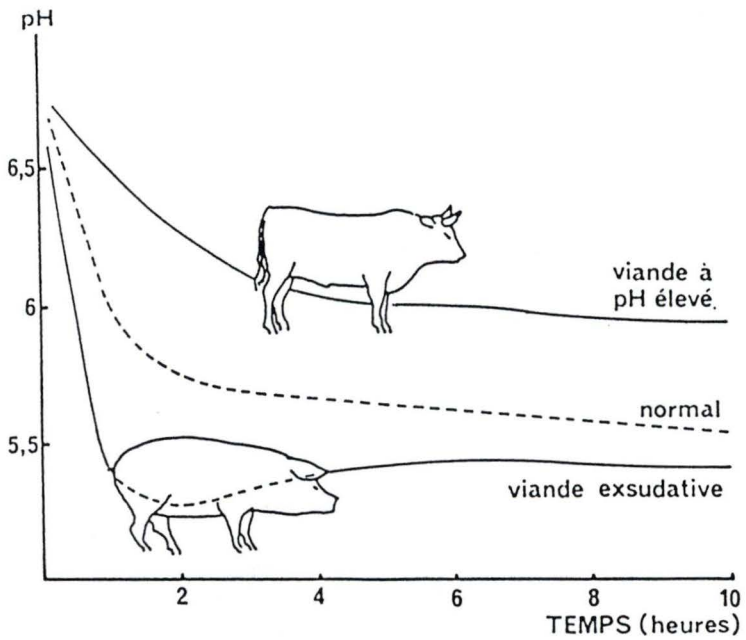
D'autre part, le caractère essentiel des besoins des animaux est sujet à controverses.

Certains se réfèrent au comportement de la souche sauvage en liberté. Ce critère n'est que très partiellement valable parce que, aussi bien dans l'environnement sauvage que dans l'environnement humain, l'animal doit faire face à des conditions défavorables. Or ces conditions sont différentes et, de plus, la sélection a rendu l'animal domestique plus adapté.

Beaucoup d'auteurs considèrent qu'un besoin est essentiel lorsque la motivation correspondante est élevée. Or il est difficile de mesurer cette variable intermédiaire (voir plus haut).

Enfin, dans le domaine des besoins, il faut se situer par rapport à un continuum.

> *Si on se situe dans la partie "exigeante" du continuum, il faut revendiquer la possibilité de s'accoupler pour tous les animaux non castrés...*



— *Évolution du pH de la viande après abattage.* Les viandes exsudatives sont caractérisées par une chute rapide du pH pendant les 45 premières minutes (espèce porcine principalement). Pour les viandes à pH élevé, le pH chute moins rapidement et reste à une valeur ultime élevée (supérieure ou égale à 5,9) en raison de l'épuisement des réserves de glycogène (espèce bovine principalement, mais non exclusivement).

Figure 6. 7 : Evolution du pH de la viande après l'abattage (selon Dantzer & Mormède, 1979).

En ce qui concerne le bien-être humain, il n'y a pas non plus d'accord sur une définition du minimum dont doit disposer toute personne!

Nous étudierons successivement les problèmes de bien-être à court terme et les problèmes de bien-être à long terme.

a) L'évaluation des problèmes de bien-être à court terme

Les problèmes de bien-être à court terme s'observent essentiellement lors des transports, lors des manipulations ou de l'approche de l'homme et à l'occasion de certaines interventions douloureuses.

Un certain nombre d'indicateurs du bien-être peuvent être utilisés dans ces circonstances : le **comportement**, la **fréquence cardiaque**, le taux des **glucocorticoïdes**, la **biochimie musculaire** et les signes de la **douleur**.

En cas de transport ou de manipulation, le schéma général des réactions des animaux est le même que celui qui est adopté en présence d'une stimulation inconnue.
L'animal s'oriente vers l'origine du stimulus. Il suspend les activités en cours *(alimentation, grooming...)* et se prépare à fuir, à se dissimuler ou à se défendre.

Lorsqu'une personne pénètre dans un poulailler, les volailles s'entassent les unes sur les autres dans un coin du local.

Du point de vue de la physiologie, on observe un arrêt de la digestion, une activation de la surrénale, une tachycardie (qui suit une brève bradycardie initiale) et une augmentation de la fréquence respiratoire.

La fréquence cardiaque normale d'un veau est de 90 battements par minute.
Quand une personne entre dans son enclos, elle passe à 135 et lorsqu'on l'immobilise, elle est de 145.

La fréquence cardiaque d'un mouton augmente de 20 % si on l'isole de ses congénères.
S'il est introduit dans un troupeau inconnu, elle augmente de 30 % pendant les trente premières minutes.
Si un homme se dirige vers lui, elle augmente de 50%.
S'il est approché par un homme accompagné d'un chien, elle augmente de 84 %.

Lors des transports, le taux du cortisol dans le sang augmente chez les veaux tandis que le taux du glucose sanguin diminue.

Chez la poule, le taux normal de cortisol plasmatique est de 1,3 ng/ml.
Après un trajet en camion de 2 heures, en été (20°), le taux est de 4,5 ng/ml.
Après un trajet en camion de 4 heures, en été (20°), le taux est de 5,5 ng/ml.
Après un trajet en camion de 2 heures, en hiver (2°), le taux est de 3,9 ng/ml.
Après un trajet en camion de 4 heures, en hiver (2°), le taux est de 6,2 ng/ml.; en outre, on observe une augmentation des taux plasmatiques des acides gras et du cholestérol et une diminution du taux du glucose.

Chez des animaux qui dépensent beaucoup d'énergie avant d'être abattus, par exemple, lors de regroupements de taureaux qui ne se connaissent pas, les réserves en glycogène musculaire peuvent être épuisées (figure 6. 7). Après la mort, ce glycogène se transforme normalement en acide lactique qui fait diminuer le pH de la viande. Si la quantité de glycogène est insuffisante, le pH reste trop élevé.
La rigidité cadavérique se produit précocement.

La viande devient dure, sèche et de teinte sombre (viande "DFD" : dark, firm, dry). Elle se conserve moins bien.

Ce signe atteste l'appauvrissement du bien-être; il est souvent accompagné d'hématomes et de blessures.

Si les conditions des animaux avant l'abattage sont défavorables, par exemple, pour des porcs soumis à des transports de longue durée, le métabolisme du glycogène musculaire est perturbé (figure 6. 7). La glycolyse est trop rapide et une quantité d'acide lactique trop importante est fabriquée, ce qui fait chuter le pH très rapidement après la mort. Cela diminue la capacité des protéines musculaires à fixer l'eau. Celle-ci s'écoule de certaines masses musculaires ou de la carcasse entière.

La viande devient pâle, molle et suintante (viande "PSE" : pale, soft, exudative) et perd ainsi une partie de sa valeur commerciale - en français, on écrit exsudatif et en anglais, exudative -.

Il est souvent nécessaire d'utiliser **plusieurs** critères différents.

Pour les volailles d'une race, les manipulations entraînent une forte hausse du cortisol plasmatique; chez celles appartenant à une autre race, cette hausse est beaucoup plus faible.

Lorsqu'on approche des volailles, celles appartenant à une première race s'enfuient et présentent une tachycardie modérée et brève.

Celles appartenant à une autre race s'immobilisent et présentent une tachycardie intense et de longue durée.

La reconnaissance de la douleur mérite plus d'explication que les autres indices. La **douleur** est une sensation subjective très aversive dont le point de départ est constitué notamment par des récepteurs particuliers appelés nocicepteurs et principalement véhiculée par des voies nerveuses qui lui sont propres.

A l'encontre de l'homme, les animaux expriment rarement leur douleur par des cris ou des gémissements.

Ces vocalisations ont une fonction adaptatrice lorsque les congénères ou les parents sont susceptibles de porter secours à celui qui émet. C'est le cas pour l'homme et les primates sociaux; c'est aussi le cas pour certains jeunes animaux.

Par contre, pour beaucoup d'espèces vulnérables aux prédateurs *(ongulés, par exemple)*, l'extériorisation de la douleur ne présente pas d'avantages; au contraire, les vocalises attirent l'attention des prédateurs.

L'étude du système nerveux montre que, chez les animaux, la physiologie de la douleur est fort similaire à celle de l'homme.

Pour apprécier leur capacité à éprouver de la douleur lors de certaines interventions, on recherche l'existence des récepteurs spécialisés et leur nombre.

Le débecquage est une intervention destinée à prévenir un comportement anormal chez les poules, le picage. Elle consiste à couper l'extrémité distale du bec supérieur.

Des études histologiques ont montré que le bec des poules est très riche en nocicepteurs.

De plus, après cette intervention, on observe l'apparition de névromes similaires à ceux qui surviennent chez l'homme après une amputation. Ces névromes sont douloureux.

Enfin, durant les semaines qui suivent le débecquage, on note une augmentation du taux des glucocorticoïdes.

Ces différents indices laissent supposer que cette intervention est très

douloureuse.

La détection de la douleur chez les animaux repose principalement sur l'observation de certains comportements : *la diminution de la prise de nourriture, les vomissements, la disparition du grooming, certaines postures et certains mouvements, les grincements des dents (ruminants), des coups de pied au ventre (cheval), une position en pingouin (poule), la disparition de tout mouvement (porc), le fait de s'isoler du troupeau (toutes les espèces)...*

Pour éviter que la viande ne présente une odeur qui la rendrait impropre à la consommation, les porcs mâles sont castrés à l'âge de quatre semaines. Cette opération est effectuée sans anesthésie.

Lors de l'intervention, ils poussent des cris qui diffèrent des cris habituels par leur intensité et par leur fréquence.

Si on compare le comportement des porcs après castration avec celui des truies du même âge, on observe de nombreuses différences : ils sont moins actifs, présentent des tremblements musculaires et des glissades, ils vomissent, mettent plus de temps pour se coucher... Ces modifications durent généralement une semaine.

Tous ces signes suggèrent qu'il est raisonnable de penser que ces animaux ressentent une douleur sérieuse durant plusieurs jours.

b) l'évaluation des problèmes de bien-être à long terme

Les problèmes de bien-être à long terme concernent l'habitat et les méthodes d'élevage.

Les truies d'élevage qui sont en gestation sont hébergées en cages individuelles ou maintenues attachées.

Ces animaux ne peuvent interagir avec leurs congénères ni fouir le sol à la recherche de nourriture. Ils urinent et défèquent sous eux.

De plus, un certain nombre d'entre eux présentent des blessures et des hématomes dus à des glissades.

Les indices utilisés sont l'activité de la surrénale, les modifications de comportement, l'apparition de comportements anormaux, l'utilisation de situations de choix et l'emploi du conditionnement opérant.

Comme pour le bien-être à court terme, l'évaluation de l'**activité surrénalienne** par le dosage des glucocorticoïdes plasmatiques fournit des éléments d'appréciation à condition de tenir compte des réserves déjà formulées plus haut.

Chez les taureaux en stabulation libre, le taux sanguin de cortisol présente au cours de la journée des pics à certaines heures.

Chez des taureaux entravés, on observe des pics aux mêmes heures, mais ils sont plus élevés.

Une méthode indirecte pour mesurer l'activité surrénalienne consiste à injecter de l'ACTH. Si la sécrétion de cortisol qui s'ensuit est maximale, cela signifie que la glande est souvent sollicitée.

Enfin, l'activation fréquente du cortex surrénalien a des effets immuno-dépresseurs (voir plus haut) qui peuvent être mesurés : *diminution du nombre des lymphocytes T, diminution de la production d'anticorps suite à l'injection expérimentale d'un antigène...*

Lorsque le bien-être est appauvri, le **comportement** peut subir différentes modifications.

Certains comportements sont produits moins fréquemment ou avec retard.

Sur sol glissant, les bovins mettent en moyenne vingt minutes pour se coucher, après avoir fait de nombreuses tentatives infructueuses.

Certaines conditions d'élevage entraînent l'incapacité à effectuer certains comportements.

Des veaux élevés en isolement sont incapables d'interagir socialement avec des congénères lorsqu'ils sont regroupés.

L'apparition de **comportements anormaux** (voir plus loin) particulièrement les stéréotypies, est considérée comme un des indices fiables de l'insuffisance du bien-être.

Le comportement reproducteur de la poule comprend la construction d'un nid.
Les poules pondeuses élevées en batterie n'ont ni les matériaux ni l'espace suffisants pour faire un nid.
Avant l'oviposition, les poules de la race White Leghorn présentent une stéréotypie (voir plus loin) consistant en des mouvements incessants de va-et-vient.
La ponte peut être retardée et, dans certains cas, le plumage des oiseaux se déteriore par les frottements contre les parois de la batterie.
Des poules d'une souche hybride, dans les mêmes conditions, effectuent des mouvements de construction du nid à vide : elles font comme si elles ramassaient des brindilles.

Le comportement de toilette chez la volaille comprend les bains de poussière.
En batterie, les oiseaux ne peuvent l'effectuer car ils sont sur du grillage et ne disposent pas du substrat nécessaire.
On observe cependant qu'ils produisent les mouvements du comportement de bain de poussière à vide ou bien dans leur aliment.

Des bovins sur caillebotis effectuent les mouvements du coucher et du relever d'une manière anormale.
En effet, ils se couchent en repliant d'abord les membres postérieurs alors que ce sont normalement les membres antérieurs qui sont fléchis en premier lieu.

Des truies élevées en isolement ne réagissent pas face à une personne inconnue ni lorsque de l'eau leur est versée sur le dos.
Cette absence de réaction devant des stimulations qui normalement provoquent une réponse, a été appelée apathie par van Putten.

Certains comportements anormaux, outre le fait qu'ils reflètent des problèmes chez ceux qui les produisent, provoquent des dépenses d'énergie et/ou entraînent des lésions ou des maladies.

Un cheval qui effectue de la lignophagie peut développer une obstruction intestinale.

Certains sont nuisibles pour leurs congénères par les lésions qu'ils provoquent *: picage chez la volaille, caudophagie chez le porc, tétée de l'ombilic chez le veau...*

Les **choix** effectués par les animaux informent sur les situations qui leur apportent un meilleur bien-être et dans quel ordre de priorité leurs besoins doivent être satisfaits.

La simple observation d'animaux dans un environnement où les stimuli sont nombreux et variés et où diverses activités peuvent être menées, donne des indications intéresantes sur les stimulations et les comportements auxquels les sujets accordent la plus grande partie de leur temps.

Divers auteurs, dont Stolba, Wood-Gush et Hutton, ont étudié des porcs en milieu semi-naturel. Ils ont observé les patrons-moteurs et la manière dont les animaux utilisaient leur environnement.

Un groupe de sujets de race Large White, formé de plusieurs truies, d'un verrat adulte et d'un verrat sub-adulte, nés et élevés en système intensif, est placé dans un vaste enclos comprenant des grands arbres, des buissons, une partie marécageuse et un ruisseau.

La plupart des activités des porcs se déroulent en bordure des zones boisées et broussailleuses.

Durant la nuit, ils occupent des nids communautaires. Ceux-ci présentent tous certaines particularités : des parois élevées du côté des vents dominants et une ouverture offrant un bon champ de vision à un animal couché. Ces nids sont situés à une distance importante des endroits de nourrissage. A la fin de la journée, les adultes améliorent, perfectionnent ou réarrangent leurs nids.

Le matin, les porcs s'éloignent d'au moins sept mètres avant d'uriner ou de déféquer. Les défécations sont toujours effectuées sur des petits sentiers ménagés entre les buissons.

Les animaux marquent fréquemment les arbres et ce comportement fait l'objet de facilitation sociale.

Les porcs, bien qu'en petit nombre, ont formé entre eux des associations préférentielles. Lorsqu'on a introduit des nouveaux animaux, il a fallu beaucoup de temps avant qu'ils ne soient intégrés au groupe.

Les truies en gestation choisissent un endroit éloigné du nid communautaire pour bâtir un nid. La construction de celui-ci implique le transport de matériaux divers, comme des troncs d'arbre par exemple, parfois sur de très longues distances (plusieurs kilomètres).

Après l'accouchement, la mère interdit l'accès de son nid à tous les autres porcs pendant plusieurs jours. Par après, elle tolère parfois la compagnie d'une truie suitée avec laquelle elle a établi des relations préférentielles.

Les deux portées se mélangent alors dans le nid mais chaque porcelet ne tète que sa mère, contrairement à ce qui est observé en élevage industriel.

Le sevrage se produit à l'initiative des jeunes vers l'âge de quinze semaines.

Les truies reviennent en chaleurs durant la lactation.

Les tests de préférence placent les animaux devant un choix entre deux types d'environnements. Celui qui est retenu est supposé être celui qui apporte la plus grande chance de survie et le plus grand bien-être.

Lorsque des porcelets ont le choix, ils préfèrent se coucher sur du béton ou du plastique que sur du treillis métallique.

Ils préfèrent un enclos muni d'un récipient rempli de paille à un enclos qui en est dépourvu.

Des poules préfèrent une cage de grande dimension à une batterie.

Des poules préfèrent une petite cage munie de litière à une cage plus grande dépourvue de litière.

Les tests de préférence présentent toutefois un certain nombre d'inconvénients.

Les habitudes antérieures peuvent influencer le choix.

Des poules préalablement élevées en batterie préfèrent celle-ci à une cage à sol plein couvert d'une litière.

Les résultats peuvent dépendre de la méthodologie expérimentale utilisée.

On dispose de deux lots de poules pondeuses. Le premier lot a vécu en batterie; le second lot a vécu sur litière.

Chaque oiseau est placé dans un couloir conduisant d'un côté à une batterie et de l'autre côté à une cage avec litière.

Lorsque la poule est entrée dans l'une ou l'autre cage, elle y est maintenue durant huit heures.

L'expérience est répétée plusieurs jours.

A la fin, toutes les poules, même celles qui ont vécu en batterie, choisissent la cage avec litière.

Dans la plupart des cas, l'animal retient l'environnement qui lui est favorable à long terme.

Dans d'autres cas, cependant, il préfère une solution qui diminue sa fitness et / ou qui est désavantageuse au plan médical*: l'hyperphagie conduit à l'obésité qui diminue le nombre de jeunes.*

Les poules préfèrent un sol en terre couverte de paille à un treillis métallique. Ce sol augmente la probabilité d'infestation par les coccidies. Il faut donc ajouter des coccidiostatiques à l'aliment.

Ces substances, comme tous les médicaments, présentent une certaine toxicité.

De plus, cela entraîne la présence dans les oeufs de résidus pouvant être nocifs pour les consommateurs.

Les hommes font des erreurs semblables bien qu'ils soient informés des suites de leurs choix, les fumeurs et les alcooliques par exemple.

La situation qui n'est pas choisie par l'animal n'est pas nécessairement une situation où son bien-être est appauvri.

Un chien préférera sûrement un morceau de boeuf frais à un aliment industriel déshydraté et bon marché bien que chacun des deux plats lui apporte tous les nutriments nécessaires.

Enfin, les tests de préférence simples ne permettent pas d'apprécier dans quelle mesure l'animal préfère un environnement plutôt qu'un autre.

Des expériences plus élaborées peuvent donner des éléments de réponse à cette question.

On sait que le porc est un animal qui recherche les contacts avec ses congénères.

Des truies sont confrontées à deux choix : un enclos dont le sol est en terre et un enclos dont le sol est en béton mais qui est voisin d'un autre occupé par un congénère.

Le choix se porte sur celui en terre. On peut donc conclure que la qualité du sol a une grande importance car l'animal est prêt à lui sacrifier le contact social.

Par contre, les truies préfèrent une litière en copeaux de bois à une litière en paille si elles peuvent être en contact avec d'autres animaux alors que, lorsque cette possibilité n'existe pas, elles choisissent la paille.

On peut apprendre aux animaux, par **conditionnement opérant,** à modifier eux-mêmes certains paramètres de leur environnement en poussant sur des leviers ou des boutons ou en picorant un disque... (voir plus haut, les expériences de Baldwin).

Cela permet de savoir quel est le milieu le plus susceptible de satisfaire à leurs besoins et de leur apporter le plus grand bien-être puisqu'ils peuvent adapter les conditions de leur milieu : *la luminosité, la température, l'humidité, la ventilation, l'espace...*

Se basant sur les mêmes techniques opérantes, des protocoles expérimentaux ont été établis afin de mieux connaître leurs priorités.

L'idée est de faire "travailler" les animaux afin d'obtenir la satisfaction d'un besoin ou pour se soustraire à un environnement aversif et de comparer dans quelle mesure ils sont disposés à travailler pour chacun de ces buts.

Quand un animal travaille beaucoup pour quelque chose, on en déduit que cette chose est importante pour lui.

Certains auteurs, comme R. Dawkins, rapprochent cette démarche de la théorie économique de l'élasticité de la demande.

Certains biens sont l'objet d'une demande qui diminue si le prix augmente (demande élastique), *exemple: des vacances dans un hôtel 5 étoiles*; par contre, d'autres biens sont l'objet d'une demande constante indépendante du prix à payer (demande inélastique), *exemple: le pain.*

Le but de la méthode est de trouver quelles sont les demandes inélastiques des animaux.

Une cage de Skinner d'un modèle particulièrement ingénieux a été mise au point par des chercheurs de l'INRA.

Le but est de savoir dans quelle mesure il est important pour des poules de pouvoir vivre dans une plus grande cage.

La cage est munie d'une paroi mobile qui de manière permanente, se déplace lentement en réduisant l'espace disponible.

La poule a la possibilité, en picorant un disque, d'agir sur le mécanisme de telle sorte que la paroi revienne à sa position de départ. Elle peut donc augmenter l'espace dont elle dispose.

D'autre part, la poule peut obtenir de la nourriture en picorant un autre disque,

Il est donc possible de savoir dans quelle mesure l'animal est disposé à picorer pour augmenter son espace et de comparer cet effort avec celui qu'il fournit pour recevoir de l'aliment.

Les observations ont révélé que les poules picorent volontiers pour obtenir des graines; par contre, elles picorent dix fois moins pour agrandir leur espace disponible.

Conclusions

L'appréciation du bien-être animal fait l'objet d'une **approche multidisciplinaire**. Des critères zootechniques *(mesure de la fitness...)*, physiologiques *(fréquence cardiaque, dosages hormonaux...)* et éthologiques *(tests de préférence, stéréotypies...)* doivent être utilisés à plusieurs reprises sur un nombre de sujets suffisant.

Elle se heurte à un certain nombre de **difficultés**. On a vu que beaucoup de critères utilisables présentent des limitations. Le caractère essentiel des besoins des animaux n'est pas aisé à évaluer. Certains systèmes d'adaptation ne sont pas bien connus *: les opiacés endogènes, les stéréotypies (voir plus loin)...* Enfin, pour certains critères, il est très difficile de situer la limite de l'acceptable et du non acceptable.

La plupart des auteurs sont d'accord pour reconnaître que la présence de stéréotypies constitue l'indice d'un appauvrissement non négligeable du bien-être. Pour d'autres comportements anormaux, les avis sont plus partagés.

Déterminer si une diminution du bien-être est utile ou inutile et dans quelle mesure un bien-être appauvri est compatible avec le degré d'utilité est du ressort de la **morale** et de la décision du législateur.

S'il appartient au chercheur de mesurer le niveau du bien-être, il ne lui appartient pas de prendre position en tant que tel; la Science en effet est informative et non normative.

Apprécier où finit le "bon usage" des animaux et où commence l'abus est un jugement de valeur qui dépend de la conception que l'homme se fait de la relation homme-animal.

Cette conception varie suivant les opinions philosophiques et religieuses, selon le contexte historique et selon les différentes cultures.

Elle doit prendre en compte des considérations sociales, diététiques, hygiéniques, économiques etc...

Il est **évident** pour toute personne de bon sens qu'il faut rejeter des faits tels que la cruauté gratuite, la légèreté, la négligence ou l'incompétence (à la ferme, au laboratoire, à l'abattoir, lors des transports), l'utilisation

de techniques d'élevage manifestement mal conçues et occasionnant chez l'animal des blessures, des maladies ou un inconfort si grand que ses productions diminuent.

Des exploitants agricoles formés, informés et motivés sont une garantie de meilleur bien-être pour les animaux. En élevage, le **facteur humain** a en effet une grande importance.

Une étude a montré que le taux de mortalité dans les élevages de veaux dépend du type de personnel qui travaille dans l'exploitation.

Ce taux est de 9 % si ce sont des ouvriers agricoles, de 2,5 % si c'est l'exploitant lui-même et de 1,4 % si c'est son épouse (Nicks & Dechamps).

Dans toute une série de circonstances, par contre, la décision est **moins facile**; c'est notamment le cas où bien-être animal et rentabilité ne vont pas de pair.

Un manque de bien-être peut être tel qu'un certain pourcentage des animaux meurent; la méthode d'élevage permet cependant tellement d'économies de main-d'oeuvre, de locaux et de matériel que les pertes dues aux mortalités sont largement compensées.

La Société est donc confrontée à de nombreuses questions; doit-on

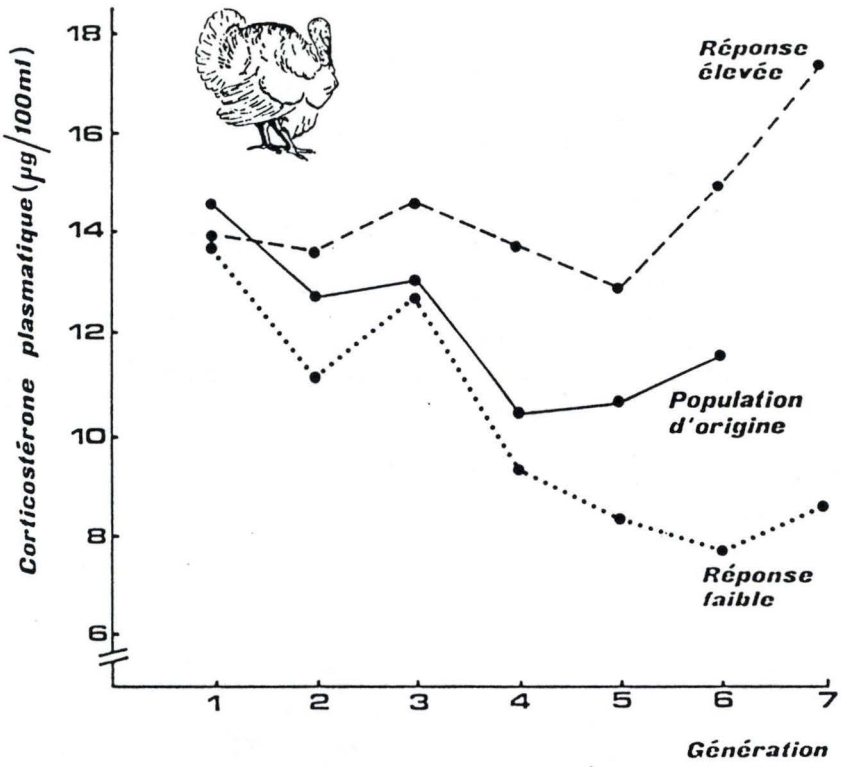
- renoncer à certains tests sur animaux de laboratoire et donc abandonner certains médicaments et cosmétiques ou prendre le risque de les utiliser sur l'homme sans effectuer tous les contrôles préalables?
- renoncer à certaines productions telles le veau blanc parce que cet animal est anémique par carence en fer ou le foie gras parce qu'il est obtenu par gavage?
- renoncer à l'utilisation des poisons pour détruire les rats?
- renoncer à certains loisirs et à certaines manifestations traditionnelles *(la chasse, la pêche, le tir aux pigeons, la tauromachie)?*
- renoncer à certaines techniques d'exploitation contraignantes pour l'animal, mais rentables et, de ce fait, augmenter les prix des productions animales? En d'autres termes, pour que le cheptel soit constitué d'animaux pouvant bénéficier d'un plus grand bien-être, faut-il manger moins d'oeufs, moins de viande, moins de fromage, etc... ou, en dernière analyse, faut-il, pour atteindre le même objectif, augmenter le prix de ces productions et donc en priver les couches sociales les moins favorisées?

Ecoutons une des conclusions de Borrel déjà cité au début de ce chapitre : "... Nous n'aborderons à nouveau le problème de l'élevage intensif que pour dénoncer le "terrorisme psychologique" (Professeur Truhaut) et le "terrorisme alimentaire" (Professeur Ferrando) qui sont à la base du déchaînement de certains journalistes contre ce qu'ils appellent l'"élevage concentrationnaire". Les agriculteurs, éleveurs, professionnels de l'élevage et de l'alimentation et les vétérinaires sont scandalisés, écoeurés par ces articles à sensation ou ces scénarios pour films d'épouvante qui font table rase d'un siècle d'efforts zootechniques destinés à contribuer à nourrir plus convenablement au moins une partie de l'humanité et à aider l'autre à en obtenir autant. Un Prix Nobel de physique peut être un fin gastronome, il n'est pas forcément compétent en matière de "bonheur" des animaux. En créant la bombe atomique, les physiciens n'ont-ils pas résumé en quelques secondes ce que pourraient représenter de dégâts pendant des millénaires les "écarts" ou les "erreurs" des techniques d"élevage de la terre entière! Qu'ils maîtrisent leurs particules et nous maîtriserons l'élevage. Le "bonheur" d'un paysan des Cévennes ou d'un mineur de fond il y a un siècle, c'était du lard dans la soupe une fois par semaine et de la viande une fois par mois. Et la "poule au pot" du roi Henri, qui a mis quatre siècles à tomber dans les assiettes de nos compatriotes, nos zootechniciens sont en passe de l'offrir à tous les pays en voie de développement pour peu que les "physiciens" et les politiciens ne se mêlent plus de donner la priorité à l'industrie sur l'agriculture et l'élevage, chez des peuples de paysans. Qu'est-ce que le "bonheur" de la poule pondeuse quand un million d'oeufs de plus par jour sauverait un million d'enfants affamés.

Pour ma part, tant qu'on ne m'aura pas démontré la supériorité quantitative et qualitative actuelle des protéines du soja, du plancton, des algues, du krill antarctique et des protéines résultant de la bioindustrie, je ferai confiance aux zootechniciens, aux agronomes, aux vétérinaires et aux éleveurs pour que ne se creuse pas davantage l'énorme déficit alimentaire qui menace l'humanité tout entière..."

Des **recherches** en Ethologie appliquée et en Génétique ont pour but de trouver les souches d'animaux et les environnements susceptibles d'assurer un compromis optimal entre le bien-être et le niveau de production. C'est d'ailleurs ainsi que se poursuit le processus de domestication commencé il y a plus de 10.000 ans.

Il est indispensable, pour que ces travaux puissent se poursuivre, que la législation ne soit pas contraignante au point d'imposer des normes peut-être justifiées dans les conditions actuelles mais qui seraient inutiles et/ou coûteuses si des solutions sont trouvées.



– *Effets de la sélection sur la réponse cortico-surrénalienne à une exposition aiguë au froid* (4 h à 4 °C) *de dindons âgés de 4 semaines* (d'après BROWN et NESTOR, 1973). L'héritabilité est de 0,17 pour la lignée présentant une réponse élevée et de 0,36 pour la lignée à réponse faible.

Figure 6. 8 : Sélection de dindons moins sensibles au froid (selon Dantzer & Mormède, 1979).

Une lignée de dindons a été sélectionnée qui, par rapport à la population d'origine, présente une sécrétion cortico-surrénalienne plus faible face à des conditions thermiques défavorables (figure 6. 8).

En élevage intensif, on a observé chez ces animaux un poids plus élevé, une augmentation de la quantité d'oeufs pondus et un taux de mortalité plus faible.

Outre les questions générales développées ci-dessus, les vétérinaires ruraux peuvent être individuellement confrontés à des problèmes d'éthique où le bien-être d'un **animal particulier** est mis en opposition avec les réalités économiques.

Lorsqu'un animal de ferme est malade, son bien-être est, de toute évidence, appauvri.

L'exploitant fait alors appel à un praticien qui pose un diagnostic et propose des mesures préventives mettant le troupeau à l'abri de cette pathologie.

Ces mesures n'améliorent pas l'état de l'animal malade qui requiert un traitement curatif individuel.

Généralement, le coût de ce traitement ne sera pas récupéré totalement en terme de gain de production; aussi, l'exploitant s'oppose-t-il souvent à son application.

III. LES COMPORTEMENTS ANORMAUX CHEZ LES ANIMAUX DE RENTE

Définition

Dans un sens très large - mais nous verrons vite qu'il faut préciser cette définition - on peut considérer un comportement **anormal** comme un comportement qui n'est pas observé chez la majorité des individus d'une espèce.

Cela suppose une connaissance précise et complète de l'éthogramme de l'espèce concernée et de la fréquence et de l'intensité des comportements produits, en acceptant une plage de variation.

Un comportement anormal peut être ou non le résultat d'un trouble organique ou physiologique.

Lorsqu'un comportement anormal est le résultat du trouble d'un organe ou de son fonctionnement, il constitue un **symptôme** de maladie. Il fait partie du tableau clinique, au même titre que d'autres signes *: la hausse de la température corporelle, la coloration ictérique des muqueuses, la tachycardie....*

Le cheval souffrant de coliques de l'intestin grêle tourne de façon insistante la tête vers le flanc gauche.

Le chien atteint de la forme nerveuse de maladie de Carré présente le syndrome d'auto-mutilation.

La vache souffrant de péritonite étend la tête sur l'encolure d'une manière tellement typique que les cliniciens disent qu'elle fait le "geste de l'astronome".

Un ruminant carencé en sodium présente du pica, lèche les murs et absorbe de la terre.

Un carnivore atteint de rage agresse les hommes sans peur.

Si le comportement anormal ne peut être attribué à un trouble organique ou physiologique, il s'agit d'un **comportement anormal** proprement dit. C'est ce type de comportement qui fait l'objet de ce qui suit.

Fraser & Broom considèrent qu'un comportement est anormal lorsqu'il diffère soit dans sa modalité d'éxécution, soit dans sa fréquence ou son intensité, soit dans son contexte d'apparition de ce qui est observé chez la plupart des individus placés dans un environnement

permettant l'expression complète des comportements de l'espèce.

Pour Hart, un comportement est anormal s'il est effectué par une minorité d'individu; s'il n'est pas provoqué par une maladie, n'est pas adaptatif au sens de l'évolution et n'est pas maintenu par un renforcement quelconque ni lié à un événement survenu durant l'expérience précoce.

Causes et fonctions

Dans la plupart des cas, un comportement anormal est une des expressions possibles de l'inadéquation entre un individu et son environnement.

Par ce comportement, l'animal tente de faire face à un élément défavorable de son environnement.

Cette tentative est généralement inefficace; elle peut être nuisible pour l'animal lui-même ou pour les congénères; elle peut aussi avoir une certaine fonction (voir plus loin les stéréotypies). Dans ce domaine beaucoup reste à découvrir.

Chez le cheval, le tic de l'aérophagie engendre une usure anormale des incisives et provoque une dilatation de l'estomac qui réduit l'ingestion des aliments et prédispose aux coliques.

Il est possible de produire expérimentalement des comportements anormaux dans différentes circonstances : les situations de conflit, la déprivation et la frustration.

Un certain nombre d'entre eux peuvent être interprétés comme des activités à vide, des mouvements d'intention, des activités de substitution ou des activités de déplacement (voir plus haut le comportement inné).

Des veaux qui ruminent alors que leur bouche est vide et des poules qui construisent un nid sans en avoir les matériaux ou qui couvent avant d'avoir pondu effectuent des activités à vide.

Chez les porcs et les bovins, les mouvements du coucher sont précédés par un flairage du sol. Sur caillebotis, certains animaux effectuent ce mouvement d'intention de manière répétitive et prolongée sans se coucher.

Des poules qui effectuent des mouvements d'arpentage le long des parois de leur cage produisent le mouvement d'intention de la fuite.

Le frottement stéréotypé de la base de la queue sur un support est un mouvement de grooming constituant une activité de substitution chez le cheval.

Les porcelets élevés sur béton n'ont pas la possibilité de fouir le sol. Ils redirigent ce patron-moteur vers la queue ou les oreilles des congénères. A un âge plus avancé, ce comportement anormal peut se transformer en caudophagie.

Un certain nombre de comportements anormaux apparaissent dans certaines conditions environnementales particulières et ne se produisent plus si elles disparaissent.

Des taureaux à l'engrais se couchent et se lèvent selon une séquence motrice particulière s'ils sont élevés sur treillis ou sur caillebotis (voir plus haut).
Si on les place sur sol plein, ils effectuent la séquence motrice de manière normale, même en l'absence de litière.

Des veaux nourris avec un aliment qui ne contient pas de fourrage grossier présentent un comportement anormal consistant à effectuer les mouvements de la rumination à vide, c'est-à-dire sans rien dans la bouche.

Certaines techniques d'élevage ont recours au sevrage précoce des porcelets.
On observe dans ce cas que les animaux tètent les oreilles, la queue ou le

prépuce de leurs congénères. A un âge plus avancé, ce comportement anormal peut se transformer en cannibalisme.

Une stéréotypie consistant en des hochements de la tête apparaît chez la volaille lorsqu'une personne est présente.
Ce comportement anormal est plus fréquent chez les Rhode Island Red que chez les White Leghorn.

Pour d'autres comportements anormaux, l'origine est beaucoup moins claire et il n'est pas évident d'établir une liaison directe avec les conditions du milieu ni de leur attribuer une fonction.

On n'a pas pu produire expérimentalement la caudophagie chez le porc.

Des anomalies comportementales n'apparaissent que si plusieurs causes agissent ensemble; chacune de celles-ci, si elle est seule présente, n'engendre pas de troubles.

L'absence de taureau induit des chaleurs silencieuses dans un troupeau de vaches laitières mal nourries.
Si ces femelles sont dans de bonnes conditions alimentaires et hygiéniques, l'absence de mâle ne produit pas d'effet.

Un animal peut acquérir un comportement anormal par l'imitation d'un congénère.

Un poulain dont la mère présente le tic de l'aérophagie a plus de chances de devenir tiqueur.

Catégories

Les comportements anormaux peuvent faire l'objet de plusieurs classements. Celui qui est exposé ci-dessous est celui de Fraser & Broom. Il comprend les stéréotypies, les comportements anormaux dirigés vers l'animal lui-même ou son environnement, les comportements anormaux dirigés vers les congénères, les perturbations de l'exécution et de l'efficacité de certains comportements et les perturbations de la réactivité.

Stéréotypies

Une stéréotypie est une séquence comportementale répétée en général régulièrement, dépourvue de fonction apparente et se reproduisant souvent de la même façon (Fraser & Broom).

Une stéréotypie est un mouvement stéréotypé; tous les mouvements stéréotypés ne sont cependant pas des stéréotypies.

Chez le cheval, on parle souvent de tic.

Chez l'homme, si nous suivons le DSM-III-R, ce concept comprend plusieurs entités distinctes.

La **stéréotypie** ou comportement répétitif est un comportement intentionnel, répétitif, sans but constructif socialement acceptable et souvent rythmique *(balancement du corps, bruxisme ou grincement des dents, fait de se mordre les mains, vocalisations non destinées à la communication, aérophagie...)*.

Le **tic** est un comportement involontaire et ressenti comme irrépressible, répétitif, soudain, rapide, stéréotypé et non rythmique *(clignement des yeux, haussement d'épaules, toussottement, écholalie...)*.

L'**obsession-compulsion** est un comportement intentionnel, répétitif, stéréotypé ou soumis à certaines règles, non lié de manière réaliste à un but, mais effectué en réponse à une obsession, c'est-à-dire à une pensée persistante éprouvée comme absurde *(se laver les mains en réponse à l'obsession d'être contaminé par des microbes...)*.

Ce mouvement peut concerner la totalité du corps de l'animal ou une partie seulement.

La séquence comportementale peut être longue ou courte.

Chez le cheval, on observe de nombreux exemples de stéréotypies : le tic de l'aérophagie, le tic de la langue serpentine, le tic de l'encenser, le tic labial, le tic de l'ours...

Chez les vaches, particulièrement dans la race Brune Suisse, on observe une stéréotypie consistant en des roulements de la langue. Certaines bêtes peuvent avaler de l'air en même temps.
Ce comportement se produit surtout chez des animaux confinés dans des bâtiments et dont la quantité de fourrage grossier mis à leur disposition est faible.

Chez les animaux de zoo, les stéréotypies se traduisent par des mouvements d'arpentage effectués dans la cage selon un itinéraire immuable ou par des hochements répétés de la tête le long des barreaux verticaux.

Les volailles peuvent aussi présenter des mouvements de va-et-vient, des picorages...

Les porcs effectuent des mâchonnements continus des barreaux de leurs cages.

Chez les animaux de compagnie, des stéréotypies sont également observées; citons le léchage du flanc, des déplacements en rond ou en huit chez le chien, la capture de mouches imaginaires chez le chat.
Chez le Scottish Terrier élevé en isolement, on observe un comportement de tournoiement : les animaux courent par saccades en cercle étroit en jappant et en tentant d'attraper leur queue.

Certains animaux passent jusqu'à 80 % de leur temps à effectuer une ou plusieurs stéréotypies.

On distingue les stéréotypies non fixées qui ne sont plus produites après la disparition de leur cause et les stéréotypies fixées qui persistent après celle-ci; dans ce cas, on parle d'émancipation de la stéréotypie.

L'administration expérimentale de médicaments peut faire apparaître *(amphétamine)* ou faire disparaître *(naloxone)* des stéréotypies.

La cause de ces comportements anormaux assez répandus n'a pas reçu d'explication vraiment satisfaisante. Une des hypothèses est la suivante :
Les stéréotypies sont principalement observées lorsque l'environnement est trop riche ou trop pauvre en stimulations.
Si l'environnement est trop pauvre, la stéréotypie fournit des stimulations.
Si l'environnement est trop riche ou imprévisible, l'animal ne peut le maîtriser. Pour pallier cette perte de contrôle, il effectue une stéréotypie qui a l'avantage de lui procurer une stimulation constante, connue et stable.

Un certain nombre d'observations et d'expériences tendent à montrer que les animaux présentant des stéréotypies font mieux face à des conditions défavorables que ceux qui n'en présentent pas.
Ces comportements anormaux pourraient donc être considérés comme un système d'adaptation doté d'une certaine efficacité.
L'énergie dépensée pour effectuer ces mouvements fréquents est toutefois importante; de plus, ils peuvent entraîner des lésions, des troubles internes ou des dommages à ceux qui les effectuent ou aux congénères.

Dantzer et Mormède placent deux lots de porcs sur programme DRL 4 minutes engendrant ainsi une situation de frustration alimentaire.
Ceux du premier lot disposent d'une chaîne fixée au plafond de la loge qu'ils peuvent mordiller (stéréotypie). Le lot témoin est dépourvu de chaîne.

On observe que les taux de cortisol plasmatique sont plus faibles dans le premier lot.

Dans un même environnement, certains veaux effectuent des stéréotypies et d'autres pas.
Ceux qui en font présentent moins d'ulcères de la caillette. Cette lésion apparaît suite à des taux élevés de glucocorticoïdes.

La rumination est un comportement - normal - qui est stéréotypé. Les ruminants présentent, en général, moins de stéréotypies que les non ruminants comme le cheval, le porc ou le jeune veau.

Des recherches récentes relient les stéréotypies au système dopaminergique impliqué dans le contrôle du mouvement.
D'autre part, les stéréotypies favoriseraient la sécrétion d'opiacés endogènes.

Cronin a étudié l'influence de la naloxone sur les stéréotypies.
Les neurones du cerveau sensibles aux opiacés endogènes sont munis de récepteurs particuliers, les récepteurs μ, sur lesquels se fixe la β endorphine.
La naloxone est une substance qui a la propriété de bloquer ces récepteurs μ.
Si on injecte de la naloxone à des truies qui effectuent une stéréotypie, celle-ci disparaît.
Il est donc raisonnable de supposer que la stéréotypie mettrait en oeuvre le système des opiacés endogènes qui permettrait à son tour à l'animal de mieux supporter son environnement. Les récepteurs étant bloqués par la naloxone, la stéréotypie disparaît car sa fonction ne peut plus être atteinte.

Comportements anormaux dirigés vers l'animal lui-même ou vers son environnement

Les patrons-moteurs de ces comportements sont normaux. L'anomalie est liée au fait qu'ils ne sont pas appropriés quant à leur cible ou parce qu'ils sont trop fréquemment exécutés.
La cible est soit l'animal lui-même soit son environnement.
On observe ainsi l'automutilation, le léchage de la robe, la succion des murs ou des barreaux, le pica, l'hyperphagie et la polydypsie.
Le **pica** ou allotriophagie est l'ingestion de substances non alimentaires : bois, vieux os, matières fécales, terre, litière, fumier...

Chez le cheval, l'automutilation est le résultat du léchage des flancs ou de frottements du corps sur des arbres ou des murs.

Le léchage de la robe chez le veau peut apparaître la suite du sevrage précoce.
Il provoque des agglomérations de poils dans le rumen appelées trichobézoards qui peuvent atteindre quinze centimètres de diamètre.

La lignophagie n'est pas rare chez le cheval lorsque l'alimentation est pauvre en fourrage grossier.
Elle se traduit par l'ingestion d'écorce d'arbres ou de bois de construction.

L'ostéophagie est rarement un comportement anormal proprement dit; elle est dans la plupart des cas, le symptôme d'une carence en phosphore.

L'hyperphagie est surtout rencontrée chez le cheval qui, outre le fait de manger de grandes quantités de nourriture, mange très rapidement sans vraiment mastiquer.
Cela peut provoquer des obstructions et d'autres pathologies digestives.

La polydypsie est également observée chez le cheval lorsqu'il est tenu en isolation. La quantité d'eau absorbée peut dépasser cent cinquante litres, ce qui

représente trois à quatre fois la quantité normale.

Comportements anormaux dirigés vers les congénères

Ces comportements anormaux sont semblables à ceux de la catégorie précédente sauf que la cible non appropriée est un congénère. Ceux-ci peuvent être traités comme des objets, comme un partenaire sexuel, comme la mère ou comme un rival.

Lorsque les congénères sont traités comme objets, on observe l'ingestion des oeufs, l'ingestion de la laine, le picage, le massage anal et la caudophagie.

Les animaux qui sont l'objet de l'ingestion de la laine sont souvent les moutons situés dans le bas de la hiérarchie de dominance (voir plus loin).

Le picage est rencontré chez tous les oiseaux de rente : poulet de chair, poule pondeuse, dinde, canard, caille, perdrix, faisan...

Le picorage est une des expressions du comportement exploratoire. Lorsque les oiseaux sont nombreux, il arrive que l'un d'entre eux pique les plumes d'un autre.

Ce picorage évolue en picage avec l'arrachage suivi éventuellement de l'ingestion de plumes ou de morceaux de plumes. Le picage est effectué surtout au niveau du dos, de la queue, du ventre et du cloaque.

L'arrachage d'une plume peut faire apparaître une goutte de sang dont la couleur attire l'oiseau qui pique. A partir de ce stade, le picage s'adresse à sa peau et au sang qui s'en écoule. Ensuite, il s'aggrave encore et on observe des plaies de plus en plus étendues et de plus en plus profondes, pour se terminer par l'éviscération et le cannibalisme...

L'homosexualité mâle ou femelle se produit quand un congénère du même sexe est considéré comme partenaire sexuel.

Chez les taurillons à l'engrais, on peut observer le "buller steer syndrome".

Un "buller" est un taureau qui s'immobilise, déclenchant ainsi la monte chez un des autres mâles.

Ce comportement se produit souvent de manière réciproque et à un point tel que les animaux perdent du poids.

Chez les vaches et les génisses en oestrus, on note aussi des interactions homosexuelles surtout en l'absence de mâles.

Lorsqu'un congénère est la cible d'un comportement dirigé normalement vers la mère, on observe le massage du ventre ou la tétée réciproque.

Chez les porcelets sevrés précocement, certains individus massent avec le groin le ventre d'un congénère comme ils le feraient sur les mamelles de la mère.

Cela peut entraîner des inflammations de l'ombilic, du pénis, du scrotum...

Les congénères traités comme rivaux font l'objet des manifestations d'une agressivité dont la fréquence ou l'intensité est trop élevée.

Perturbations de l'exécution ou de l'efficacité d'un comportement

Ces perturbations concernent essentiellement le comportement sexuel, le comportement maternel et certains mouvements de base.

Parmi les perturbations du comportement sexuel, on note les chaleurs silencieuses, l'impuissance du mâle par somnolence, par mauvaise orientation ou par difficulté

d'intromission.

Les chaleurs silencieuses consistent en une absence des manifestations comportementales de l'oestrus alors que celui-ci se déroule normalement du point de vue physiologique.

Cela s'observe surtout dans le bétail laitier de haut rendement, chez des jeunes vaches ou des génisses dominées, dans des grands groupes dont la hiérarchie est instable, si le bruit est excessif ou la température supérieure à 30°....

Les perturbations du comportement maternel consistent en des désertions, des rejets du jeune, des agressions et l'infantophagie; certaines mères ne lèchent pas leur nouveau-né et/ou ne leur facilitent pas l'accès aux mamelles; on peut aussi observer le vol de jeunes.

Les brebis Mérinos qui accouchent de jumeaux peuvent s'éloigner trop rapidement après avoir donné naissance au deuxième agneau.

Comme seul le premier a disposé d'assez de temps pour se relever, cette désertion entraîne souvent la mort du second qui ne peut suivre.

Cette anomalie concerne plus de 20 % des primipares.

Certaines juments arabes primipares rejettent leur poulain, surtout lorsqu'elles sont perturbées par d'autres chevaux ou par une présence humaine.

Des brebis tenues en bergeries très peuplées peuvent se mettre à mordiller la queue et les pattes de leurs jeunes, provoquant des blessures parfois graves.

Le manque d'espace et le revêtement inadéquat du sol peuvent modifier certains mouvements de base comme le comportement de toilette, la façon de se coucher (voir plus haut) et de se relever ou la position de repos *(en "chien assis").*

Perturbations de la réactivité

Ces comportements sont anormaux par leur intensité qui est disproportionnée par rapport à la stimulation qui les déclenche; cette intensité peut être exagérément diminuée ou exagérément augmentée : inactivité prolongée, immobilité tonique, hyperactivité, hystérie...

Alors que des truies en semi liberté ne passent qu'une très faible partie du jour en position couchée, des truies à l'attache restent plus des deux tiers de la journée complètement inactives.

L'apathie est l'absence de réaction à des stimuli qui déclenchent normalement une réponse. On l'observe chez les truies (voir plus haut).

Parfois, l'animal reste assis sur ses membres postérieurs (en "chien assis"), la tête inclinée, appuyé contre les parois de la cage.

L'hystérie chez la volaille est une réaction exagérée d'alerte et de fuite. Elle peut apparaître dans diverses circonstances, telle l'approche de l'homme.

Les oiseaux poussent des cris de panique, s'envolent brusquement tous ensemble ou cherchent à se cacher; ils peuvent s'entasser les uns sur les autres et mourir étouffés...

Attitude préventive et thérapeutique

Lorsqu'on est confronté à l'apparition d'un comportement anormal chez un nombre significatif d'animaux dans un troupeau, on portera son attention sur :

- l'existence éventuelle d'une maladie,
- la race, l'âge et l'expérience précoce,
- l'environnement physique (alimentation, logement...) et social des animaux (animal et humain),

- le moment de l'apparition et le développement du comportement anormal, les facteurs associés à la première manifestation,
- les lésions ou maladies qui sont la conséquence du comportement anormal et qui peuvent être observées chez l'animal lui-même ou chez les congénères.

Concernant le traitement, il faut bien être conscient que la découverte de la cause doit être le but poursuivi car la suppression de l'agent causal fait disparaître le trouble dans beaucoup de cas, si l'on excepte les stéréotypies émancipées, qui sont difficiles à extirper.

A long terme, on peut envisager la sélection de lignées d'animaux qui s'adaptent plus facilement au système d'élevage en question.

Dans certains cas, *comme l'infanticide chez les truies,* des médicaments psychotropes peuvent être utilisés.

Outre le traitement causal, des interventions chirurgicales ou des dispositifs mécaniques peuvent être envisagés faute de mieux pour prévenir ou pour guérir *: caudotomie (cannibalisme chez le porc), myotomie des muscles de la région cervicale ventrale ou pose d'un collier à chapelet (tic de l'aérophagie chez le cheval), débecquage, écrétage ou pose de lunettes (picage chez la volaille), écornage (agressivité chez le bovin)...*

Ces interventions peuvent être douloureuses et leur mise en oeuvre est contestable du point de vue éthique.

CHAPITRE 7

LES SYSTEMES COMPORTEMENTAUX

Dans le chapitre 5, il a été dit que d'une manière générale, les patrons-moteurs des divers comportements sont restés très stables chez les espèces domestiques par rapport aux ancêtres sauvages, même si certaines évolutions ont pu être observées. La faible importance des changements est certainement due au fait que pendant des siècles et des millénaires, les techniques d'élevage des animaux de rente ou de compagnie n'ont que lentement modifié les habitudes de vie de ces animaux. Depuis quelques décennies par contre, on assiste à une évolution rapide et profonde des techniques d'élevage caractérisées, pour les animaux de rente, par des milieux de plus en plus artificiels, des conditions de logement complètement bouleversées, une mécanisation accrue et la perturbation des structures sociales. De plus, l'"industrialisation" croissante des productions animales a pour conséquence que les relations entre l'homme et les animaux de rente s'appauvrissent progressivement.

Cette évolution de l'élevage a des effets contradictoires. Alors que les progrès réalisés en génétique (sélection des races), en alimentation, en reproduction et en suivi sanitaire ont permis d'augmenter rapidement les capacités de production *(viande, lait, oeufs, ...)*, les conditions d'élevage, parce qu'elles perturbent le bien-être animal, risquent d'avoir des conséquences nettement défavorables sur ces mêmes productions. Indépendamment des considérations éthiques, de telles conséquences doivent être évitées.

Ainsi qu'il a été expliqué précédemment, l'éthologie peut apporter des réponses à ce problème. L'observation des comportements des animaux permet de se rendre compte des conséquences des conditions du milieu sur l'animal. Une modification des comportements, si elle est perçue, est souvent le premier avertissement pour d'autres problèmes de types physiologiques, zootechniques (diminution des productions) ou sanitaires (apparition de troubles).

I. ETABLISSEMENT ET INTERET DE L'ETHOGRAMME DES ANIMAUX DOMESTIQUES

S'il veut réduire les conséquences décrites ci-avant, s'il veut éviter que ses animaux entrent en état de détresse, l'homme doit d'abord acquérir une bonne connaissance du répertoire comportemental de ces animaux. Ceci est évidemment vrai pour l'éleveur, mais autant pour le vétérinaire, pour lequel cette connaissance sera notamment utile pour apprendre à manipuler l'animal (reconnaissance des signes émis), pour poser ses diagnostics, pour améliorer les méthodes d'élevage, pour agir sur les problèmes de comportement ou encore pour prendre sa place dans le débat sur le bien-être animal.

Il est donc indispensable que pour chaque espèce soit établi un **éthogramme** le plus complet possible. Depuis quelques dizaines d'années, de nombreux chercheurs se sont attelés à cette tâche.

Les **techniques** utilisées pour cela peuvent être très variables, ce qui indique que le problème n'est pas simple, car il n'est pas facile de dresser un éthogramme détaillé. Enregistrer ce qui se passe dans un groupe d'animaux, observer de manière continue un individu d'un groupe, relever systématiquement l'apparition d'un comportement donné au sein du groupe sont autant de techniques utilisées. L'informatique et les moyens audio-visuels facilitent aujourd'hui une telle recherche.

Tableau 7. 1 : Description des différents types de comportements d'"entretien" (selon Fraser, 1985).

Behavioural class	Primary features	Secondary features	Physiological role
Reactivity	Reflex responses used to avoid harm. Responses to social/ sexual stimulation.	Conditioning to managemental procedures. Vocalizations.	Prompt adjustment and adaptation to current circumstances and sudden developments.
Ingestion	Food and water consumption.	Food preferences and selection. Feeding patterns.	Energy intake must balance expenditures in heat production, body work and tissue maintenance. Satiety feedback via receptors.
Exploration	Investigative efforts and attentiveness.	Empirical activities in general.	Stimulation, with quantity and variability, needed for sensory satisfaction.
Kinesis	The production of standard gaits of locomotion.	Playing and stretching.	Certain processes of movement require regular expression to maintain fitness in the animal.
Association	Bonds: Positive social acts, e.g. affiliation.	Socialization: Group affinity.	Flock and herd membership for social group membership and stability of biological units.
Body Care	Grooming: Comfort-seeking.	Evacuation: Thermoregulation such as sheltering, sunning.	Three homeostatic requirements of skin hygiene, thermoregulation and comfort-state are basic to health.
Territorialism	Operating individual space, 'personal' range.	Proprietary behaviour in core of home range and feeding range: Affinity for home base.	Spatial needs are both quantitative and qualitative for variety of self-maintaining requirements, e.g. nutrition, shelter, defense, reproduction.
Rest	Drowsing, resting and sleeping in recumbency in diurnal phases.	Idling and loafing in various postures.	Physical self-conservation. Physiological restoration.

Lors de l'établissement d'un éthogramme, on peut s'intéresser à un patron-moteur, à une suite de patrons-moteurs définissant un comportement, à leur rythmicité (répétition de manière systématique de séries d'événements), à leur valeur qualitative *(tempérament, éveil, agilité des mouvements, intensité des réflexes)*. Pour une activité ou un comportement donné, divers critères peuvent être pris en compte : présence ou absence, fréquence d'apparition, durée, intensité, latence (délai) d'apparition après un stimulus, nature et déroulement des activités provoquées par un comportement ou encore des conséquences de modifications physiologiques sur le comportement.

Différents types de tests peuvent être utilisés pour l'étude de comportements : tests de préférence (choix possible), tests de déprivation (suppression d'un stimulus), tests d'exposition à un nouvel environnement.

La **classification** des comportements n'est pas aisée, et une terminologie parfois variable est utilisée. Le tableau 7. 1 en donne un exemple. L'auteur y définit un certain nombre de comportements qualifiés d'"entretien".

Pour la suite de ce cours, nous avons retenu une classification classique, qui a été décrite dans le chapitre 1. Les différents types de comportements ont été étudiés plus ou moins fortement chez les espèces domestiques. Il est apparu que pour chacun d'entre eux, il existe beaucoup de points communs à plusieurs, et même à toutes les espèces. C'est pourquoi nous décrivons, dans la fin de ce premier syllabus, les grandes lignes de chaque grand comportement, laissant pour le deuxième syllabus la description systématique des comportements des différentes espèces.

II. LE COMPORTEMENT EXPLORATOIRE

Le comportement exploratoire est celui par lequel un animal se déplace dans un nouvel environnement et prend contact avec les éléments animés et inanimés qui le composent, en l'absence de toute motivation particulière immédiate *(faim, soif)*.

Chez la plupart des espèces, le comportement exploratoire est fait de trois **phases** :
- alerte : recrutement de l'attention vers un nouveau stimulus ;
- examen à distance de ce nouveau stimulus par les organes des sens. Cette phase est souvent faite de mouvements alternatifs et ambivalents d'approche (exploration) et de retrait (rejet, peur) ;
- interaction physique active par flairage, léchage, fouissage, mordillements, coups de tête ou de patte, transport.

Le comportement d'exploration est parfois, comme c'est le cas de la recherche des mamelles chez le nouveau-né, fait d'"essais et erreurs". Dans certains cas, l'animal montre une grande tension nerveuse qui peut se traduire par des réactions violentes *(cheval)* ou des mouvements stéréotypés (*secouement du bec chez le poulet)*.

Le comportement exploratoire a pour **rôle** de permettre à l'animal de percevoir le milieu et de recevoir de ce milieu un retour sensoriel. Il assure une meilleure adaptation au milieu et à ses changements. Il joue notamment un rôle dans le développement de l'aptitude à l'apprentissage (important chez le chien) et, s'il est efficace, il favorise la production de réponses appropriées aux modifications de l'environnement.

Chez toutes les espèces, le comportement exploratoire est très développé chez le jeune animal. Chez les espèces nidifuges, il constitue la première manifestation comportementale après le lever (recherche des mamelles). Chez l'adulte, il est nettement développé dans certaines espèces comme le chien ou le porc *(chez celui-ci, il occupe jusqu'à 29 % du temps d'activité lorsque l'animal est placé dans un environnement forestier semi-naturel)*.

Une **inhibition** du comportement exploratoire peut avoir diverses conséquences

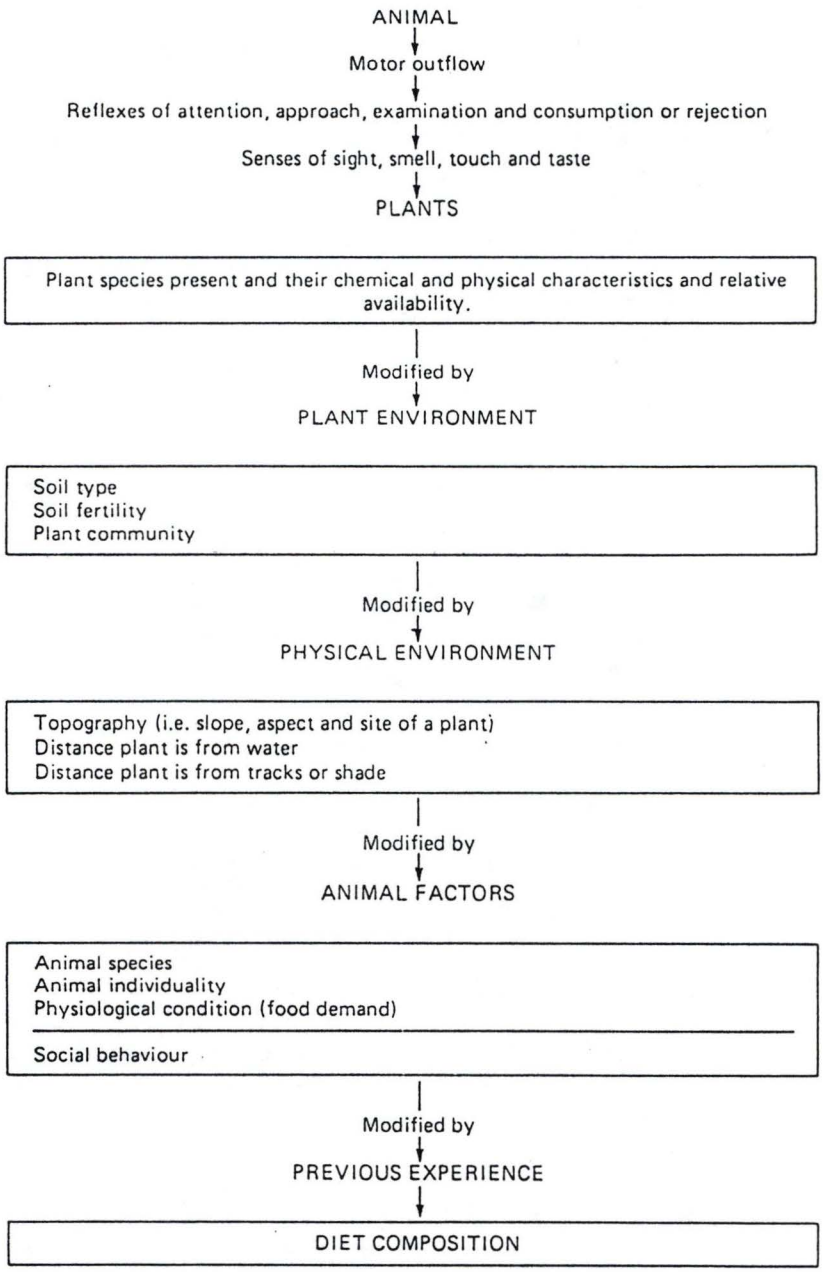


Figure 7. 1 : Schéma montrant les facteurs influençant la sélection des aliments (selon Fraser, 1985).

néfastes pour l'organisme : *perte rapide du comportement de tétée chez le nouveau-né, disparition des aptitudes à l'apprentissage chez le chien, cannibalisme chez le porc, réactivité exagérée à toute stimulation externe chez le porc et le poulet, diminution des performances.*

Chez le porc, un milieu réduit et "pauvre" a pour conséquence que l'animal reste longtemps couché ou assis. Des stéréotypies *(hochement de la tête, mâchonnage à vide, reniflements, léchage et mordillement des structures de la porcherie)* se développent. Il en va de même chez d'autres espèces. L'observation du comportement général de l'animal permet dès lors de se rendre compte si les exigences comportementales ne sont pas rencontrées.

L'apparition des stéréotypies diminue le comportement exploratoire ultérieur pour de nouveaux milieux, ce qui peut réduire le niveau d'éveil de l'animal et, par là, la durée et l'intensité de la réponse à un nouvel objet.

Permettre à un animal d'accéder à un milieu plus diversifié ou "enrichir" un milieu pauvre *(loge)* par des "jouets" *(changement de litière, objets divers)* permet de diminuer les incidences et les troubles dus à une inhibition du comportement exploratoire.

Le **comportement de patrouille** ou mouvements réguliers à travers l'espace habituel peut être rapproché du comportement exploratoire.

III. LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

Le comportement alimentaire consiste en la recherche, la reconnaissance et l'ingestion des aliments.

Dans la plupart des embranchements du règne animal, des **spécifications** très poussées existent tant dans l'anatomie (*appareil buccal, estomacs, intestins*) que dans la physiologie du système digestif (*digestion microbienne ou enzymatique*), qui ont permis aux différentes espèces de s'adapter à des conditions alimentaires extrêmement variables.

Les mammifères, et plus particulièrement les espèces domestiques, peuvent être divisés en espèces à alimentation végétale, en carnivores et en omnivores. Dans la première catégorie sont principalement compris les **herbivores** à digestion microbienne intense et qu'il convient de diviser en ruminants (munis de plusieurs estomacs et s'adonnant à la rumination : *bovin, mouton, chèvre*) et non-ruminants à digestion importante dans le gros intestin *(cheval, lapin)*. Les **carnivores** se nourrissent exclusivement d'aliments d'origine animale et peuvent être divisés en prédateurs *(chien, chat)* s'attaquant à des proies vivantes ou consommant de la viande fraîche et en charognards faisant leur ordinaire de cadavres. Diverses espèces font partie des deux groupes *(hyènes)*. Les **omnivores** sont des espèces *(homme, porc)* consommant des aliments aussi bien d'origine animale que végétale et avec des adaptations du système digestif intermédiaires entre celles des herbivores et des carnivores.

Chez le mammifère, le comportement alimentaire spécifique à l'espèce n'apparaît qu'à un certain âge. Il est précédé d'une période plus ou moins longue d'**alimentation lactée** avec comportement de tétée (voir comportement néonatal).

La domestication a modifié le comportement alimentaire de certaines espèces : *le chien et le chat consomment des aliments d'origine végétale, le porc domestique ne reçoit, le plus souvent, aucune alimentation d'origine animale.*

La **faim** est un état physiologique qui déclenche le comportement alimentaire. Elle est provoquée par la déplétion du système digestif et par l'évolution de la concentration sanguine de diverses substances (glucose, insuline, endorphines).

L'**appétit** est le désir de nourriture, qui peut aussi déclencher le comportement alimentaire. Il s'agit d'un mécanisme psychique, facilité par l'apprentissage.

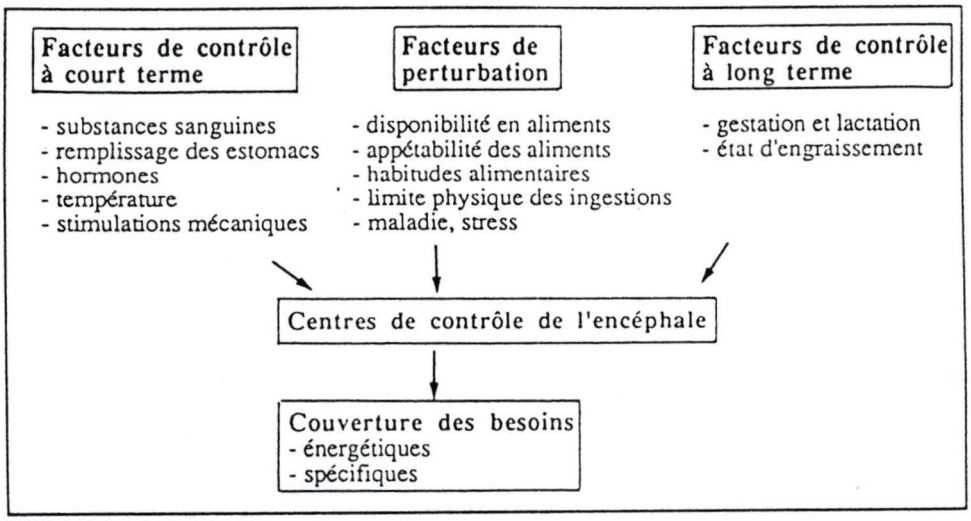
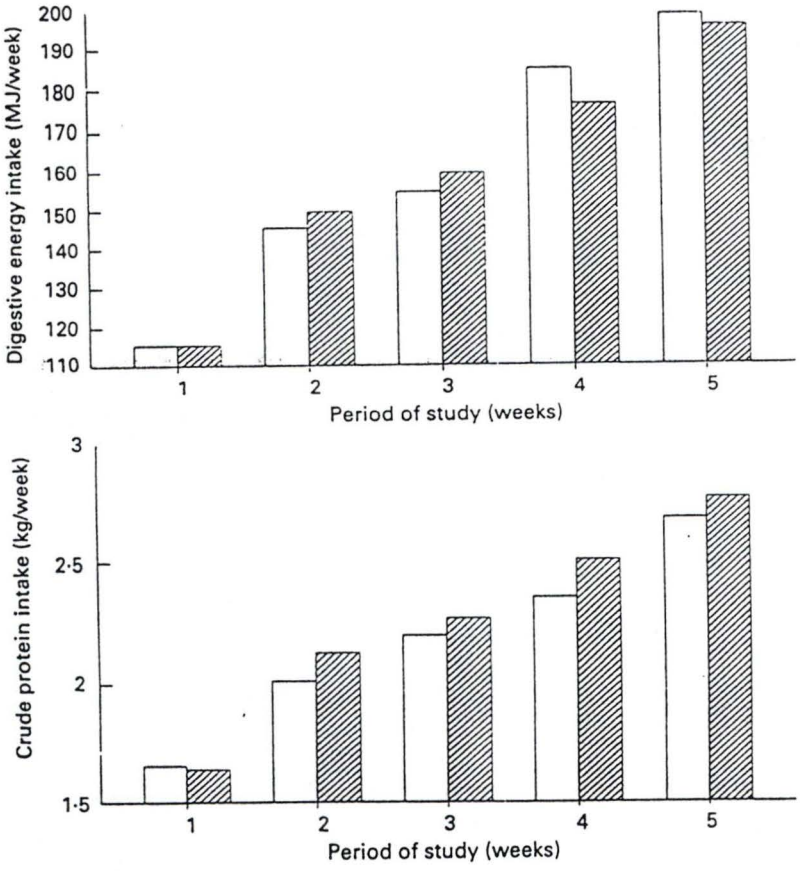


Figure 7. 2 : Schéma général du contrôle du comportement alimentaire (selon Paquay & al., 1989).



choice-fed pigs (□) and pigs given a single complete feed (▨).

Figure 7. 3 : Adaptation des ingestions d'énergie et de protéines de porcs en croissance à leurs besoins (selon Rose et Kyriazakis, 1991).

Tableau 7. 2 : Choix d'aliments chez des porcs à l'engrais ayant le choix entre des aliments à teneurs variables en protéines (selon Rose et Kyriazakis, 1991).

Protein contents of foods (g/kg)			Protein intake	Live-wt gain
1	2		(g/kg)	(g/d)
125	213		208	752
125	267		204	768
174	213		202	769
174	267		205	763
		SED	11	54

L'**ingestion volontaire** est la quantité d'aliments qui est ingérée lorsque ces aliments sont distribués à volonté.

La **satiété** arrête l'ingestion d'aliments. Elle est due à l'intervention de substances hormonales émises pendant le repas *(cholecystokinine, bombésine)* et l'apprentissage semble y jouer un rôle important (évaluation progressive des aliments lors de leur passage dans la cavité buccale et les voies digestives supérieures).

1. Déroulement

Le déroulement du comportement alimentaire est expliqué de manière parfois assez différente selon les auteurs (figures 7. 1 et 7. 2).

Lorsque la faim déclenche le comportement alimentaire, l'animal se met à la **recherche** des aliments. Cette recherche est un mécanisme inné *(le mammifère nouveau-né se met à la découverte des mamelles maternelles, le poussin recherche les grains)*, dépendant de l'espèce (herbivores, carnivores, omnivores) et qui peut être largement favorisé par l'apprentissage *(un herbivore qui revient sur une parcelle déjà pâturée auparavant se dirige directement vers les zones où les plantes sont les plus appétissantes)*.

Les pratiques d'élevage intensif ont le plus souvent enlevé à l'animal le souci de la recherche de la nourriture.

La **reconnaissance** des aliments est assurée par les organes des sens (vue, ouïe, odorat, goût, tact), avec de grandes différences selon les espèces. La vue est essentielle chez les oiseaux, le goût chez l'homme. L'apprentissage joue un grand rôle dans cette reconnaissance. Chez le poussin, une distinction est faite dès les premiers jours entre un grain de céréale et un caillou. Le jeune oiseau reconnaît très rapidement les taches colorées du bec de la mère lui apportant à manger. L'apprentissage est aussi important pour permettre à l'animal d'éviter des aliments qui pourraient lui être nocifs. Si dans les minutes ou heures qui suivent son ingestion, un aliment provoque des troubles digestifs, il est ensuite rejeté. Cette réaction peut d'ailleurs être utilisée pour apprendre à un animal à négliger un aliment. De l'apomorphine ou du chlorure de lithium, substances qui provoquent rapidement de légers troubles digestifs (vomissements), sont distribués en même temps que l'aliment (aversion gustative apprise).

Il est généralement admis que la **quantité d'aliments ingérée** (ingestion volontaire) correspond d'abord aux besoins énergétiques de l'animal (quantité d'énergie nécessaire pour assurer toutes les fonctions corporelles). Cette adaptation, lorsqu'elle n'est pas perturbée pour l'une ou l'autre raison évoquée ci-après, est quotidienne (contrôle à court terme, figure 7. 3). Si elle n'est pas possible pendant un certain temps, l'animal compense ensuite pour conserver toujours une même quantité de graisses corporelles (contrôle à long terme).

Il est aussi certain que chez beaucoup d'espèces, l'animal est également capable d'ajuster sa consommation de protéines (figure 7. 3), de minéraux *(calcium, sodium)* et de vitamines à ses besoins corporels (appétits spécifiques). Ceci a diverses conséquences. Un animal carencé en un élément *(le sodium, par exemple)*, recherche des aliments riches en cet élément jusqu'à suppression de la carence. Un porc qui a le choix entre des aliments à concentrations protéiques variables ingère des proportions d'aliments variables, de manière à consommer toujours la même quantité de protéines (tableau 7. 2). Une souche de porcs ou de poulets à croissance rapide (besoins plus élevés en protéines) ingère des aliments plus riches en protéines. Pendant la croissance, les animaux choisissent progressivement des aliments moins riches en énergie (diminution des besoins en protéines). Des animaux gras ou soumis à une température élevée ingèrent des aliments plus riches en protéines (diminution des besoins en énergie).

Les mécanismes par lesquels l'animal parvient ainsi à adapter ses ingestions aux

besoins (le nom d'euphagie est donné à ce phénomène) ne sont que partiellement connus. L'apprentissage joue un rôle sur ce point (lorsqu'un nouvel aliment est distribué, il faut parfois un certain temps pour que les ingestions s'adaptent aux besoins). Le bien-être provoqué par l'ingestion joue sûrement aussi un rôle ou, inversement, le malaise suivant l'ingestion (notamment lorsque l'ingestion est excessive).

Cette théorie de l'euphagie est contestée par certains. Il semble notamment que le mouton ne serait pas capable d'adapter ses ingestions de protéines aux besoins. Peut-être les modalités d'élevage des espèces domestiques ont-elles perturbé le fonctionnement normal du système.

2. Modifications et perturbations

Le comportement alimentaire tel qu'il est décrit ci-avant peut être modifié et perturbé par de nombreux facteurs pendant une période de temps plus ou moins longue. Ils ont comme conséquences que l'animal maigrit ou grossit. L'**inanition** ou l'**obésité** peuvent en être la conséquence, si la perturbation est de longue durée.

Parmi ces facteurs, il convient de citer :

- la **disponibilité** insuffisante en aliments. Elle peut être absolue *(la quantité d'aliments distribuée en stabulation est insuffisante)* ou relative *(une densité insuffisante d'herbe ne permet pas d'en manger suffisamment)* ;
- le **remplissage du système digestif** (limite physique des ingestions) par des aliments de moindre qualité ne permet pas à l'animal de couvrir ses besoins. Il s'agit d'un problème aujourd'hui très important pour les animaux à haute capacité génétique de production ;
- l'**appétabilité** (ou caractère plus ou moins agréable au goût des aliments) est un autre facteur qui peut modifier fortement l'ingestibilité d'un aliment, en l'augmentant (bon goût) ou en le diminuant (goût désagréable). Elle joue également de manière prépondérante dans le choix des aliments ingérés lorsque ce choix existe. L'addition aux aliments de substances amélioratrices du goût est une technique largement répandue pour en augmenter la consommation. L'appétabilité d'un aliment est variable selon sa composition, selon l'espèce animale et même selon l'état physiologique d'un individu *(avant et après un repas, par exemple)*. L'expérience précoce est aussi importance sur ce point. *Un mouton ou un porc aura, après le sevrage, une préférence pour les aliments distribués à sa mère pendant l'allaitement, même s'il n'en a pas consommé lui-même*;
- les **habitudes alimentaires** *(manger à heures fixes, nombre de repas par jour)*, l'**absence d'eau de boisson**, des **situations stressantes** *(maladies, climat, nuisances auditives, lésions, prédateurs, insectes)* ou des **problèmes psychologiques** peuvent aussi entraîner une diminution ou une augmentation des ingestions ;
- les **facteurs sociaux** doivent également être cités et, en premier lieu, la facilitation sociale. Les espèces vivant naturellement en groupes ont généralement tendance, par allélomimétisme, à manger davantage lorsqu'elles sont en groupe que lorsqu'elles sont seules. En prairie, l'augmentation peut être de 20 %. Cela a aussi comme conséquence que, même lorsque l'accès aux aliments est limité *(mangeoire ou bacs ou loges d'alimentation)*, les animaux ont tendance à se mettre à manger en même temps, ce qui provoque des compétitions. Dans ce cas, les animaux dominés risquent d'être sous-alimentés (des exemples seront donnés dans le deuxième syllabus).

3. Apprentissage, particularités et anomalies

Le comportement alimentaire peut, chez de nombreuses espèces, faire l'objet d'**apprentissage**.

> *Le bovin ingère ses aliments beaucoup plus rapidement si la disponibilité est limitée à quelques heures par jour. L'usage d'une tétine pour le prélèvement d'aliments liquides est rapidement appris, de même que la poussée sur un bouton*

déclencheur d'un mécanisme (casier, tapis roulant, système électronique) pourvoyeur d'aliments.

Selon les espèces, le comportement alimentaire présente de nombreuses **particularités**.

Elles seront décrites dans le second syllabus. Citons à titre d'exemples les ruminants qui ingèrent leurs aliments très rapidement (en raison de la rumination, qui sera décrite dans le chapitre consacré aux bovins), alors que le cheval mastique longuement les mêmes aliments. Le chien engloutit rapidement ses aliments, alors que le chat est plus lent. Cette différence est sûrement due au fait que les canidés sauvages chassent en groupes, et ont donc de la concurrence pour les proies, alors que le chat a toujours été un chasseur solitaire.

D'autres exemples peuvent être cités. Chez certaines espèces, des substances nutritives sont échangées au niveau buccal *(transfert de salive par la mère rate à ses jeunes, régurgitation d'aliments ayant subi un début de digestion chez le chien et divers oiseaux, lait de jabot chez le pigeon)*. Chez d'autres espèces, on peut observer une ingestion de matières fécales (coprophagie), qui peut être considérée comme anormale pour l'espèce, mais dans certains cas de carence peut avoir une utilité biologique (récupération de substances nutritives), sauf dans certains cas précis comme chez le poulain (qui ingère les matières fécales maternelles pour ensemencer son système digestif de micro-organismes) ou chez les espèces qui s'adonnent à la caecotrophie. Celle-ci consiste, pour des espèces telles que le lapin et le lièvre, à produire deux sortes de matières fécales dont certaines, riches en vitamines et en acides aminés essentiels, sont réingurgitées. Elles proviennent de substances non digérées ou de la synthèse par les micro-organismes du caecum.

Le comportement alimentaire peut donner lieu à de nombreuses **anomalies**, qui seront plus largement décrites pour les différentes espèces dans le deuxième syllabus. En plus de celles déjà évoquées (*coprophagie, obésité* due à la facilitation sociale comme c'est le cas dans le *syndrome de la vache grasse*, une vache tarie à faibles besoins devenant grasse parce qu'elle pâture aussi longtemps que d'autres qui ont des besoins élevés pour la production de lait), citons à titre d'exemple la *géophagie* (ingestion de terre, notamment chez le bovin par carence en minéraux), l'appétit dépravé ou *pica* (ingestion d'objets hétéroclites due à des carences, notamment en phosphore), le *tétage* réciproque chez le veau et même chez le bovin adulte, l'*ingestion de poils* chez le veau ou de *laine* chez le mouton soumis à des contraintes sociales, le *cannibalisme* ou *cronisme* (manger ses propres jeunes) parfois observé chez le porc et d'autres espèces.

IV. LE COMPORTEMENT DIPSIQUE

Le comportement dipsique ou recherche, reconnaissance, et ingestion de l'eau de boisson est, à court terme, plus vital pour l'organisme que le comportement alimentaire. Les pertes corporelles d'eau sont diverses *(matières fécales, urines, production comme le lait, sudation, évaporation respiratoire)* et elles peuvent être très variables *(elles sont d'environ 2 litres par jour chez l'homme dans les conditions habituelles, mais peuvent augmenter jusqu'à 10 litres par temps très chaud et sec)*.

Le comportement dipsique est déclenché par la **soif**, état physiologique découlant d'une perte d'eau corporelle (déshydratation cellulaire et diminution du volume sanguin), d'une augmentation de la pression osmotique sanguine *(en cas d'ingestion de sel, par exemple)* et de l'émission de certaines hormones *(ADH, angiotensine)*. Cet état se traduit par une sensation d'inconfort, notamment dû à la dessication buccale (par diminution de la production de salive).

L'absence de couleur, la transparence, le reflet des images et les mouvements de l'eau sont des facteurs qui jouent le rôle de stimulation pour le comportement dipsique et qui permettent la **reconnaissance** de l'eau de boisson.

Comme celles d'aliments, les **ingestions volontaires** d'eau sont, normalement, juste suffisantes pour couvrir les besoins corporels. Une interrelation existe d'ailleurs entre elles. Une diminution des apports d'aliments réduit la consommation d'eau et l'inverse est également vrai.

L'ingestion d'eau est elle aussi influencée par divers **facteurs** et présente des **particularités**.

L'homme et le rat ingèrent 70 % de l'eau totale juste avant et juste après les repas. Des aliments secs ou riches en protéines et en sodium augmentent l'ingestion. Une température élevée augmente nettement la consommation. Le chien, le chat, le mouton ou le lapin nourris d'aliments frais n'ingèrent que peu d'eau de boisson, alors que celle-ci est toujours indispensable au bovin.

Si la disponibilité en eau est nulle, les animaux sont capables de diverses adaptations.

Le mouton pâture aux heures fraîches, il parcourt le terrain en léchant les plantes et les palissades pour y recueillir la rosée, il recherche les aliments plus riches en eau. Si un déficit en eau s'installe, il est compensé ensuite en moins d'une heure chez le mouton, l'âne ou le chien, alors qu'il n'est comblé que progressivement (24 heures) chez le chat, le lapin ou le rat. Les animaux nocturnes consomment la majorité de l'eau pendant la nuit. Chez l'homme et le chien, une prise d'eau est courante pendant les repas (consommation prandiale), même si les mécanismes de la soif ne sont pas déclenchés.

Le comportement dipsique est facilement sujet à **conditionnement** *(tétines, abreuvoir automatique)*. En cas de privation, le rat est capable de s'auto-injecter de l'eau dans les veines.

V. LE COMPORTEMENT D'ELIMINATION

Les **matières fécales** sont constituées de particules alimentaires non digestibles *(fibres, produits kératinisés)*, de substances nutritives non digérées, partiellement digérées ou totalement digérées mais non absorbées, de produits de sécrétion et de desquamation des parois du tube digestif et de micro-organismes divers.

L'**urine** est faite de produits intermédiaires ou terminaux des métabolismes des substances organiques et de substances inorganiques dissous dans l'eau.

La **défécation** (émission de matières fécales) et la **miction** (émission des urines) sont des mécanismes réflexes déclenchés par l'accumulation des matières fécales dans le gros intestin ou des urines dans la vessie. Des récepteurs sensibles à la pression sont stimulés qui, par voie réflexe, provoquent la contraction de l'intestin ou de la vessie et, chez de nombreuses espèces, des muscles des parois abdominales. Les matières fécales et les urines sont ainsi expulsées. Chez l'homme, le chien ou le chat, les mécanismes peuvent être provoqués ou inhibés volontairement.

Dès avant la naissance, et malgré l'absence d'ingestion d'aliments, des matières fécales (produits de dégradation des parois et de sécrétion) sont produites (méconium), qui ne seront normalement éliminées qu'après la naissance. La production d'urine est effective très tôt pendant la vie foetale. Jusqu'à la naissance, elle est éliminée dans les liquides amniotique et allantoïdien. Après la naissance, les réflexes de défécation et de miction sont rapidement déclenchés. Ils sont aidés par le léchage maternel des régions abdominale et périanale.

C'est ainsi que, lors d'une expérience réalisée avec des bovins, la miction se produit 726 minutes après la naissance si le léchage a lieu, 1.280 minutes après la naissance si le veau est retiré de sa mère dès la naissance. Pour la défécation, les

valeurs sont respectivement de 606 contre 901 minutes. Chez le chiot, le léchage fait office de déclencheur du comportement d'élimination pendant quelques semaines.

Chez chaque espèce, la défécation et la miction se font le plus souvent dans une **posture définie**, qui peut varier selon l'âge. Une modification de la posture est souvent le signe d'un trouble du système digestif ou excréteur.

Selon les espèces, la défécation et la miction se font au hasard (avec accumulation des déchets dans les zones habituelles de repos : *bovin, mouton*), dans des endroits précis *(cheval, chien)* ou en dehors des lieux de repos *(porc)*. Le chat a pour habitude de recouvrir ses excréments. L'oiseau élimine du nid les déchets des jeunes.

L'existence dans les matières fécales de substances odorantes (**phéromones**), parfois émises par des glandes situées dans les régions terminales du système digestif ou excréteur, constitue un moyen de communication sociale chez plusieurs espèces (marquage d'objets chez le cheval et le chien, déclenchement du comportement mâle chez l'étalon et le bélier). Chez la jument et la brebis, l'émission fréquente de faibles quantités d'urine est un des patrons-moteurs du comportement sexuel.

Le comportement d'élimination peut faire l'objet de **conditionnement** : *chien et chat attendant l'heure de sortie, porc utilisant un couloir prévu à cet effet dans la porcherie, vaches n'éliminant pas dans la salle de traite ou sur le bâti.*

Ce comportement peut aussi être modifié par certaines **contraintes sociales**.

Des porcelets sevrés précocement et élevés à l'écart de la mère ont tendance à déféquer et à uriner n'importe où, des porcs confinés dans un espace réduit souillent leur lieu de repos.

VI. LE COMPORTEMENT SOCIAL

Le **comportement social** comprend toute interaction entre deux ou plusieurs animaux qui n'a pas de fonction reproductrice.

Il résulte de deux tendances qui s'opposent : celle qui pousse les animaux à se rapprocher et celle qui les pousse à s'éloigner l'un de l'autre (dualité attraction-répulsion). Selon que c'est la première ou la seconde qui l'emporte, l'animal sera solitaire ou grégaire.

Les espèces solitaires sont généralement territoriales; certaines espèces vivant en groupes peuvent l'être aussi.

En milieu naturel, la vie en groupe présente de nombreux avantages *: recherche de la nourriture, rencontre des partenaires sexuels, apprentissages sociaux, protection contre les prédateurs...*

La plupart des animaux domestiques sont des animaux grégaires.

1. Le développement du comportement social

La **socialisation** consiste en l'apprentissage et le développement des modalités de relations entre les membres d'un même groupe.

Dans la nature, elle se limite à des animaux de la même espèce; elle est donc intraspécifique. Dans le cas des animaux domestiques, la socialisation est, de plus, interspécifique car ces espèces sont socialisées à l'homme.

Durant la socialisation, le jeune animal apprend d'abord à quelle espèce et, éventuellement, à quelle race il appartient; on parle de socialisation ethnique dans ce cas.

Les volailles Leghorn brunes et les Leghorn blanches forment des groupes

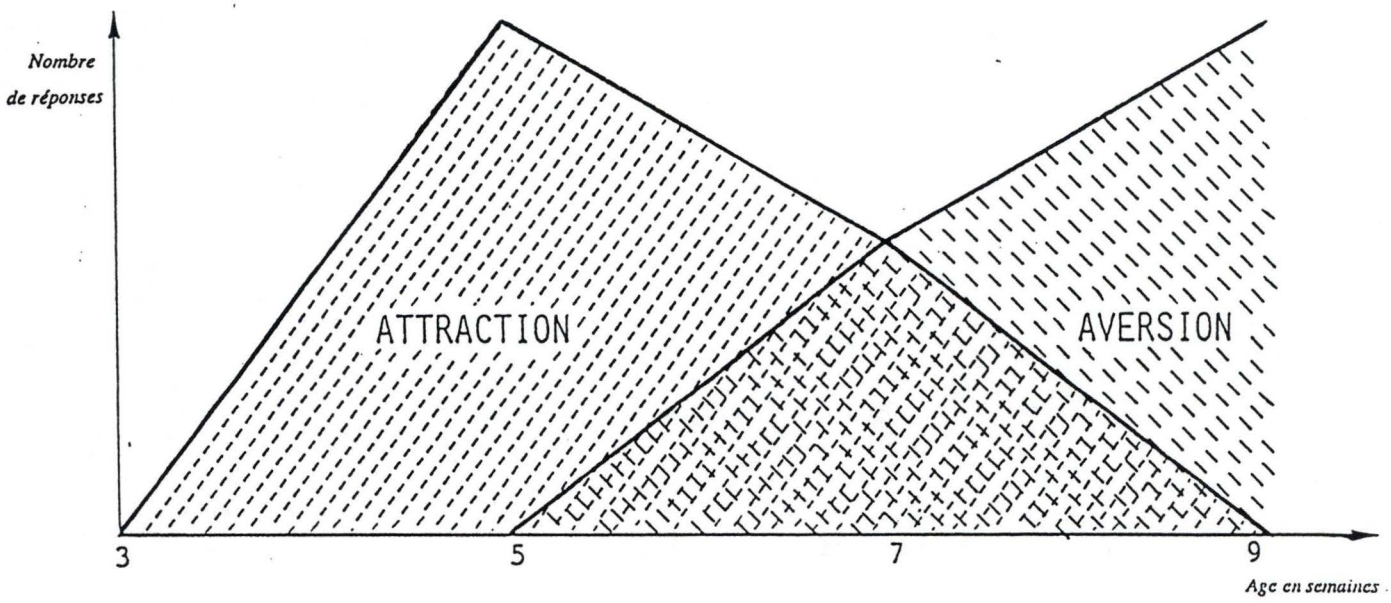


Figure 7. 4 : Socialisation chez le chien (adapté de Scott & Fuller, 1965).

séparés et ne s'accouplent pas entre elles.

Une fois acquise la connaissance des caractéristiques supraindividuelles de son espèce, il apprend les modalités des relations entre les individus, c'est-à-dire les moyens de communication et les règles de la vie dans une société animale *(structure sociale, dominance...).*

La socialisation débute normalement par un processus d'attachement du jeune à sa mère ou à ses parents; elle s'adresse ensuite aux autres membres de la nichée ou du groupe.

Durant le jeune âge, on observe que l'attraction vers les animaux habituellement côtoyés suit une courbe à allure ascendante, puis descendante; ensuite apparaissent les réactions d'aversion pour les êtres ne présentant pas les mêmes caractéristiques (figure 7. 4).

C'est par ce mécanisme que se fait l'apprentissage de la reconnaissance des espèces "amies". Les individus côtoyés pendant la période d'attraction sont considérés comme amis; leurs caractéristiques sont enregistrées et une certaine généralisation se produit à leur égard.

Dans les conditions naturelles, seuls des animaux de l'espèce sont rencontrés à ce moment : la mère, la nichée. Dans le cadre de la domestication, il est essentiel que l'homme soit aussi présent.

Après, au fur et à mesure que l'on s'avance dans la période d'aversion pour les individus nouveaux, c'est-à-dire la néophobie, s'installe.

Dans la nature, cela coïncide avec la confrontation possible du jeune avec des animaux d'autres espèces dont il doit apprendre à s'écarter *(un prédateur)* ou qu'il poursuit *(des proies).*

Chez certaines espèces, la reconnaissance de l'espèce se produit très rapidement et au cours des heures qui suivent la naissance car les organes sensoriels et moteurs sont développés. Ces espèces sont précoces et nidifuges : *cheval, ruminants, porc, lièvre, volaille, canard* et parce que c'est nécessaire : le jeune doit pouvoir identifier sa mère, la suivre et ainsi échapper aux prédateurs.

Chez les autres espèces, la maturation n'est pas achevée à la naissance, l'apprentissage de l'espèce ne se produit que plus tardivement et de manière plus progressive. Ces espèces sont non précoces et nidicoles : *carnivores, lapin, pigeon.*

La communication et la structure sociale sont apprises après l'espèce; cela s'opère notamment grâce à l'accomplissement du comportement ludique (voir plus haut).

Les phases de la socialisation s'effectuent pendant une **période sensible** (voir plus haut, l'imprégnation); cela implique que ce qui se passe alors est privilégié par rapport à l'ensemble du processus et peut l'influencer de manière irréversible.

Il existe durant cette période une disposition particulièrement favorable à l'apprentissage du comportement social qui rend celui-ci possible et facile. Si la période sensible est passée, la possibilité d'apprentissage disparaît ou se trouve limitée.

L'identification de l'espèce et les modalités des relations sociales ne sont pas oubliées si elles ont été correctement apprises. Leur connaissance doit cependant être entretenue par des contacts réguliers avec des animaux sinon elle peut disparaître ("désocialisation").

L'apprentissage du comportement social se fait donc par l'intermédiaire d'un processus d'imprégnation.

Une socialisation interspécifique dite **socialisation secondaire**, peut se produire à n'importe quel moment de la vie d'un animal déjà socialisé à son espèce. Comme elle survient après la période sensible, elle est moins parfaite et s'apparente plutôt à l'apprivoisement.

2. Les moyens de communication

L'établissement des relations et les interactions entre deux animaux ou au sein d'un groupe ne peut se réaliser sans que les individus utilisent des moyens de communication entre eux.

La **communication**, au sens éthologique du mot, est l'émission par un animal d'un signal qui provoque une réponse de la part d'un autre animal, de telle sorte qu'un avantage soit acquis soit par l'individu émetteur, soit par l'individu récepteur ou le groupe d'animaux. Dans certains cas, un signal peut être émis alors que celui qui en est l'origine n'en a pas conscience.

La communication est intraspécifique car elle se produit entre membres de la même espèce; en effet, la plupart des signaux sont spécifiques.

Dans certains cas, elle est interspécifique car elle s'adresse à des représentants d'autres espèces, notamment à l'homme. Les moyens utilisés pour faire passer les messages sont généralement identiques à ceux employés dans la communication interspécifique. Cependant, on observe des particularités et des adaptations.

On a mis en évidence certaines mimiques faciales du chien qui ne s'adressent qu'à l'homme; il en est de même chez le chat pour des émissions vocales particulières.

Toute personne s'occupant d'animaux, notamment le médecin vétérinaire, doit pouvoir interpréter les signaux que ceux-ci émettent; ils donnent de précieuses informations sur leurs intentions, leur tempérament, leur santé...

Il faut reconnaître les messages de menace ou de peur pour éviter d'être mordu par un chien, d'être griffé par un chat ou de recevoir un coup de pied d'un cheval.

Le signal peut faire appel aux différents organes des sens; c'est pourquoi on parle de communication olfactive, auditive, visuelle et tactile.

Certains signaux sont mixtes.

Le mouton qui frappe du pied émet un signal qui fait appel à la vision et à l'audition.

Le chien qui urine en levant la patte, communique visuellement et olfactivement.

Les messages olfactifs se caractérisent par une grande rémanence. Les signaux auditifs sont perceptibles à grande distance et aussi bien de jour que de nuit. Les signaux visuels ne peuvent concerner que des animaux proches et ce durant les périodes de clarté, du moins pour les espèces qui ont une vision nocturne pauvre. La communication tactile n'est possible que pour des sujets très proches l'un de l'autre.

De nombreux progrès ont été faits ces dernières années dans l'identification et l'interprétation des messages animaux; beaucoup cependant reste encore à découvrir dans ce domaine.

Avant de voir chaque mode de communication, on étudiera les aptitudes sensorielles; celles-ci varient en effet d'une espèce à l'autre.

Si, chez l'homme, il est relativement aisé d'étudier les aptitudes des organes des sens en présentant un stimulus donné et en demandant s'il peut être perçu, chez l'animal, il est nécessaire de procéder autrement.

Certaines méthodes sont basées sur la réaction d'orientation: l'animal tourne la tête vers l'origine de la stimulation s'il la perçoit. Après un certain temps, cependant, il peut ne plus réagir; ce phénomène d'habituation (voir plus haut) limite l'efficacité du procédé.

Les techniques basées sur l'apprentissage se concrétisent de cette manière : par renforcement positif, on apprend à l'animal à effectuer un comportement particulier *(s'asseoir, pousser sur un levier...)* quand un signal lui est présenté. Ensuite, on lui apprend à ne pas effectuer ce comportement quand le signal n'est pas présenté; dans ce cas, c'est la punition qui est utilisée. Une fois ces deux apprentissages installés, on modifie le signal qualitativement ou quantitativement. Si l'animal effectue encore le comportement, c'est qu'il perçoit ce stimulus différent.

Les méthodes physiologiques sont basées sur le fait que la perception d'une stimulation produit un phénomène d'éveil au niveau du cerveau. Cela provoque une brusque augmentation de la différence des potentiels

électriques qui peut être détectée par l'électro-encéphalogramme.

Des phénomènes électrophysiologiques comparables peuvent être mis en évidence au niveau des nerfs sensoriels ou des organes récepteurs eux-mêmes *(électro-rétinogramme, électro-olfactogramme...)*.

Toutes ces méthodes sont longues et coûteuses; on comprendra donc que certains aspects des capacités sensorielles des animaux sont encore ignorés ou peu connus.

Les différences entre les aptitudes sensorielles expliquent pourquoi certains modes de communication sont plus utilisés dans une espèce que dans une autre.

Dans l'espèce humaine, la communication auditive est, de loin, la plus importante.

Chez les animaux, il n'en est pas de même : les communications olfactives ou visuelles semblent les plus développées.

Communication olfactive

Aptitudes olfactives

Les animaux domestiques font partie des espèces macrosmatiques, c'est-à-dire dont les aptitudes olfactives sont particulièrement développées. La portion olfactive de l'encéphale des espèces macrosmatiques est vingt fois plus étendue que celle des espèces microsmatiques.

L'espèce humaine est microsmatique.

Une mère est cependant capable de reconnaître l'odeur d'un vêtement ayant été porté par son nouveau-né et de la distinguer de ceux portés par d'autres bébés.

Les récepteurs sensoriels de l'olfaction, appelés esthésioneurocytes, sont localisés au niveau de la muqueuse olfactive; celle-ci se distingue de la muqueuse respiratoire par une coloration brun jaunâtre. Elle est recouverte par du mucus.

La partie des cavités nasales ou sinusiennes recouverte par cette muqueuse olfactive est appelée la tache jaune elle est plus ou moins étendue selon les espèces. Le nombre de récepteurs par unité de surface et leur sensibilité unitaire sont également différents.

Chez l'homme, la surface de la tache jaune est de 10 cm^2; on y compte environ 10.000.000 de récepteurs en tout.

Chez le chien, les valeurs sont de 80 à 200 cm^2 et de 140.000.000 à 230.000.000 de récepteurs.

Chez le chat, on dénombre 20 cm^2 et 100.000.000 de récepteurs.

Lors des mouvements respiratoires normaux, la colonne d'air inspiré parcourt les cavités nasales en suivant le plus court trajet vers le bas, c'est-à-dire vers le pharynx.

Les molécules odorantes ne parviennent donc à la région olfactive que de manière limitée et principalement par diffusion.

Chez l'homme, on a pu déterminer que 7 % seulement des molécules entrant par les narines atteignent ainsi la zone olfactive.

Par contre, lorsqu'un animal flaire il augmente volontairement l'importance du courant qui se dirige en haut et en arrière; toute la cavité nasale est alors brassée par l'air inspiré et la zone olfactive est fortement imprégnée.

La substance odorante volatile, en suspension dans l'air parvenu dans la zone olfactive, est captée puis solubilisée soit dans la fraction aqueuse du mucus, soit dans sa fraction lipidique. Cette dernière présente la particularité de pouvoir concentrer certaines substances odorantes. Une fois qu'une concentration suffisante (seuil) de la molécule odorante est atteinte dans le mucus, la molécule est absorbée par un esthésioneurocyte qui génère alors un signal nerveux.

Les caractéristiques physico-chimiques de la molécule déterminent son odorité.

Les facteurs environnementaux, *comme la température, l'hygrométrie, le vent...*, de même que des

facteurs propres à l'animal, *comme le fait d'avoir mangé ou l'état hormonal...*, jouent un rôle important dans la perception olfactive.

L'acuité olfactive est définie en fonction du seuil de perception olfactive Ce seuil est le nombre minimal de molécules actives d'une substance donnée qui peut être perçu. En pratique, c'est la plus petite concentration dans l'air.

Chez le chien, les seuils de perception olfactive d'un certain nombre de substances ont été étudiés par des méthodes basées sur l'apprentissage. Les valeurs observées sont les suivantes : acide formique : 1,3 gr/l; acide acétique : 0,17 gr/l; acide propionique : 0,018 gr/l; acide butyrique : 0,0037 gr/l; acide valérique : 0,052 gr/l; acide caproïque : 0,032 gr/l; acide oenanthique : 0,018 gr/l et acide caprylique : 0,008 gr/l.

Comparées aux seuils humains, ces valeurs sont beaucoup plus faibles; pour l'acide butyrique, par exemple, le chien est 100 fois plus sensible.

Communication olfactive

La communication olfactive est particulièrement importante chez les animaux : *étalon flairant longuement l'urine des juments, chien s'arrêtant à chaque réverbère et l'aspergeant ...*

Toutes les odeurs émises par un animal ne sont pas nécessairement des moyens de communication. Celle-ci s'opère par les phéromones, appelées aussi phérormones, ecto-hormones ou phéro-hormones.

Une **phéromone** est une substance chimique sécrétée par un individu dans le milieu extérieur, capable d'être perçue olfactivement par un autre individu et de déclencher chez lui une réponse comportementale ou physiologique.

Cette réponse peut être immédiate *(phéromone d'alerte)* ou plus tardive *(phéromone sexuelle)*.

Notons qu'une **hormone** proprement dite est sécrétée dans le milieu interne de l'individu (le sang) et exerce son effet sur celui qui la produit. C'est en quelque sorte un moyen de communication d'un organe à l'autre à l'intérieur du même animal.

L'**origine** des phéromones est multiple.

Certaines phéromones sont des substances provenant du métabolisme : elles font partie de l'urine ou des matières fécales.

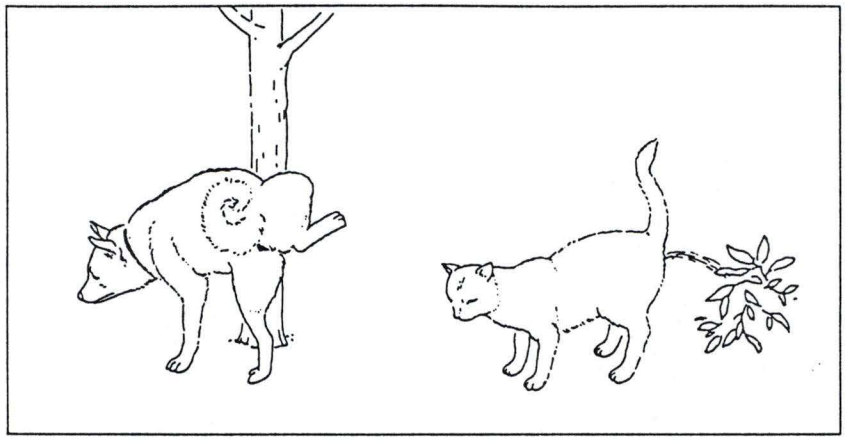
La concentration des phéromones dans l'urine est le reflet de la concentration sanguine des hormones sexuelles. Les mâles de certaines espèces peuvent ainsi suivre par l'olfaction la déroulement du cycle sexuel des femelles.

D'autres sont sécrétées par des glandes à sécrétion externe (*glandes sébacées, glandes salivaires etc...*).

Le contact naso-nasal souvent observé chez de nombreuses espèces, serait en réalité un contact naso-buccal destiné à percevoir les phéromones salivaires.
Chez le jeune rat et chez le porcelet, il régulerait le comportement maternel.
Chez le cheval, ces phéromones renseigneraient sur l'identité et le statut social.

Enfin certaines ont une origine cutanée. La peau est en effet munie de glandes dont les fonctions sont nombreuses *(thermorégulation, lubrification, excrétion, communication, maintien du pH...)*. Une odeur corporelle propre à chaque individu en est le résultat.

Les phéromones proviennent des glandes sébacées et des glandes sudoripares apocrines. Elles sont réparties sur toute la surface cutanée et peuvent aussi être localisées à des endroits particuliers : *espace interdigité et larmier (mouton), pourtour de l'anus et sinus para-*



Urine marking is common in male dogs and cats. Urine spraying by cats in the home is one of the commonest behavioral problems for cat owners.

Figure 7. 5 : Marquage à l'urine chez le chien et le chat (selon Hart, 1985).

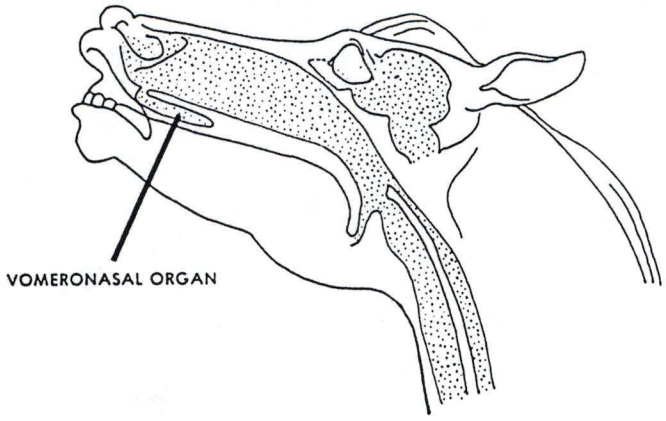
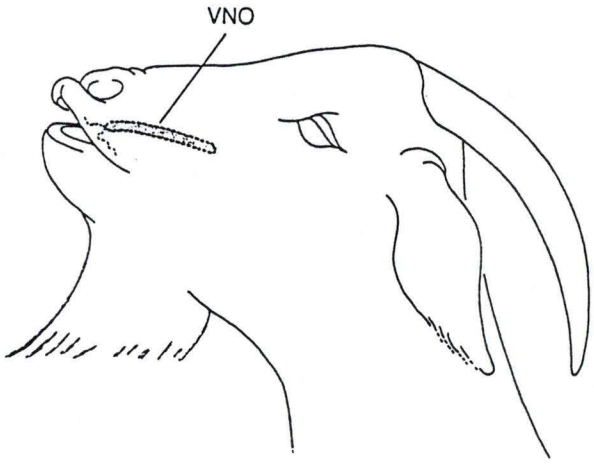


Figure 7. 6 : Organe voméro-nasal du cheval (selon Waring, 1983).



The vomeronasal organ (VNO) is the peripheral organ of the accessory olfactory system. During flehmen, fluid-borne nonvolatile chemicals, such as sex pheromones, can enter the vomeronasal organ through the oral cavity by means of the nasopalatine (incisive) duct.

Figure 7. 7 : Organe voméro-nasal du bouc (selon Hart, 1985).

anaux (chien), tempes (chat), périnée (cobaye), menton (lapin), aisselles (homme), métatarse (chevreuil).

Le produit de sécrétion peut être retenu pendant un certain temps avant de s'évaporer, subissant alors l'action des bactéries et des levures. La composition finale et l'odeur en sont modifiées.

Les phéromones sont **dispersées** dans l'air, sur certains objets *(chamois qui frotte la base de ses cornes sur un tronc d'arbre)* (figure 7. 5), sur l'animal lui-même *(dans la barbe du bouc qui y urine, dans la touffe de poils appelée "brosse" située dans la région métatarsienne chez le chevreuil, sur les poils des aisselles chez l'homme...)* ou sur un autre individu *(lapine qui frotte son menton sur ses jeunes, chat qui frotte sa tempe sur le pantalon de son propriétaire, blaireau qui marque les flancs des membres de son clan au moyen de la glande odoriférante située à la face ventrale de la queue).*

Le message olfactif déposé sur un objet peut persister un certain temps, parfois plusieurs jours, et remplit son rôle en l'absence de son auteur. Ce qui a fait dire que "les phéromones sont à l'animal ce que l'écriture est à l'homme".

La **composition chimique** de beaucoup de phéromones n'est pas connue. Ce sont souvent des mélanges de protéines et de lipides.

Les sinus para-anaux de la renarde contiennent douze composants volatils différents, dont plusieurs acides gras et de la triméthylamine.

Un organe situé sur le plancher des cavités nasales, l'**organe de Jacobson** ou **organe voméro-nasal**, serait spécialisé dans la perception phéromonale.

A cet organe fait suite un circuit nerveux particulier constitué par le nerf voméro-nasal. Il déclenche par voie réflexe le comportement du "flehmen" ou "lip curl" qui consiste en un retroussement de la lèvre supérieure qui a pour but de favoriser l'accès des substances odoriférantes à l'organe de Jacobson.

Le flehmen est observé dans de nombreuses espèces (figures 7. 6 et 7. 7).

L'homme est inapte à percevoir consciemment la plupart des phéromones; cependant, il reconnaît notamment certaines émissions odorantes émises par les mâles *(bouc, verrat, matou)* et celles des glandes anales du chien.

D'une manière générale, les phéromones émises diffèrent d'un individu à l'autre : *le sexe, l'âge, l'état physiologique, la position hiérarchique, le cycle oestral... ont une influence*; il existe donc une **spécificité de celui qui les produit** : les phéromones transmettent des informations concernant celui qui les émet.

La communication par les phéromones permet d'éviter des rapprochements sexuels inutiles si un des deux partenaires n'est pas en condition.

On a cependant mis en évidence que les mâles de plusieurs espèces de primates *(babouin, rhésus, pata, saïmiri)* sont attirés par les femelles de n'importe quelle espèce si les sécrétions vaginales contiennent des acides gras volatils *(acétique, propionique, butyrique etc...)*. Ces substances s'y retrouvent en effet chez toutes; elles ne sont donc pas spécifiques. On les a aussi mises en évidence dans l'espèce humaine. Elles sont probablement produites par l'action des bactéries cutanées.

D'autre part, tous les individus d'une même espèce ne sont pas nécessairement capables de percevoir la même phéromone; cette capacité dépend de divers facteurs : *l'âge, le sexe, la condition physiologique...*; il existe donc une **spécificité de celui qui les perçoit**.

Les jeunes rats sentent une phéromone maternelle qui les attire vers la mère entre le 14ème et le 27ème jour de leur vie; en dehors de cette période, ils ne peuvent la percevoir.

Dans l'espèce humaine, il existe aussi des variations dans la capacité de perception. Si on considère une lactone à odeur musquée utilisée en parfumerie, on constate que pour que les hommes puissent la percevoir, elle doit être présente à une concentration minimale d'une part par million.

Les femmes, elles, peuvent détecter des concentrations beaucoup plus faibles : une part par milliard.

Cette capacité n'est pas identique chez toutes les femmes mais dépend du cycle oestral : elle est maximale dix jours avant les règles et minimale lors des règles.

L'acuité olfactive des chiennes dépend du taux des hormones sexuelles (oestrogènes et progestérone); par exemple, les chiennes en chaleurs sont presque anosmiques. A l'inverse, les chiennes ovariectomisées perdent certaines de leurs capacités dans ce domaine.

La testostérone augmente l'acuité olfactive; les chiens mâles sont meilleurs pisteurs s'ils ont reçu quelques jours avant une injection de 100 mgr d'acétate de testostérone.

De nombreux **phénomènes physiologiques** provoqués par ces substances responsables de la communication olfactive ont été mis en évidence chez les animaux; ils concernent notamment la longueur des cycles oestraux, l'ovulation, l'apparition de la puberté et l'implantation de l'embryon.

Cela a été constaté chez les animaux de laboratoire, chez les animaux domestiques et chez l'humain.

Si on constitue un groupe de plusieurs souris femelles, sans présence d'un mâle (et à l'exclusion de toute trace d'urine, de litière ou autre matériel qui aurait été en contact avec un mâle), on observe un allongement de la durée du cycle oestral de ces femelles. Ce phénomène est appelé l'effet Lee-Boot.

Dans les groupes de souris femelles élevées sans mâle, présentant donc l'effet Lee-Boot, l'introduction d'un mâle provoque le raccourcissement et la synchronisation des cycles oestraux; celles-ci ovulent toutes trois ou quatre jours après. C'est l'effet Whitten.

Les jeunes souris femelles élevées en présence de mâles sont pubères plus tôt (20 jours) que celles élevées en dehors de la présence d'un mâle. C'est l'effet Vandenbergh.

Si une souris gestante depuis moins de 5 jours est mise en présence d'un nouveau mâle, elle avorte dans les 24 heures et elle revient en oestrus dans la semaine qui suit. C'est l'effet Bruce.

Chez la vache, le confinement provoque l'ovulation tranquille ou chaleurs silencieuses c'est-à-dire une ovulation sans que les manifestations comportementales propres aux chaleurs soient présentes. Cela s'observe chez un nombre important d'animaux (jusqu'à 30 %) et surtout chez les dominées.

Dans l'espèce ovine, l'"effet bélier" est bien connu : l'introduction d'un bélier dans un troupeau de femelles en fin de période d'anoestrus ou proche de la puberté induit une synchronisation de l'ovulation et l'apparition du comportement sexuel chez un grand nombre de brebis, soit après trois à cinq jours, soit après une vingtaine de jours.

Cette synchronisation est d'autant meilleure que l'impulsion sexuelle du bélier est forte.

Par contre, le maintien permanent du bélier dans le troupeau a un effet néfaste sur la reproduction car il entraîne une diminution de la durée de l'oestrus et donc de

la fertilité (les deux sont liées).

Une substance odoriférante contenue dans la salive du verrat entraîne le réflexe kinesthésique d'immobilisation : une pression sur le dos provoque l'immobilité chez la truie qui est en oestrus et non chez celle qui n'est pas en oestrus.

Cette phéromone est identifiée; elle a reçu le nom de muskone et provient de la glande maxillaire. Il est possible de l'obtenir par synthèse.

Les éleveurs de porcs peuvent, grâce à elle, détecter les chaleurs chez leurs femelles en manipulant celles-ci.

La présence d'un verrat au sein d'un groupe de jeunes truies avance l'âge de la puberté chez celles-ci (181 jours au lieu de 220 jours); de plus les cycles sont synchronisés.

Chez le chien, l'intervention de phéromones dans la reproduction n'a pas fait, jusqu'à maintenant, l'objet de recherches systématiques.

Cependant, dans de grands élevages (de chiens de laboratoire, par exemple), on observe que si deux chiennes partagent la même cage, elles entrent en chaleurs en même temps ou avec un décalage de 2 à 3 semaines au plus.

D'une façon plus générale, on constate une certaine synchronisation des cycles avec regroupement des chaleurs à deux ou trois moments de l'année : janvier, mai et septembre, par exemple dans un élevage de 150 animaux.

Les phéromones interviennent probablement dans la communication homme-chien, particulièrement les phéromones à rôle sexuel émises par l'être humain lors de la puberté.

Comme nous l'avons vu plus haut, chez les mammifères, la même substance phéromonale ou une substance chimiquement proche peut exister chez plusieurs espèces différentes par une sorte communauté chimique interspécifique.

On observe, par exemple, une modification du comportement d'un chien vis-à-vis d'un enfant devenant adolescent.

Ce phénomène peut être lié à l'émission de phéromones par l'adolescent; celles-ci peuvent agir de pair avec la modification de son comportement qui se produit généralement à la puberté.

Dans l'espèce humaine, différents effets phéromonaux peuvent être observés.

Dans les dortoirs de femmes, on observe une sychronisation et un allongement de la durée des cycles.

Les femmes qui côtoient habituellement des hommes ont des cycles plus courts que celles qui sont privées de la présence masculine.

Depuis un siècle, on constate, en Angleterre, que l'âge de la puberté chez les jeunes filles a tendance à baisser. Des facteurs liés notamment à l'alimentation et à l'hygiène qui ont été améliorées peuvent expliquer ce phénomène, au moins partiellement.

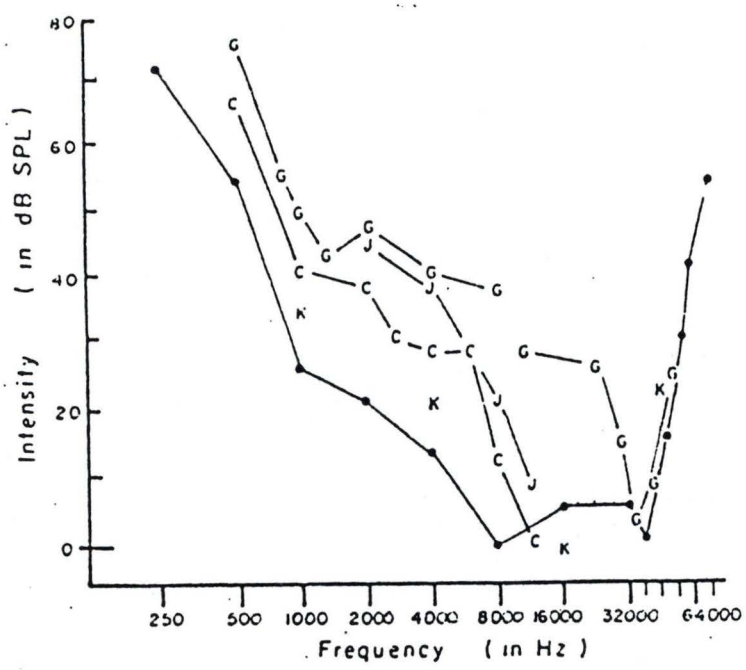
Cependant, l'environnement social a été également modifié; à l'époque victorienne, les jeunes gens étaient éduqués avec une séparation complète des sexes, ce qui n'est plus le cas aujourd'hui.

Communication auditive

Aptitudes auditives

Le sens de l'audition est bien développé chez les animaux domestiques; *des recherches ont démontré notamment que le chien, le chat et le mouton sont supérieurs à l'homme dans ce domaine.*

La communication auditive se fait par l'intermédiaire des sons. Un **son** est une variation rapide de la pression de l'air susceptible de provoquer une impression sur les organes de l'audition. Il est produit par des vibrations d'un corps *(les cordes d'un violon, les cordes vocales...)* dans un milieu élastique *(l'air, l'eau...)* où il se propage.



Average audiograms from the present and five previous studies. (Filled circles, present study; K, from Kelly, 1970; C, from Cowles and Pennington, 1943; J, from Jamisen, 1951; G [low-frequency curve], from Gourevitch, 1965; G [high-frequency curve], from Gourevitch and Hack, 1966. Note close agreement at high frequencies.)

Figure 7. 8 : Tracés expérimentaux d'audiogrammes de chiens (selon Kelly & Masterton, 1977).

Les sons audibles comprennent des sons purs ou sons fondamentaux, des sons musicaux et des bruits. Un son est pur si la source qui le produit est animée de vibrations sinusoïdales. Un son musical comprend plusieurs sons purs; les vibrations périodiques qu'il produit sont la résultante des vibrations sinusoïdales additionnées des sons purs qui le composent. Un bruit est provoqué par des vibrations non périodiques, irrégulières.

Un son est caractérisé par sa fréquence, par son intensité et par son timbre.

La fréquence est égale à l'inverse de la période de la vibration sonore. Elle est exprimée en cycles par seconde, en Hertz (Hz) ou encore en Kilohertz (KHz). Elle détermine la hauteur du son.

Un son est aigu si sa fréquence est élevée; il est grave si sa fréquence est basse.

Comme la sensation (physiologique) croît en progression arithmétique quand le stimulus (physique) croît en progression géométrique, elle croît comme le logarithme de l'excitation mesurée en unités physiques.

La voix humaine comprend des sons dont les fréquences les plus utilisées se situent entre 1.000 et 2.000 Hz.

L'intensité est fonction de l'amplitude de la variation de pression ou d'énergie. Elle est exprimée en décibels (dB); cette unité est logarithmique.

La voix humaine a une intensité de 35 à 70 dB, un trafic automobile intense 85 dB; le métro monte à 90 dB, un avion à réaction 140 dB, une explosion 150 dB et plus.

Une sirène d'alarme intérieure a une intensité de 85 dB; une sirène extérieure monte à 115 dB.

Dans la nature, aucun son ne dépasse l'intensité de 100 dB, excepté le tonnerre, une avalanche, un ouragan ou une tornade.

Le timbre dépend de l'intensité des harmoniques qui accompagnent le son fondamental. Il permet, par exemple, de distinguer entre des sons de même intensité et de même fréquence émis par deux instruments différents.

Un son musical comprend en effet un son fondamental (pur) et d'autres vibrations dont les fréquences sont des multiples, c'est-à-dire des harmoniques du son fondamental.

Les sons parviennent dans l'oreille interne; celle-ci comprend le limaçon ou cochlée.

Le limaçon osseux est divisé par la membrane basillaire en rampe vestibulaire et en rampe tympanique. Cette dernière comprend le canal cochléaire (limaçon membraneux) limité par la membrane de Reissner. L'organe de Corti est accolé à la membrane basillaire, dans le canal cochléaire.

Un système complexe transmet les vibrations sonores jusqu'à la membrane basillaire. Ce sont les mouvements de celle-ci qui constituent les véritables stimuli; ceux-ci sont recueillis par les cellules ciliées de l'organe de Corti qui transmettent le message aux fibres nerveuses afférentes.

Un son ne fait pas vibrer la totalité de la membrane basillaire. Chaque fréquence possède un endroit particulier où l'amplitude est maximale : les hautes fréquences font vibrer la membrane au niveau de la base du limaçon tandis que les basses fréquences la font vibrer du côté du sommet. Il existe donc une dissociation spatiale de la perception des différentes fréquences.

Lorsqu'un son atteint une intensité suffisante pour provoquer une lésion cellulaire au niveau de l'organe de Corti, celui-ci sera atteint à l'endroit sensible à la fréquence de ce son.

Le seuil d'audibilité minimum pour une fréquence donnée est la plus faible intensité, exprimée en décibels, qui peut être perçue.

L'audiogramme est un graphique reprenant les seuils d'audibilité minimum; il a la forme d'un U (figure 7. 8).

Le champ tonal comprend les fréquences situées entre les valeurs extrêmes des fréquences perçues par une espèce donnée.

Les sons dont la fréquence est plus faible que la plus petite fréquence audible (donc, du côté des graves) sont appelés les infra-sons; les sons dont la fréquence est plus élevée que la plus haute fréquence audible (donc, du côté des aigus) sont appelés les ultra-sons.

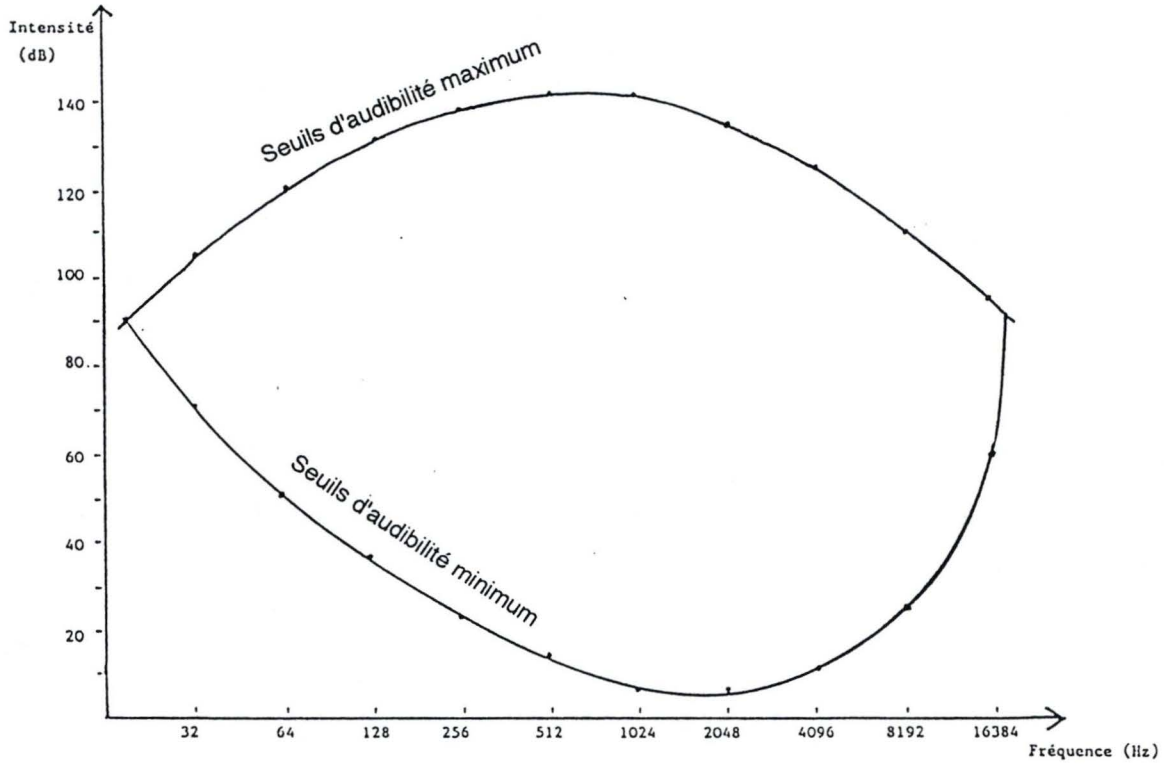


Figure 7. 9 : Seuils d'audibilité minimum et maximum chez l'homme.

L'audiogramme de l'homme nous apprend qu'il entend les fréquences allant de 16 à environ 18.000 Hz. Sa sensibilité est maximum aux alentours de 2.000 Hz.

On constate d'autre part que plus on se rapproche des fréquences limites, plus grande doit être l'intensité d'un son pour qu'il soit entendu.

L'homme n'entend pas les fréquences supérieures à 16.000 Hz. Certains sons qui sont des ultra-sons pour l'homme sont donc audibles pour certains animaux comme le chien qui entend des fréquences jusqu'à 60 KHz.

Le cheval entend des fréquences jusqu'à 25.000 Hz (Ödberg).

Pour les sons dont la fréquence se situe entre 80 et 3.000 Hz, l'homme peut discriminer entre des fréquences qui diffèrent de 1/3 à 1/2 Hz. Cet aspect de l'audition n'a pas été beaucoup étudié chez les animaux.

Le pavillon de l'oreille externe, mobile sur 180°, peut être orienté dans diverses directions afin de recueillir et d'amplifier les ondes sonores à la manière d'un entonnoir.

Les données qui permettent de localiser la source sonore sont multiples. Parmi elles, on trouve la différence entre les moments où le son arrive à chacune des deux oreilles.

Un son d'une fréquence donnée présente un seuil d'audibilité minimum (voir plus haut); il existe également un seuil d'audibilité maximum au delà duquel la vibration acoustique n'est plus perçue sous forme d'un son, mais sous forme de douleur (figure 7. 9).

Chez l'homme, la courbe des seuils d'audibilité maximum a la forme d'une parabole à concavité inférieure.

Dans certaines conditions d'intensité et de durée, un son peut produire des lésions. Les cellules ciliées de l'organe de Corti sont les premières touchées (voir plus haut); viennent ensuite les cellules de Deiters et les voies nerveuses. Le système de conduction (tympan et chaîne des osselets) peut être également touché.

On considère chez l'homme, qu'une intensité sonore de 80 dB ne provoque pas de lésion, quelles que soient sa fréquence et sa durée d'application.

Un son de 120 dB ne provoque pas de lésion si sa durée ne dépasse pas 1/2 seconde.

Les hautes fréquences sont plus nocives que les basses fréquences : un bruit de 6.500 Hz à 160 dB perce le tympan humain; si la fréquence est plus faible, l'intensité doit atteindre 195 à 200 dB pour obtenir le même résultat.

Communication auditive

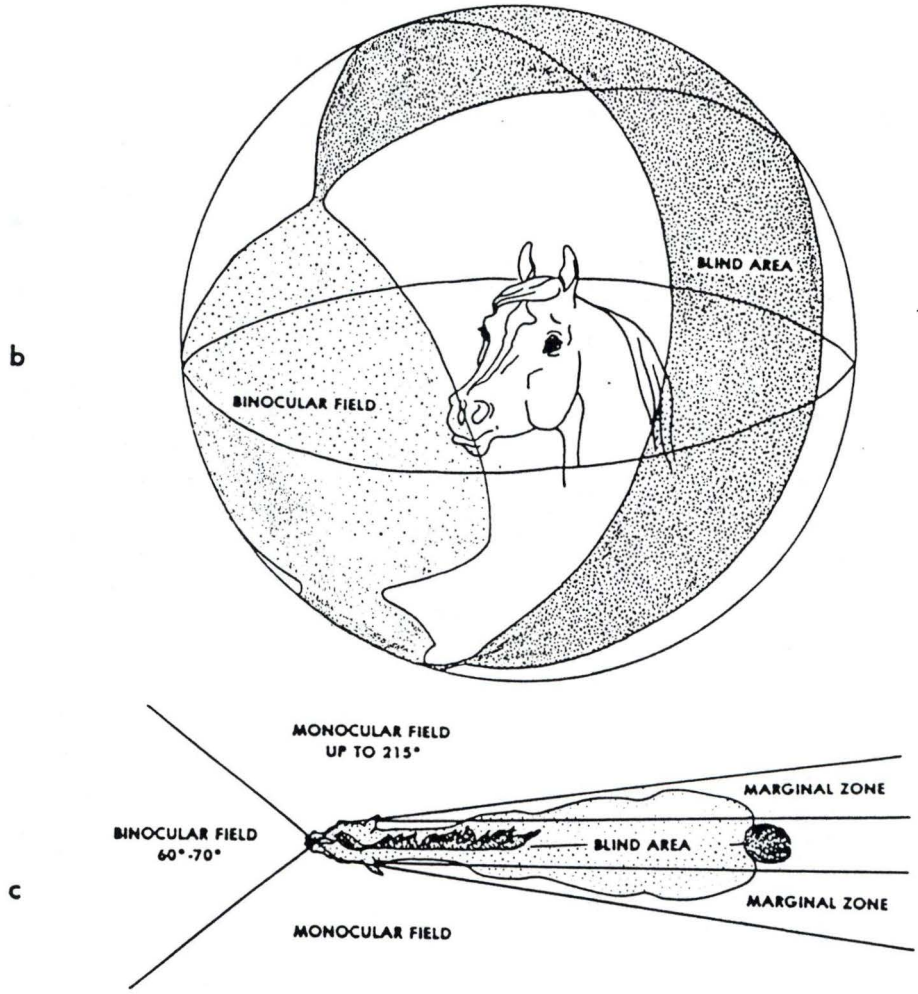
La communication auditive se fait par l'intermédiaire des sons, ces derniers peuvent être vocaux ou non.

Les **sons vocaux** proviennent de l'action de divers organes sur le passage de l'air dans les voies respiratoires et digestives : la langue et les lèvres interviennent, mais c'est surtout au niveau des cordes vocales situées dans le rétrécissement du larynx, appelé la glotte, que se fait la modulation des sons.

Chez les oiseaux, on constate la présence d'un organe de phonation supplémentaire, le syrinx, situé à l'entrée de la poitrine, à la jonction entre la trachée et les bronches primaires.

Les hennissements, les meuglements, les aboiements, les miaulements, etc... sont des sons vocaux.

Parmi les **sons non vocaux**, on trouve les soufflements, les reniflements, les ébrouements, les ronflements, le ronronnement du chat, etc... Certaines de ces émissions sonores ont une fonction de communication, d'autres ne sont que le reflet d'une activité physiologique particulière.



Vision in horses:
(b) ophthalmoscopically defined ocular field (based on Pisa 1936 and Hughes 1977), (c) panoramic visual field (adapted from Waring et al. 1975).

Figure 7. 10 : Champs panoramique et visuel chez le cheval (selon Waring, 1983).

Des sons servant de moyens de communication peuvent ne pas avoir comme origine les systèmes respiratoire ou digestif : *le lapin tape du pied, le mouflon frappe ses cornes contre les rochers, le gorille se martèle le thorax.*

Notons encore que chez de nombreuses espèces (*rat, dauphin, chauve-souris...*), les ultrasons jouent un rôle important.

Commmunication visuelle

Aptitudes visuelles

Le champ visuel ou champ panoramique est la portion de l'ensemble du milieu environnant qui peut être perçue par les deux yeux sans que ceux-ci n'effectuent de mouvements.

Le champ visuel est mesuré en degrés et calculé en fonction de l'angle séparant les axes optiques des deux yeux. Il dépend aussi de la forme de la pupille et des particularités anatomiques de la face *(chanfrein, sourcil de l'orbite etc...).*

Chez l'homme, les axes optiques des yeux sont presque parallèles. Chaque oeil a un champ de 160° dans le plan horizontal. Le champ visuel est de 220°. Ce champ visuel relativement limité est compensé par une bonne mobilité oculaire.

Chez le cheval, le champ visuel est de 210° (figure 7. 10); la forme du chanfrein et du bout du nez l'empêchent de voir le sol à moins d'1,2 m devant lui.

Chez la poule, le champ visuel est de 300°.

La présence du groin empêche le porc de voir juste devant lui.

La sensation de relief ou vision stéréoscopique, ne peut se produire que pour la portion du champ visuel qui est vue simultanément par les deux yeux.

Une partie du champ visuel d'un oeil recouvre en effet celui de l'autre oeil; c'est le champ binoculaire qui est donc la portion du champ visuel vue simultanément par les deux yeux.

Le champ binoculaire est de 130° chez l'homme. Chez le cheval, il est de 60 à 70° (figure 7. 10) et chez la poule, il est limité à environ 25°.

Lorsqu'un objet est vu simultanément par les deux yeux, son image se forme au même endroit de la rétine de chaque oeil. Les excitations se superposent et ne donnent qu'une seule image. Comme chaque oeil voit l'objet sous un angle légèrement différent, l'oeil gauche voit une plus grande partie du côté gauche de l'objet et l'oeil droit voit une plus grande partie de son côté droit. La fusion des deux images au niveau du cortex donne l'impression de matérialité de l'objet (représentation en trois dimensions) et la vision en relief.

Le fusion peut se produire à condition que le même point du cortex reçoive des fibres provenant de chacun des deux yeux. C'est possible lorsque les fibres nerveuses provenant d'un même oeil sont réparties en fibres qui croisent la ligne médiane au niveau du chiasma optique (décussation) et en fibres directes. Les fibres croisées gagnent donc le cortex du côté opposé et les fibres directes gagnent le cortex du même côté. En conséquence, chaque oeil envoie des influx sur les deux moitiés du cortex.

A partir de ce type d'images, par apprentissage, le sujet peut estimer la distance séparant deux objets et la profondeur d'un objet.

La proportion fibres croisées / fibres directes qui est la plus favorable pour la vision en relief est 50 %.

Chez les carnivores, le champ binoculaire est relativement étendu. Cela leur permet d'apprécier la distance à laquelle une proie se trouve et, en conséquence, de bondir sur elle avec précision, ce qui est capital pour un prédateur.

Chez les herbivores et les oiseaux par contre, le champ binoculaire est limité. Ce

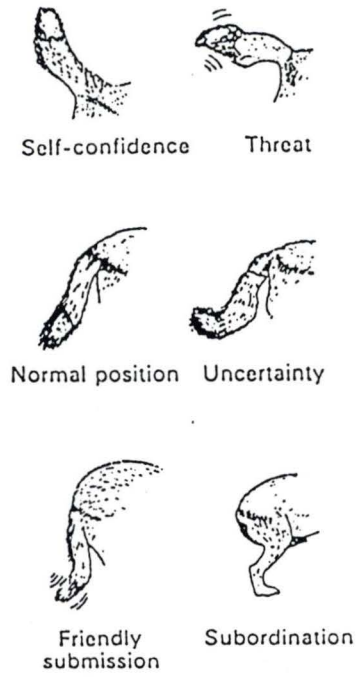


Figure 7. 11 : Port de la queue chez le loup (selon Grzimek, 1977).

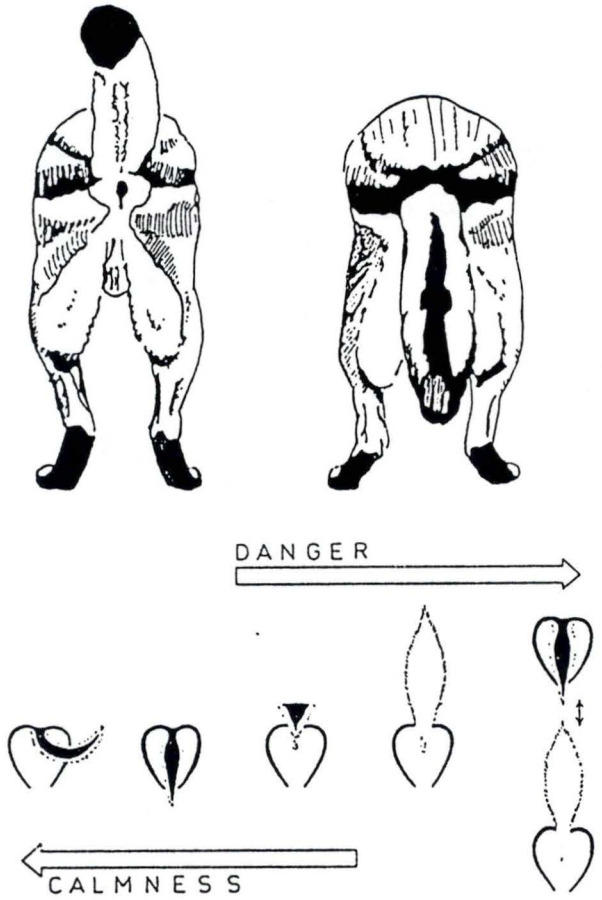


Figure 7. 12 : Marquages particuliers du pourtour de la queue chez le loup et chez le daim, renforçant la valeur de signal de cet organe (selon Heymer, 1977).

phénomène est compensé par un champ visuel plus grand qui augmente les chances de repérer un prédateur.

Des différences comparables sont notées en ce qui concerne la proportion entre les fibres croisées et les fibres directes. Chez les primates, les fibres provenant des cellules de la moitié interne (nasale) de la rétine décussent, tandis que celles qui proviennent des cellules situés dans la moitié externe (temporale) de la rétine ne décussent pas. Le rapport, chez ces espèces, est d'environ 50 %.

Chez les autres mammifères, la proportion des fibres croisées est plus importante : 75 % chez le chien, 65 % chez le chat et 80 à 90 % chez les herbivores.

Du point de vue de la vision en relief, l'homme est donc avantagé par rapport au chat qui est avantagé par rapport au chien, lui-même plus performant que les herbivores.

L'acuité visuelle ou pouvoir séparateur, ou encore pouvoir de résolution, est la plus petite distance entre deux points que l'oeil peut distinguer l'un de l'autre. Elle dépend de la capacité de distinguer l'activation d'un récepteur (cône) de celle de son voisin.

L'acuité visuelle est maximale pour les images qui se forment au niveau de la macula ou aire centrale, zone de la rétine où la densité des récepteurs est la plus élevée.

L'acuité visuelle peut être estimée par différents procédés : comptage des cellules sur la rétine, mesure du potentiel cortical et apprentissage. Le critère est de déterminer quelles sont les plus fines stries verticales noires et blanches qui peuvent être distinguées les unes des autres.

La sensibilité à l'éclairement ou vision nocturne, se mesure en déterminant la plus petite intensité lumineuse qui peut être perçue.

Les récepteurs rétiniens responsables de l'excitation lumineuse sont les bâtonnets. Le rapport entre le nombre de bâtonnets et le nombre de cônes donne une idée - il y a d'autres facteurs - de la sensibilité relative à l'éclairement.

Une bonne vision nocturne va de pair avec une acuité visuelle moins performante et réciproquement.

Chez l'homme, le rapport nombre de bâtonnets / nombre de cônes est de 20/1. Le cheval et le bovin disposent d'une bonne vision nocturne.

La choroïde des carnivores est munie d'un tapetum lucidum ou tapis choroïdien dont le rôle est de réfléchir vers les récepteurs rétiniens une partie des rayons lumineux qui, sans cela, seraient absorbés par des zones non visuelles. La présence du tapetum double la quantité de lumière parvenant aux récepteurs.

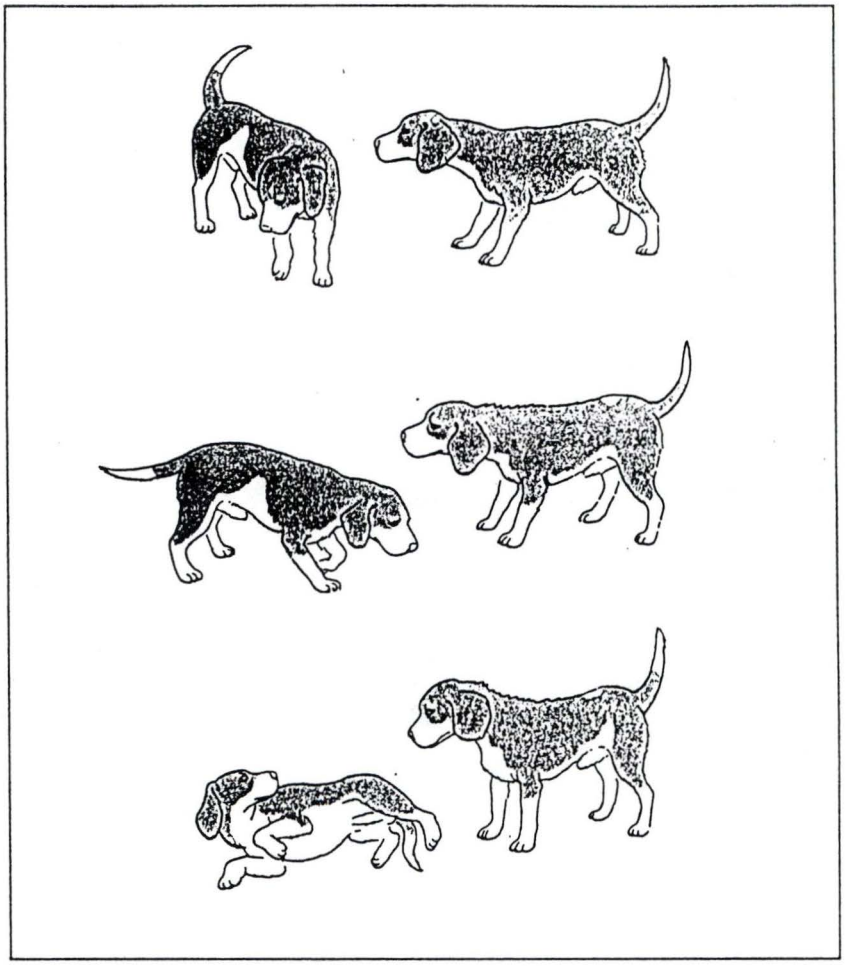
Ce sont les rayons réfléchis par ce tapis choroïdien et renvoyés à travers la cornée, qui rendent visibles dans l'obscurité les yeux des animaux.

La sensibilité chromatique est la capacité à distinguer les couleurs; elle dépend des récepteurs en cônes.

La sensibilité chromatique est détectée par des techniques ayant recours à l'apprentissage. Deux stimuli de couleurs différentes pouvant présenter une luminosité différente, les protocoles expérimentaux doivent éliminer ce paramètre afin d'être fiables. De plus, dans ce type d'expérience, il peut se produire que, même si l'animal est capable de distinguer les couleurs, il n'interprète pas.

Des expériences datant de 1952 ont révélé que le cheval voit le gris, le jaune, le vert, le bleu et le rouge.

A l'inverse des mammifères, les oiseaux peuvent distinguer les couleurs d'une manière très performante.



Forms of submissive behavior in dogs: The posture shown in the middle, with the ears back and head down (left), is more pronounced than simple eye aversion and avoiding the dominant animal (top, left), but is less extreme than the supine posture (bottom, left), which is more characteristic of juveniles.

Figure 7. 13 : Différents degrés de soumission chez le chien exprimés par des postures différentes (selon Hart, 1985).

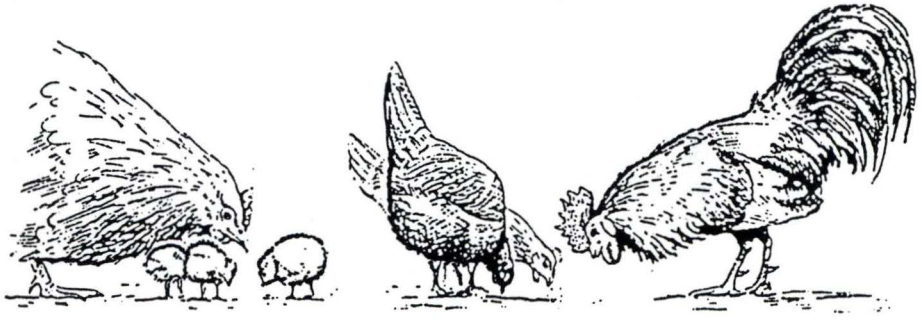


Figure 7. 14 : Picorage ritualisé chez la volaille (selon Heymer, 1977).

Communication visuelle

La communication visuelle se fait par l'intermédiaire de signaux tels que l'attitude corporelle, la mimique faciale, les mouvements, le port de la queue, l'orientation du regard, la pilo-érection...

L'efficacité de certains mouvements expressifs peut être renforcée par des structures morphologiques particulières, spécifiques et bien reconnaissables : *crinière, plumage, marques de la queue (figures 7. 11 et 7. 12), de la face, des oreilles, "miroir" chez les cervidés... (figure 7. 12).*

Tous ces signaux peuvent être classés parmi les déclencheurs sociaux (voir plus haut). En cas de conflit de motivation (voir plus haut), deux mouvements exprimant un signal différent peuvent se superposer *(mouvement de compromis).*

Les usages des moyens de communication visuels sont multiples : *parade nuptiale, apaisement d'un adversaire, établissement et maintien du contact avec un étranger, alarme, détresse, menace, soumission, marquage du territoire...*

Chez les espèces grégaires, le répertoire visuel est étendu et dans le même registre, différentes intensités et nuances peuvent être exprimées (figure 7. 13).

Certains signaux visuels particuliers sont appelés des **rituels**. Ce sont des patrons-moteurs appartenant à divers systèmes comportementaux qui ont subi un processus évolutif particulier, la **ritualisation**.

Un comportement ritualisé est un patron-moteur devenu relativement immuable et stéréotypé, dont les stimuli et la motivation ont été changés, dont les composants ont été transformés : certains exagérés ou réduits en fréquence ou en amplitude, certains supprimés, certains ajoutés et dont la fonction est devenue l'émission d'un signal précis.

Dans le cadre de la parade nuptiale chez la volaille, par exemple, le coq picore le sol (figure 7. 14).

Ce patron-moteur du comportement alimentaire a perdu ses stimuli : il picore la terre, le gravier. Il a perdu sa motivation : le coq n'a pas faim et il a perdu sa fonction : absorber des matières alimentaires.

Il a été modifié : il est devenu répétitif et ostentatoire.

Il a acquis un nouveau stimulus : le partenaire pour l'accouplement, une nouvelle motivation, celle du comportement sexuel et une nouvelle fonction : celle de communiquer ses intentions à la poule qu'il courtise.

Chez les canidés, divers signaux visuels expriment la soumission. Parmi ceux-ci, on observe le flairage et le léchage de la commissure des lèvres de l'autre animal. Ce comportement est une ritualisation d'un comportement existant chez le jeune destiné à faire régurgiter de la nourriture par un adulte. Il constitue aussi une expression de la néoténie.

Comme un comportement ritualisé est répété toujours de la même manière, il constitue un signal clair, bien visible et ne pouvant prêter à confusion.

Des activités de déplacement (voir plus haut), des mouvements d'intention (voir plus haut) et des séquences motrices partielles ou préparatoires apparaissant au début d'une activité peuvent aussi se transformer en signaux visuels par ritualisation.

Le grooming qui est observé lors de la rencontre de deux coqs qui ne se connaissent pas constitue un signal d'apaisement.

Le lapin qui a perçu la présence d'un prédateur frappe du pied sur le sol. Il produit ainsi un mouvement d'intention constituant l'amorce du comportement locomoteur de fuite. Ce mouvement d'intention est un signal ritualisé d'alerte destiné aux autres lapins.

Metacommunication in lions. The male's posture with lowered forequarters is only seen as a preliminary to play. He invites the cub to play and cuffs it gently as the cub joins him (from Schaller 1972).

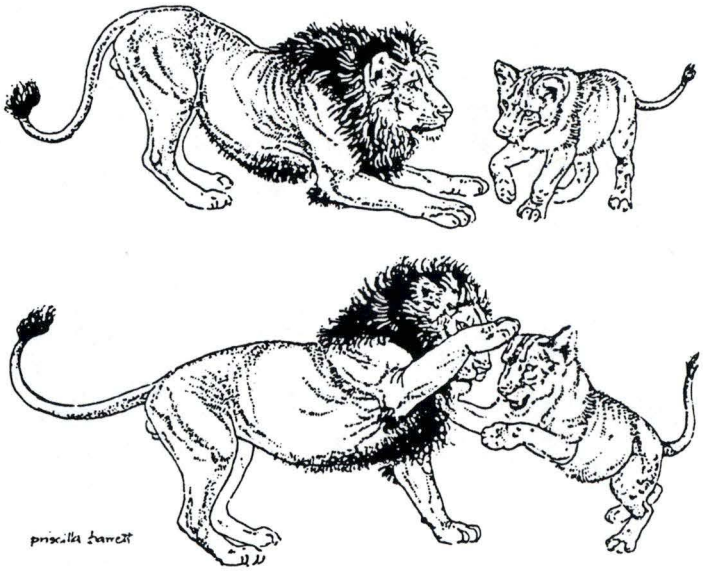
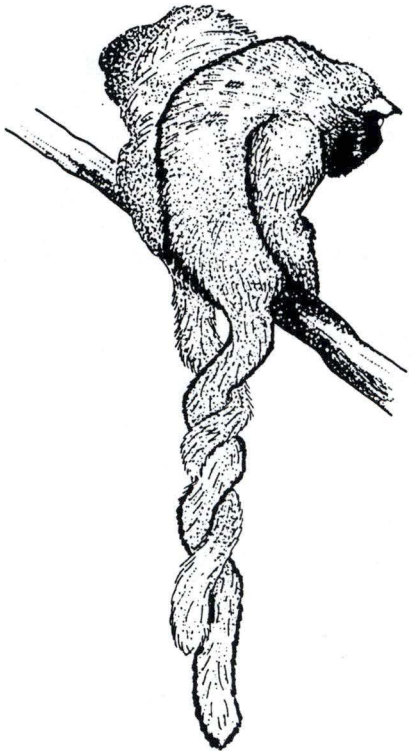
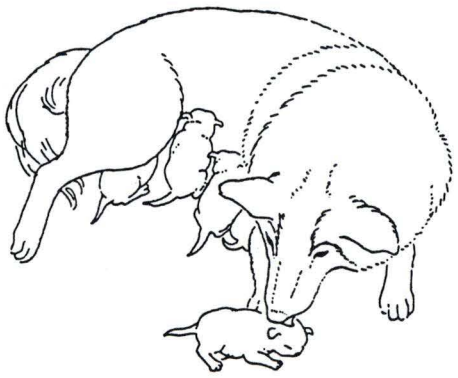


Figure 7. 15 : Posture d'invitation au jeu chez le lion (selon Manning & Dawkins, 1992).



Tail-twining—tactile communication by adult dusky titi monkeys (from Moynihan 1965).

Figure 7. 16 : Communication tactile chez des singes (selon Manning & Dawkins, 1992).



Physical contact by means of licking the pups is one way the mother dog has of communicating her location to the pups.

Figure 7. 17 : Communication tactile entre la chienne et ses chiots (selon Hart, 1985).

Un canard sur le point de s'envoler d'un étang effectue un retrait de la tête et une élévation de la queue; ce mouvement déclenche l'envol des autres canards.

Beaucoup de comportements ritualisés sont innés; ils peuvent être modifiés par apprentissage.

Des comportements ritualisés peuvent avoir une origine purement apprise.

La ritualisation peut donc être phylogénique ou ontogénique.

La communication chien-homme en fournit de nombreux exemples. Parmi ceux-ci citons la ritualisation du comportement de maladie qui est renforcé par un surcroît d'attention de la part du maître.

Une chienne chow-chow de Lorenz boitait dès que son maître se préparait à faire une promenade à vélo car elle n'aimait pas l'accompagner. Au retour, elle ne boitait plus.

Le mot ritualisé qualifiant un combat n'est pas utilisé dans le même sens que lorsqu'on parle de comportement ritualisé (voir plus loin, le comportement agonistique).

Certains signaux visuels constituent un message qui informe sur un autre message. Ils correspondent à ce qui est regroupé en psychologie humaine sous le vocable de **métacommunication**.

La posture d'invitation au jeu du lion (figure 7. 15) n'est observée que dans les préliminaires au comportement ludique.

Son message signifie que les signaux qui vont suivre (grognements, poursuites, montes...) ont une signification de jeu et ne constituent pas l'expression d'un autre comportement tel que le comportement agonistique ou reproducteur.

Ces signaux sont très semblables à ceux du chien (figure 3. 17).

Communication tactile

La communication tactile est très importante chez les invertébrés, *notamment les insectes sociaux,* où le sens du tact est associé avec les chémorécepteurs localisés sur les diverses antennes et palpes dont sont munis ces animaux.

Ches les mammifères, elle existe également mais a été jusqu'aujourd'hui peu étudiée sauf quelques observations chez les espèces sauvages (figure 7. 16).

Elle est utilisée principalement par les individus entre lesquels des relations particulières ou préférentielles (voir plus loin) se sont établies : *mère-jeune (figure 7. 17), paire de chevaux, couples mâle-femelle, fratries...*

L'allogrooming au cours duquel deux animaux effectuent réciproquement leur toilette corporelle, a une signification sociale d'apaisement bien établie; il ne se produit que quand les animaux sont dans un état de quiétude et que les relations sociales entre les membres du groupe sont stables.

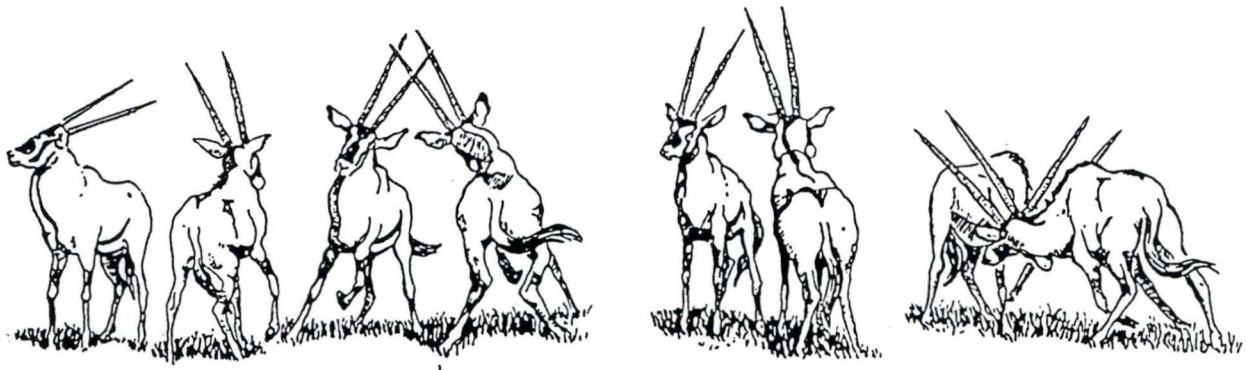
On a constaté que l'allogrooming dans un troupeau de vaches Jersey allait de pair avec une production laitière optimale.

Dans les relations mère-jeune, le flairage et le léchage de la région périnéale du jeune par la mère va de pair avec la tétée.

Le cheval a une sensibilité cutanéo-musculaire particulièrement développée (notamment la région du bout du nez qui, à cet égard, peut être comparée à la trompe de l'éléphant).

La communication entre les individus de cette espèce a souvent recours au tact.

Les signaux utilisés par le cavalier pour communiquer des ordres à sa monture



Fight between two bulls of *Oryx gazella beisa*. (*a*): Initial posture (head-up threats); (*b*): the first clash, where the horns touch in the upper third; (*c*): pause; (*d*): second thrust, which leads to the head-to-head pushing contest. (After F. Walther, 1958.)

A : menace
B, C et D : entrecroisement des cornes
E : poussée frontale

Figure 7. 18 : Combat ritualisé chez l'oryx (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

utilisent notamment le sens du tact par pression des genoux, des jambes, de l'assiette, des mains...

3. Le comportement agonistique

Le **comportement agonistique** (du grec αγων : combat) est un comportement qui permet de résoudre un conflit avec un autre animal.

Il peut prendre différentes **formes** : la menace, l'agression, le combat, le retrait, une attitude d'apaisement ou de soumission, la fuite...

Les **armes** utilisées lors des combats sont très variées : *les dents (morsures ou coups), les sabots (ruades ou coups), les griffes, le bec, les ergots, les cornes des ruminants, les bois des cervidés, la tête ou l'ensemble du corps (poussées, charges).*

Le **combat intraspécifique** concerne deux individus de la même espèce. Il se déroule généralement selon des règles strictement observées chez les espèces portant des armes dont l'utilisation pourrait entraîner la mort du congénère; des mécanismes inhibiteurs se sont développés qui permettent d'éviter ce danger.

On parle dans ce cas de **combat ritualisé**. Le terme ritualisé ne correspond pas à la définition de la ritualisation expliquée plus haut.

L'oryx est parfaitement capable d'éventrer avec ses cornes un lion ou un homme : il les abaisse jusqu'au sol et les relève brusquement.

Lorsqu'il combat avec un congénère, il ne procède pas de cette manière mais respecte des règles précises : les cornes sont utilisées comme point d'application de poussées de l'ensemble du corps, les antagonistes étant placés front contre front. Les cornes sont d'ailleurs munies de reliefs annelés qui évitent qu'elles ne glissent l'une sur l'autre (figure 7. 18).

Les dindons qui se battent essaient de se saisir par les barbillons, productions cutanées rouges et bien visibles qui sont très résistantes. Si leur combat n'était pas ainsi ritualisé, le plumage des oiseaux serait endommagé.

Durant le jeune âge, les chiot apprennent la "morsure inhibée" qui leur permettra de contrôler l'intensité de la contraction de leurs mâchoires lors des combats.

Un combat ritualisé est donc relativement sans danger pour les antagonistes. Il est souvent précédé de menaces et se termine par des signaux d'apaisement.

Le **combat interspécifique** est celui qui concerne, dans la nature, les interactions entre les prédateurs et leurs proies. Il répond à d'autres motivations que le combat intraspécifique et est exécuté de manière différente.

S'il a à se défendre contre un prédateur, l'oryx utilise ses cornes d'une autre manière que s'il combat avec un autre oryx (voir plus haut).

Une girafe se bat avec un rival en employant ses cornes mais repousse un prédateur à coups de sabot.

Le taureau de combat manoeuvre dans l'arène face au matador autrement qu'avec les autres taureaux.

Un chien qui capture un lièvre ne produit pas de grognements ni d'attitudes de menace alors que c'est le cas s'il combat avec un congénère.

Chez le chat, on a mis en évidence que le substrat neurologique des deux types

d'interactions est différent.

La stimulation de l'hypothalamus latéral provoque le comportement de prédation.

La stimulation de l'hypothalamus ventral et médian provoque l'agressivité intraspécifique et l'émotion qui lui est associée.

Une **agression** ou un **comportement agressif**, selon Beilharz & Zeeb, est un comportement dont le but est de repousser un autre individu; ce comportement peut consister en menaces ou en combats avec, comme conséquences éventuelles, la douleur et / ou des blessures.

Heymer en donne une définition plus générale; pour lui, l'agression est un acte physique ou une action de menace d'un individu envers un autre qui réduit sa liberté et sa potentialité génétique.

L'agression se traduit plutôt par des menaces lorsqu'elle est en conflit avec d'autres systèmes *comme la peur, par exemple* ou quand sa motivation est faible; la menace pouvant être considérée comme un mouvement d'intention.

On parle d'agression intraspécifique quand elle s'adresse à un individu de la même espèce. Chez les animaux sauvages, elle a diverses fonctions, *telles que l'espacement des individus afin de mieux exploiter les ressources de l'environnement, la sélection des meilleurs reproducteurs, la défense de la progéniture...*

Elle ne doit donc pas être considérée comme une anomalie ou une maladie car elle est souvent bénéfique pour le sujet qui la produit. Même si un combat comporte un risque, l'éviter peut priver l'animal de nourriture, d'espace ou de partenaire pour s'accoupler et donc, in fine, lui être défavorable.

L'agression interspécifique concerne les animaux appartenant à une autre espèce : *proies, prédateurs, l'homme dans le cas des espèces domestiques...*

Le comportement agressif est, dans une certaine mesure, contrôlé par des facteurs héréditaires Malgré l'intérêt évident que sa connaissance représente pour l'élevage, l'héritabilité de l'agression n'a malheureusement pas été étudiée ni mesurée chez les mammifères domestiques, notamment le chien.

Depuis plusieurs siècles, on a sélectionné des volailles pour les combats de coqs. Il en est de même pour les poissons combattants.

En laboratoire, on a pu créer des souches de souris à haut niveau d'agression et des souches à bas niveau d'agression.

L'**agressivité** d'un individu correspond à sa motivation à produire des comportements agressifs; elle est mesurée par le nombre d'agressions qu'il effectue.

4. Les facteurs de cohésion du groupe

Hiérarchie de dominance

Au sein d'un groupe individualisé peut se former une **hiérarchie de dominance**, c'est-à-dire, l'établissement de rapports dominant/dominé entre les membres.

La hiérarchie de dominance était appelée jadis hiérarchie de becquetage ("peck order") car c'est chez les volailles qu'elle a été, en premier lieu, mise en évidence. Cette découverte qui date de 1922, est due au naturaliste norvégien Schelderup-Ebbe (Hafez).

Si un individu domine tous les autres, il est appelé α; si un individu est dominé par tous les autres, on le nomme ω.

Au sein d'une hiérarchie bien établie, chaque animal sait qui il domine et par qui il est

dominé; il occupe une place précise, préalablement déterminée.

Un animal **dominant** est un animal qui bénéficie d'une priorité d'accès à une ressource particulière, *comme la nourriture, un partenaire pour s'accoupler ou un lieu de repos.*
Un dominant présente habituellement une meilleure aptitude au combat qu'un dominé mais cette différence peut ne pas avoir été testée.

La priorité du dominant en cas de compétition n'est cependant pas absolue : elle dépend de plusieurs autres facteurs : *le niveau respectif de motivation des compétiteurs, leur expérience, leur rapidité...*

Une femelle acceptera un mâle avec lequel elle a établi une association préférentielle (voir plus loin) plutôt qu'un mâle dominant.

Chez les loups, un sujet inférieur occupé à manger peut menacer un dominant qui s'approche de lui.

Dans les troupeaux hiérarchisés, des mâles non dominants peuvent effectuer un certain nombre de saillies.
Les Anglo-saxons les appellent des "kleptocopulators"!

Cette conception récente est quelque peu différente de l'ancienne qui liait l'ordre social à un ordre d'agression et pour laquelle la dominance s'exprimait surtout par la possibilité d'attaquer impunément un dominé.

La dominance est plutôt le fait que, dans chaque paire d'animaux, le dominant a le pouvoir d'**inhiber** le comportement du dominé ou de provoquer chez lui une réponse d'évitement.

La hiérarchie de dominance au sein d'un groupe est la somme de toutes les relations d'inhibition entre paires d'individus.
Un animal dominant a peut-être produit des comportements agressifs dans le passé afin d'obtenir sa position par rapport à un dominé, mais celle-ci ayant été apprise et mémorisée, l'agression n'est plus nécessaire.

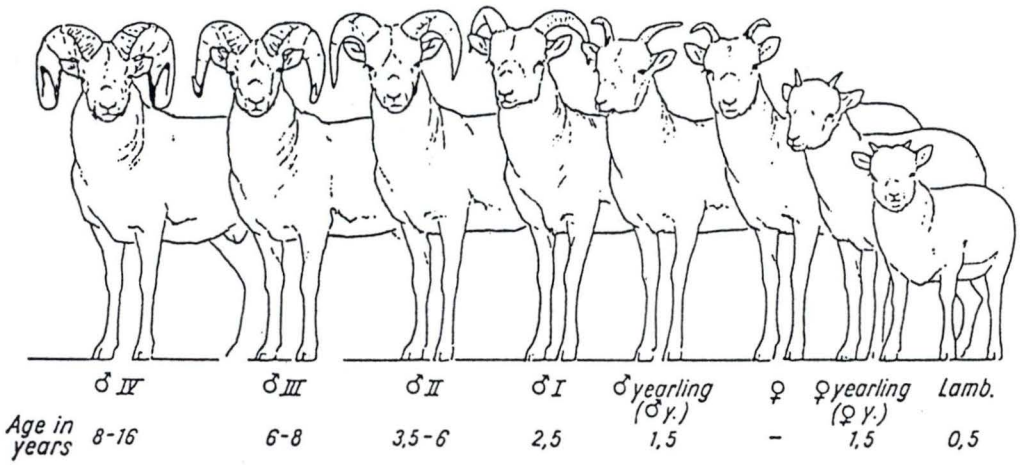
Le comportement d'un dominé en présence d'un dominant est différent de celui qu'il aurait en l'absence de celui-ci. Le dominé est ainsi "moins libre", il "respecte" le dominant, l'évite ou s'en écarte. Le dominant exerce cet effet soit par sa simple présence - c'est le cas le plus fréquent -, soit par menace, soit par combat (Beilharz & Zeeb).

Au concept d'ordre de dominance s'ajoute celui d'ordre d'évitement. Chez les animaux domestiques, c'est en effet surtout le comportement d'évitement des dominés qui diminue la survenue des agressions au sein du groupe. Il est donc nécessaire de fournir un espace suffisant pour que les dominés puissent effectuer les évitements nécessaires.
De la même manière, chez les primates où les postures de soumission sont plus fréquemment observées que les postures de dominance, on parle plutôt d'ordre de soumission (Rowell).

Certains caractères **favorisent** la dominance : l'âge, la taille, le poids, le sexe, la force musculaire, les expériences réalisées : gagner un combat en fait gagner d'autres, perdre des combats en fait perdre d'autres, l'état hormonal, le développement des cornes, des bois ou d'autres attributs extérieurs, l'ancienneté dans le groupe.

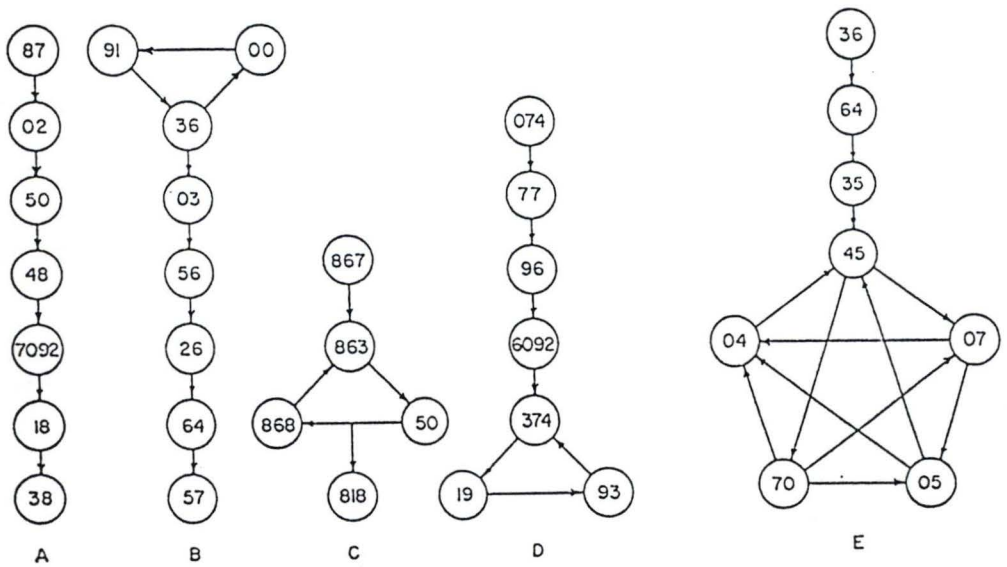
La tendance à occuper une position dominante serait liée à des facteurs héréditaires.

Chez le cerf rouge, seuls les animaux ayant des bois d'importance comparable se combattent. La position respective de deux individus ayant des bois différents est déterminée d'office par la longueur de ceux-ci.



The sex-age classes of bighorn sheep recognized in this study. Note that the animals form a cline in body and horn size and that the adult female is very similar in external appearance to the yearling ram. (Reprinted, by permission, from Geist, "On the interrelation of external appearance, social behaviour and social structure of mountain sheep," *Zs. Tierpsychol.* 25:199–215.)

Figure 7. 19 : Hiérarchie de dominance chez le Mouflon des Rocheuses en fonction de la longueur des cornes (selon Geist, 1971).



The social hierarchies of domestic cattle. A, linear hierarchy. B–D, F, Linear-tending hierarchies with alpha (B), intermediate (C) and omega (D and F) triangles. E, Complex hierarchy. The alpha, or most dominant, animal is topmost in each diagram and the omega, or most subordinate, is lowest. (*After Bouissou, 1965*)

a : hiérarchie linéaire
b, c et d : hiérarchies triangulaires
e : hiérarchie complexe

Figure 7. 20 : Types de hiérarchies de dominance (selon Hafez, 1975).

Chez les ovidés sauvages, un animal étranger peut s'intégrer sans combat dans la hiérarchie d'un groupe : sa place est fixée par la taille de ses cornes (figure 7. 19).

Le poids est un facteur important chez le bovin, le mouton et le porc.

L'âge est un des principaux facteurs de dominance au sein d'un troupeau de vaches laitières.

L'agressivité, c'est-à-dire le nombre de conduites agressives produites par un individu est peu en corrélation avec le nombre d'individus qu'il domine. Cela a été constaté chez de nombreuses espèces : *cheval, bovin, chèvre, porc...*

On observe parfois une sorte de transmission de la position hiérarchique; *c'est ainsi qu'un poulain hérite généralement d'un rang comparable à celui de sa mère, au sein de la hiérarchie des poulains.*

Chez les primates, le statut social d'une femelle dominée peut s'élever si elle s'accouple avec un mâle dominant.

Plusieurs **types** de hiérarchies de dominance peuvent se rencontrer.
Une hiérarchie est transitive lorsque la dominance d'un individu implique d'office sa dominance par rapport à tous les individus dominés par celui qui est juste au-dessous de lui dans la hiérarchie.

Une hiérarchie linéaire est une hiérarchie transitive dans laquelle les individus se suivent par ordre décroissant de dominance (figure 7. 20 a).

La hiérarchie n'est pas toujours transitive et linéaire; elle peut être triangulaire ou complexe, notamment lorsque le groupe est de grande taille (figure 7. 20 b, c, d et e). Dans ce cas, un premier animal peut dominer un second animal qui en domine un troisième; celui-ci domine le premier.

Si tous les membres du groupe ont une position, on dit que la hiérarchie est complète; dans le cas contraire, elle est incomplète

Dans un groupe de chats, s'il existe une hiérarchie, elle est souvent incomplète.

On appelle despotisme, le système par lequel un individu domine tous les membres du groupe, tandis qu'entre ces derniers, aucune hiérarchie ne se constitue.

Dans un même groupe, il peut y avoir **plusieurs** hiérarchies différentes :

Chez la volaille, il y a une hiérarchie parmi les mâles et une autre une parmi les femelles.

Chez les loups c'est également le cas.

La hiérarchie peut s'**extérioriser** dans certaines conditions et pas dans d'autres. Une hiérarchie est absolue si elle se maintient identique dans toutes les circonstances. Elle est relative si certains rapports sont modifiés au gré des conditions.

Lorsque les ruminants broutent ou se reposent, on observe peu de manifestations de dominance.
Par contre, dans un groupe de chevaux en pâture, un dominant menace systématiquement un dominé s'il s'approche trop de lui.

Les relations dominant-dominé s'établissent à un **âge** différent selon l'espèce considérée.

Lorsque les adultes et les jeunes vivent ensemble dans le même groupe, les jeunes sont instinctivement soumis aux adultes. Entre eux, lors des jeux, les combats se terminent sans vainqueur ni vaincu.

Dans une portée de chiots, une phase de hiérarchisation se produit entre 3 et 4 mois.

Chez les porcelets, on observe des combats pour l'accès aux mamelles antérieures, qui sont les meilleures, dès les premières heures qui suivent la naissance. Après quelques jours, une hiérarchie de tétée ("teat order") est installée.

Chez les petits ruminants, la position hiérarchique des jeunes n'est établie qu'un certain temps après le sevrage.

Dans l'espèce bovine, chez les jeunes animaux, les interactions sont bidirectionnelles, incertaines et sans conséquence. Ce n'est qu'après la puberté qu'elles sont unidirectionnelles et stables chez les mâles, attestant ainsi que les positions hiérarchiques respectives sont établies.

La position hiérarchique des individus s'établit, en général, assez **rapidement** lorsqu'un groupe est constitué.

Dans un groupe expérimental de quelques génisses nouvellement formé, 66 % des relations dominant-dominé sont établies après dix minutes et toutes le sont après deux heures.

Lors de la constitution de groupes de porcelets âgés de huit semaines destinés à l'engraissement, il faut un à deux jours pour stabiliser la hiérarchie. On peut cependant identifier les individus les plus dominants après 30 à 60 minutes.

D'une manière générale, les relations dominant-dominé sont d'autant plus vite installées que l'espace disponible est plus petit.

La place occupée par un individu est, en règle générale, très **stable**; elle peut être modifiée par certaines circonstances : *accouchement, maladie, vieillesse, chute des bois chez les cervidés.*

Lorsqu'une hiérarchie est installée, les interactions agressives sont peu fréquentes. Elles se produisent principalement entre les animaux dont la position est voisine et dans le bas de la hiérarchie.

La stabilité de la hiérarchie dépend essentiellement de trois facteurs : l'identification individuelle des autres membres du groupe, l'établissement de la position hiérarchique de chaque membre et la mémorisation par chacun de la position des autres.

Il existe une limite quant au nombre maximum d'individus pouvant être reconnus : chez la volaille, il se situe entre 90 et 100; chez les bovins, entre 50 et 70; chez les porcs, entre 20 et 30.

Chez les animaux sauvages, le **rôle biologique** de la hiérarchie est de limiter la probabilité d'apparition des conflits entre les membres, de contribuer à la stabilité du groupe et d'utiliser de façon optimale les lieux occupés.

Les dominés étant plus mobiles, ils explorent et recherchent des zones inoccupées du domaine qu'ils colonisent.

Les dominants sont les animaux les mieux adaptés du point de vue physique, physiologique et comportemental. Ils ont plus de chances de bien se nourrir quantitativement et qualitativement et de s'accoupler avec des partenaires eux-mêmes dominants. A long terme, la

qualité du génotype de la population s'améliore.

Dans certaines espèces *(primates),* ils jouent un rôle dans le guêt et la défense contre les prédateurs.

Chez les animaux domestiques, les conséquences de l'existence d'une hiérarchie de dominance sont une diminution des interactions agressives au sein du groupe et une plus grande stabilité de celui-ci.

Les dominants bénéficient de priorité en cas de compétition; dans certains cas, les dominés n'ont qu'un accès limité à la reproduction, aux lieux de repos, aux points d'eau et aux ressources alimentaires. Il faut donc en tenir compte dans la façon de gérer les techniques d'élevage.

Le comportement des dominants est peu ou pas du tout inhibé. Ces animaux sont donc plus "libres" car ils ne doivent pas être continuellement attentifs aux autres animaux qu'il leur faudrait éviter s'ils étaient dominés. Ils peuvent donc exercer plus facilement un comportement exploratoire et porter leur attention sur les stimuli extérieurs.

La **détermination** de la position hiérarchique d'un animal particulier au sein d'un troupeau, est basée sur des observations du troupeau en entier; elle est subordonnée au recueil d'un nombre suffisant de données et doit refléter l'amplitude de la différence entre les animaux (Beilharz & Zeeb). Tout comportement indiquant clairement la dominance ou la soumission d'un individu lors d'interactions au sein d'une paire est enregistré.

Les situations de compétition où deux individus déprivés sont mis en présence d'une ressource limitée étaient jadis fort utilisées. La dominance ainsi mesurée n'est pas nécessairement corrélée avec la hiérarchie déterminée par observation des interactions au sein du groupe et ces méthodes sont de moins en moins utilisées.

Guidage

Le **guidage** est une forme de facilitation sociale (voir plus loin) par laquelle, au sein d'un groupe, un individu appelé guide ou leader, provoque les déplacements et règle leur direction et leur vitesse.

Les autres animaux le suivent, soit de manière variable soit toujours selon le même ordre.

Dans ce dernier cas, on parle de hiérarchie de guidage bien que la position des animaux dans la file ne soit pas superposable avec leur rang dans la hiérarchie de dominance.

Le guide lui-même est rarement l'animal α.

Chez le bovin, le guide a souvent une position située vers le milieu de la hiérarchie de dominance.

Chez le mouton, le guide est fréquemment une brebis âgée.

L'animal guide peut être différent selon le déplacement effectué : *vers l'aire de repos, vers un point d'eau, vers une zone de paturage, vers la salle de traite, lors de la fuite en cas d'alerte...*

Facilitation sociale

Selon Fraser & Broom, la **facilitation sociale** est le fait que la présence d'un animal effectuant un comportement déclenche ce comportement ou augmente son intensité ou sa fréquence chez les autres animaux. La facilitation sociale est une manifestation de l'"effet de groupe".

Les mêmes auteurs définissent un **comportement allélomimétique** comme tout comportement que des animaux effectuent ensemble avec une certaine stimulation mutuelle et une certaine coordination.

Les concepts de facilitation sociale, de contagion du comportement, de comportement allélomimétique ou allomimétique, de stimulation sociale, de comportement synchronisé et de mimétisme comportemental que

l'on rencontre dans la littérature sont très proches.

Chez les gallinacés, les éclosions sont synchronisées même si les poussins n'ont pas le même âge.

Les moutons d'alpage se déplacent, broutent, ruminent et dorment en même temps.

Les lamas urinent et défèquent au même endroit et au même moment.

Dans un troupeau de vaches, lorsqu'un individu alerté urine et/ou défèque, les autres font de même.

Baîller et s'étirer peuvent induire des comportements identiques chez d'autres personnes.

Quand une brebis pleine s'isole pour rechercher un abri où elle accouchera, le reste du troupeau la suit.

La facilitation sociale a pour conséquence que la répartition des activités quotidiennes de chaque individu du groupe reflète celle de la majorité. Cela présente certains avantages : *les herbivores bénéficient d'une protection plus efficace contre les prédateurs; les canidés sociaux coopèrent lors de la chasse...*

A l'inverse, lorsque des animaux sociaux sont isolés de leur groupe, certains de leurs comportements peuvent être quantitativement diminués.

Les bovins, les moutons et les porcs ingèrent moins de nourriture s'ils sont maintenus en isolation que quand ils sont en groupe.

On a comparé la quantité de lait ingérée par des veaux. Le premier lot est constitué de veaux isolés. Les veaux du second lot peuvent voir et entendre un autre veau qui boit dans le box voisin. Le troisième lot est formé par des veaux dans les boxes desquels on introduit un veau muselé et donc ne pouvant boire.

Les consommations moyennes sont de 5,5 litres de lait pour le premier lot, de 7,5 litres pour le second lot et de 9,2 litres pour le troisième lot.

L'animal **initiateur** est celui qui est le premier à réagir et dont la réaction déclenche une nouvelle activité dans le groupe. Cette activité est généralement identique *(manger)* mais peut être différente *(s'immobiliser suite à un cri d'alerte)*.

L'animal **contrôleur** est celui qui décide si le groupe accomplit ou non une nouvelle activité. Cet animal est régulièrement observé par les autres.

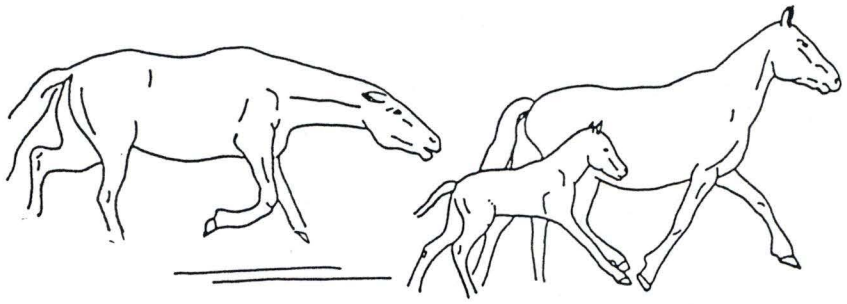
Le contrôleur d'un groupe de poneys de la New Forest est souvent une jument âgée. Celui d'une harde de cervidés est souvent une biche pleine.

Associations préférentielles

La cohésion d'un groupe d'animaux peut être renforcée par la formation de liens ou associations préférentielles entre paires d'individus ("relations affectives", si l'on veut utiliser une terminologie anthropomorphique).

Ce type de relation s'installe particulièrement entre une mère et son ou ses jeunes, entre deux jeunes qui ont été élevés ensemble, au sein d'une paire de chevaux...

Lorsqu'une association préférentielle est formée, les deux animaux concernés passent plus de temps en étant plus proches l'un de l'autre que la distance interindividuelle du groupe.



A harem stallion (left) herding a mare and foal

Figure 7. 21: Comportement de rassemblement du troupeau chez le cheval sauvage (selon Feist & McCullough, 1976).

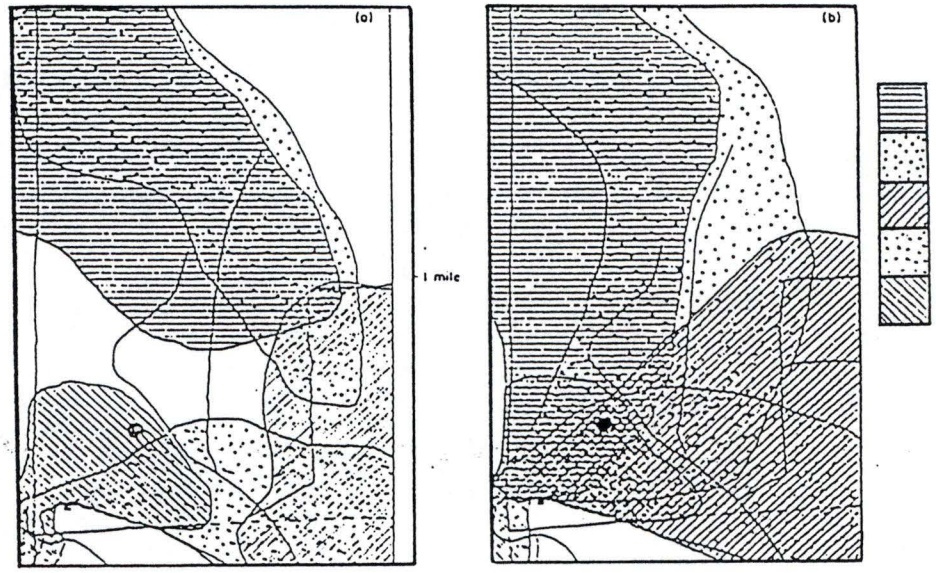
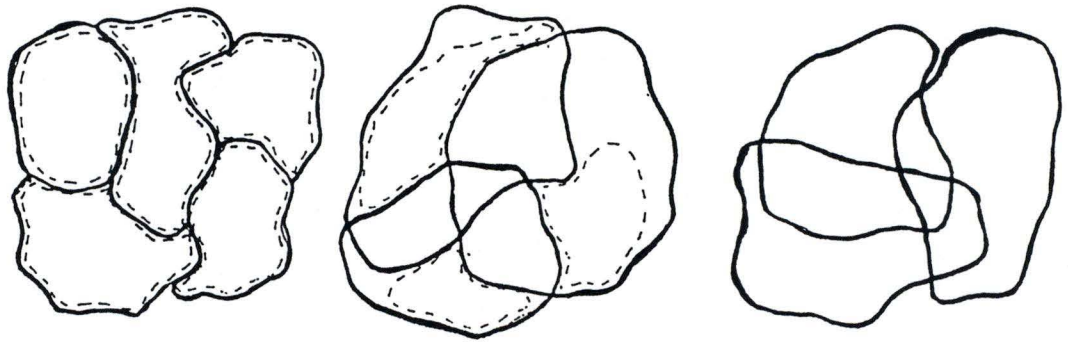


Figure 7. 22 : Domaines vitaux de cinq groupes de poneys en semi-liberté durant l'hiver (A) et durant l'été (B) (selon Tyler, 1972).



Espèce strictement territoriale *(rouge-gorge)*

Espèce dont le territoire constitue une partie du domaine vital *(chimpanzé)*

Espèce non territoriale *(éléphant)*

---------- : limite du territoire ———— : limite du domaine vital

Figure 7. 23 : Répartition spatiale selon la territorialité.

La constitution de paires liées par associations préférentielles se fait par choix mutuel. Cette stratégie sociale est très répandue et confère des avantages à chacun des deux individus, notamment lors des conflits avec les autres. C'est une manifestation de la recherche de compagnie et représente sans doute un besoin biologique fondamental.

Dans les groupes d'herbivores, la distance au plus proche voisin varie beaucoup moins que la distance aux voisins plus éloignés. Dans 60 à 70 % des observations, c'est le même individu qui est le plus proche voisin d'un autre. La répartition spatiale se bâtit donc en fonction du système des relations préférentielles.

Comportement de rassemblement du troupeau

Le comportement de rassemblement du troupeau (herding behaviour), propre notamment aux mâles de certaines espèces d'ongulés, est en rapport avec la conquête et la défense d'un groupe de femelles.

Il consiste en menaces et intimidations de la part du mâle qui poursuit et contourne latéralement du côté opposé au troupeau chaque femelle qui cherche à s'en éloigner; elle se détourne alors du mâle et se dirige en ligne droite vers le groupe (figure 7. 21).

5. Les structures sociales

Pour comprendre plus aisément le comportement social des différentes espèces domestiques, il est intéressant de connaître les structures sociales qui existent chez les animaux sauvages.

Les animaux domestiques, si les conditions leur permettent, ont en effet tendance à adopter l'organisation sociale qui existe ou qui a existé chez leur ancêtre sauvage.

La **structure sociale** est un système dynamique qui règle la nature des relations entre membres d'une même espèce occupant un espace donné; elle intègre des facteurs comportementaux, sociaux et reproducteurs principalement, et des facteurs écologiques *(visibilité, quantité, qualité, variété et répartition des ressources alimentaires, abris...).*

Elle règle la taille, la composition et la durée d'existence des groupes en fonction du sexe, de l'âge et du degré de parenté des animaux.

Le **domaine vital** (en anglais, home range) est l'ensemble des lieux qu'un animal ou qu'un groupe d'animaux fréquente au cours d'une période donnée. Cette zone peut éventuellement être monopolisée, mais elle n'est pas défendue contre l'intrusion des animaux de la même espèce.

La portion du domaine vital qui est la plus utilisée constitue son noyau.

La surface du domaine vital peut varier selon la saison, les conditions climatiques, le biotope ou d'autres facteurs (figure 7. 22).

Feist & McCullough ont estimé que le domaine vital d'un harem de chevaux sauvages mesure en moyenne 1500 ha, dans une réserve des Etats-Unis.

Le **territoire** est la portion du domaine dans laquelle le ou les habitants s'opposent par des comportements agonistiques ou par des signaux *(urine, matières fécales, chant, phéromones)* à l'intrusion de tout individu de la même espèce ou d'individus du même sexe ou encore d'individus de même état physiologique.

Le territoire constitue la totalité ou seulement une partie du domaine vital (figure 7. 23).

Le territoire peut être permanent ou temporaire *(limité à la saison de reproduction, par exemple).* Ses fonctions sont variées *: il peut servir à l'alimentation, à l'accouplement, à l'élevage des jeunes...*

Le rôle biologique de la territorialité est de réduire les conflits entre voisins et de permettre l'utilisation optimale des ressources d'une région *(en nourriture, en abris...)* en exerçant une régulation des populations par émigration.

Chez les lagopèdes d'Ecosse, les mâles qui, à l'issue des combats, n'ont pu obtenir un territoire, vivent cachés dans les territoires des vainqueurs et peuvent y survivre un certain temps.

Si un territoire est libéré, c'est un de ceux-là qui en prend possession.

Cependant, la plupart d'entre eux meurent en hiver; 60 % des mâles nés dans l'année disparaissent ainsi.

L'agressivité d'un animal diminue au fur et à mesure qu'il s'éloigne du centre de son territoire.

Si, pour l'une ou l'autre raison, deux animaux se retrouvent sur le même territoire, le résident sera dominant par rapport au visiteur.

La territorialité est un phénomène difficilement compatible avec la domestication; l'élevage étant facilité par le regroupement des animaux.

Le chat et le pigeon sont cependant des animaux territoriaux.

Chez les animaux grégaires, on observe qu'un écart minimum est respecté entre individus, c'est la **distance interindividuelle**. Lorsqu'elle est dépassée, on observe des mouvements d'agression ou d'évitement.

Cette distance varie d'une espèce à l'autre; elle peut être très faible.

Chez le porc, la distance interindividuelle est très petite ou nulle. On le qualifie parfois d'"animal de contact" ou d'"animal de contact corporel".

Elle varie également selon le sexe, selon la race *(c'est le cas chez le mouton)*, selon la position hiérarchique et selon l'activité qui occupe les animaux *(chez le bovin, lors du paturage, elle est de 4 à 10 mètres tandis que lors du repos, elle est de 2 à 3 mètres).*

La **distance sociale** est la distance maximale qui sépare un individu de son groupe.

La **distance de fuite** est la distance à laquelle un animal laisse approcher sans réagir un être humain ou un animal appartenant à une espèce potentiellement dangereuse pour lui.

La structure sociale d'une espèce peut être **modifiée** afin de mieux adapter les individus à un changement du milieu ou de la densité de la population. Elle ajuste, par le comportement, la dynamique de la population aux caractéristiques contemporaines de l'environnement.

Chez le mouflon Bighorn des Montagnes Rocheuses, dans les régions où il existe une saison des pluies et une saison sèche, la reproduction est saisonnière; en dehors de cette période, les mâles forment des groupes unisexués et les femelles accompagnées des jeunes vivent à part, dans d'autres groupes.

Dans les régions où il n'y a pas de saison des pluies, la reproduction se déroule pendant toute l'année et la population est constituée de groupes mixtes.

On constate qu'en milieu forestier dense, les espèces sont généralement territoriales et que les territoires sont individuels.

En savane boisée, les mâles sont territoriaux et les femelles forment des groupes sans territoire.

En plaine, où les variations climatiques sont plus importantes, on observe des groupes mixtes formés par un grand nombre d'animaux.

La **surpopulation** est définie comme une situation où la densité de population est tellement grande qu'elle engendre l'état de stress, réduisant donc la "fitness" des individus (Fraser & Broom).

Des expériences de surpopulation chez la souris ont mis en évidence que pour une population faible, l'organisation sociale est basée sur la territorialité, pour une population moyenne, elle est basée sur la hiérarchie et pour une population exagérée, elle est inexistante, ce qui s'accompagne de maladies et d'une baisse de la fertilité.

Sur une île des Etats-Unis, on a relâché en 1916, quelques cerfs sika.
En 1955, il y avait environ 300 animaux en bonne santé.
En 1958, bien que la quantité de nourriture fût suffisante, la moitié de la population est morte. Au cours des années qui ont suivi, le nombre a encore diminué pour se stabiliser aux environ de 80 unités.
Pendant la période de décroissance de la population, des analyses histologiques ont mis en évidence une altération des surrénales.

Chez le lapin sauvage, la surpopulation entraîne la résorption d'une partie des embryons en développement; ce phénomène est plus marqué chez les jeunes individus dominés que chez les plus âgés.

Si on élève des rats dans un espace réduit, en leur donnant une nourriture suffisante et équilibrée, les animaux se multiplient jusqu'à atteindre une certaine densité.
Ensuite, on observe que les nids ne sont plus construits correctement et que le comportement maternel n'est plus effectué avec le soin nécessaire. Cela provoque une augmentation de la mortalité infantile.
La population n'augmente plus bien que l'apport alimentaire soit suffisant.

D'une manière générale, les animaux grégaires forment des groupes individualisés ou des groupes anonymes.

Les principales espèces domestiques *(bovins, ovins, chevaux, porcs et chiens)* forment des groupes individualisés.

Un **groupe individualisé** est une association d'individus entre lesquels un lien est maintenu et qui sont capables de se reconnaître individuellement. Chaque animal présente des différences liées à son aspect, à son odeur, à ses vocalisations... de telle sorte que les autres peuvent l'identifier.

Un **groupe anonyme** est un groupe dans lequel les différents animaux ne se reconnaissent pas individuellement entre eux. On distingue les agrégations, les groupes anonymes ouverts et les groupes anonymes fermés.

Une **agrégation** est un groupe anonyme caractérisé par une communauté d'intérêt des animaux vis-à-vis d'un milieu particulier, sans qu'il y ait interaction ni attirance réciproque entre les membres.

Les étourneaux au "dortoir" et les ramiers qui s'alimentent dans les champs de petits pois au printemps forment des agrégations.

Un **groupe anonyme ouvert** est un groupe au sein duquel il existe une interattraction sociale et où un étranger est accepté.

Un troupeau de gnous en migration constitue un groupe anonyme ouvert.

Un **groupe anonyme fermé** est un groupe au sein duquel l'interattraction sociale existe et où un étranger n'est pas admis; les différents membres ne se reconnaissent pas l'un l'autre, mais ils émettent tous un signal commun *(odeur, chant)* particulier au groupe qui leur permet de savoir si un individu est membre du groupe ou pas.

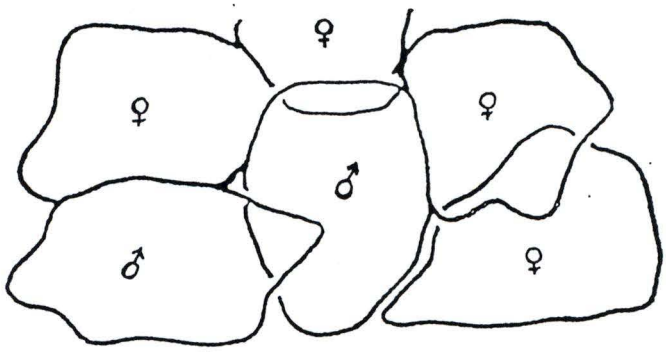


Figure 7. 24 : Schéma de la structure sociale des espèces solitaires.

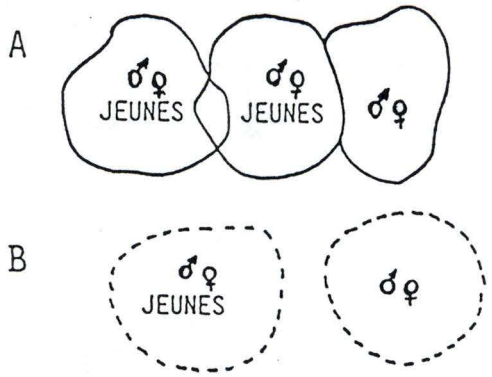


Figure 7. 25 : Schéma de la structure sociale des espèces vivant en couples.

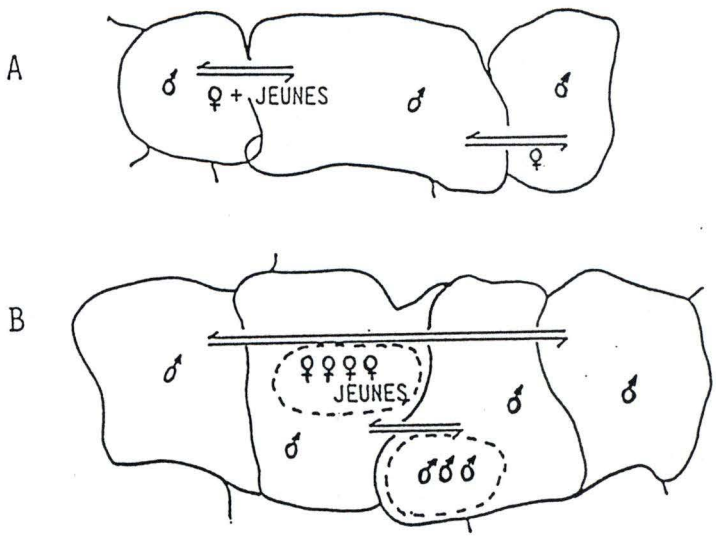


Figure 7. 26 : Schéma de la structure sociale des espèces dont les mâles sont polygames et territoriaux pendant toute l'année.

Les souris et les moineaux forment des groupes qui n'acceptent pas les étrangers.

Les rats d'un même groupe anonyme fermé se marquent mutuellement avec des odeurs et peuvent ainsi se reconnaître.

Si on retire un rat du groupe pendant quelques jours, il perd l'odeur du groupe et est attaqué par les autres si on l'y réintroduit.

Les structures sociales peuvent être classées de différentes manières. La **classification** qui suit concerne les mammifères sauvages; elle est proposée par Andrieu qui distingue sept types de structures sociales.

Elle ne tient pas compte des migrations qui peuvent s'observer dans certaines conditions.

Espèces solitaires

En dehors de la saison de reproduction, les mâles et les femelles ne se rencontrent jamais.

Les jeunes restent avec leur mère jusqu'au sevrage, puis s'en séparent immédiatement.

Chaque individu, mâle comme femelle, possède un territoire dont les limites sont marquées et qui est défendu en tout temps, sauf lors des accouplements (figure 7. 24).

Quelques espèces de ce groupe cependant ne sont pas territoriales.

Voici quelques exemples d'espèces ayant ce type de structure sociale : le chat sauvage (Felis sylvestris), le léopard (Panthera pardus), le tigre (Panthera tigris), la belette (Mustela nivalis), le hamster (cricetus cricetus), le guib harnaché (Tragelaphus scriptus) et le chat domestique (Felis catus) dans certaines conditions.

Espèces vivant en couples

Les mâles restent avec les femelles plus longtemps que la période de reproduction et même parfois toute l'année. Ils sont monogames. Dans de nombreux cas, les jeunes restent avec leurs parents après le sevrage.

Selon les conditions, plusieurs familles peuvent se rassembler, formant ainsi un groupe important au sein duquel une hiérarchie s'établit : *on parle d'une meute chez les loups et d'une colonie chez les castors.* La coopération entre les membres du groupe se marque lors de certaines activités *telles que la chasse ou la construction de barrages.*

Ces espèces peuvent être territoriales *(castor)* (figure 7. 25 A) ou non territoriales *(loup gris)* (figure 7. 25 B).

Voici quelques exemples d'espèces ayant ce type de structure sociale : le loup gris (Canis lupus), le chacal commun (Canis aureus), le castor (Castor fiber), le gibbon (Hylobates concolor) et le chien domestique (Canis familiaris).

Espèces dont les mâles sont polygames et territoriaux pendant toute l'année.

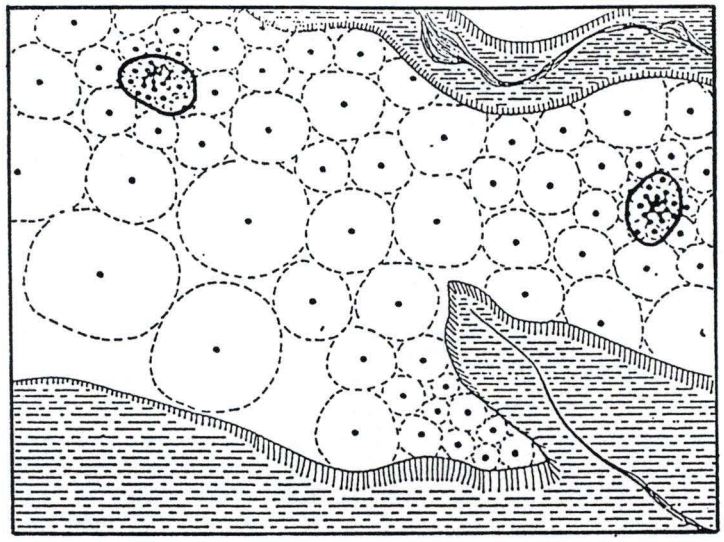
Les mâles adultes possèdent chacun un territoire duquel ils chassent systématiquement tout autre mâle adulte et ce, durant l'année entière.

Les femelles ne sont pas territoriales; selon les espèces, elles vivent seules, parfois accompagnées de leur progéniture *(âne sauvage)* (figure 7. 26 A) ou en petits groupes généralement ouverts *(gerenuk)* ou en groupes importants et hiérarchisés *(impala, gazelle de Grant)* (figure 7. 26 B).

Elles vont du territoire d'un mâle à celui d'un autre.

Les mâles non territoriaux ne se reproduisent pas; ils peuvent être inclus dans les groupes de femelles ou former des groupes de mâles dits "célibataires" ou encore rester solitaires. Ils sont tolérés sur le territoire d'un mâle territorial mais seul celui-ci effectue les saillies.

Si les conditions d'existence deviennent difficiles dans une région, les mâles peuvent



Grands cercles : territoires individuels
Petits cercles : territoires de reproduction
: arène

Figure 7. 27 : Territorialité chez le cobe de Buffon (selon Leuthold, 1977).

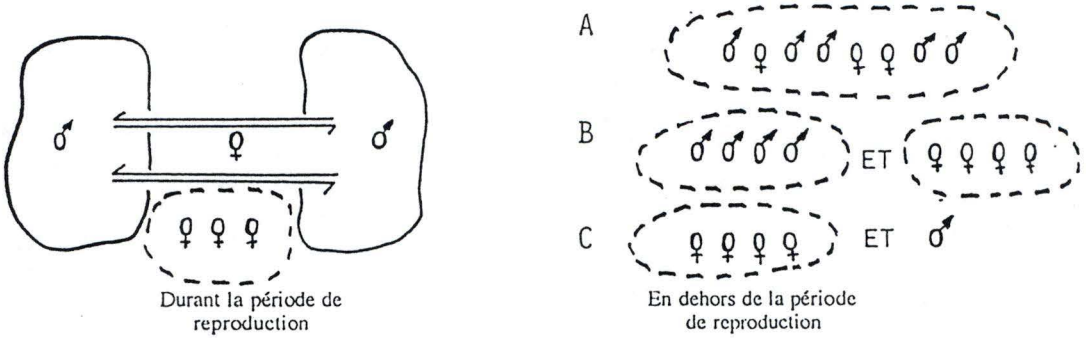


Figure 7. 28 : Schéma de la structure sociale des espèces dont les mâles sont polygames et territoriaux pendant la reproduction.

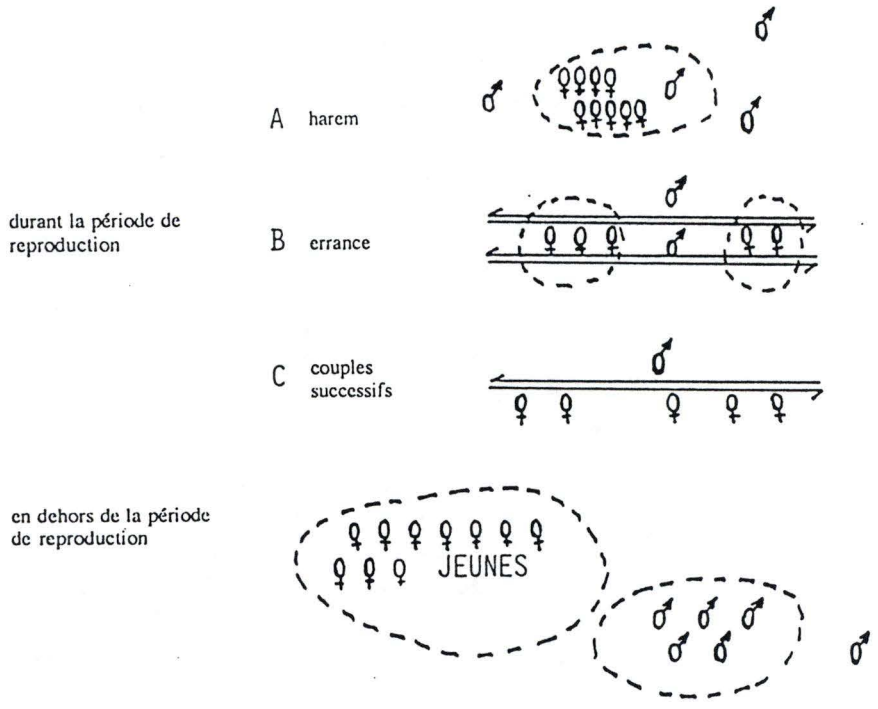


Figure 7. 29 : Schéma de la structure sociale des espèces dont les mâles sont polygames, non territoriaux et solitaires pednant la reproduction.

abandonner leur territoire et gagner une région plus favorable. Dès que la situation se normalise, on assiste à leur retour, la fidélité au territoire étant bien développée.

Voici quelques exemples d'espèces ayant ce type de structure sociale : l'âne sauvage (Equus asinus), le zèbre de Grévy (Equus grevyi), le rhinocéros blanc (Ceratotherium simum), l'impala (Aepyceros melampus), la gazelle de Grant (Gazella granti), le gerenuk ou gazelle de Waller (Litocranius walleri), le cobe à croissant (Kobus ellipsiprymnus), le cobe de Buffon (Kobus kob), le lapin sauvage et domestique (Oryctolagus cuniculus) et l'âne domestique (Equus asinus).

Chez plusieurs espèces d'ongulés, *comme chez le cobe de Buffon,* on observe une disposition particulière (figure 7. 27).

Chaque mâle adulte possède deux territoires : un territoire individuel qui comprend les ressources assurant sa subsistance et un territoire de reproduction beaucoup plus petit (de 50 à 200 mètres de diamètre).

Ces territoires de reproduction sont regroupés dans une zone appelée "arène" parce que les combats y sont fréquents. Les femelles s'accouplent uniquement dans les arènes.

La possession des territoires de reproduction situés au centre de l'arène fait l'objet de luttes acharnées entre mâles car c'est à cet endroit que les femelles sont le plus réceptives. Ces territoires sont aussi les plus petits.

Quand un mâle, épuisé par les combats et les saillies cède son territoire de reproduction, il retourne dans son territoire individuel.

Espèces dont les mâles sont polygames et territoriaux pendant la reproduction

Les mâles adultes établissent un territoire pour la durée de la période de reproduction; ils y gardent une femelle ou, la plupart du temps, un groupe de femelles.

Les femelles ne sont pas territoriales et vivent en groupes plus ou moins grands dont les domaines vitaux recoupent les territoires des mâles.

Les mâles non reproducteurs sont erratiques; ils font partie des groupes de femelles ou forment des groupes de célibataires.

En dehors de la saison de reproduction, les mâles se retrouvent faisant partie des groupes de femelles *(antilope pronghorn)* (figure 7. 28 A), ou forment des groupes de mâles *(daim)* (figure 7. 28 B) ou encore sont solitaires *(certains chamois)* (figure 7. 28 C).

Voici quelques exemples d'espèces ayant ce type de structure sociale : le chevreuil (Capreolus capreolus), le daim (Dama dama), le chamois (Rupicapra rupicapra), l'antilope pronghorn (Antilocarpa americana) et l'otarie (Zalophus californianus).

Espèces dont les mâles sont polygames, non territoriaux et solitaires pendant la reproduction

Durant la période de reproduction, aucun territoire n'est formé ni défendu.

Chaque mâle adulte s'approprie un groupe de femelles qui constitue son harem; il en interdit l'approche aux autres mâles *(cerf rouge, bison d'Europe et renne)* (figure 7. 29 A).

Les mâles reproducteurs peuvent aussi être erratiques : ils vont d'un groupe de femelles à l'autre *(cervidés américains)* (figure 7. 29 B).

On observe enfin une troisième possibilité : les mâles adultes vont d'une femelle en chaleurs à l'autre, défendant chacune successivement et formant ainsi au cours du rut des couples successifs *(chèvre des Rocheuses, mouflon de Corse, mouton domestique et sanglier)* (figure 7. 29 C).

En dehors de la période de reproduction, les mâles forment des groupes unisexués au sein desquels une hiérarchie s'établit, du moins chez la plupart des espèces. Certains individus restent solitaires.

Le reste de la population se répartit dans des groupes constitués par une ou plusieurs femelles et leurs jeunes. Ces groupes sont très stables; les phénomènes de hiérarchie et de guidage sont bien marqués.

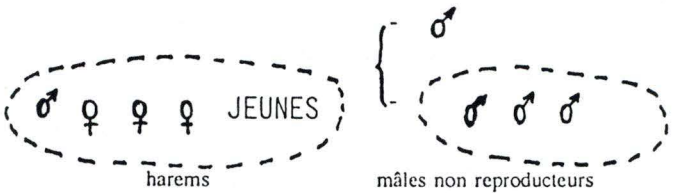


Figure 7. 30 : Schéma de la structure sociale des espèces vivant en harems.

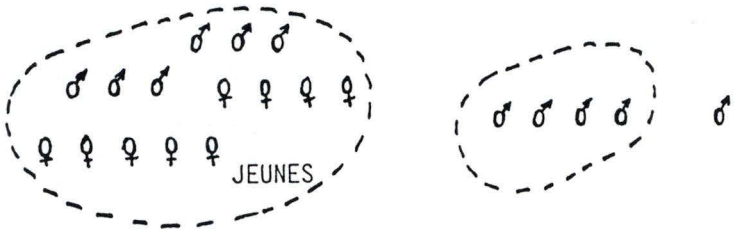
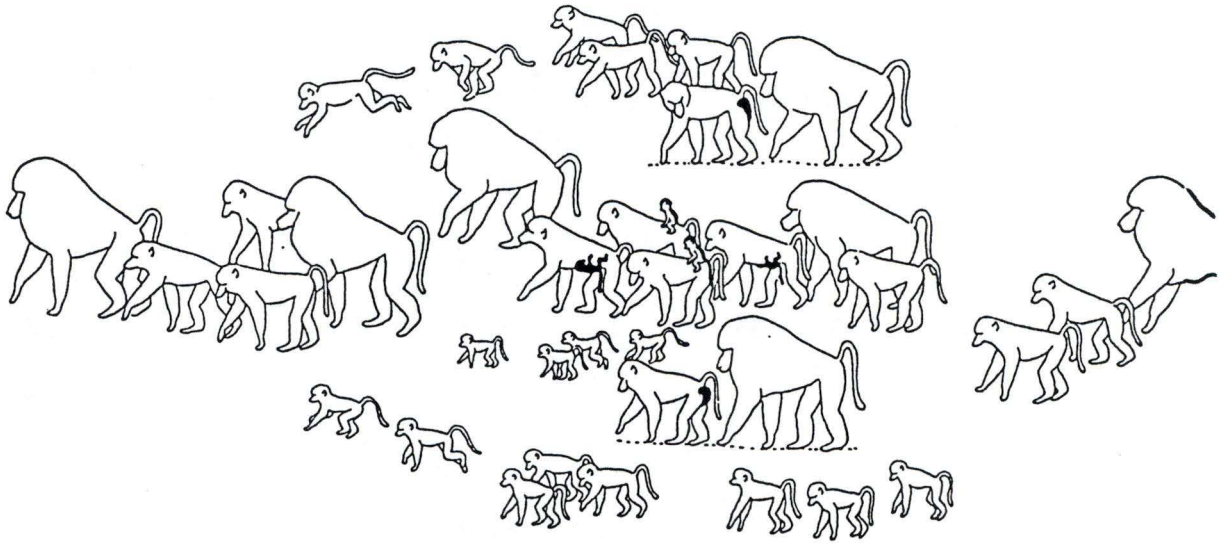


Figure 7. 31 : Schéma de la structure sociale des espèces vivant en groupes mixtes.



Marching order of a troop of baboons. The dominant males accompany the females with infants in the center of the troop. A group of juveniles is seen at the lower part of the picture. Other males and females precede and follow the center group. Two females in estrus (swelling shown by dark markings) are each accompanied by a male. (From I. DeVore, 1965.)

Figure 7. 32 : Ordre de marche d'une troupe de babouins (selon Eibl-Eibesfeldt, 1975).

Voici quelques exemples d'espèces ayant ce type de structure sociale : le cerf rouge (Cervus elaphus), le bison d'Europe (Bison bonasus), l'élan d'Europe (Alces alces), le renne (Rangifer tarandus), le cerf de Virginie (Odocoileus virginianus), le cerf mulet (Odocoileus hemionus), la chèvre des Rocheuses (Oreamnos americanus), le mouflon Bighorn (Ovis canadensis), le mouflon de Corse (Ovis musimon), le mouton domestique (Ovis aries), le sanglier d'Europe et le porc domestique (Sus scofra).

Espèces vivant en harems

Les harems sont formés d'un mâle et d'une ou plusieurs femelles, accompagnées de leurs jeunes; l'association est stable et peut durer plusieurs années; elle est du type groupe individualisé.

Les mâles non reproducteurs vivent solitaires ou constituent des groupes de célibataires où s'installe une hiérarchie (figure 7. 30). Ces espèces ne sont pas territoriales.

Voici quelques exemples d'espèces ayant ce type de structure sociale : le singe rouge (Erythrocebus patas), le babouin hamadryas (Papio hamadryas), le zèbre commun (Equus burchelli), le zèbre de montagne (Equus zebra) et le cheval domestique (Equus caballus) .

Espèces vivant en groupes mixtes

Plusieurs mâles et femelles vivent ensemble pendant toute l'année; toutes les classes d'âge sont associées au sein du même troupeau.

Les groupes sont individualisés et une ou plusieurs hiérarchies s'installent *(entre mâles, entre femelles, entre jeunes...)*. Ces espèces ne sont pas territoriales (figure 7. 31).

Pendant la période de reproduction, les mâles sont polygames et, bien que des priorités existent du fait de la hiérarchie, les accouplements ne sont pas effectués par un seul mâle.

Chez certaines espèces, les mâles, surtout les plus âgés, deviennent solitaires par moment ou se rassemblent en petites groupes.

La taille du groupe peut varier selon les conditions écologiques; *ainsi, chez le buffle africain, en savane, on observe des groupes très grands comprenant entre 50 et 2.000 individus tandis qu'en forêt, les animaux sont solitaires ou forment des groupes très petits.*

Chez certaines espèces de primates, les différents membres du groupe ont un rôle précis notamment dans la défense contre les prédateurs (figure 7. 32).

Voici quelques exemples d'espèces ayant ce type de structure sociale : le bison américain (Bison bison), l'éléphant d'Afrique (Loxodonta africana), le buffle africain (Syncerus caffer), l'oryx beisa (Oryx beisa), le springbok (Antidorcas marsupialis), l'élan du Cap (Taurotragus oryx), le babouin chacma (Papio ursinus), le singe vert (Cercopithecus aethiops) et le bovin domestique (Bos taurus).

6. Applications

La connaissance du comportement social a une grande importance dans de nombreux domaines de l'utilisation des animaux domestiques.

Pour élever et, a fortiori, pour dresser des animaux, il est nécessaire qu'ils soient **imprégnés** sur l'homme (voir plus haut, l'apprentissage) ou **socialisés** à lui.

Connaître les **signaux** *de peur, de menace, de dominance, de soumission...* permet de manipuler de manière raisonnée les animaux de production.

Les effets physiologiques et comportementaux des **phéromones** naturelles ou synthétiques ont de nombreuses applications dans l'exploitation optimale de la reproduction :

détection des chaleurs chez les truies, prévention des chaleurs silencieuses chez les vaches, synchronisation des cycles chez les brebis et les truies, induction d'une puberté précoce...

Le nombre d'interactions agressives dans un groupe est faible si une **hiérarchie stable** est installée.

Il faut donc veiller aux conditions de la stabilité de la dominance lors de la constitution d'un nouveau groupe : ne pas dépasser le nombre maximum d'individus pouvant être identifiés, permettre aux animaux de fixer leurs positions respectives et de les mémoriser.

Introduire un nouvel animal dans un groupe stable représente toujours un risque de perturbation de l'ordre social.

L'espace occupé par le groupe sera suffisant pour permettre aux dominés d'effectuer les mouvements d'**évitement**.

On y sera particulièrement attentif lors des transports et des autres circonstances où les animaux sont regroupés, *par exemple, lorsque des volailles, des porcs ou des moutons apeurés par la présence de l'homme s'entassent les uns sur les autres.*

Il faut prendre en considération les **conséquences de la dominance** pour les dominés.

La position hiérarchique d'un individu au sein du groupe peut se traduire par des performances zootechniques différentes selon le rang : les dominés doivent attendre plus longtemps pour manger et doivent manger en moins de temps. Ils produisent donc moins.

Chez les volailles, on observe une corrélation positive entre la date du début de la ponte et la position hiérarchique.

Il n'y a pas de liaison entre la quantité d'oeufs produits et celle-ci.

Enfin, on observe chez les femelles une corrélation négative entre la dominance et le nombre d'accouplements.

Chez le porc, il y a une relation entre le poids au sevrage et le rang hiérarchique.

Chez le bovin, il n'y a pas de corrélation entre la production laitière et ce rang.

La **dominance de l'homme** est nécessaire quand on manipule des animaux de ferme socialisés à l'homme; ils sont, en effet, potentiellement dangereux de par leur format.

Les chiens établissant une hiérarchie de dominance au sein des groupes qu'ils constituent, ils recherchent dans la famille humaine où ils vivent des repères comparables.

Il est donc indispensable à chaque possesseur de chien d'établir clairement sa dominance par rapport à son animal afin de pouvoir l'éduquer, le contrôler et entretenir une relation harmonieuse avec lui.

L'isolation des animaux les prive des avantages de la **facilitation sociale** : *découverte d'abri et protection contre les prédateurs dans les élevages extensifs; ingestion d'une plus grande quantité d'aliments dans les élevages intensifs.*

La composition des groupes que l'on constitue doit tenir compte des **relations préférentielles** qui se sont formées entre paires d'animaux et de la **structure sociale** de l'espèce.

VII. LE COMPORTEMENT REPRODUCTEUR

Parmi tous les comportements, le reproducteur est probablement celui qui a la plus grande importance pour les productions animales, car il conditionne très largement la rentabilité des élevages, surtout ceux qui sont basés sur la production du plus grand nombre possible de jeunes *(bovins à l'engrais, moutons à viande, porcs, lapins, poulets,...)*. L'observation des comportements a, sur ce point, de multiples applications importantes *(détection des chaleurs,*

Tableau 7. 3 : Données de base du déroulement des mécanismes de la reproduction chez les principales espèces domestiques.

	Cow	Deer (Red)	Dog	Goat	Horse	Pig	Rabbit	Sheep
Puberty (months)	6--10	15—18	5—9	6—9	12—24	5—9	4—8	7—9
Cycle type	Polyoestrous	Seasonal poly-oestrous (autumn)	6 monthly 'season' (variable)	Seasonal poly-oestrous (autumn)	Seasonal poly-oestrous (spring)	Polyoestrous	Induced ovulator	Seasonal poly-oestrous (autumn)
Cycle length (days)	21	18	(± 6 months)	21	22 (very variable)	21	—	16
Oestrus duration (h)	8—30	'Few'	6—9 days	12—40	2—10 days	24—72	—	12—36
Ovulation timing	8—15 h after end of oestrus		Second half of oestrus	Later stages of oestrous	Very variable generally in second half of oestrus	Mid to later stages of oestrus	10 h after mating	Second half of oestrus
Gestation (days)	284	230	63	151	336	115	31	151
Behavioural characteristics of oestrus (apart from standing to mount)	Bull seeking; General activity; Sniffing and licking of genitals; Head and chin resting and rubbing	Stag seeking; Anal, genital investigation and stimulation	Running and playing with male; Genital investigation; Elevation of rump and tail	Buck seeking Restlessness Tail fanning	Nuzzling Tail raising Vulval 'winking' Vocalisation	Boar seeking Genital sniffing and nuzzling Mock fighting	Male-female chasing and circling	Ram seeking; 'Harem' formation; Nuzzling and pushing, especially of genital area
Behavioural signs in absence of male	Hyperactivity Cow/cow mounting and standing; Vulval sniffing and licking; Chin resting; Tussling	?	('Running' with others) (Genital sniffing)	(Doe/doe mounting) (Restlessness) Reactivity to buck scent	(Sniffing, nuzzling) (Nibbling of mane and skin over vertebrae of other horses) (Tail raising) (Vulval winking)	Hyperactivity (Sow/sow mounting) Genital sniffing Nuzzling	None	None

effet mâle, évaluation de la libido, ovulations silencieuses, préférences de saillies, anomalie du comportement d'accouplement, absence ou anomalies du comportement maternel, survie des jeunes). Il n'est dès lors pas étonnant que de très nombreuses recherches soient menées un peu partout sur les différentes espèces.

1. Déroulement des phénomènes de la reproduction

Le système reproducteur présente diverses **particularités** par rapport aux autres : il divise les animaux d'une même espèce en deux catégories : les mâles et les femelles, il n'est pas indispensable à la vie, il n'est fonctionnel que pendant une partie de la vie et son rôle est d'assurer la perpétuation de l'espèce.

Le tableau 7. 3 consigne les données de base du déroulement des activités de reproduction chez les principales espèces domestiques.

Mise en activité du système reproducteur

Le système reproducteur se développe pendant la vie foetale et le début de la vie post-natale, mais il subit ensuite une période de léthargie et ne devient vraiment actif qu'au moment de la **puberté**, c'est-à-dire lorsque l'animal est capable de se reproduire. La femelle est dite pubère lorsque apparaît le premier cycle oestral complet et le mâle l'est lorsqu'il est capable d'accouplement et d'éjaculation.

Pour être capable de se reproduire, mâles et femelles doivent répondre à **deux conditions** : d'une part produire des cellules germinales (spermatozoïdes ou ovules) et les libérer et d'autre part montrer un comportement sexuel.

Ces deux activités n'apparaissent pas brutalement, mais se développent progressivement. Pour le comportement sexuel, les patrons-moteurs peuvent être observés chez le jeune animal dans les jeux avec ses congénères, mais ce n'est que quelques mois ou semaines avant la puberté que le mâle montre un intérêt sexuel direct pour les femelles. Chez celles-ci, dans la plupart des espèces, les premières ovulations peuvent ne pas être accompagnées de comportement sexuel.

La pleine capacité sexuelle (**maturité sexuelle**) n'est atteinte que des mois ou des années après la puberté. Ce n'est en effet qu'après de tels délais que le mâle est capable de saillir de manière féconde un nombre maximal de femelles et que la femelle peut donner le plus grand nombre de jeunes viables. Le développement du système reproducteur se poursuit donc après la puberté, et nous verrons que l'expérience notamment joue un rôle sur ce point.

Période annuelle de reproduction

Chez la plupart des espèces animales, du moins dans nos régions tempérées, les phénomènes de reproduction (saillies puis naissances) ne se produisent que pendant une période plus ou moins limitée de l'année.

Il semble que chaque espèce se soit adaptée de manière telle que les jeunes naissent à une époque où les chances de survie des mères et des jeunes sont les plus élevées. Dans nos régions, la **photopériode** (nombre d'heures de lumière par jour) et son évolution constituent le facteur qui déclenche et arrête la saison sexuelle (par son effet sur l'émission d'hormones telles que la mélatonine, la prolactine et les hormones sexuelles), mais d'autres facteurs climatiques *(température, humidité, pluie, vent)* ont aussi de l'influence. Ces facteurs agissent également simultanément sur le milieu et déterminent notamment de manière prépondérante les disponibilités alimentaires qui paraissent conditionner avant tout la période de reproduction. La conséquence en est que, dans les régions tempérées, les animaux se reproduisent généralement à saison fixe, alors que dans les régions tropicales et équatoriales, les reproductions sont souvent continues, mais peuvent être modifiées par divers facteurs *(température, pluies)* au point d'être parfois totalement imprévisibles dans les régions désertiques.

La période de reproduction paraît aussi être, du moins temporairement, liée à l'existence dans l'organisme d'une **"horloge biologique"**. Lors du transfert d'animaux aux antipodes, le rythme préalable de reproduction se poursuit pendant un certain temps *(en moyenne un an chez des moutons anglais transportés d'Angleterre en Australie).*

La **domestication** s'est efforcée de diminuer les contraintes des conditions climatiques et, chez certaines espèces *(bovin, porc)*, la reproduction est devenue continue, même en région tempérée.

Nous verrons plus loin que chez les espèces à période de reproduction annuelle très limitée, le comportement sexuel peut faire l'objet d'une motivation considérable (le mot de rut est donné à ce phénomène), qui a pour conséquence que les autres comportements sont refoulés au deuxième plan. En dehors de cette période, au contraire, le comportement sexuel est inexistant chez la femelle et est nettement diminué, sinon parfois nul, chez le mâle.

Vie sexuelle du mâle

Chez le mâle, la vie sexuelle est caractérisée par l'entrée en activité des testicules, qui ont pour double fonction d'assurer la spermatogenèse (production des spermatozoïdes qui seront déposés dans les voies génitales femelles lors de l'accouplement) et de synthétiser les hormones sexuelles mâles (androgènes). Ces dernières, en plus qu'elles exercent diverses actions physiologiques, sont responsables du comportement sexuel.

A partir de la puberté, la vie sexuelle est continue chez le mâle, mais elle se ralentit (diminution de la spermatogenèse, mais surtout de l'impulsion sexuelle) en dehors des périodes normales de reproduction de la femelle et lorsque l'animal vieillit.

En saison de reproduction, les androgènes ont aussi pour rôle d'augmenter l'agressivité et donc la compétition entre mâles. Il semble que cela ait pour conséquence d'augmenter les chances de fertilisation par les mâles les plus "adéquats".

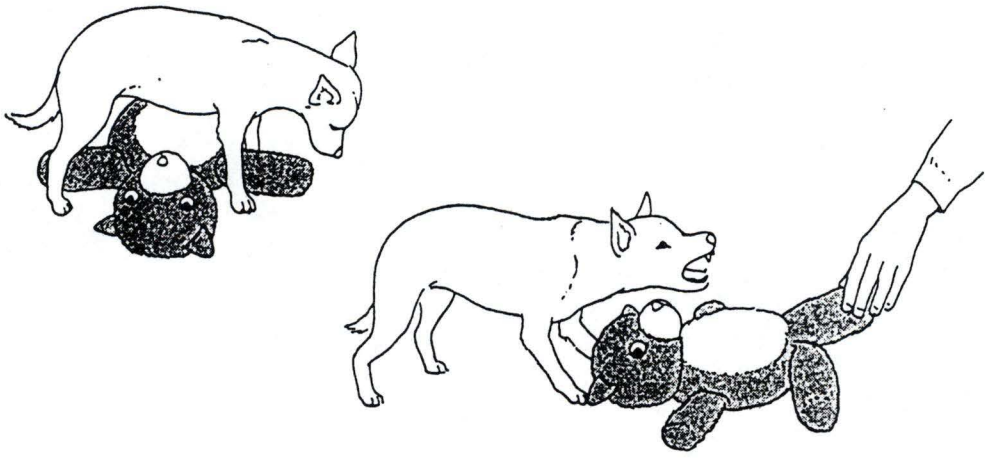
Vie sexuelle de la femelle de mammifère

Chez la femelle du mammifère, la vie sexuelle est caractérisée par l'existence de **cycles oestraux**. Sous l'effet de changements cycliques dans l'émission des hormones sexuelles, les ovaires et les voies génitales montrent une séquence parfaitement coordonnée d'événements dont le triple but est la libération par l'ovaire d'un ou de plusieurs ovules, la fécondation de cet ovule par les spermatozoïdes apportés lors de l'accouplement et la nutrition, l'implantation et le développement dans l'utérus maternel de l'embryon ainsi obtenu (gestation).

L'étude du cycle oestral et des mécanismes hormonaux qui le commandent sera abordée dans le cours de physiologie. Disons simplement ici que les gonades (ovaires), les organes génitaux (oviducte, utérus, vagin) et des glandes endocrines (hypothalamus, hypophyse) sont impliqués et subissent des transformations qui permettent l'évolution (maturation folliculaire) puis la libération (ovulation) des ovules par l'ovaire, le dépôt des spermatozoïdes dans les voies génitales lors de l'accouplement, le déplacement des ovules et des spermatozoïdes par des contractions des parois des voies génitales, leur rencontre permettant la fécondation dans l'oviducte, le passage de l'oeuf fécondé dans l'utérus et son maintien et son développement (grâce à la sécrétion de substances nutritives par les parois) dans cet organe.

Chez la plupart des espèces, ce sont les modifications cycliques de l'émission d'hormones qui permettent l'ovulation ; celle-ci est dite *ovulation spontanée*. Chez certaines espèces par contre *(lapin, chat, furet)*, l'ovulation est dite induite, c'est-à-dire qu'elle ne se produit que si un accouplement a lieu préalablement.

Pour que le cycle oestral soit fécond, il est indispensable qu'aux alentours de



The pseudopregnancy syndrome in dogs can be accompanied by the adoption of a stuffed toy with attempts to nurse it (top) and defense of the toy against intruders (bottom).

Figure 7. 33 : Manifestation de type comportement maternel chez une chienne en pseudogestation (selon Hart, 1985).

l'ovulation (le moment sera précisé pour chaque espèce dans le deuxième syllabus) apparaisse le **comportement sexuel**. Celui-ci est appelé **chaleurs** ou **oestrus** (ce terme est aussi utilisé pour désigner la deuxième phase du cycle oestral pendant laquelle se produit l'ovulation). C'est, à l'exception des primates, chez lesquels l'acceptation du mâle est continue, la seule période où la femelle accepte l'accouplement. Cette concordance entre l'ovulation et le comportement sexuel permet le dépôt des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle à un moment proche de l'émission de l'ovule et garantit ainsi les chances de fécondation.

Chez une femelle qui n'est pas fécondée pendant la période de reproduction, le **nombre de cycles** par an peut être fort variable. Dans beaucoup d'espèces sauvages, un seul cycle a lieu (monoestrus annuel) à une période déterminée *(février-mars chez le renard, juillet-août chez le chevreuil, novembre-décembre chez le sanglier)*. Chez d'autres espèces, les cycles se produisent en série pendant une période déterminée de l'année (polyoestrus saisonnier en période de luminosité, croissante chez le cheval, décroissante chez le mouton) alors que chez d'autres *(femme, vache, truie)*, les cycles se poursuivent toute l'année (polyoestrus annuel).

Le cycle oestral peut, chez la femelle, être interrompu par divers facteurs.

La **gestation** est l'aboutissement normal du cycle. Elle se traduit par un développement progressivement accéléré du foetus et des glandes mammaires et débouche normalement sur la **parturition** ou évacuation du foetus de l'organisme maternel. Pour que le ou les jeunes alors mis au monde puissent survivre, il est indispensable que deux autres phénomènes apparaissent au même moment chez la mère : le **comportement maternel** (qui permet l'adoption du jeune) et le déclenchement de la production de lait (**lactogenèse**, qui permet l'alimentation du jeune).

La gestation peut être interrompue précocement pour diverses causes. On parle alors de **mortalité embryonnaire précoce**, si la perte intervient avant l'implantation (fixation de l'embryon dans la matrice) de l'embryon (la plupart des pertes sont observées pendant cette période) ou d'**avortement** si elle intervient plus tard.

Après la parturition, le retour à l'activité cyclique n'est pas immédiat. Il se produit d'abord un **anoestrus post-partum**, plus ou moins long selon les espèces et les circonstances.

Le cycle oestral peut aussi être interrompu par d'autres types d'anoestrus; d'abord l'**anoestrus saisonnier**, qui apparaît chez la femelle qui n'est pas saillie de manière féconde au terme de la saison de reproduction; ensuite l'**anoestrus accidentel** ou arrêt du cycle dû à une raison accidentelle *(maladie, stress important, dérèglement hormonal, ...)*.

Enfin, chez de nombreuses espèces, le cycle peut être interrompu pendant des périodes plus ou moins longues par une **pseudogestation**. Un accouplement infécond peut en être la cause chez le chat, le lapin ou les rongeurs de laboratoire. Des phénomènes psychiques sont impliqués chez la femme *(peur ou désir de grossesse)* et la chienne, et ils peuvent provoquer en plus de l'interruption du cycle oestral, le développement des glandes mammaires, avec sécrétion de lait, des contractions utérines comparables à celles de la parturition et l'apparition des manifestations du comportement maternel (figure 7. 33).

Enfin, contrairement à ce qui se produit chez le mâle, la vie sexuelle de la femelle a une durée limitée Elle s'arrête à un certain âge *(40-50 ans chez la femme : ménopause)*.

Vie sexuelle de la femelle d'oiseau

Chez l'oiseau femelle, les phénomènes de la reproduction se déroulent d'une façon très différente de celle décrite pour la femelle du mammifère.

Sauf chez certaines souches domestiques *(poules, canards)*, la reproduction est limitée à certaines périodes de l'année, déterminées par les facteurs climatiques. Elle est caractérisée par

des **cycles de ponte** au cours desquels des ovules, en nombres très variables, subissent conjointement la maturation et sont émis spontanément et successivement à plus ou moins grand intervalle *(environ 1 jour chez la poule)*. Ces ovules sont beaucoup plus gros que ceux des mammifères (le vitellus, ou jaune d'oeuf, est synthétisé dans l'ovaire). Lors de leur cheminement dans les voies génitales, ces ovules sont fertilisés et s'entourent du blanc d'oeuf (albumen), des membranes coquillières et de la coquille. Des contractions des parois de la chambre coquillière permettent ensuite l'expulsion de l'oeuf (**ponte** ou **ovoposition**).

La ponte est, sauf chez certaines souches de poules domestiques, suivie de la **couvaison**. Par des mécanismes hormonaux, la **construction du nid** est réalisée et la **couvaison** est déclenchée et maintenue. La femelle est souvent aidée pour ce faire par le mâle. Après l'éclosion, la mère et parfois aussi le père pourvoient à l'alimentation des jeunes, par l'apport d'aliments si ces jeunes sont incapables de locomotion, par apprentissage si ces jeunes sont, dès la naissance, capables d'aller à la recherche d'aliments.

2. Comportement sexuel

Le comportement sexuel est, chez les deux sexes, fait d'une séquence de manifestations plus ou moins élaborées selon les espèces et son déroulement peut être décrit en trois phases : précopulatoire, copulatoire et postcopulatoire. Cette séquence est innée chez l'animal et ambivalente, c'est-à-dire que mâles aussi bien que femelles sont capables de réaliser les séquences des deux sexes. Leur déroulement est favorisé par la facilitation sociale et l'expérience.

C'est la libération des hormones sexuelles, **androgènes** chez le mâle et **oestrogènes** chez la femelle, qui donne l'impulsion sexuelle (**libido**). Rappelons que chez le mâle, la production d'androgènes est constamment suffisante pour déclencher le comportement, du moins pendant la période naturelle de reproduction de la femelle, tandis que chez la femelle, la production d'oestrogènes n'est, au cours du cycle oestral, suffisante que pendant la période d'oestrus. Chez les primates, pourtant, l'acception du mâle est permanente.

Les **organes des sens** jouent des rôles prépondérants dans le comportement sexuel. L'olfaction intervient par la détection des odeurs, et principalement des phéromones émises par le partenaire. La vue permet de percevoir les mouvements du partenaire, et le mâle reconnaît par elle la forme caractéristique de la posture copulatoire de la femelle. L'ouïe permet de percevoir les sons émis par le partenaire. Les trois systèmes des sens additionnent leurs effets.

> *Si les trois sont actifs chez le bélier, 95 % des brebis en chaleur sont détectées. Si, par contre, le bélier est soit aveugle, soit sourd ou s'il n'a pas d'odorat, le pourcentage de détection tombe respectivement à 49, 86 ou 73 %.*

Déroulement général

Il semble établi que chez le bovin, le porc et le mouton, c'est la femelle qui joue un rôle décisif dans la rencontre du partenaire. Chez les espèces à saison de reproduction courte *(mouton ou chèvre)*, le mâle peut aussi jouer un rôle en parcourant continuellement le troupeau, en période de reproduction, à la recherche des femelles en chaleur.

L'apparition des chaleurs provoque chez la femelle une série de manifestations précopulatoires (voir plus loin) qui agissent comme déclencheurs chez le mâle. Celui-ci développe à son tour des manifestations précopulatoires, et après un délai plus ou moins long, induit chez la femelle le **réflexe d'immobilisation** ou **posture copulatoire**. L'adoption de cette posture et la perception d'une forme caractéristique immobile par le mâle induit chez ce dernier le comportement de **monte** suivi de la pénétration du pénis dans les voies génitales de la femelle (**intromission**) et de l'évacuation du sperme (**éjaculation**).

Le succès de l'opération dépend de la capacité commune du mâle et de la femelle à

Tableau 7. 4 : Principaux comportements précopulatoires et copulatoires chez les espèces domestiques (selon Fraser, 1990).

Male reaction time	Pre-coital behaviour of male	Manner of intromission
Stallion		
Averages about 5 min	Noses genital region Genital olfactory reflex Bites croup region Penis erects fully	One to four mounts Several pelvic oscillations Terminal inactive phase
Bull		
Mode 2 min Mean 12 min Mean of beef breeds 20 min	Noses vulva Genital olfactory reflex Alignment Licks hindquarters	Single pelvic thrust coordinated with clasp reflex
Boar		
1–10 min	Approaches sow giving series of grunts Noses vulva vigorously Champs jaw and froths at mouth	Short protrusions of spiral penis repeated till intromission occurs Pelvic oscillations followed by somnolent phase
Ram		
30 s to 5 min	Noses vulva Genital olfactory reflex Paws with fore foot	Very quick single pelvic thrust with fore limb clasping
Goat		
12–60 s	Bleating, stamping with fore foot, rapid licking Genital olfactory reflex	Very quick pelvic thrust

Tableau 7. 5 : Caractéristiques comportementales des chaleurs chez les espèces domestiques (selon Fraser, 1985).

Animal	Typical oestrous behaviour
Horse	Urinating stance repeatedly assumed; tail frequently erected; urine spilled in small amounts; clitoris exposed by prolonged rhythmical contractions of vulva; relaxation of lips of vulva. Company of other horses sought; turns hindquarters to stallion and stands stationary.
Cow	Restless behaviour; raises and twitches tail; arches back and stretches; roams bellowing; mounts or stands to be mounted; vulva sniffed by other cows.
Pig	Some restlessness may occur, particularly at night from pro-oestrus into oestrus. Sow stands for "riding test" (the animal assumes an immobile stance in response to haunch pressure). Sow may be ridden by others. Some breeds show "pricking" of ears.
Sheep	May be a short early period of restlessness and courting ram. In oestrus proper ewe seeks out ram and associates closely with it; may withdraw from flock. Remains with ram when flock "driven".
Goat	Restless in pro-oestrus. In heat most striking behaviour includes repeated bleating and vigorous, rapid tail waving; poor appetite for one day.

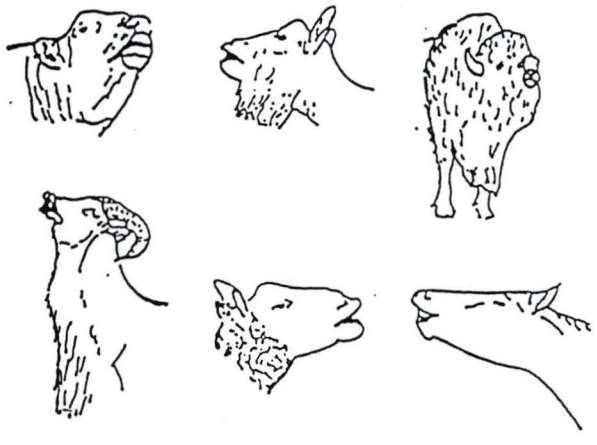
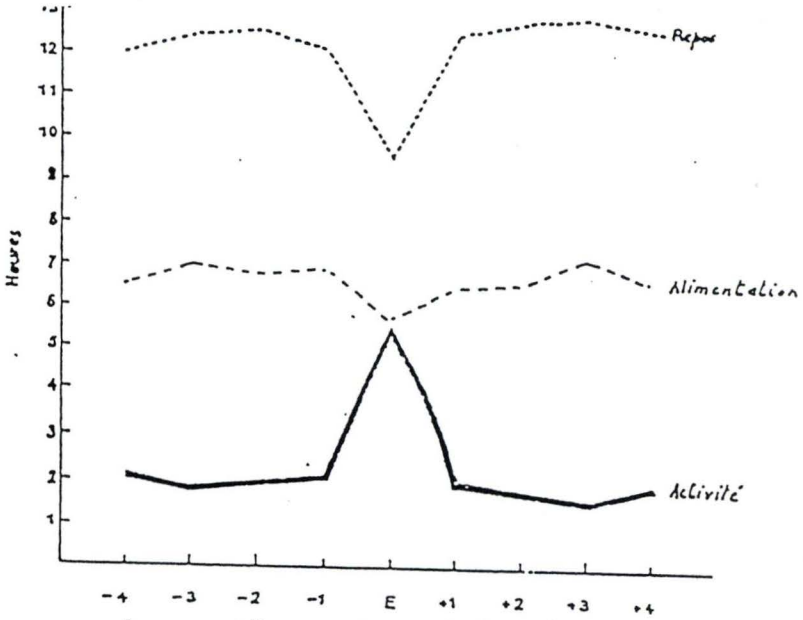


Figure 7. 34 : Flehmen chez les différentes espèces (selon Hart, 1985).



Jours avant l'oestrus (-) et après l'oestrus (+)

Figure 7. 35 : Evolution des durées journalières de repos, d'alimentation et d'activité chez la vache pendant le cycle oestral.

effectuer les comportements nécessaires.

A titre d'exemple, signalons que lors d'une expérience, un bélier continuellement attaché à un arbre a sailli 66 % d'un troupeau de brebis en 52 jours. Le pourcentage était de 84 % pour un bélier libre de ses mouvements.

Du côté de la femelle, la réussite de la fécondation est conditionnée par trois critères : l'**attractivité** (capacité passive de la femelle de provoquer la réponse du mâle; elle peut être évaluée par le relevé des comportements du mâle), la **proceptivité** (importance des comportements d'invitation et de sollicitation du mâle) et la **réceptivité** (volonté de la femelle d'accepter la sollicitation du mâle et les tentatives d'accouplement).

Comportement précopulatoire

L'accouplement est précédé chez la plupart des espèces d'un large éventail de manifestations comportementales, qui sont parfois regroupées sous le terme de **"cour"**. Celle-ci a notamment pour fonction de synchroniser les réactions du mâle et de la femelle, de manière à permettre l'accouplement. Elle a aussi pour effet d'améliorer la fertilité. Chez le mâle, le nombre de spermatozoïdes émis lors de l'éjaculation peut être augmenté par une préparation adéquate, et chez la femelle, le taux de fécondation peut être accru, notamment chez la truie.

Chez le **mâle**, la motivation et l'impulsion sexuelle sont plus ou moins grandes selon les espèces. Chez les espèces à courte période de reproduction, l'impulsion est très forte (rut), au point que l'animal peut se priver plus ou moins complètement d'aliments. Le bélier et le bouc, parmi les espèces domestiques, montrent des caractéristiques proches du rut.

Le comportement précopulatoire présente chez le mâle de multiples patrons-moteurs qui peuvent être fort variables et qui seront décrits pour chaque espèce dans le deuxième syllabus. Le tableau 7. 4 résume les comportements les plus caractéristiques pour les principales espèces domestiques.

Certains des patrons-moteurs ont une large répartition, même s'ils sont plus développés chez l'une ou l'autre espèce :

Exploration continuelle du troupeau (bélier), poursuite des femelles en oestrus et même en prooestrus (taureau), postures ou mouvements caractéristiques du comportement agonistique (coups de cornes en terre chez le taureau, grincement des dents et écume buccale chez le verrat, coups de la patte avant chez le bélier et le bouc), poussées corporelles contre la femelle avec la tête ou le corps (pour lui faire adopter la position copulatoire après déplacement), sortie de la langue, léchage et reniflement des voies génitales de la femelle (flehmen, figure 7. 34), émission de sons particuliers, établissement d'un large contact corporel avec la femelle, notamment par l'adoption d'une position parallèle inversée.

Chez la **femelle** comme chez le mâle, une grand variabilité existe dans les manifestations précopulatoires (tableau 7. 5), mais certaines lignes générales peuvent êre dégagées. Généralement, la femelle en oestrus (figure 7. 35) montre une activité motrice et un comportement d'exploration fortement accrus, avec comme conséquence une durée moindre des temps de repos et d'alimentation et une diminution des productions (perte de poids et diminution de la production laitière).

En **présence du mâle**, les femelles montrent une grande sensibilité aux odeurs émises par lui et aux attouchements (reniflement des voies génitales). Elles s'efforcent d'attirer l'attention du mâle en allant à sa recherche *(chienne, chatte)*, en émettant des phéromones par de faibles mictions successives *(jument, truie)*, en faisant suivre de brèves périodes de course par des arrêts brusques *(poules)*, en plaçant la tête dans le flanc du mâle *(brebis)* et en émettant des sons particuliers. Ce rôle actif de la femelle est plus ou moins développé, et il est surtout apparent chez la truie. La femelle en chaleur est aussi capable de faire la distinction entre un

mâle intact et un castrat *(truie)* et de choisir son mâle, si c'est possible. Elle s'efforcera aussi *(brebis)* de l'écarter des autres femelles en chaleur.

En l'**absence du mâle**, certaines femelles en oestrus montrent une grande agitation *(jument, vache, chienne, truie)* et s'efforcent de se frotter contre les autres femelles du troupeau *(jument)* ou de les chevaucher *(vache, chèvre, truie)*. C'est ainsi que 90 % des vaches en chaleur se laissent monter et ces vaches représentent 71 % de celles qui montent. D'autres comportements, comme le reniflement ou le léchage de la vulve des autres femelles, le flehmen, le dépôt de la tête sur la croupe, des vocalisations, le soulèvement de la queue, des mictions fréquentes peuvent aussi être observés, notamment chez la vache. Chez la brebis par contre, aucune manifestation visible des chaleurs n'est apparente en l'absence de bélier.

Comportement copulatoire

Chez le **mâle**, le comportement copulatoire (monte, intromission et éjaculation) est généralement déclenché par la position d'immobilisation prise par la femelle. La vue d'un objet dont la forme ressemble à celle d'une femelle en position immobile suffit souvent *(bovin, porc)* à provoquer ce comportement. Des stimuli olfactifs interviennent également.

Lors de la monte, le mâle prend appui sur le corps de la femelle avec les membres antérieurs et, chez les principales espèces domestiques, une seule intromission suffit pour permettre l'éjaculation. Chez divers rongeurs *(rat)*, plusieurs intromissions sont nécessaires.

L'accouplement est caractérisé par des poussées en avant répétées chez certaines espèces *(cheval, porc, chien)*, non chez d'autres *(bovin, mouton, chat)*. L'éjaculation peut être marquée par une brusque poussée en avant *(bovin, mouton)* ou d'autres manifestations qui seront décrites dans le deuxième syllabus.

Chez la **femelle**, le comportement copulatoire consiste en l'adoption de la posture copulatoire. Si l'accouplement demande plusieurs montes, la femelle, soit reste immobile *(hamster)*, soit se déplace entre chaque monte *(rat)*.

En dehors des périodes d'oestrus, la femelle répond à une tentative de monte par la fuite ou l'adoption d'une attitude aggressive.

Généralement, le comportement copulatoire ne se produit qu'entre animaux de même **espèce**. Un étalon est pourtant capable de saillir une anesse, et un âne, une jument. Ces accouplements peuvent être féconds *(bardot et mulet)*. Un accouplement entre mouton et chèvre est aussi possible, mais non fécond. D'autres cas peuvent être exceptionnellement observés entre les animaux d'espèces différentes, mais élevés ensemble (imprégnation sexuelle) : cheval-porc, cheval-bovin. Une telle imprégnation peut aussi exister vis-à-vis de l'homme.

Comportement postcopulatoire et accouplements répétés

Chez la plupart des espèces, l'accouplement est directement interrompu après l'éjaculation. Chez le chien, il se poursuit pendant un certain temps (nouage).

Après l'accouplement, les animaux peuvent montrer certaines manifestations particulières *(secouement chez la poule)*, le mâle a souvent une période d'abattement et la femelle montre une période réfractaire. Les partenaires se séparent immédiatement ou restent proches l'un de l'autre. Dans ce cas, un nouvel accouplement a lieu dans un délai plus ou moins long. Ce délai est fortement raccourci, chez le verrat et le bélier notamment, si une autre femelle en oestrus est présente (**effet Coolidge**). Ces animaux peuvent alors être capables de plusieurs accouplements très rapprochés.

Lors d'un essai réalisé chez le mouton, 39 % des béliers ont montré de l'intérêt pour la même brebis après un accouplement, 95 % pour une nouvelle.

Un changement de milieu, de local par exemple, diminue l'intervalle entre deux accouplements chez les mêmes partenaires.

Différents essais ont, par exemple, montré qu'un verrat est capable de 8 saillies par jour et, qu'en moyenne, un bélier effectue 45 saillies par semaine dans un troupeau.

Signalons encore que si les partenaires sexuels sont maintenus ensemble pendant toute la durée de l'oestrus de la femelle, un étalon saillit 5 à 10 fois la jument, le taureau 5 à 6 fois la vache, le bélier 3 à 4 fois la brebis et le verrat, jusqu'à 11 fois la truie, et cela malgré le fait que les chaleurs sont raccourcies par des saillies successives. Cette multiplication des saillies augmente les chances de fécondation fertile.

Anomalies comportementales

Le comportement sexuel peut être l'objet de nombreuses anomalies.
Les perturbations du **développement sexuel** seront décrites dans les cours de physiologie et de génétique.

Chez le mâle, un **comportement faible ou nul** (impuissance) peut avoir de multiples origines physiques, physiologiques, hormonales ou génétiques, et notamment des problèmes psychologiques *(appréhension excessive, par exemple)*, l'élevage en isolement ou en groupe unisexué. La somnolence (taureau qui pose la tête sur la croupe de la vache sans monter) est un trouble bien connu chez le bovin.

Des **problèmes de monte** (dans un mauvais alignement, latéralement) peuvent être observés chez des jeunes mâles *(taureaux, béliers)* inexpérimentés, surtout s'ils ont été élevés dans l'isolement.

Un **comportement excessif** ou **homosexuel** (en cas d'élevage unisexué dès le tout jeune âge) sont d'autres troubles observés chez le mâle.

Chez la femelle, les **ovulations tranquilles**, encore appelées **chaleurs silencieuses** ou **suboestrus**, sont fréquentes. Les femelles sont en cycle, ovulent, mais ne montrent pas de comportement sexuel. Sauf intervention, elles ne peuvent pas être fécondées. Nous avons déjà dit que chez beaucoup d'espèces *(cheval, bovin, mouton, chèvre)*, les premiers cycles oestraux (à la puberté, après la parturition ou au début de la période de reproduction) sont fréquemment non accompagnés d'oestrus. Mais ce phénomène peut aussi être observé dans d'autres circonstances, notamment en cas de confinement chez la vache (jusqu'à 20 à 30 % des individus, surtout parmi les dominés, ce qui a un impact économique considérable). Des bruits excessifs, une brusque montée de la température peuvent avoir le même effet.

Un **comportement excessif** peut aussi être observé chez la femelle. Il peut déboucher sur la nymphomanie chez la vache (chaleurs permanentes, adoption du comportement et même des vocalisations du taureau, refus de se laisser monter).

Signalons encore que chez plusieurs espèces, des chaleurs peuvent être observées pendant la **gestation** *(chez 2 % des brebis, par exemple)*, ce qui peut induire les éleveurs en erreur.

3. Parturition

La **parturition** ou **mise-bas** (accouchement chez la femme, poulinage chez la jument, vêlage chez la vache, agnelage chez la brebis, chevrottage chez la chèvre, cochonnage chez la truie) consiste en l'expulsion du foetus par des contractions de plus en plus fortes et de plus en plus rapprochées des masses musculaires des voies génitales. Elle est provoquée par

Tableau 7. 6 : Principales manifestations comportementales de la parturition (selon Fraser, 1990).

Animal	Immediate pre-partum period	Parturition	Post-partum period
Mare	May be shy of interruption. Anorexia only evident immediately before foaling. Whisking of tail is shown as parturition commences. No "bed" prepared.	At first: restlessness and aimless walking. Tail swishing, kicking, and pawing at bedding. Later: crouching and straddling, kneeling. Finally: mare lies down to strain power fully and regularly to expel fetus. Latter must rotate from a supine position through 180° for delivery.	Frequently remains lying on side for a period of about 20 min. Does not eat fetal membranes. Usually oestrus shown by 9th day ("foal heat").
Cow	May separate from herd. Seek screened locality. Anorexia develops (1 day). Restlessness begins (several hours). No "bed" prepared.	Pain and discomfort expressed in very restless behaviour (alternately lying and rising). Animal more usually lies during expulsion of fetus. Expulsion of fetus slower than in mare.	Will eat fetal membranes if fresh, occasionally before uterine separation is complete. Maternal responses such as licking calf usually initiated promptly.
Sow	Gathers bedding material and attempts to make a nest. Becomes restless. Lies on side in full extension to farrow.	Shows signs of pain. Strains when fetuses are in pelvis. Tail actions signal each birth. The final expulsion of each piglet is usually done with one wave of abdominal straining.	Eats fetal membranes and fetal cadavers or parts of them. Lies extended on side for long spells accommodating frequent suckling by litter.
Ewe	Interest in other lambs; may separate from flock (66%). Most breeds seek some shelter. Restless, paws ground.	Repeated rising, lying. When straining, usually stands; lies during early expulsion.	Grooms lamb attentively, licking fluids, nibbling any membranes on lamb. Remains at birth site usually.
Doe goat	Sluggish walking. Becomes restless, agitated.	Shows clear signs of pain. Repeated straining, occasional bleating.	Variable attention to kid. Grooms by licking and nibbling. If a "leaver" may seem to have weak maternal drive.

des modifications du statut hormonal du foetus et de la mère. Elle est précédée, accompagnée et suivie de diverses manifestations comportementales. Le tableau 7. 6 les résume pour les principales espèces domestiques.

Si la période qui précède la parturition est, chez beaucoup d'espèces, marquée par une moindre activité locomotrice, son approche imminente provoque au contraire le plus souvent une grande **agitation**. Sous l'effet des hormones sexuelles, diverses espèces *(truie, chienne, chatte, lapine, ratte, hamster, souris)* construisent un **nid**. La jument, la vache, la chienne, la chatte montrent une nette tendance à l'**isolement**. La chèvre et la brebis peuvent aussi s'isoler, ce qui peut être la conséquence du fait que l'animal préparturient arrête de suivre le troupeau. La brebis peut aussi chercher un abri.

La parturition peut se faire en position couchée, latérale ou sternale, ou debout. De plus, pendant les heures qui précèdent l'expulsion du ou des foetus, les femelles montrent divers patrons-moteurs, plus ou moins marqués : couchers et relevers répétés, déplacements fréquents, regards répétés vers la région abdominale, vocalisations.

Au cours des derniers temps précédant la naissance, le foetus, d'ongulés en tout cas, acquiert une capacité de perception de stimuli tactiles, olfactifs, gustatifs et auditifs, qui peuvent conduire à un certain apprentissage pour la vie post-natale. Le foetus est aussi animé de mouvements d'abord simples, puis de plus en plus complexes (coups de tête comme pour la tétée, mâchoires, membres). Au cours des jours précédant la mise-bas, des mouvements complexes sont observés, qui permettent d'adopter une **présentation** correcte. Celle-ci a pour conséquence que, chez les ongulés en tout cas, l'évacuation du foetus se fait membres tendus et dans l'ordre: membres antérieurs, tête, corps, membres postérieurs. Une mauvaise présentation peut rendre la parturition difficile (dystocie), voire impossible.

La parturition, même si elle ne produit qu'un jeune, peut s'étaler sur de nombreuses heures (parfois plus de 12 heures chez la vache). Chez les espèces à portée multiple, les naissances sont parfois très rapprochées mais, chez la chienne notamment, elles peuvent s'étaler sur 24 heures. Elles ont surtout lieu la nuit chez l'homme, le cheval et le porc. Les résultats sont contradictoires pour la vache et la brebis.

La parturition est accompagnée ou suivie (dans les quelques premières heures) de l'évacuation des enveloppes foetales ou **arrière-faix**. Chez beaucoup d'espèces, ces enveloppes sont ingérées par la mère (**placentophagie**). Ce comportement est plus *(vache, truie)* ou moins *(brebis)* maintenu chez les espèces domestiques et n'est pas observé chez le cheval. Il peut avoir divers rôles : sécher le jeune et nettoyer ses voies respiratoires, nettoyer le lieu de mise-bas, tenir le nid propre, récupérer des substances nutritives (eau, protéines), ce qui peut retarder la recherche de nourriture, et peut-être récupérer des hormones (oestrogènes, prolactine) favorables au comportement maternel et des anticorps contre les antigènes foetaux.

4. Couple, comportement paternel et comportement maternel

Dans le monde animal, la notion de **couple** est très variable. La description de l'organisation sociale des espèces a montré que, chez la plupart des mammifères, l'union du mâle et de la femelle se limite aux relations nécessaires à la fécondation.

> *Certains mammifères et, de manière assez générale, les oiseaux, forment des couples qui sont maintenus jusqu'à l'indépendance totale des jeunes et même parfois beaucoup plus tard. Les oies sauvages forment des couples pour la vie.*

Le **comportement paternel** n'est évidemment apparent que chez les espèces vivant en couple; le père peut alors aider à la couvaison, à la nutrition des jeunes *(oiseaux surtout)*, à leur protection *(canidés sauvages)* ou servir de partenaire pour les jeux *(primates, lions)*. Chez les rongeurs, la cohabitation d'un mâle adulte avec des jeunes peut lui faire acquérir divers patrons-moteurs du comportement maternel *(fabrication du nid, léchage, récupération des jeunes sortant du nid)*.

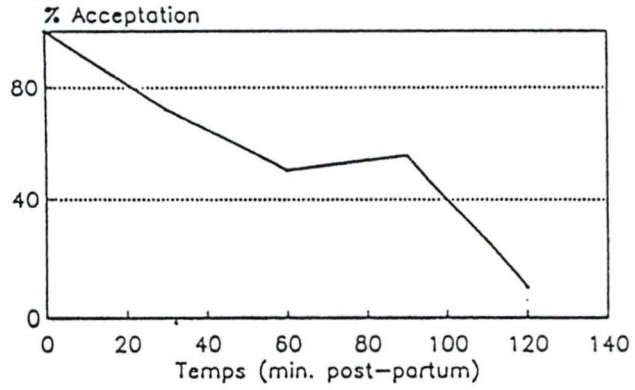


Figure 7. 36 : Evolution de la motivation maternelle chez la brebis (selon Signoret, 1991).

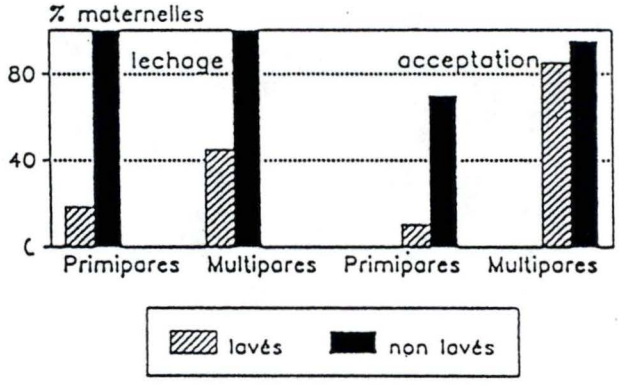


Figure 7. 37 : Effet de la présence de liquide amniotique sur la réaction de la brebis à l'agneau nouveau-né (selon Signoret, 1991).

Si, dans certains embranchements inférieurs, la notion de **comportement maternel** n'existe pas (les oeufs sont pondus et abandonnés), ce comportement occupe au contraire une position centrale dans la vie des femelles et des jeunes oiseaux et mammifères. Ce comportement est non seulement indispensable pour la survie du jeune, mais encore pour son adaptation à l'environnement, car la mère est la principale source d'apprentissage initial.

Etablissement du comportement maternel

La **motivation** maternelle apparaît dans les jours ou heures qui précèdent la parturition parfois 1 à 2 semaines avant chez la brebis, généralement 12 heures avant, parfois 2 heures seulement avant. Elle est due à une production accrue d'oestrogènes par l'organisme maternel en fin de gestation et elle est renforcée par les stimulations physiques des voies génitales lors de la parturition. Un traitement aux oestrogènes ou l'injection de sang d'une femelle proche de la parturition à une autre permet de déclencher cette motivation. Chez certaines espèces, et notamment chez les rongeurs de laboratoire *(souris, rat)*, la seule présence de nouveau-nés suffit pour le provoquer.

Après la parturition, la motivation maternelle doit être entretenue (**sensibilisation**), mais elle disparaît très rapidement (période critique).

La figure 7. 36 montre que si après l'agnelage, la brebis n'est pas mise en contact avec un agneau, la capacité d'adoption diminue très rapidement, au point de devenir presque nulle après 2 heures. Chez la chèvre, elle devient nulle après 2 à 4 heures. Chez la vache, elle a disparu à 77 % après 11 heures et complètement après 1 à 2 jours.

Par contre, un contact, même limité, avec un jeune favorise très rapidement la sensibilisation. Elle est déjà initiée après 5 minutes. Après 4 heures de contact seulement chez la brebis, la motivation est déjà suffisante pour que la mère séparée de son jeune l'accepte 24 heures plus tard. Par la suite, le comportement s'affaiblit, mais peut subsister pendant plusieurs jours chez certains individus. Chez la vache, un contact de 24 heures avec le jeune permet une sensibilisation suffisante pour maintenir le comportement pendant au moins 5 jours de séparation.

Les liquides foetaux (liquide allantoïdien et liquide amniotique) recouvrant le jeune à la naissance paraissent jouer un rôle d'attraction évident pour la mère, et donc favoriser la sensibilisation. Le fait de laver les jeunes réduit considérablement l'acceptation et le comportement de léchage (figure 7. 37).

Dans les conditions normales, la sensibilisation de la mère se fait vis-à-vis de son ou de ses propres jeunes. Mais elle peut aussi s'exercer vis-à-vis d'autres jeunes, surtout si ceux-ci sont recouverts des liquides foetaux libérés par la mère. C'est le principe de la technique utilisée lorsqu'on veut faire adopter un autre jeune.

La sensibilisation est suivie de l'**adoption**, c'est-à-dire l'attachement de la mère vis-à-vis du jeune basé sur la reconnaissance. Cet attachement commence très rapidement *(dès 20 à 30 minutes après la naissance chez la brebis)*; elle est effective au plus tard après 1 ou 2 jours, puis augmente progressivement.

La reconnaissance du jeune, et donc l'adoption, est basée sur des mécanismes sensoriels et le contrôle dépend donc du système nerveux. Elle est d'abord due principalement à des stimuli olfactifs et gustatifs (liquides foetaux, salive de la mère déposée pendant le léchage, odeur du colostrum rapidement ingurgité par le jeune), mais progressivement les stimuli visuels (morphologie du jeune) et auditifs (vocalisations du jeune) prennent le dessus.

Dès le moment où l'instinct maternel est disparu ou que l'adoption est effective, la mère montre généralement une grande **agressivité** vis-à-vis de tous les autres jeunes, agressivité qui peut aller jusqu'à leur mise à mort par coups de dents, de tête ou de pattes.

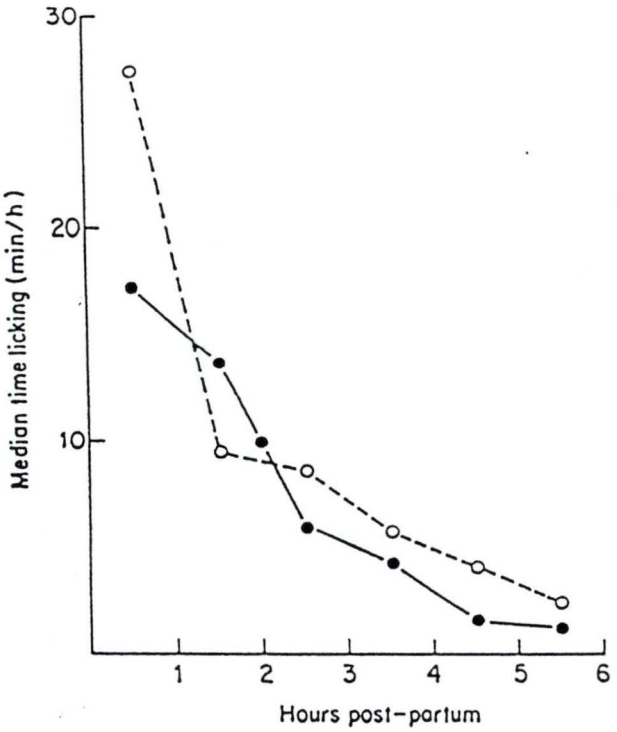


Figure 7. 38 : Evolution du temps passé à lécher le jeune chez la vache (selon Fraser, 1990).

L'adoption d'autres jeunes devient alors difficile. C'est ainsi que chez la brebis, un changement de jeune à la naissance est le plus souvent suivi d'adoption, mais si un tel changement se produit après 12 à 24 heures, un rejet intervient chez plus de 80 %.

Manifestations du comportement maternel

Le comportement maternel est fait de diverses manifestations, parfois différentes selon les espèces, mais dont certaines sont relativement répandues.

Le **léchage** du jeune est la première manifestation post-natale. Il est déclenché très rapidement (dès la première minute qui suit la naissance chez la brebis, quelques minutes plus tard chez la vache) et occupe une proportion considérable de l'activité de la première heure chez la jument, la vache, la brebis ou la chèvre. Son importance se réduit ensuite rapidement (figure 7. 38).

Le léchage du jeune commence généralement par la tête et le dos et se poursuit par le ventre et les membres. Par la suite, la région ano-génitale est régulièrement léchée, notamment lors de l'allaitement en position parallèle-inverse. Le léchage a plusieurs rôles : favoriser la reconnaissance et l'adoption du jeune, assurer sa thermorégulation (en enlevant les liquides qui recouvrent la peau du jeune et qui, sinon, devraient s'évaporer en consommant de l'énergie), favoriser sa respiration (en enlevant les morceaux d'enveloppes foetales qui pourraient obsturer les voies nasales ou la cavité buccale) et stimuler les mécanismes de défécation et de miction (voir le comportement éliminatoire).

L'**allaitement** est le deuxième comportement maternel observé après la naissance. Pour permettre au jeune d'ingérer rapidement le colostrum, la mère adopte une position stable et favorable dès que le jeune se met à la recherche des mamelles. Elle peut aussi aider le jeune dans cette recherche par des mouvements des membres et de la tête. La durée et le nombre des allaitements sont très variables selon les espèces :

> *La chatte, la chienne et la ratte allaitent presque continuellement au cours des premiers jours; chez la brebis et la truie, le nombre de repas est de 20 à 30 par jour; il n'est que de 3 à 4 chez la vache, alors que la lapine n'alimente ses jeunes qu'une fois par jour pendant 5 à 10 minutes et n'est pas présente au nid le reste du temps.*

Le nombre diminue petit à petit au cours de la croissance des jeunes et devient nul au sevrage. L'allaitement est, au début, principalement initié par la mère. Il est ensuite de plus en plus souvent provoqué par le jeune, et la mère montre progressivement un nombre croissant de refus.

L'aide à l'**alimentation** autre que lactée est un autre comportement maternel souvent observé : régurgitation d'aliments prédigérés *(chien, pigeon)*, apport de nourriture *(oiseau)*, apprentissage à la chasse ou à la reconnaissance des aliments.

En plus du léchage, la mère peut apporter d'autres soins corporels (**comportement épimélétique**) au jeune : maintien de la structure et de la propreté du nid, récupération des jeunes qui s'écartent.

Le **maintien de la température** corporelle du jeune peut être assuré par l'aménagement du nid ou son réchauffement, par la recherche d'un abri et par différents types de contacts physiques, qui seront expliqués dans le deuxième syllabus.

La **protection** du jeune est une préoccupation permanente de la mère chez beaucoup d'espèces : augmentation de l'agressivité vis-à-vis des congénères, de l'homme ou de tout autre animal, isolement du jeune *(vache)* ou maintien continuel à proximité, constitution de groupes de jeunes protégés pendant les heures de pâturage ou lors de déplacements *(bovidés sauvages, primates)*, évacuation du nid en cas de danger *(rongeurs)*. Dans ce domaine de la protection, la mère est aidée par la nature des cris émis par le jeune. C'est ainsi que le jeune rat émet un son particulier s'il a froid et un autre s'il est manipulé de manière aversive.

Evolution du comportement maternel

Le comportement maternel évolue rapidement pendant la croissance des jeunes. Cette évolution est marquée par une réduction progressive des manifestations, jusqu'à l'arrêt de l'allaitement (**tarissement**).

Nous avons déjà signalé l'évolution des comportements de léchage et d'allaitement. Chez les espèces construisant un nid, l'entretien de celui-ci n'est plus assuré lorsque les jeunes atteignent un certain âge *(10 à 14 jours chez le rat).* La récupération des jeunes sortant du nid n'est plus alors observée. La mère a aussi tendance à s'écarter de plus en plus fréquemment et de plus en plus longuement de son jeune qui, comme nous le verrons ci-après, s'adonne alors au jeu avec ses congénères.

Anomalies du comportement maternel

Les anomalies du comportement maternel sont particulièrement importantes pour les productions animales, car en l'absence d'intervention de l'homme, elles conduisent généralement à la mort du ou des jeunes.

L'**absence** de comportement ou sa **disparition** (notamment due à la séparation) provoquent, nous l'avons dit, le rejet de tout jeune et l'agressivité vis-à-vis de jeunes recherchant les mamelles.

Un **comportement atténué** peut avoir différentes conséquences : départ du jeune si la mère tarde à se lever (notamment si la mise-bas a été difficile), retard de léchage, adoption incomplète (tétée autorisée mais sans autre manifestation comme le léchage ou la protection).

La **désertion du jeune** est parfois observée chez la brebis (jusque 20 % chez certaines races, surtout pour le deuxième jeune en cas de naissances doubles) et chez la vache. La mère s'écarte du jeune qui, ne la reconnaissant pas, s'efforce alors de s'approcher et de téter d'autres mères présentes, ce qui entraîne généralement le refus ou même l'agression.

Le **refus d'allaitement** peut être dû au déplacement de la mère ou à l'adoption d'une position sternale (coucher sur les mamelles). Des douleurs aux mamelles, la peur des jeunes ou d'autres situations défavorables peuvent en être la cause. Un intérêt trop grand pour les jeunes est une cause habituelle de retard d'allaitement chez la vache, la brebis ou la chèvre, surtout primipares. Au lieu de rester stable, la mère tourne continuellement sur elle-même pour pouvoir explorer le jeune avec la tête. Le déplacement de l'arrière empêche le jeune d'atteindre les mamelles ce qui, nous le verrons plus loin, peut faire perdre rapidement le réflexe de tétée.

L'**agressivité** est une anomalie régulièrement observée chez beaucoup d'espèces *(3 % chez la brebis et beaucoup plus chez la truie).* Elle est plus souvent observée chez la femelle primipare, et une mise-bas dans des conditions stressantes en augmente fortement l'incidence. Cette agressivité peut être la résultante du rejet des jeunes qui s'approchent (pour initier un contact naso-nasal ou pour téter), mais elle peut parfois être active, la mère attaquant tous les jeunes qui se trouvent dans les parages.

L'agressivité, lorsqu'elle est poussée à son paroxysme, peut conduire au **cannibalisme** ou **cronisme** (ingestion des jeunes). La mère tue ses jeunes et les ingère soit partiellement, soit totalement. Ce trouble se produit généralement juste après la naissance, rarement après un jour et, une fois initiée, s'adresse à tous les jeunes de la nichée (il est très rare qu'il se limite à un seul jeune). Dans certains cas, le cannibalisme peut apparaître comme plus ou moins normal (élimination des jeunes morts, récupération de substances nutritives pour pouvoir nourrir les jeunes survivants en cas de carence alimentaire, élimination de jeunes surnuméraires, notamment lorsque, chez la truie, le nombre de jeunes dépasse le nombre de mamelles).

Chez la truie, le cannibalisme peut avoir des degrés divers : animal qui tue des jeunes par écrasement et les ingère ensuite, animal qui agresse les jeunes qui approchent et les ingère s'ils sont tués, animal qui s'attaque volontairement aux jeunes dans le voisinage pour les tuer.

Chez la brebis, on observe parfois - en bergerie uniquement - du cannibalisme vis-à-vis des membres des agneaux : les sabots, puis des morceaux de membres sont ainsi sectionnés. Le jeune doit ensuite être abattu.

Le **"vol" d'un jeune** est une anomalie qui peut être observée chez la vache ou la brebis. Si la motivation maternelle est déclenchée trop tôt (un ou des jours avant la parturition), la femelle montre un grand intérêt pour les autres jeunes qui naissent à ce moment, et peut en adopter un, surtout si le comportement maternel de la mère propre est faible. Une telle situation peut avoir pour conséquence, soit que la mère refuse ensuite d'adopter son propre jeune, soit que celui-ci soit privé du colostrum indispensable à sa survie (voir ci-après), le colostrum ayant été prélevé par le jeune préalablement adopté.

5. Comportement néonatal

Le passage de la vie foetale à la vie postnatale et les premiers temps qui suivent ce passage constituent une **période particulièrement critique**, non seulement pour la survie du nouveau-né, mais aussi pour le déroulement futur de sa vie et pour ses performances ultérieures. Il n'est dès lors pas étonnant de constater que cette période fait l'objet de multiples recherches.

La naissance provoque divers **changements** physiologiques brutaux (ils seront décrits dans le cours de physiologie), et la nécessité pour le jeune de faire face à un nouvel environnement et de nouer des relations avec les composants animés de cet environnement. Le nouveau-né devra résoudre deux problèmes : comment survivre les premiers temps (échapper à la prédation, résister aux contraintes, notamment climatiques, de l'environnement, trouver les aliments nécessaires) et comment évoluer vers le stade adulte en mettant au point les mécanismes efficaces de survie face aux pressions de sélection venant du milieu.

Relation mère-jeune

La **mère** joue manifestement un rôle capital dans la capacité du jeune à résoudre ses problèmes. Il est aujourd'hui clairement démontré que les stimuli mécaniques, olfactifs, auditifs, douloureux, chimiques ou autres transmis par la mère au foetus influencent la vie postnatale, notamment en agissant sur le développement du système nerveux.

Chez les espèces nidicoles, plus particulièrement (voir ci-après), la survie du jeune est complètement dépendante de la mère pour la nutrition, la thermorégulation et la protection. La mère va ensuite jouer un rôle capital dans l'apprentissage, et donc la poursuite du développement du système nerveux : recherche et reconnaissance de la nourriture, lutte contre la prédation, lutte contre les conditions climatiques défavorables. Cet apprentissage est d'autant plus aisé que le jeune montre un grand comportement allélomimétique.

Une **adoption** rapide et complète est donc une condition indispensable de survie et de développement harmonieux pour le jeune. En effet, les mécanismes de **reconnaissance** de la mère par le jeune et de l'**attachement** du jeune pour la mère sont beaucoup plus lents et problématiques que l'inverse. Car le jeune, lorsqu'il peut se déplacer, a tendance à suivre et à s'imprégner sur le premier objet mouvant. Ce n'est que progressivement, grâce à l'olfaction, à l'audition et à la vue, qu'il reconnaît et s'attache à un individu. Celui-ci est généralement sa mère, car c'est le premier objet mouvant observé et surtout, c'est chez elle que le jeune trouve le lait pour s'alimenter. Au départ, le jeune va au hasard à la recherche de mamelles pour trouver du lait. Il est rejeté par les autres mères et apprend donc rapidement à s'attacher à sa mère. Mais si d'autres mères acceptent qu'il tète, il s'attachera à elles (voir "vol" du jeune ci-dessus).

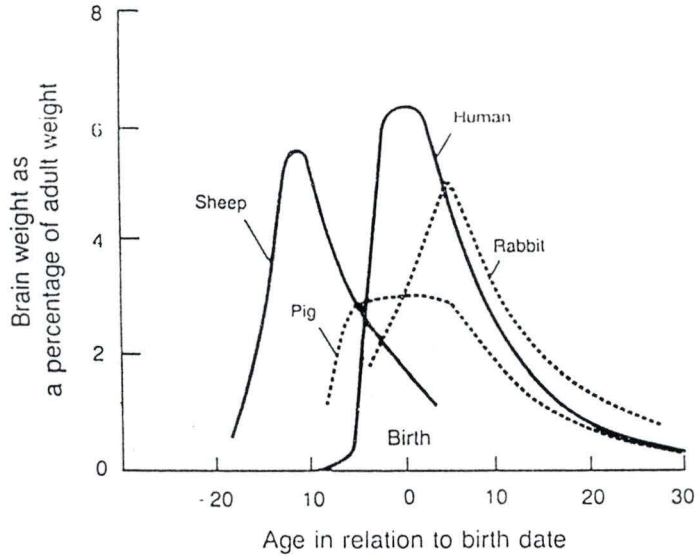


Figure 7. 39 : Développement du système nerveux selon l'âge chez diverses espèces (selon Hart, 1985).

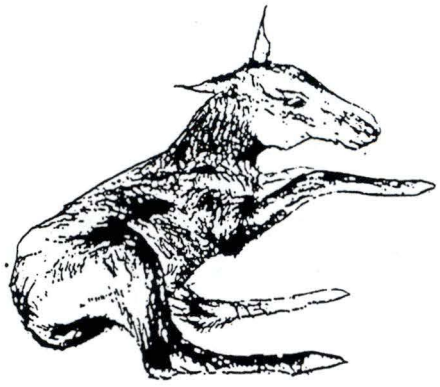


Figure 7. 40 : Premières activités du poulain (selon Fraser, 1980).

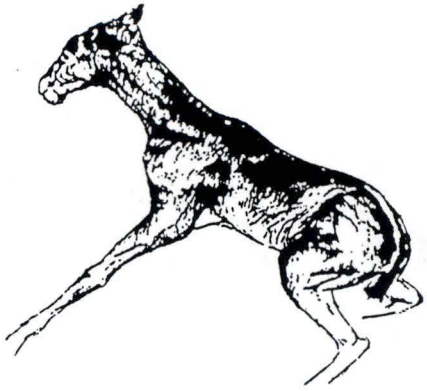


Figure 7. 41 : Arrêt en position intermédiaire lors des premières tentatives de relever chez le poulain (selon Fraser, 1980).

Figure 7. 42 : Poulain debout pour la première fois et en équilibre instable (selon Fraser, 1980).

De la naissance à la tétée

Par rapport à la naissance, le développement du système nerveux est plus ou moins rapide selon les espèces (figure 7. 39).

Il est dès lors de coutume de diviser les mammifères en deux catégories : les nidicoles et les nidifuges.

Les **nidicoles** appartiennent à des espèces également appelées "altrical" en anglais *(primates, carnivores, lapins, rongeurs)* dont le développement du système locomoteur et de la vue est peu avancé à la naissance, ce qui rend ces animaux incapables de se déplacer. Ils sont donc complètement dépendants de la mère au début de la vie. Les **nidifuges** ou **précoces** *(ongulés)* ont, au contraire, dès la naissance une indépendance locomotrice et visuelle suffisantes pour se déplacer dans le milieu.

Le jeune ongulé montre après la naissance une séquence de comportements qui le conduisent à la première tétée.

La première opération est de **se lever**. Après avoir été expulsé en extension, il soulève la tête et le cou. Il tourne sur lui-même et se place sur le sternum, les membres arrières sous le corps. Il secoue la tête et remue les oreilles (figure 7. 40). Il plie les membres antérieurs et tourne la tête vers le flanc. Ensuite, plus ou moins rapidement selon les espèces, il s'efforce de se relever selon le mode propre de l'espèce *(membres avant d'abord chez le poulain, membres arrières chez l'agneau et le chevreau).* Il marque le plus souvent un temps d'arrêt à mi-chemin (figure 7. 41). Généralement, les premières tentatives sont infructueuses et le jeune tombe en avant. Après quelques essais, l'équilibre, d'abord instable, est enfin assuré avec les membres antérieurs et postérieurs tendus, et le jeune étend la tête dans un but d'exploration de l'environnement immédiat (figure 7. 42).

L'équilibre une fois atteint, le jeune ongulé s'efforce de **se déplacer**. La démarche est d'abord mal assurée, exagérée, lente et en quatre temps. Il semble que ce mode de déplacement typique soit un des déclencheurs sociaux de la période de sensibilisation du comportement maternel (voir plus haut).

Cette activité néonatale n'est pas totalement indépendante de la mère. Au cours d'une expérience réalisée avec des bovins, les temps nécessaires pour se relever en position intermédiaire et pour être debout de manière stable sont respectivement de 17 à 76 minutes en présence de la mère, 71 et 229 minutes si le jeune est seul.

Dès qu'il est capable de se déplacer et indépendamment de la sensation de faim, le jeune part à la découverte de son environnement, et plus particulièrement à la **recherche des mamelles** maternelles. Cette recherche se fait du bout du nez, tête étendue, vraisemblablement parce que la vue est encore mal adaptée (le nouveau-né est généralement myope). Dans cette recherche, le ventre de la mère fait office de déclencheur social, et le jeune explore la région ventrale et les membres par essais et erreurs. Les angles (notamment ceux constitués par les pattes et le corps) et les zones ombragées paraissent être préférentiellement explorés. Les mamelles sont finalement découvertes et reconnues, et la **première tétée** peut être réalisée.

Chez les ongulés, la température de la peau et la texture des surfaces explorées jouent un rôle évident dans la découverte des mamelles.

Chez les carnivores et les rongeurs de laboratoire, ce sont des stimulations olfactives (substances des liquides foetaux et de la salive déposée par la mère sur ses mamelles).

Chez le mouton, la première tétée est effective, chez 60 à 80 % des jeunes, dès la première heure. Elle a lieu en moyenne près de 2 heures après la naissance chez le

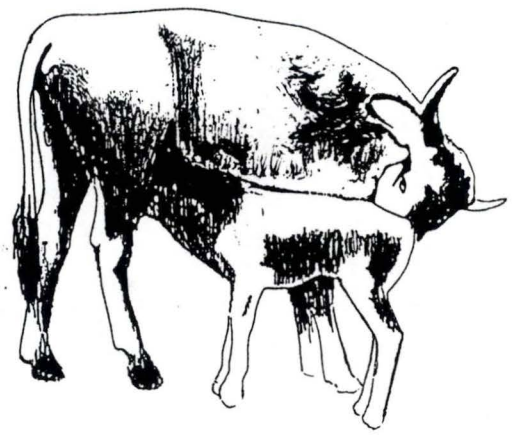


Figure 7. 43 : Position parallèle-inverse lors de la tétée chez le bovin (selon Fraser, 1980).

Figure 7. 44 : Thigmotaxie chez le poulain (selon Fraser, 1980).

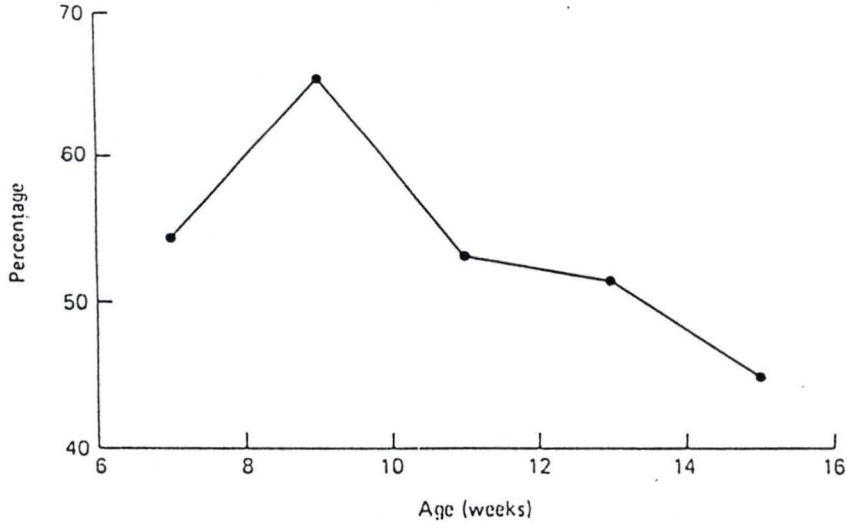


Figure 7. 45 : Evolution de la vie en groupe chez des agneaux Merinos (selon Fraser, 1985).

veau, parce que celui-ci reste d'abord couché pendant plus d'une demi-heure.

Il est capital pour le jeune que la première tétée ait lieu le plus rapidement possible, et ce pour deux raisons. La première est que, si pour l'une ou l'autre circonstance (comportement maternel anormal, voir plus haut, développement mammaire insuffisant ou excessif ou absence de lait chez la mère) la première prise de lait n'est pas réalisée dans les 5 à 6 heures qui suivent la naissance, le comportement de tétée se perd et le jeune entre ensuite rapidement en inanition. La deuxième est que le **colostrum** (le premier lait produit par une femelle) doit être ingéré au plus tôt car, en tout cas chez les ongulés, il contient les immunoglobulines (anticorps) indispensables à l'immunisation passive du jeune. L'absorption intestinale de ces immunoglobulines est très bonne au cours des premières heures de vie, puis son intensité diminue rapidement, et elle disparaît après 24 à 48 heures. L'absence d'immunisation rend le jeune très sensible à n'importe quel agent pathogène, même le plus banal.

Après la première tétée, la découverte des mamelles devient de plus en plus facile, et chez plusieurs espèces, le jeune initie les tétées suivantes en passant devant la tête de la mère pour être reconnu (72 % des observations chez le mouton), et se place le plus souvent en position parallèle inversée par rapport à sa mère (figure 7. 43). Cette position paraît avoir une double raison. Elle permet le léchage de la région périanale du jeune par la mère, ce qui favorise les réflexes de défécation et de miction (voir plus haut). Elle répond aussi a une tendance qu'ont certains animaux, surtout en jeune âge, de maintenir un maximum de surface corporelle en contact avec un corps solide (voir thigmotaxie ci-après).

Comportement néonatal ultérieur et modifications

Après sa phase initiale, le comportement néonatal est tel qu'il permet de diviser les jeunes en deux catégories.

Les **followers** sont des jeunes qui, pendant des jours ou des semaines, suivent toujours leur mère de tout près *(poulain, agneau, porcelet)* alors que chez les **lyers** *(veau, chevreau)*, les mères peuvent s'éloigner pendant des heures de leurs jeunes, dès les premiers jours (principalement pour pâturer). Les jeunes sont ainsi laissés seuls ou en groupe, généralement dans des endroits cachés, parfois sous la protection d'individus âgés ("jardins d'enfants" parfois observés chez des bovins sauvages).

La période néonatale est marquée chez le jeune par des **mouvements** brusques et capricieux ("pas de danse") qui jouent un rôle manifeste dans le développement de la locomotion.

Le comportement néonatal est aussi marqué par une tendance à la **thigmotaxie** (maintien d'une surface corporelle maximale au contact d'un corps solide). Cette tendance s'observe lors des tétées (voir figure 7. 43), lors des déplacements (figure 7. 44) et peut aussi servir pour assurer la thermorégulation (la truie se couche latéralement lorsqu'il fait froid et les porcelets se placent sur les mamelles pour se réchauffer).

Le comportement néonatal subit ensuite une profonde **évolution**. Chez toutes les espèces, les jeunes s'éloignent de plus en plus souvent de leur mère et ont, après quelques semaines, une forte tendance à se regrouper et à s'adonner au **comportement ludique** (jeu). Celui-ci comprend d'abord de nombreuses phases de patrons-moteurs propres à l'espèce (ces patrons-moteurs comprennent souvent des sauts, des courses et des poursuites qui continuent l'apprentissage moteur), mais ceux-ci sont progressivement remplacés par des patrons-moteurs de comportements qui, plus tard, assureront la survie ou la perpétuation de l'animal (combats, chasse, fuites, montes). Ici encore, le jeu joue un rôle évident d'apprentissage. Il permet aussi, grâce aux multiples interactions entre individus, de développer la dextérité cognitive, d'établir des liens sociaux avec les autres individus du groupe, d'apprendre la cohésion sociale et de perfectionner leur système de communication.

Par la suite, le comportement des jeunes subit une nouvelle évolution. La vie en groupe perd progressivement de son importance (figure 7. 45) et le comportement ludique

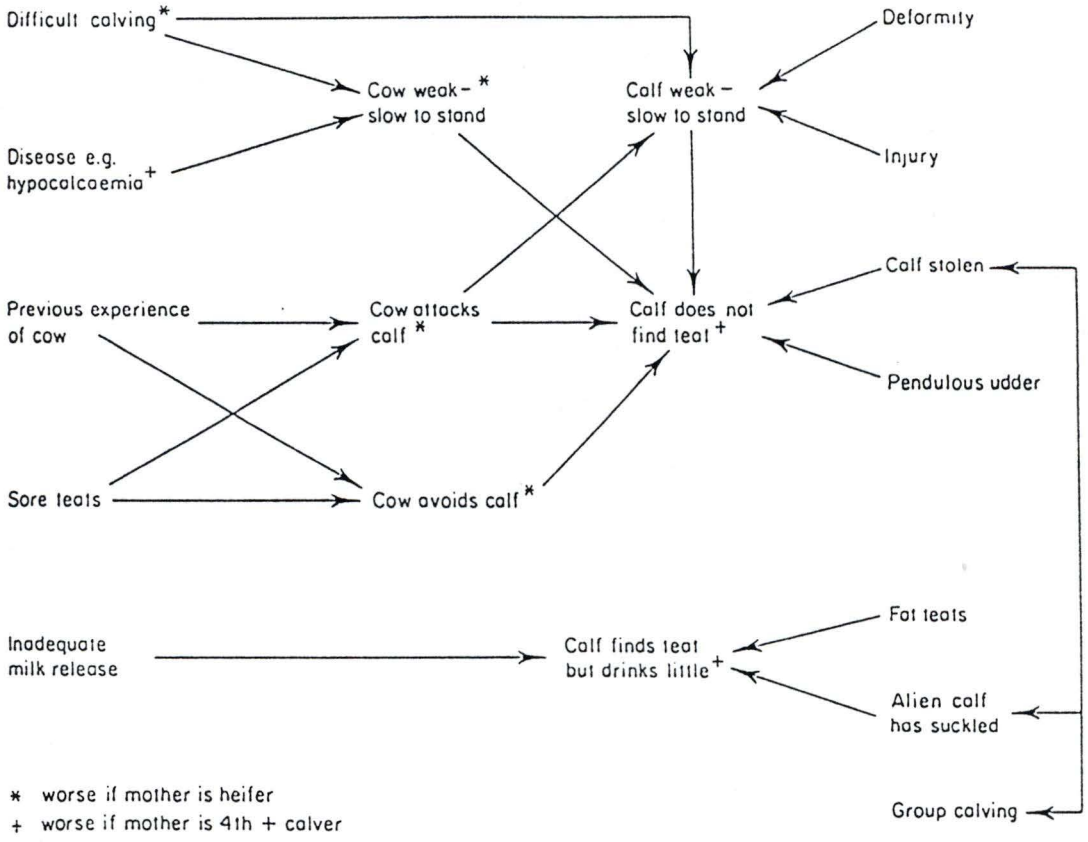


Figure 7. 46 : Facteurs conduisant à un prélèvement nul ou insuffisant de colostrum chez le veau (selon Fraser, 1990).

disparaît petit à petit pour faire place à d'autres comportements, comme le comportement alimentaire qui, chez les herbivores, occupe progressivement une place de plus en plus grande.

Le **sevrage** est l'arrêt du comportement de tétée chez le jeune. Il se produit spontanément chez le mouton vers 4 à 6 mois, chez la chèvre vers 3 à 6 mois, chez le bovin vers 9 mois à 1 an, parfois plus, chez le cheval vers 18 mois. Le sevrage est dû au fait que, progressivement, la mère résiste aux tentatives de tétée du jeune et que celui-ci doit dès lors trouver de nouvelles orientations sur le plan alimentaire.

Le sevrage n'interrompt pas directement les liens entre la mère et le jeune. Des controverses existent quant à la durée de ces liens. Chez le mouton, la brebis peut continuer à répondre pendant un certain temps aux cris du jeune. On peut même observer que des moutons continuent à vivre à proximité de leur mère dans les troupeaux pendant deux ans, alors que dans d'autres cas, la séparation est totale dès avant un an. Il semble que quelque temps après le sevrage, des tendances contradictoires soient observées entre la mère et le jeune. La première est centrée sur les processus de reproduction, le second s'efforce d'établir sa position dans la hiérarchie sociale. Si la tension est suffisamment forte, elle peut rompre définitivement le lien entre les deux; si ce n'est pas le cas, ce lien subsiste.

Anomalies du comportement

L'**absence de tétée** ou un **comportement de tétée insuffisant** qui conduisent à la mort ou à de sérieux problèmes de croissance peuvent avoir de multiples raisons, résumées dans la figure 7.46 : faiblesse du jeune ou de la mère, problèmes comportementaux du jeune ou de la mère, problèmes de lactation chez la mère, développement insuffisant ou excessif des mamelles.

L'**absence de comportement ludique** est considérée comme un signe de maladie et le porcelet qui s'éloigne du nid et de ses congénères est généralement entré dans une phase d'inanition.

L'**isolement** des jeunes, leur **entravement** ou leur **confinement** dans un milieu pauvre conduit à des stéréotypies (mordillement ou léchage des éléments de milieu ou de congénères, voir ci-après, roulement de la langue chez le veau).

Le **sevrage précoce**, soit directement à la naissance ou quelques semaines plus tard si les mères sont traites *(vache, chèvre, brebis)*, soit après 3-4 semaines ou un peu plus chez le *porc* (pour permettre le retour en cycle et donc la remise des truies au verrat), soit avant la période normale pour d'autres raisons *(reproduction accélérée chez le mouton, conduite optimale d'élevage et gestion des prairies chez le bovin et le mouton)* constitue un stress important chez le jeune. S'il est mal pratiqué, il peut conduire à de sérieux problèmes *(diminution des performances de croissance, troubles physiologiques et notamment digestifs, perturbation des comportements pouvant conduire à la mort).*

Si le retrait a lieu dès le premier jour, il faut distribuer un lacto-remplaceur approprié et habituer le plus rapidement possible le jeune à prélever le remplaceur à la tétine ou au seau. Cette habituation est très variable selon les races et les individus. Elle est plus facile, par exemple en race frisonne qu'en race Salers chez le bovin.

Si le sevrage a lieu après quelques semaines ou mois, il faut veiller à ce que le jeune soit suffisamment habitué aux aliments qu'il consommera ensuite et à ce que ces aliments puissent être ingérés en quantité suffisante.

Du point de vue comportemental, on note que chez le porcelet, le sevrage précoce peut provoquer la disparition de la faculté de faire la distinction entre les zones de repos et celles de défécation, le porcelet salissant toute sa loge.

Mais le trouble le plus fréquent observé après un sevrage précoce est le **tétage réciproque**. Dépourvu du stimulus normal de tétée, le jeune s'efforce de l'exercer sur d'autres

Tableau 7. 7 : Système de classification pour évaluer la libido des taureaux (selon Fraser, 1985).

Rating class	Hultnas, 1959 (7 classes)	Hafez, 1960 (6 classes)	Bane, 1953 (4 classes)	Osborne et al., 1971 (5 classes)	Chenoweth and Osborne, 1975 (4 categories)
0	No interest in cow though bull is lead up and could mount	No interest except for following the cow when she moves		No sexual interest	No record of mating ability due to lack of activity
1	Little interest in mounting. Sniffs. Vague attempts to mount — may mount sporadically	Licks vulva and hind-quarters but fails to mount	same	Some interest, no attempt to mount	Assessment influenced by non-cooperation of the teaser heifer
2	Mounting after obvious and repeated hesitation. Feeble holding, feeble seeking	Mounts cow without erection	same	Mounted or attempts to mount once	Attempts made to mount but no services achieved
3	Comparatively quick mounting without eagerness. Satisfactory holding and seeking	Mounts cow but fails to ejaculate	same	Mounted or attempted to mount more than once but service not completed	Served satisfactorily
4	Quick mounting, full attention to cow, holds and seeks well	Mounts cow; complete erection and intromission, fails to ejaculate		Completed one service	
5	Eager mounting. Very good holding and seeking	Normal copulatory pattern including ejaculation	same		
6	Uncontrollable; eager mounting, hard to hold and seeks eagerly				

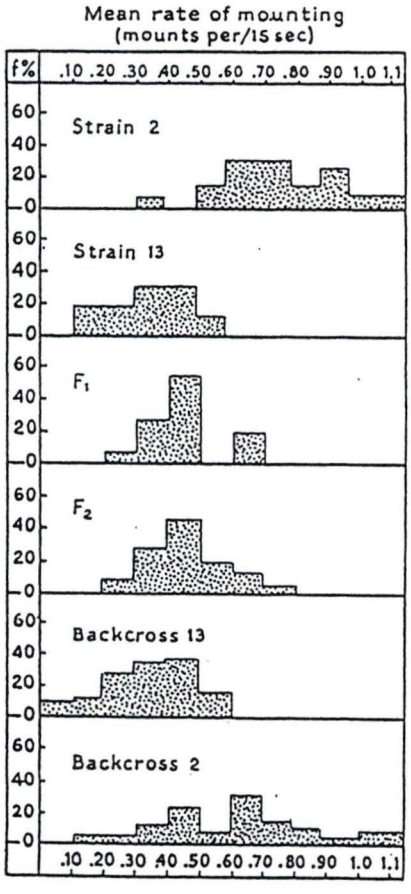


Figure 7. 47 : Distribution de la fréquence de monte de taureaux de deux souches parentales et des jeunes issus du croisement de ces souches (selon Wood-Gush, 1983).

objets solides du milieu, mais surtout sur ses congénères, en particulier sur certaines zones corporelles (mamelles, oreilles, prépuce, ventre). Ce comportement, qui sera examiné en détail pour certaines espèces dans le deuxième syllabus, peut se poursuivre jusqu'à l'âge adulte chez le bovin (une vache peut prélever le lait de ses voisines) et avoir diverses conséquences (boules de poils ou de laine dans l'estomac, gel des oreilles, infection). Il peut être diminué par certaines pratiques (prélèvement du lacto-remplaceur par tétine plutôt qu'au seau, renouvellement régulier de la litière).

6. Capacité sexuelle : mesure, facteurs et amélioration

Tout ce qui a été dit précédemment sur le comportement sexuel et les performances de reproduction montre qu'une extrême variabilité peut être observée et que de très nombreux facteurs peuvent intervenir pour expliquer cette variabilité. Etant donné la très grande importance des performances de reproduction sur la rentabilité des animaux de rente, de nombreuses études ont été consacrées à la mesure, aux facteurs de variation et à l'amélioration des capacités sexuelles de ces animaux.

Mesure de la capacité sexuelle

La mesure la plus sûre de la capacité sexuelle d'un **mâle** est évidemment la productivité (voir définition ci-après) des troupeaux de femelles. Mais comme ce critère ne peut être évalué qu'a posteriori, d'autres méthodes d'évaluation ont été mises au point.

La spermatogenèse d'un mâle peut être évaluée par prélèvement et analyse du sperme.

La libido d'un mâle peut être estimée par le relevé du nombre de montes ou d'éjaculations par unité de temps, du temps de réaction (délai entre l'introduction du mâle et la première saillie), du délai d'éjaculation et du temps de latence (délai entre des accouplements successifs). L'évaluation subjective de la "vigueur", les proportions de montes ou d'éjaculations manquées sont d'autres critères utilisés. Divers auteurs se sont efforcés d'établir des classifications permettant de différencier les taureaux en catégories (tableau 7. 7).

Chez la **femelle**, la capacité sexuelle peut être définie par quatre critères. La fertilité est le pourcentage de femelles parturientes par rapport au nombre mis à la reproduction. La prolificité est le nombre de jeunes obtenus par mère parturiente et la fécondité est le nombre de jeunes nés par rapport au nombre de femelles mises à la reproduction. La productivité (nombre de jeunes sevrés ou vendables par femelle mise à la reproduction, soit la fécondité moins les pertes) peut aussi être retenue.

Facteurs de capacité mâle

La capacité de reproduction d'un mâle dépend d'abord du **bagage génétique**. De grosses différences sont observées entre les espèces (la capacité, par unité de temps, est d'autant plus développée que la période de reproduction de l'espèce est courte), les races, les souches au sein d'une même race (figure 7. 47, qui montre aussi l'effet de croisements entre des souches) et les individus. Lors d'un essai, un taureau introduit dans une parcelle où des vaches en chaleurs sont attachées, effectue un nombre de saillies qui varie de 1 à 15 par heure. Ceci résulte du fait que le temps de réaction est, pour la plupart des taureaux, de moins de 2 minutes, mais qu'il peut atteindre parfois plus de 30 minutes. Le taureau est alors dit impuissant. Lors d'un autre essai, des taureaux placés en prairie avec des lots de vaches effectuent de 2 à 105 saillies en 19 jours. Il n'est dès lors pas étonnant de constater que la fertilité d'un troupeau dépend fortement de la capacité sexuelle du mâle.

La capacité augmente avec l'**âge**, du moins pendant un certain temps, et avec l'**expérience**. Celle-ci améliore l'identification de l'état de réceptivité des femelles. Par contre, un mâle élevé séparément ou au seul contact d'autres mâles éprouve parfois des difficultés temporaires or même définitives de monte. Dans un lot important de brebis, un bélier

expérimenté reconnaît celles qu'il a déjà saillies et paraît capable d'évaluer le moment le plus propice à l'accouplement.

Les **facteurs environnementaux** ont aussi des effets considérables. Les mâles des espèces à reproduction saisonnière montrent souvent une nette chute de la libido et de la spermatogenèse en dehors de la saison de reproduction, et une préparation adéquate doit alors être prévue. Un traitement hormonal adéquat permet d'avancer la puberté chez les espèces saisonnalisées. Une température extérieure très élevée supprime la spermatogenèse chez la plupart des espèces et réduit la libido chez le taureau et le verrat. Un brusque refroidissement diminue la libido chez le bélier. Les situations stressantes (maladie, coup, blessure, inconfort) ont le même effet chez toutes les espèces.

La **nutrition** intervient surtout chez le jeune animal (la puberté n'apparaît qu'à partir d'un certain développement corporel), mais une alimentation suffisante et bien "équilibrée" en protéines, minéraux et vitamines est nécessaire pour une extériorisation des capacités sexuelles. L'obésité diminue aussi les capacités.

Les **facteurs sociaux** jouent aussi différents rôles. Chez la plupart des espèces, un élevage en isolement ou en groupe unisexué dès le jeune âge retarde la mise en place du comportement sexuel, et ce comportement est ensuite moins développé. L'élevage en groupes unisexués peut aussi conduire à de l'homosexualité et au rejet des femelles.

Le taureau et le bouc ont un comportement plus prononcé si d'autres animaux sont aperçus avant l'accouplement, et un jeune bélier a un moindre délai de monte et d'éjaculation s'il a eu au préalable un contact avec une brebis.

Les hiérarchies de dominance ont également une influence. Chez beaucoup d'espèces, les mâles dominants s'efforcent d'écarter les mâles dominés des femelles en chaleur et, si leur fertilité est faible, le risque de faible fertilité générale du troupeau est grand.

Il faut aussi signaler des préférences individuelles. Chez de nombreuses espèces, les mâles ont des accouplements préférentiels avec certaines femelles : *chez le mouton, les agnelles sont fortement ignorées si elles sont dans les mêmes troupeaux que les brebis.*

Facteurs de capacité femelle

Chez la femelle, la fécondité dépend d'abord de la valeur du mâle, et ensuite de trois facteurs dont l'étude sort du cadre de ce cours : nombre d'ovules émis, moment du ou des accouplements (pour une fécondation optimale des ovules, il existe une période favorable relativement courte, pour le dépôt du sperme dans les voies génitales de la femelle) et mortalité embryonnaire.

Pour le reste, la capacité femelle est influencée par les mêmes facteurs que celle du mâle.

Le **bagage génétique** (espèce, race, souche, individu) est évidemment tout aussi important chez la femelle que chez le mâle. La prolificité dépend largement de l'espèce et de la race. Des relevés faits chez la vache et la brebis montrent que la durée des chaleurs varie de 6 à 24 heures chez la première, de 0 à 45 heures chez la dernière. Le nombre de saillies pendant une période d'oestrus varie de 1 à 140 chez la vache, de 1 à 103 chez la brebis.

La capacité de la femelle augmente jusqu'à un certain **âge**, puis diminue lorsqu'approche l'arrêt de la vie sexuelle. Elle est aussi influencée par la **parité** (nombre de mises-bas) qui augmente l'expérience. Une femelle expérimentée est capable de discerner les mâles actifs des mâles inactifs. La durée de monte est de 58 secondes chez une brebis expérimentée, de 97 secondes chez une inexpérimentée.

Les **facteurs environnementaux** agissent d'abord via la luminosité qui, nous

l'avons dit, détermine la saison de reproduction de la plupart des espèces. La température intervient aussi. Une montée brusque ou des étés très chauds diminuent la durée et l'intensité du comportement sexuel chez la vache ou la truie. Un refroidissement brutal a le même effet chez la vache et la brebis, et rend moins performante l'insémination artificielle. Tout stress peut réduire les performances en perturbant les cycles et en augmentant la mortalité embryonnaire précoce.

La **nutrition** a des effets prépondérants chez la femelle. Une alimentation abondante avance la puberté en favorisant le développement corporel. Une bonne condition corporelle est indispensable au moment de la mise à la reproduction, sinon les performances diminuent. Chez des espèces telles que le porc et le mouton, un supplément d'alimentation énergétique avant et après la lutte (flushing) permet d'améliorer les performances en augmentant le taux d'ovulation et en diminuant la mortalité embryonnaire précoce.

Les **facteurs sociaux** ont aussi diverses conséquences. Il faut d'abord citer l'*effet mâle*. Chez les espèces à organisation matriarcale avec le mâle vivant à l'écart des groupes de femelles en dehors de la période de reproduction *(mouton, chèvre, porc)*, l'introduction d'un mâle dans un groupe de femelles quelque temps avant la puberté ou le début de la période annuelle de reproduction avance et synchronise la puberté ou la saison chez la plupart des femelles *(97 et 91 % des brebis et des chèvres en saison lors d'un essai)*. Chez la brebis, une forte incidence de chaleurs est observée 18 à 20 jours après l'introduction du bélier. Par contre, chez les mêmes espèces, la présence continuelle d'un mâle dans le troupeau de femelles diminue la durée des chaleurs *(jusque 30 à 50 % chez la brebis et de près de 3 heures chez la truie)* et la durée de la saison de reproduction.

Le confinement réduit également les performances et peut, chez des espèces comme le bovin, être responsable d'un taux élevé d'ovulations tranquilles chez les dominées.

Chez le mouton et chez le porc, l'intensité du comportement du mâle peut influencer directement les performances de la femelle, et notamment son taux d'ovulation et donc la prolificité. L'introduction d'un mâle à proximité de truies destinées à être inséminées artificiellement augmente leur fertilité (de 62 à 86 %) et leur prolificité (de 8,5 à 10,3).

L'avancement de la puberté chez les truies transportées ou rassemblées et celui de l'ovulation chez les brebis transportées peuvent aussi probablement être attribués à l'établissement des nouvelles relations sociales entre les animaux.

Amélioration des performances de reproduction

Les progrès énormes réalisés en génétique, en nutrition, en reproduction et en pathologie ont permis et permettent toujours une rapide amélioration des performances de reproduction des animaux domestiques, par la sélection, le génie génétique, la maîtrise de l'alimentation, le recours aux traitements hormonaux et la conduite sanitaire. Mais les connaissances accumulées en matière d'éthologie ont aussi de nombreuses applications intéressantes. Divers exemples peuvent être donnés.

La **détection de l'oestrus** est très importante lorsqu'on veut pratiquer des accouplements raisonnés ou l'insémination artificielle. Le nombre des échecs peut atteindre 20 % chez la vache. Le marquage des mâles, le recours à un pédomètre pour mesurer l'activité, le recours à un bélier vasectomisé muni d'un système de marquage, une pression sur le dos des truies avec émission des vocalisations du verrat ou diffusion dans l'atmosphère d'odeurs de verrats sont des techniques plus ou moins couramment utilisées.

Le **choix du moment idéal d'accouplement** est capital pour la réussite de la fécondation. Ce problème sera abordé pour chaque espèce. Chez le mouton, un décalage de quelques heures par rapport au moment optimal fait chuter brutalement les chances de réussite de l'insémination artificielle ou de la "monte en main".

Une **préparation adéquate des mâles** avant les périodes de reproduction est utile.

Elle est même indispensable si le mâle doit être utilisé en dehors de la période de reproduction chez les espèces saisonnées (pour augmenter le rythme de reproduction chez la brebis, par exemple). Le recours à des changements de luminosité (perturbations artificielles du rythme dévolution normal de la photopériode), une alimentation adéquate et des stimulations comportementales (la présentation régulière de femelles en chaleurs) sont des techniques qui peuvent être utilisées.

Une **préparation alimentaire adéquate** permet d'avancer la puberté des mâles et des femelles et améliore la fertilité et la prolificité des femelles.

Des **accouplements raisonnés** ou **"montes en main"** (présentation unique ou double à intervalle d'un nombre variable d'heures selon les espèces) a divers avantages : économie de l'énergie des mâles, diminution des préférences et, par là, d'"oublis" des femelles en chaleur, moindre perturbation des femelles par une attention trop soutenue des mâles. Un mâle peut ainsi être utilisé pour saillir un plus grand nombre de femelles.

L'**effet "mâle"** est utilisé chez le porc pour avancer la puberté et chez le mouton (introduction d'un bélier vasectomisé) pour avancer et synchroniser les cycles. Chez le porc, il permet aussi de stimuler le comportement sexuel et l'ovulation chez la truie.

L'**adoption** est une technique qui est régulièrement utilisée pour faire téter un deuxième jeune, pour donner une mère à un jeune lorsque sa propre mère est morte ou n'a pas de lait ou est agressive, pour retirer un jeune excédentaire à une mère. Elle doit être pratiquée directement après la naissance. Enduire le jeune à adopter avec des liquides foetaux, le recouvrir de la peau du propre jeune si celui-ci est mort, entraver la mère, laisser le lait s'accumuler dans les mamelles (la tétée provoque alors une sensation de soulagement) sont autant de techniques possibles.

Combattre les **anomalies du comportement maternel** par une surveillance rapprochée et intervenir chez les femelles à problèmes (primipares surtout) est indispensable chez la truie ou la brebis. La construction de loges de mise-bas adaptées permet de limiter les conséquences du cannibalisme chez la truie.

Ne pas mélanger des brebis adultes et des agnelles dans les mêmes lots de reproduction, ne pas mettre un mâle inexpérimenté avec des lots importants de femelles, séparer les femelles mises à la reproduction en groupes pour chaque mâle et ne pas mélanger les mâles (pour éviter les manifestations de dominance), intervertir ensuite régulièrement les mâles des lots (pour limiter les effets de préférences) sont autant de techniques qui permettent de diminuer les conséquences des **particularités du comportement sexuel**.

Dans des troupeaux de vaches laitières, séparer les primipares des autres ou construire des locaux évitant les manifestations de dominance permet de réduire l'incidence des **ovulations tranquilles**.

Pratiquer le **sevrage précoce** dans de bonnes conditions permet d'éviter des ralentissements de croissance et des mortalités.

Enfin, d'une manière globale, prendre des précautions lors des **manipulations** et des **transports** et les rendre les moins nombreux et les moins perturbants possible permet d'éviter de nombreuses causes de réduction des performances *(diminution de la durée des chaleurs ou même arrêt des chaleurs, perturbation des cycles, diminution du taux d'ovulation, moindre fécondation, augmentation du taux de mortalité embryonnaire précoce, perturbation de la gestation et de la parturition, mortalité néonatale).*

VIII. COMPORTEMENT DE TOILETTE

Le comportement de toilette, encore appelé **épouillage** (voir plus haut), ou plus généralement **grooming**, décrit la manière dont les animaux apportent des soins à la surface de

Figure 7. 48 : "Nettoyage" du nez chez le bovin (selon Fraser, 1985).

leurs corps. Le terme de grooming peut se rapporter à l'animal réalisant ses propres soins (**self-grooming**) ou s'occupant d'un autre (**allo-grooming**). Si les soins sont alors réciproques, le nom de **mutual grooming** est utilisé.

Les **patrons-moteurs** du comportement de toilette sont multiples et peuvent être variables d'une espèce à l'autre :

> *Léchage, grattage avec les pattes notamment au niveau du cou, mordillement, lissage des poils et des plumes, secouement, frottement contre un objet, roulement dans la poussière (cheval), bain de sable (poule), lavage avec de la salive déposée sur une patte, application de substances sur la surface corporelle.*
>
> *S'il s'agit d'éliminer de la boue, de la saleté, des parasites ou des insectes de la surface cutanée ou d'éviter les insectes, en plus de certaines manifestations déjà signalées, les animaux effectuent des contractions rapides des muscles sous-cutanés, se rassemblent les uns contre les autres, secouent la tête et les oreilles, battent de la queue ou des pieds ou se mettent à l'abri.*

La face, les yeux et les naseaux sont l'objet de soins particuliers (figure 7. 48).

Le mutual grooming s'exerce souvent sur des régions corporelles difficilement accessibles à l'animal lui-même.

L'adoption d'une **posture de confort**, marquant le bien-être, peut être associée au comportement de toilette. *Dans une bonne litière, le porc s'allonge de tout son long pour présenter une surface corporelle la plus grande possible en contact avec la paille.*

Des activités de type comportement de toilette peuvent avoir une signification toute différente. Nous avons déjà dit que le léchage du jeune est la première manifestation du comportement maternel après la mise-bas et qu'un léchage excessif et réciproque est une conséquence d'un sevrage précoce chez le veau.

Le grooming et l'allo-grooming sont souvent pratiqués par facilitation sociale. L'allo-grooming peut, de plus, avoir diverses significations sociales : diminution de la tension et de l'agressivité au sein d'un groupe après une période de perturbations, diminution des harcèlements et, au contraire, promotion de la solidarité, établissement de relations sociales solides au sein d'un groupe, promotion de la cohésion et de la stabilité des groupes. Cet allo-grooming à connotation sociale est pratiqué par les dominés vers les dominants chez les primates. Il est au contraire principalement observé entre animaux proches dans la hiérarchie sociale chez le bovin. Il est aussi pratiqué chez le cheval, et est plus rare chez le porc.

La **suppression** du comportement de toilette (notamment par l'entravement ou l'hébergement dans des surfaces très exiguës), perturbe le bien-être de l'animal et peut affecter ses performances. Il convient alors d'intervenir.

Le fait, pour un animal, de négliger ses soins de toilette (surface cutanée sale, "mauvais poil", multiplication de petites lésions cutanées) est souvent le signe d'un mauvais état général ou d'un état de frustration.

Une augmentation importante de la durée et de l'intensité des soins de toilette est parfois le signe d'un parasitage cutané important.

IX. COMPORTEMENT DE VEILLE ET SOMMEIL

Même dans les conditions de grande stabilité, de nombreux processus métaboliques, physiologiques et comportementaux de l'organisme fluctuent continuellement autour d'une moyenne. Ce sont les **rythmes biologiques** qui sont étudiés par la **chronobiologie**. Ces

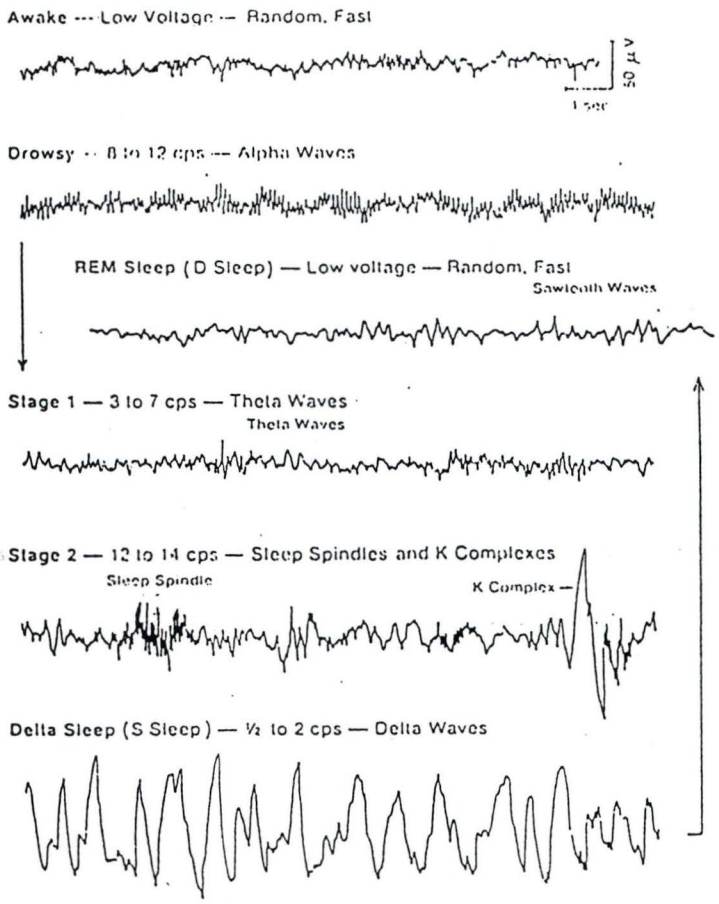


Figure 7. 49 : Etats de veille et de sommeil chez l'homme enregistrés par l'électroencéphalographie (selon Shepherd, 1988).

Tableau 7. 8 : Vigilance et sommeil chez les principales espèces domestiques de rente (selon Fraser, 1990).

Animal	Diurnal period	Awake	Drowsing	Sleeping
Horses	Day-time	12.9	0.9	0.6
	Night-time	5.3	1.5	2.8
	Total	18.2	2.4	3.4
Cattle	Day-time	10.6	1.2	0.2
	Night-time	1.9	6.3	3.8
	Total	12.5	7.5	4.0
Sheep	Day-time	10.0	1.6	0.6
	Night-time	5.9	2.7	3.2
	Total	15.9	4.3	3.8
Pigs	Day-time	7.4	2.5	2.0
	Night-time	4.4	2.5	5.2
	Total	11.8	5.0	7.2

After Ruckebusch (1972b).

Tableau 7. 9 : Durées et rythmicité des états de veille et de sommeil chez les principales espèces de rente (selon Wood-Gush, 1983).

The percentage time over 24 hours and over the night devoted to wakefulness and sleep in the horse, cow, sheep and pig. Also shown are the periods of time spent in drowsiness and active sleep, as well as the number of such periods. AW, awake; DR, drowsy; QS, quiet sleep; AS, active sleep. (Compiled from Ruckebusch, 1972.)

	Percentage of time				*Mean duration and no. of periods*	
	Wakefulness		*Sleep*			
Species and time period	*AW*	*DR*	*QS*	*AS*	*DR*	*AS*
Horse						
24 h period	80.8	8.0	8.7	3.3	3 min 29 s (33)	5 min 13 s (9)
Night time (10 h)	52.4	19.0	20.8	7.8	3 min 56 s (29)	5 min 13 s (9)
Cow						
24 h period	52.3	31.2	13.3	3.1	17 min 57 s (25)	4 min 5 s (11)
Night time (12 h)	16.0	51.9	25.8	6.3	19 min 40s (19)	4 min 30s (10)
Sheep						
24 h period	66.5	17.5	13.6	2.4	10 min 4 s (25)	4 min 51s (7)
Night time (12 h)	49.8	22.9	22.5	4.8	10 min 18 s (16)	4 min 51 s (7)
Pig						
24 h period	46.3	21.1	25.3	7.3	5 min 50 s (52)	3 min 10 s (33)
Night time (12 h)	36.5	20.8	32.2	10.5	6 min 30 s (23)	3 min 0 s (25)

rythmes ont une fréquence variable : grande *(coeur, poumons : plusieurs par minute)*, moyenne *(hormones : quelques minutes à quelques heures)*, circadienne *(activité générale, alimentation, température corporelle, hormones : une fois par jour)* et faible *(reproduction, hibernation : quelques jours à un an)*. Ces rythmes paraissent avoir plusieurs rôles : programmer le milieu interne à des changements prévisibles de l'environnement, et donc favoriser l'adaptation de l'organisme à la niche écologique de l'espèce, assurer une période de récupération après une période d'activité, en un mot favoriser la survie de l'espèce.

Parmi ces rythmes biologiques figure le cycle veille-sommeil, que nous abordons ici car il présente divers aspects comportementaux.

1. Généralités

Classiquement, on définit l'état de **vigilance**, d'**éveil** ou de **veille** comme étant celui pendant lequel l'individu perçoit les événements qui se produisent autour de lui, pendant lequel il est donc capable de distinguer entre son organisme et le milieu externe (conscience). Inversement, la perte de la conscience traduit le sommeil.

D'autres classifications sont parfois données pour caractériser les mêmes états : activité ou repos, position debout ou coucher.

Dans l'état de vigilance, la littérature anglo-saxonne définit divers niveaux :
- "awake" : vigilance permettant une réponse active aux stimuli;
- "idling" : position debout pendant d'assez longues périodes avec de faibles mouvements des membres et des changements de position, dans l'attente d'une prochaine activité comme la traite;
- "resting" : position couchée, généralement sternale, en état manifeste de vigilance;
- "drowsing" : état stable de faible vigilance, en position variable selon les espèces (position debout chez le cheval, position couchée sur le sternum chez le bovin), avec mouvements de la tête et fermeture des yeux.

Le cycle veille-sommeil peut être étudié par **électroencéphalographie**, technique qui permet d'enregistrer sous forme d'ondes les différences de potentiel entre deux électrodes placées à des endroits différents de la surface du crâne. Un exemple est donné à la figure 7. 49.

Cette figure permet de constater qu'il existe de nettes différences dans le tracé de l'électroencéphalogramme entre l'état "awake" et l'état "drowsing". On peut également constater qu'il y a plusieurs états de sommeil. Nous y reviendrons un peu plus loin.

Les tableaux 7. 8 et 7. 9 donnent diverses indications sur les états de vigilance et de sommeil chez les grosses espèces domestiques.

Le tableau 7. 10 permet de constater que le temps passé couché ou debout varie, non seulement d'une espèce à l'autre, mais encore selon la période de l'année, tandis que la figure 7. 49 donne la répartition de ces périodes pendant la journée.

2. Vigilance et réveil

Les définitions données ci-dessus montrent que l'état de vigilance, caractérisé par la conscience, peut être fort variable, depuis la vigilance très active (avec une grande activité et tous les sens en éveil, prêts à réagir) jusqu'à la somnolence (avec détachement plus ou moins grand du milieu), en passant par une activité modérée et un état de repos inactif.

Le passage de l'état de sommeil à celui de la vigilance (**réveil**) peut être dû à divers facteurs : durée suffisante du sommeil, heure habituelle, stimulations sensorielles qui peuvent être considérées comme nocives par le système nerveux central et qui provoquent dès lors une

Tableau 7. 10 : Proportion de temps passé couché et debout chez différentes espèces (selon Fraser, 1985).

Comparison of proportion of resting time spent lying by sheep, cattle and horses (%)

	Winter	Summer
Sheep	87	76
Cattle	74	60
Horses	11.5	4

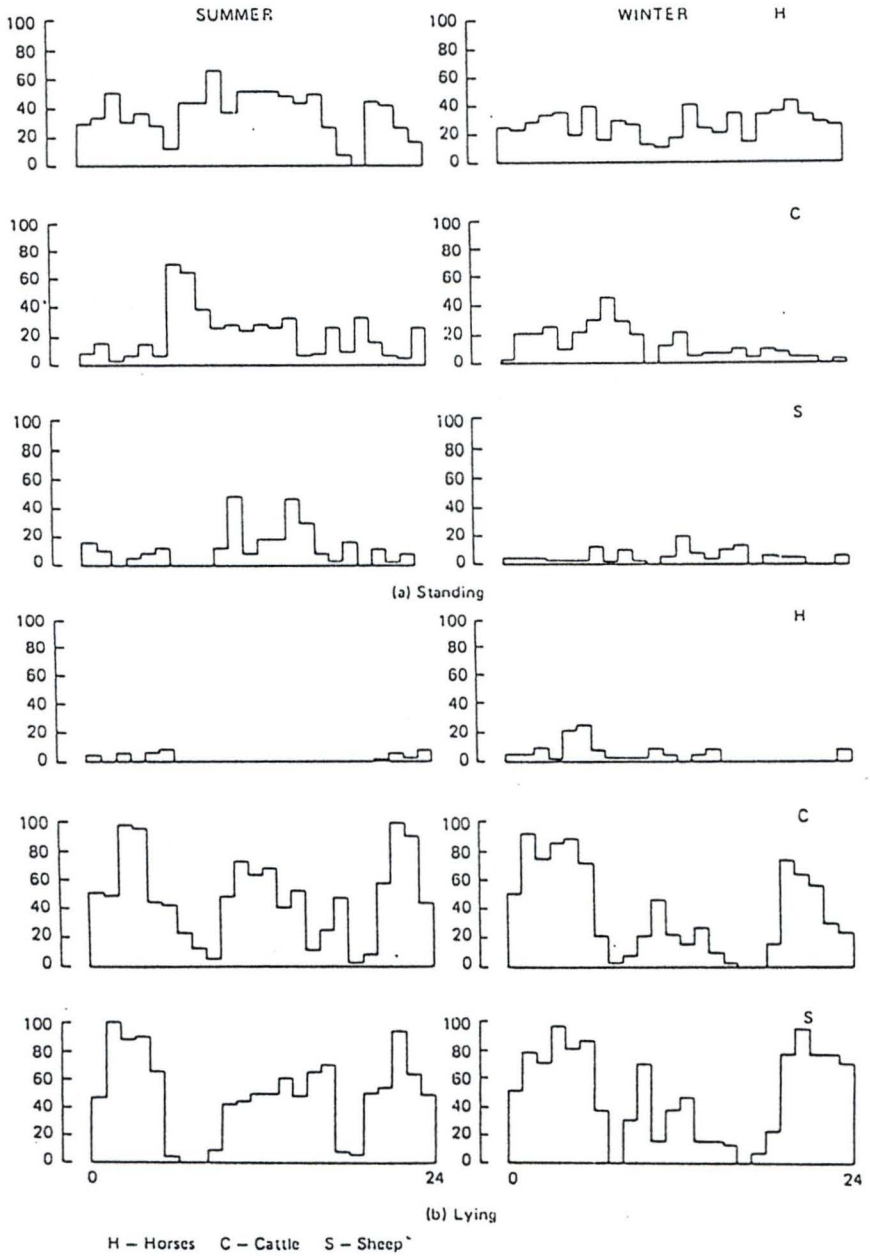


Figure 7. 50 : Périodicité des positions couché et debout chez différentes espèces (selon Fraser, 1985).

brusque activation de ce système (bruits ou stimulations tactiles excessives, signaux auditifs ou autres émis par un prédateur). Un besoin intense de nourriture ou d'eau, les cris émis par l'enfant ou une absence soudaine de toute stimulation externe sont d'autres causes de réveil. Une répétition de certains stimuli propres à provoquer le réveil rend ces stimuli inactifs et finit par ne plus troubler le sommeil.

Un certain niveau de stimulation externe paraît nécessaire pour le maintien de l'état de vigilance, sinon il y a danger d'**hallucination**.

3. Sommeil

L'état de sommeil est **induit** par une grande fatigue musculaire ou mentale. Il est favorisé par le cycle génétiquement acquis de l'espèce *(repos nocturne chez l'homme, diurne chez les rongeurs de laboratoire)*, par l'immobilité, par une diminution des stimuli externes et par la répétition d'un même stimulus. Il peut aussi être provoqué par des drogues *(sédatifs, tranquillisants)* qui diminuent l'activité du système nerveux central.

Le sommeil est **caractérisé** par une profonde modification de l'activité physiologique dont l'étude sort du cadre de ce cours. Notons simplement l'inconscience, avec diminution de l'aptitude à analyser les modifications du milieu, ainsi que, chez les mammifères, la perte de l'équilibre, conséquence d'un relâchement musculaire généralisé.

Les traces d'électroencéphalogrammes repris à la figure 7. 49 montrent que le sommeil n'est pas uniforme, mais qu'il est fait de divers **stades d'endormissement** avant que ne s'installe le sommeil lui-même, qui est divisé en sommeil typique et en sommeil paradoxal.

Le **sommeil typique**, encore appelé **sommeil lent** est caractérisé par une large diminution de l'activité *(coeur, poumon, musculature, métabolisme énergétique)*, mais aussi par une activation de certaines synthèses qui permettent une reconstitution des réserves corporelles de protéines, de graisses et de glycogène. Il constitue donc une période de récupération.

Le **sommeil paradoxal**, encore appelé **sommeil rapide** ou **sommeil REM** (Rapid Eye Movements) est caractérisé par un électroencéphalogramme proche de celui de la vigilance (voir figure 7. 49). Des mouvements des yeux et des muscles de la face, l'érection du pénis, un seuil d'éveil provoqué plus profond, mais par contre une plus grande possibilité de réveil spontané sont observés. C'est aussi pendant le sommeil paradoxal que se produisent les rêves chez l'homme, mais apparemment aussi chez divers animaux, et notamment chez le chien (des mouvements particuliers des membres et des lèvres et des aboiements sont observés à certains moments chez le chien endormi).

Les **rôles** du sommeil dépendent du type. Le sommeil typique a manifestement, comme dit ci-dessus, pour rôle de permettre la récupération et la reconstitution des réserves corporelles. Les rôles du sommeil paradoxal et des rêves ne sont pas clairement élucidés. La mise en place des comportements innés pendant le jeune âge, l'apport de stimuli au système nerveux central alors que les stimuli externes n'y arrivent pas, la consolidation de la mémoire, l'intégration des comportements sont autant d'hypothèses qui ont été avancées.

La **position** adoptée pendant le sommeil est caractéristique de chaque espèce. Elle change, notamment chez le ruminant, avec l'âge, et une position anormale est souvent le signe d'un trouble. Chez le bovin en tous cas, le passage du sommeil typique (position sternale, figure 7. 50) au sommeil paradoxal entraîne une modification de la posture (allongement des membres et de la tête, qui est déposée sur le bord de la mangeoire).

La **durée du sommeil** dépend d'abord de l'espèce (tableaux 7. 8 et 7. 9). On notera que les ruminants dorment peu (mois de 5 heures par jour), que le porc dort environ 8 heures par jour alors que pour le cheval, des valeurs variables sont données dans la littérature. Chez toutes ces espèces, la durée diminue avec l'âge (figure 7. 52), et cette diminution est plus

Figure 7. 51 : Position normale du sommeil typique chez le bovin (selon Fraser, 1980).

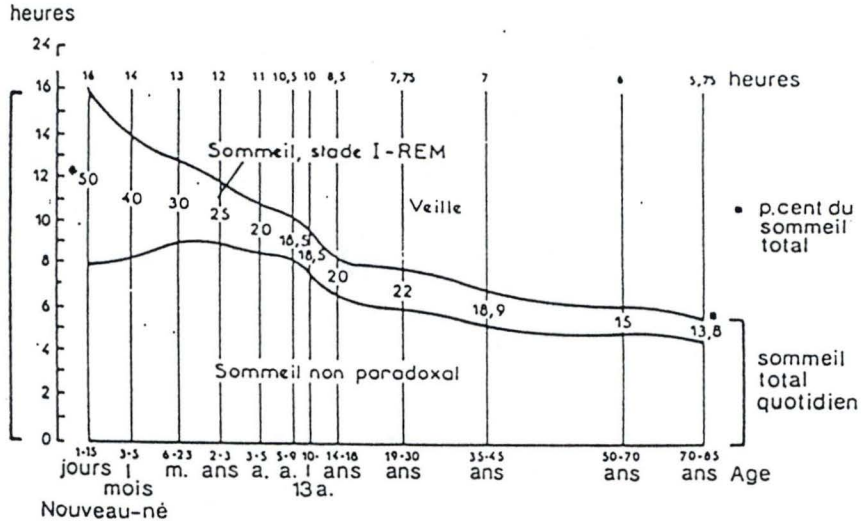


Figure 7. 52: Effet de l'âge sur la durée et la répartition du sommeil chez l'homme (selon Kayser, 1976).

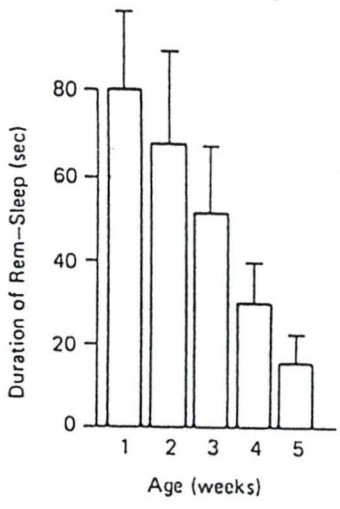


Figure 7. 53 : Evolution de la durée du sommeil paradoxal chez le porcelet (selon Fraser, 1985).

marquée pour le sommeil paradoxal (figure 7. 53), dont la proportion se réduit lorsque l'individu avance en âge. On notera aussi une grande variabilité (jusque 25 %) entre les individus de même âge au sein d'une même espèce.

Le cycle veille-sommeil est aussi caractérisé par une **double cyclicité** : nombre de cycles veille-sommeil par jour et nombre de cycles sommeil typique - sommeil paradoxal par période de sommeil.

L'homme adulte est monophasique (une seule période de sommeil par jour), mais d'autres espèces , et notamment les rongeurs de laboratoire, sont polyphasiques. De même que la durée, la cyclicité varie avec l'âge. L'enfant est fortement polyphasique à la naissance, et le nombre de cycles diminue ensuite rapidement (figure 7. 54).

Enfin, chaque période de sommeil est faite d'une alternance de phases de sommeil typique de différents stades et de sommeil paradoxal qui, chez l'homme âgé, peuvent être entrecoupées de courtes périodes de réveil (figure 7. 55).

Une **absence** de sommeil peut être supportée pendant 200 heures par l'homme ; elle est fatale chez le chien après 7 jours. Une veille prolongée provoque de l'instabilité, de l'agressivité et une diminution des performances physiques et mentales chez les espèces domestiques.

Il faut éviter autant que possible de perturber le cycle veille-sommeil normal, surtout dans des circonstances difficiles (période néonatale, transport, rassemblement d'animaux inconnus), car cela risque de favoriser l'apparition de troubles liés à ces circonstances.

X. LE COMPORTEMENT THERMOREGULATEUR

La **thermorégulation** est le mécanisme par lequel l'organisme animal maintient la température corporelle ou quantité de chaleur (énergie thermique) contenue dans l'organisme dans d'étroites limites de variations.

Le **comportement thermorégulateur** est constitué des réactions comportementales qui interviennent dans les processus de thermorégulation.

En ce qui concerne la température corporelle, les animaux sont traditionnellement divisés en deux grandes catégories, les poïkilothermes et les homéothermes.

Les **homéothermes** ou **endothermes**, constitués des mammifères et des oiseaux, sont les espèces qui maintiennent leur température dans d'étroites limites de variations. Une augmentation ou une diminution de cette température de quelques degrés suffit, sauf cas exceptionnels, à provoquer de sérieux troubles et chez l'homme, la mort se produit si la température descend sous 35°C ou atteint 45°C.

Les **poïkilothermes** ou **ectothermes** (autres classes) sont les animaux dont la température corporelle suit les évolutions de la température ambiante. L'espèce, soit choisit un microclimat à température stable, soit montre un fonctionnement corporel qui peut s'accommoder de températures variables.

On sait aujourd'hui que cette division des espèces n'est pas tout à fait correcte. La température peut varier chez certains homéothermes *(c'est notamment le cas lors de l'hibernation ou du sommeil hivernal chez de nombreuses espèces)* et un certain contrôle peut avoir lieu chez certains poïkilothermes. Les termes d'animaux **endothermes** (produisant leur propre chaleur) et **exothermes** (dépendant presqu'exclusivement des sources extérieures de chaleur) sont dès lors de plus en plus utilisés. De plus, on relève une catégorie intermédiaire, les **hétérothermes**, qui sont capables de produire de la chaleur, mais sans assurer une thermorégulation continuelle. Ces hétérothermes peuvent être temporaires (insectes qui activent brutalement leur métabolisme avant le vol, pour porter les muscles à une température suffisante

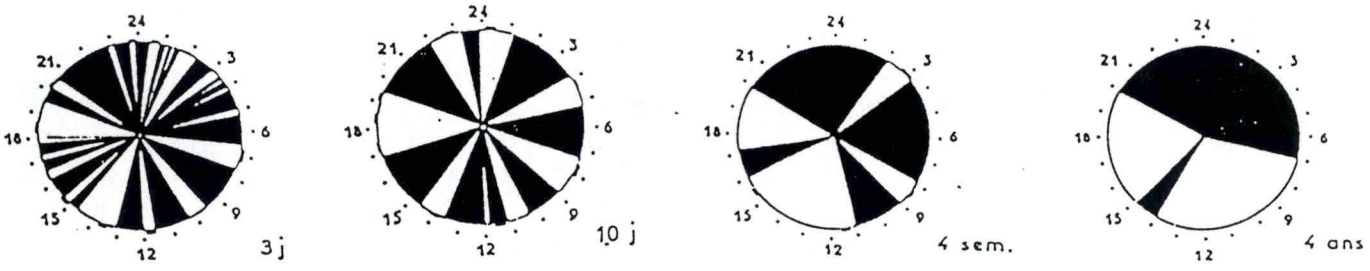


Figure 7. 54 : Effet de l'âge sur la cyclicité veille-sommeil chez l'homme (selon Kayser, 1976).

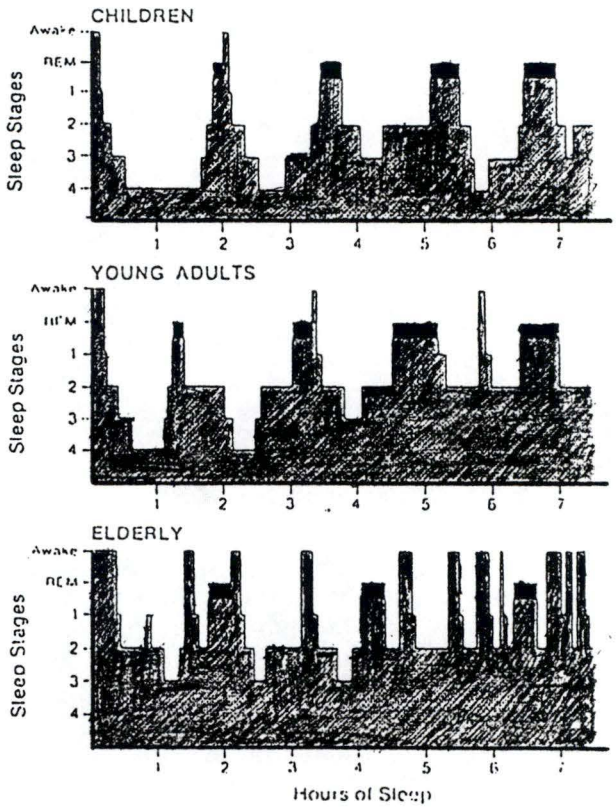


Figure 7. 55 : Evolution avec l'âge de la période de sommeil chez l'homme (selon Shepherd, 1988).

pour permettre le vol, warm-up) ou régionaux (poissons téléostéens qui, grâce à un système vasculaire particulier, peuvent maintenir une température déterminée au centre de l'organisme, alors que les zones périphériques suivent la température ambiante).

1. Bilan thermique

La thermorégulation est assurée lorsque le bilan thermique de l'organisme est nul, c'est-à-dire lorsqu'un équilibre s'établit continuellement entre la thermogenèse, le transport de la chaleur à l'intérieur de l'organisme (grâce à la bonne conductibilité thermique du sang) et les pertes de chaleur.

La **thermogenèse** ou production de chaleur, est assurée par le métabolisme et les contractions musculaires. Ces opérations ont en effet une efficience énergétique limitée et une partie de l'énergie utilisée pour les assurer est libérée sous forme de chaleur.

Les **pertes de chaleur** ont lieu par deux voies. Elles sont d'abord purement physiques (par conduction, convection ou radiation) et leur importance dépend de la différence de température entre le milieu interne et le milieu externe (elles augmentent nettement lorsque le temps se refroidit et deviennent presque nulles lorsque la température externe atteint 30°C) et du degré d'isolation de la région cutanée (elles sont faibles chez le mouton, qui a une toison épaisse ou chez le porc adulte, doté d'une bonne couche de graisse sous-cutanée). Si les pertes physiques ne suffisent pas, l'excès de chaleur est éliminé par évaporation d'eau (l'évaporation d'un gramme d'eau permet d'éliminer 0,58 kcal). Selon les espèces, cette évaporation se fait principalement par voie cutanée (transpirer, *homme, cheval)* ou par voie respiratoire (panteler, *chien).*

Lorsque la température externe se situe dans une zone (**zone de neutralité thermique**) variable selon les climats (généralement de 10 à 25°C dans nos régions tempérées, de 25 à 35°C dans les zones tropicales), l'adaptation des pertes de chaleur à la thermogenèse est automatique. Si la température sort de cette zone, soit vers le bas, soit vers le haut, des réactions s'imposent.

2. Réactions au froid et à la chaleur

L'animal dispose de deux possibilités de réactions, les **réactions physiologiques** et les **réactions comportementales**. Qu'il fasse chaud ou froid, ces dernières ont d'abord pour but de diminuer les effets directs des conditions du milieu. Lorsqu'il fait froid, réactions physiologiques et comportementales additionnent leurs effets pour augmenter la thermogenèse et diminuer les pertes de chaleur. S'il fait chaud, les réactions ont les effets inverses.

Les réactions physiologiques et comportementales coexistent chez les différentes espèces, mais chez certaines *(bovins, cheval)*, les premières sont plus importantes, tandis que les secondes prédominent chez le porc ou le mouton.

L'étude des réactions physiologiques sera entreprise dans le cours de physiologie. Nous donnons ici des exemples de réactions comportementales.

La **diminution des effets directs du milieu** peut être obtenue par la recherche d'un abri *(local, cloison, arbre)*, qu'il fasse chaud ou froid, par la recherche d'ombre ou le pâturage aux heures fraîches s'il fait chaud, par l'évitement du vent et des courants d'air et par l'adoption d'une posture qui minimise les pertes de chaleur (figure 7. 55) avec maintien d'une couche d'air chaud entre les poils ou les plumes, s'il fait froid et pluvieux.

Une modification de la **thermogenèse** est obtenue par une plus grande activité physique et une ingestion accrue d'aliments lorsqu'il fait froid, et par les réactions inverses lorsqu'il fait chaud.

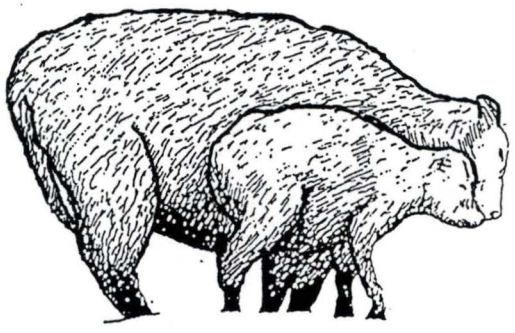


Figure 7. 56 : Posture de réaction contre un temps froid et humide et protection du jeune chez le bovin (selon Fraser, 1980).

Une **diminution des pertes de chaleur** en cas de froid est obtenue de différentes manières : adopter une position ramassée, s'entasser l'un sur l'autre (huddling chez le porc), se rassembler l'un contre l'autre (voir figure 7. 56), construire un nid, placer la tête sous une aile, se couvrir les pieds, diminuer les soins de toilette.

Une **augmentation des pertes de chaleur** peut être obtenue en cas de chaleur par une panoplie très large de comportements : dispersion du troupeau, posture permettant de dégager le plus de surface corporelle possible, ingestion d'eau et même de glace *(pingouin)*, humidification de la surface corporelle avec de l'eau, de la salive ou des excréments *(porc surtout)*, immersion des pattes *(bovins)* ou de la queue *(castor)* dans l'eau, ventilation par les oreilles, la queue ou les ailes.

3. Apprentissage et période critique

Chez le rat, le porc et le mouton, notamment, un **apprentissage** par conditionnement opérant permet de faire réaliser à l'animal les opérations nécessaires à la ventilation ou au réchauffement (mise en route d'un ventilateur ou d'un chauffage d'appoint) du local lors de modifications de la température externe, mais aussi interne. On a pu ainsi déterminer l'évolution de la température ambiante optimale chez le porc selon l'âge et l'état physiologique. Des valeurs seront données dans le deuxième syllabus.

Le **début de la vie** est, chez beaucoup d'espèces, un moment particulièrement critique pour la thermorégulation. C'est principalement vrai chez les primates, les carnivores, les rongeurs et les oiseaux, qui naissent sans ou avec peu de protection cutanée (poils, plumes) et qui, incapables de se déplacer, ne sont pas à même de réaliser les réactions comportementales les plus élémentaires. La construction d'un nid et le réchauffement des jeunes par les parents sont alors indispensables. Chez les ongulés aussi, et principalement chez le porc et chez le mouton, le début de la vie peut être critique pour la thermorégulation, surtout si la naissance a lieu en dehors des périodes normales de mise-bas. Le léchage du jeune par la mère (qui en séchant rapidement la surface cutanée permet de limiter les pertes de chaleur par évaporation), la récupération des jeunes sortis du nid, l'adoption d'une positon particulière (truie qui présente sa région mammaire contre laquelle les porcelets se placent) ou le maintien du jeune contre la mère par temps froid (voir figure 7. 56) sont des comportements maternels destinés à favoriser la thermorégulation néonatale. Dans les conditions d'exploitation actuelles avec étalement des reproductions pendant toute l'année, un réchauffement des jeunes nés en période de temps froid est nécessaire chez le mouton, le porc et le lapin pour éviter des pertes néonatales qui peuvent être totales.

BIBLIOGRAPHIE

American psychiatric association (1989). DSM-III-R Manuel diagnostique et statistique des troubles mentaux. Masson, Paris, Milan, Barcelone et Mexico.

Andrieu S. (1974). Les structures sociales chez les mammifères; étude bibliographique. Mémoire de fin d'Etudes. E.N.S.A., Montpellier.

Baer K. L., Potter G. D., Friend T. H. & Beaver B. V. (1983). Observation effects on learning in horses. Applied Animal Ethology, 11, 123-129.

Baldwin B. A. (1979). Operant studies on the behaviour of pigs and sheep in relation to the physical environment. J. Anim. Sci., 49, 1125-1134.

Bandura A. (1977). Social learning theory. Prentice Hall, Englewood Cliffs.

Bateson P. (1979). How do sensitive periods arise and what are they for? Anim. behav., 27, 470-486.

Bateson P. (1987) - Biological approaches to the study of behavioural development. Int. J. behav. development, 10, 1-22.

Beilharz R. & Zeeb K. (1982). Social dominance in dairy cattle. Applied Animal Ethology, 8, 79-97.

Belyaev D. K. (1969). Domestication of animals. Science Journal, 5, 47-62.

Borchelt P. L. (1983). Aggressive behavior of dogs kept as companion animals : classification and influence of sex, reproductive status and breed. Applied animal ethology, 10, 45-61.

Borchelt P. L. & Voith V. L. (1982). Diagnosis and treatment of separation-related behavior problems in dogs. Vet. Clin. North Am., 12, 625-635.

Borchelt P. L. & Voith V. L. (1986). Dominance aggression in dogs. The compendium of veterinary continuing education, 8, 36-44.

Borrel A. (1983). Etre Vétérinaire aujourd'hui. Erès, Toulouse.

Bradshaw J. W. S. (1992). The behaviour of the Domestic Cat. C.A.B. International, Wallingford.

Campbell W.E. (1975). Behavior problems in dogs. American Veterinary publications, Santa Barbara.

Chance P. (1979). Learning and Behavior. Wadsworth, Belmont, Californie.

Chapuis N. & Tournadre V. (1988). Etude des mécanismes de l'orientation chez le cheval de selle - Analyse expérimentale de la situation de détour. Recueil de médecine vétérinaire, hors série, 31-37.

Chaurand J.-P. & Pageat P. (1984). Médicaments psychotropes et troubles du comportement chez les carnivores domestiques. Pratique médicale et chirurgicale de l'animal de compagnie, 19 (5), 357-366.

Chesler P. (1969). Maternal influence in learning by observation in kitten. Science, 166, 901-903.

Chomel B. B. & Trotignon J. (1992). Epidemiologic survey of dog and cat bites in the Lyon area, France. Eur. J. Epidemiol., 8, 619-624.

Condoret A. (1973). L'animal compagnon de l'enfant. Fleurus, Paris.

Cottraux J. & Mollard E. (1978). Phobie des chats traitée par immersion et modeling de participation. Actualités psychiatriques, 5, 81-83.

Cottraux J. (1982). Bilan du traitement comportemental des phobies de l'adulte. Entretiens de Bichat. Pitié-Salpêtrière, 355-358.

Cottraux J. (1988). Les thérapies de comportement chez l'homme. Deuxièmes Journées Franco-américaines de Talloires.

Cronin G. M., Wiepkema P. R. & Van Ree J. M. (1985). Endogenous opioids are involved in abnormal stereotyped behaviour of tethered sows. Neuropeptides, 6, 527-530.

Dantzer R. & Mormède P. (1979). Le stress en élevage intensif. INRA et Masson, Paris.

Dawkins R. (1983). Battery hens name their price : consumer demand theory and the measurement of animal needs. Anim. Behav., 31, 1195-1205.

Denny M.R. (1971). Relaxation theory and experiments. In Bruch F.R. Aversive conditioning and learning. Academic press, New-York.

Detobel T., Giffroy J.M., Gueur H. & Marlier D. (1988). L'application des mécanismes de l'apprentissage dans l'utilisation du cheval. Revue Méd. Vét., 139, 967-975.

Digard J.-P. (1990). L'homme et les animaux domestiques : anthropologie d'une passion.

Doré F. Y. (1983). L'apprentissage, une approche psycho-éthologique. Chenelière et Stanké, Montréal et Maloine, Paris.

Eibl-Eibesfeldt I. (1975). Ethology, the Biology of Behavior. 2nd edition. Holt, Rinehart and Winston Inc, New York, Chicago, San Francisco, Atlanta, Dallas, Montreal, Toronto, London, Sydney.

Elliott R. P. (1973). Dogsteps, illustrated gait at a glance. Howell Book House, New-York.

Fabrigoule C. (1988). Conditionnement et apprentissage, application au dressage du cheval. Recueil de médecine vétérinaire, hors série, 21-28.

Feist J. D. & McCullough D. R. (1976). Behavior patterns and communication in feral horses. Z. Tierpsychol., 4, 337-371.

Fontaine O. (1978). Introduction aux thérapies comportementales. Mardaga, Bruxelles.

Fox M. W. (1974). Quelques aspects des relations entre le chien et son maître. Ann. Méd.Vét., 120, 185-194.

Fox M. W. (1978). The dog, its domestication and behavior. Garland, New York.

Fraser A. F. (1980). Farm animal behaviour, 2nd edition. Baillière Tindall, London.

Fraser A.F. & Broom D. M. (1990). Farm animal behaviour and welfare, 3rd edition. Baillière

Tindall, London.

Friedmann E., Katcher A. H., Lynch J. L. & Thomas S. A. (1980). Animal companions and one-year survival of patients after discharge from coronary care unit. Public Health Reports, 95, 307-313.

Friedmann E., Katcher A. H., Thomas S. A., Lynch J. L. & Messent P. R. (1983). Social interaction and blood pressure influence on animal companion companions. J. Nerv. Ment. dis., 171, 461-465.

Gagnon A.-C. (1989). Les morsures. Point Vét., 21, 663-673.

Gautier A. (1990). La Domestication. Et l'Homme créa ses Animaux. Errance, Paris.

Geist V. (1971). Mountain Sheep. A Study in Behavior and Evolution. University of Chicago Press, Chicago and London.

Gerwitz J. L. & Stingle K. G. (1968). Learning of generalized imitation as a basis for identification. Psychological review, 75, 374-397.

Giffroy J.-M. (1987). Agressivité canine et thérapies comportementales. Pratique médicale et chirurgicale de l'animal de compagnie, 22 (2), 135-140.

Giffroy J.-M. (1987). Communication et structure sociale chez le chien. Revue Méd. Vét., 138, 4, 361-369.

Giffroy J.-M. (1989). Troubles comportementaux et développement du chien. Point Vét., 21, 311-319.

Giffroy J.-M. (1990). Thérapies comportementales, 1ère partie : prérequis théoriques. Point Vét., 22, 433-441.

Giffroy J.-M. (1990). Thérapies comportementales, 2de partie : utilisation chez les carnivores. Point Vét., 22, 591-601.

Godefroid J. (1987). Les chemins de la psychologie. Mardaga, Bruxelles.

Gustavson C. R., Garcia J., Hankins W. G. & Rusiniak K. W. (1974). Coyote predation control by aversive conditioning. Science, 184, 581-583.

Grzimek B.(1977). Encyclopedia of Ethology. Van Nostrand Reinhold Company, New York.

Hafez E. S. E. (1975). The Behaviour of Domestic Animals. 3rd edition. Baillière Tindall, London.

Hale E. B. (1969). Domestication and the evolution of behaviour. In Hafez E. S. E. The Behaviour of Domestic Animals. 3rd edition. Baillière Tindall, London.

Hart B. L. (1985). The behavior of domestic animals. Freeman and Company, New York.

Hart B. L. & Hart L. A. (1985). Canine and feline behavior therapy. Lea and Febiger, Philadelphie.

Hemsworth P. H. & Barnett J. L. (1987). Human-Animal interactions. The veterinary clinics of North America - Farm animal behaviour, 339-356.

Heymer A. (1977). Ethological Dictionary. Garland, New York and London.

Houpt K. A. & Wolski T. R. (1982). Domestic animal behavior for veterinarians and animal scientists. The Iowa State University Press, Ames.

Hutton R. C., Stolba A. & Wood-Gush D. G. M. (1980). Social facilitation as a measure of social relations in piglets kept extensively. Applied Animal Ethology, 6, 391-

Immelmann K. & Suomi S. J. (1981). Sensitive phases in development. In Immelmann K., Barlow G.W., Petrinovitch L. & Main M. Behavioral development. Cambridge University Press, Cambridge.

Katcker A. H. & Friedmann E. (1980). Potential health value of pet ownership. Compend. Contin. Ed. Small Anim. Pract., 2, 117-122.

Kayser Ch. (1976). Physiologie, Tome II. Système nerveux. Muscle. Flammarion, France.

Kelly J. B. & Masterton B. (1977). Auditory sensitivity of the albino rat. Journal of comparative and physiological psychology, 4, 930-936.

Lambert D. (1994). L'animal de compagnie : réflexions éthiques. Séminaires interdisciplinaires de formation humaine. F.U.N.D.P., Namur, 10-03-94.

Leuthold W. (1977). African Ungulates. A Comparative Review of Their Ethology and Behavioral Ecology. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg et New York.

Levinson B. M. (1969). Pet-oriented child psychotherapy. Thomas, Springfield.

Lubow R. (1977). Les animaux dressés pour la guerre. Belfond, Paris.

Luescher U. A. (1992). Therapy of behavioral disorders in dogs and cats. Conférence Cdi Vet, F.U.N.D.P.,Namur, 17-12-92.

Manning A. & Dawkins M. S. (1992). An introduction to animal behaviour. Cambridge University press, Cambridge.

Marder A. R. (1991). Psychotropic drugs and behavioral therapy. Vet. Clin. North Am. (Small Anim. Pract.), 21, 329 -342.

Miller N. E. & Dollard J. (1941). Social learning and imitation. Yale university press, New-Haven.

Mugford R. (1981). Depraved feeding habits of the dog. Pedigree Digest, 7, 11-14.

Nicks B. & Dechamps P. (1989). Elevage intensif et bien-être animal. Cahiers d'Ethologie appliquée, 9, 75-84.

Nobbe D. E., Niebuhr B. R., Levinson M. & Tiller J. E. (1980). Use of time-out as punishment for aggressive behavior. In Hart B.L. Canine behavior. Veterinary practice publishing, Santa Barbara.

Ödberg F. O. (1978). A study of the hearing ability of horses. Equine Vet. Journal, 10, 82-84.

O'Farrell V. (1989). Problem Dog, behaviour and misbehaviour. Methuen , Londres.

Pageat P. (1986). Le syndrome de privation du chien. Point Vét., 18, 315-323.

Paquay R., Bister J.L., Derycke G. & Bouchat J. C. (1989). Alimentation du Mouton. 1. Les bases d'une bonne nutrition animale. Presses Universitaires de Namur, Namur.

Pfaffenberger C. J. & Scott J. P. (1976). Early rearing and testing. In Pfaffenberger C. J., Scott J. P., Fuller J. L., Ginsburg B. E. & Bielfelt S. W. Guide dogs for the blind : their selection, development and training. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo.

Piaget J. (1950). The psychology of intelligence. Rutledge and Keagan, London.

Podhajsky (1988). L'équitation. Odege, Paris.

Polski R. H. (1983). Factors influencing behavior problems in dogs. California Veterinarian, 10/1983, 12-15.

Ratner S. C. & Boice R. (1975). Effect of domestication on behaviour. In Hafez E. S. E. The Behaviour of Domestic Animals. 3rd edition. Baillière Tindall, London.

Reisner I. (1991). The pathophysiologic basis of behavior problems. Vet. Clin. North Am. (Small Anim. Pract.), 21, 207-224.

Rose S. P. & Kyriazakis I. (1991). Diet selection of pigs and poultry. Proc. Nutr. Soc. 50, 87-98.

Rowell R. E. (1974). The concept of social dominance. Behav. Biol., 11, 131-154.

Ruwet J.-C. (1975). L'éthologie : biologie du comportement. Dessart & Mardaga, Bruxelles.

Scott J. P. & Fuller J. L. (1965) Dog behavior : the genetic basis. University of Chicago press, Chicago and London.

Seron X., Lambert J. L. & Van Der Linden M. (1977). La modification du comportement. Mardaga, Bruxelles.

Shepherd G. M. (1988). Neurobiology, 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.

Signoret J. P. (1991). Le comportement de l'animal domestique et les techniques modernes d'élevage. INRA Prod. Anim. 4 (1), 13-20.

Spreat S. & Spreat S. R. (1982). Learning principles. Vet. Clin. North Am., 12, 593-606.

Stolba A. & Wood-Gush D. G. M. (1981). The assessment of behavioural needs of pigs under free-range and confined conditions. Applied Animal Ethology, 8, 583-

Thinès G. & Lempereur A. (1975). Dictionnaire général des sciences humaines. Editions universitaires, Paris.

Thinus-Blanc C., Poucet B. & Chapuis N. (1982). Object permanence in cats : analysis in locomotor space. Behavioural processes, 7, 81-86.

Tolman E. C. & Honzik C. H. (1930). Introduction and removal of reward and maze performance in rats. University of California publications, 4, 257-275.

Triana E. & Pasnak R. (1981). Object permanence in cats and dogs. Animal learning and behavior, 9 (1), 135-139.

Tuber D. S., Hothersall D. & Peters M. F. (1982). Treatment of fears and phobias. Vet. Clin. North Am., 12, 607-623.

Tyler S. J. (1972). The behaviour and social organisation of the New Forest ponies. Anim. Behav. Monogr. 5, 85-196.

Vastrade F. (1986). L'examen comportemental du chiot. Pratique médicale et chirurgicale de l'animal de compagnie, 21 (4), 273- 284.

Vastrade F. (1987). La socialisation du chien et son évaluation. Séminaire S.F.C., Namur, tome 1, 80-98.

Vastrade F. (1987). Le syndrome de privation chez les carnivores : genèse et symptômes. Pratique médicale et chirurgicale de l'animal de compagnie, 22 (1), 55-65.

Voith V. L. (1981). Attachment between people and their pets : behavior problems of pets that arise from the relationship between pets and people. In Fogle B. (éditeur) Interrelations between people and pets. Thomas, Springfield.

Voith V. L. & Borchelt P. L. (1982). Diagnosis and treatment of elimination behavior problems in dogs. Vet. Clin. North Am., 12, 637-644.

Voith V. L. & Borchelt P.L. (1982). Diagnosis and treatment of dominance aggression in dogs. Vet. Clin. North Am., 12, 655-663.

Waring G. H. (1983). Horse behavior. Noyes publications, Park Ridge.

Weissman R. G. & Litner J. S. (1972). The role of pavlovian events in avoidance training. In Boakes R. A. & Halliday M. S. Inhibition and learning. Academic press, New-York.

Wilsson E. (1984). The social interaction between mother and offspring during weaning in german shepherd dogs : individual differences between mothers and their effects on offspring. Applied Animal Behavioural Science, 13, 101-112.

Wood-Gush D. G. M. (1983). Elements of Ethology. Chapman and Hall, London, New York.

Wright J. C. (1980). The development of social structure during the primary socialization period in German Shepherds. Developmental Psychobiology, 13, 17-24.

Young M. S. (1982). Treatment of fear-induced aggression in dogs. Vet. Clin. North Am., 12, 645-653.

Zeuner F. E. (1963). A history of domesticated animals. Harper & Row, New-York.

Zimen E. (1975). Social dynamics of the wolf pack. In Fox M. W. (éditeur) The wild canids. Van Nostrand Reinhold, New-York, Cincinnati, London & Melbourne.

TABLE DES MATIERES

Page

Chapitre 1 : Introduction, historique et généralités 1

I. Introduction 1
II. Historique 3
III. Notions générales 4

Chapitre 2 : Le comportement inné 7

I. Définition et fonction 7
II. Stimuli-clés 8
III. Phases du comportement inné 10
IV. Mécanisme du déclenchement inné 10
V. Composante appprise du comportement inné 12
VI. Taxies 13
VII. Conflits de motivation 13
VIII. Mesure de la motivation 16

Chapitre 3 : Le comportement appris 18

I. Introduction 18
1. Définitions 18
2. Formes d'apprentissage 19
3. Interprétation théorique 20
II. Le conditionnement répondant 20
III. L'apprentissage par essais et erreurs 28
Différences entre les deux conditionnements 32
Préparation 32
Shaping 33
Renforcement 35
Renforcements primaire et secondaire 35
Atténuation 36
Renforcement positif et renforcement négatif 37
Stimulus à effet mécanique 39
Détresse acquise 41
Punition 41
Aversion gustative apprise 42
Programmes de renforcement 43
IV. L'apprentissage par habituation 46
V. L'apprentissage latent 48
VI. L'apprentissage par intuition 50
VII. L'apprentissage par imitation 51
VIII. L'apprentissage vicariant 52
IX. Quelques apprentissages complexes 54
X. L'imprégnation 56

XI. L'expérience précoce et le comportement ludique 59
XII. Applications de l'apprentissage 61

Chapitre 4 : Les thérapies comportementales 64

Introduction 64
I. L'extinction 66
II. Le renforcement négatif 68
III. La punition positive 69
IV. La punition négative (Time-out) 71
V. L'habituation 72
VI. La désensibilisation systématique 73
VII. Le déconditionnement (contre-conditionnement) 75
VIII. L'immersion (flooding) 76

Chapitre 5 : La domestication 78

I. Définition 78
II. Historique 80
III. Principales espèces domestiques 82
IV. Caractéristiques comportementales favorables à la domestication 83
- Comportement alimentaire 84
- Comportement social 84
- Comportement reproducteur 84
V. Effets de la domestication sur le comportement 85
- Méthodes d'investigation 85
- Causes de modifications comportementales 85
- Modifications comportementales 85

Chapitre 6 : Relations homme-animal et éthologie appliquée 89

I. Les relations Homme-Animal 89
- Relations Homme-Animal de rente 89
- Relations Homme-Animal de compagnie 91
- Thérapies facilitées par l'animal 97
II. Le Bien-être animal 98
- Les concepts de bien-être et de stress 100
- Détection de l'état de stress 103
- L'appréciation du bien-être 106
- Conclusion 113
III. Les comportements anormaux chez les animaux de rente 115
- Définition 115
- Causes et fonctions 116
- Catégories 117
- Attitude préventive et thérapeutique 121

Chapitre 7 : Les systèmes comportementaux 123

I. Etablissement et intérêt de l'éthogramme des animaux domestiques 123

II. Le comportement exploratoire 124
III. Le comportement alimentaire 125
1. Déroulement 126
2. Modifications et perturbations 127
3. Apprentissage, particularités et anomalies 127
IV. Le comportement dipsique 128
V. Le comportement d'élimination 129
VI. Le comportement social 130
1. Le développement du comportement social 130
2. Les moyens de communication: 131
- Communication olfactive 133
- Communication auditive 137
- Communication visuelle 140
- Communication tactile 143
3. Le comportement agonistique 144
4. Les facteurs de cohésion du groupe 145
- Hiérarchie de dominance 145
- Guidage 149
- Facilitation sociale 149
- Associations préférentielles 150
- Comportement de rassemblement de troupeau 151
5. Les structures sociales 151
6. Applications 156
VII. Le comportement reproducteur 157
1. Déroulement des phénomènes de la reproduction 158
- Mise en activité du système reproducteur 158
- Période annuelle de reproduction 158
- Vie sexuelle du mâle 159
- Vie sexuelle de la femelle de mammifère 159
- Vie sexuelle de la femelle d'oiseau 160
2. Comportement sexuel 161
- Déroulement général 161
- Comportement précopulatoire 162
- Comportement copulatoire 163
- Comportement postcopulatoire et accouplements répétés 163
- Anomalies comportementales 164
3. Parturition 164
4. Couple, comportement paternel et comportement maternel 165
- Etablissement du comportement maternel 166
- Manifestations du comportement maternel 167
- Evolution du comportement maternel 168
- Anomalies du comportement maternel 168
5. Comportement néonatal 169
- Relation mère-jeune 169
- De la naissance à la tétée 170
- Comportement néonatal ultérieur et modifications 171
- Anomalies du comportement 172
6. Capacité sexuelle: mesure, facteurs et amélioration 173
- Mesure de la capacité sexuelle 173
- Facteurs de capacité mâle 173
- Facteurs de capacité femelle 174

- Amélioration des performances de reproduction 175
VIII. Comportement de toilette 176
IX. Comportement de veille et de sommeil 177
1. Généralités 178
2. Vigilance et réveil 178
3. Sommeil 179
X. Le comportement thermorégulateur 180
1. Bilan thermique 181
2. Réactions au froid et à la chaleur 181
3. Apprentissage et période critique 182

Bibliographie 183

Table des matières 189