HAL open science

Diversité des relations affiliatives chez les ovins en situation d'élevage : mécanismes comportementaux et neurobiologiques

Raymond Nowak, Elodie Chaillou, Sabrina Gaudin, Vanessa Guesdon, Frédéric Lévy

To cite this version:

Raymond Nowak, Elodie Chaillou, Sabrina Gaudin, Vanessa Guesdon, Frédéric Lévy. Diversité des relations affiliatives chez les ovins en situation d'élevage : mécanismes comportementaux et neurobiologiques. INRA Productions Animales, 2016, 29 (4), pp.267-278. hal-01595154

HAL Id: hal-01595154

https://hal.science/hal-01595154v1

Submitted on 27 May 2020

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

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

INRA Prod. Anim.,
2016, 29 (4), 267-278

Diversité des relations affiliatives chez les ovins en situation d'élevage : mécanismes comportementaux et neurobiologiques

R. NOWAK[1], E. CHAILLOU[1], S. GAUDIN[1], V. GUESDON[2], F. LÉVY[1]
[1] PRC, CNRS, IFCE, INRA, Université de Tours, 37380, Nouzilly, France
[2] ISA Lille, Equipe CASE, 48 boulevard Vauban, 59046, Lille, cedex, France
Courriel : raymond.nowak@inra.fr

Parmi les animaux d'élevage, les ovins sont les seuls à nous avoir permis de décrire de manière précise les mécanismes sensoriels et neurobiologiques impliqués dans la construction de la relation mère-jeune. Ces connaissances permettent de mieux comprendre deux situations rencontrées en élevage : les conséquences de la rupture du lien mère-jeune et de la mise en allaitement artificiel des agneaux, et la construction de la relation entre le jeune animal et son soigneur.

Les interactions mère-jeune chez les mammifères présentent une grande diversité d'expression. Celle-ci repose sur trois éléments principaux : le stade de développement du nouveau-né, la taille de la portée, et la grégarité (Nowak *et al* 2000). Chez le lapin par exemple, la femelle creuse un terrier et construit un nid constitué de matériaux végétaux et de ses propres poils. Elle y donne naissance à de nombreux jeunes dont les capacités sensorielles et locomotrices, ainsi que la thermorégulation, sont limitées (espèces nidicoles). Les interactions mère-jeunes ont lieu dans le nid lui-même, lors d'une visite quotidienne limitée à quelques minutes et ce jusqu'au sevrage ; elles ne reposent nullement sur des relations privilégiées basées sur une reconnaissance mutuelle. Le porc construit également un nid. La portée y est aussi nombreuse, mais les capacités sensorielles et locomotrices des porcelets et la maturation rapide de leur thermorégulation font qu'ils quittent le nid dans les 10 jours qui suivent la naissance pour accompagner leur mère. Ils sont tout de même opportunistes et n'hésitent pas à changer de mère pour l'obtention de lait supplémentaire, les truies elles-mêmes étant assez permissives lors de l'allaitement (Maletınská et Špinka 2001).

En revanche chez les ovins, la relation mère-jeune est caractérisée par une portée ne comportant en général qu'un à deux petits. Ceux-ci sont entièrement développés d'un point de vue sensori-moteur, et capables de se lever afin de suivre la mère dans les heures qui suivent la naissance (espèces nidifuges). Un système de communication efficace assurant une attractivité réciproque et des processus neurophysiologiques spécifiques à la période périnatale permettent l'apprentissage rapide des caractéristiques des partenaires et l'élaboration d'un lien fort, caractéristique dominante de la relation entre la brebis et son agneau. Ce lien repose sur l'insatiable motivation de la brebis post-parturiente à prodiguer des soins au nouveau-né, et sur celle de l'agneau à se diriger vers la mamelle et boire le colostrum (Poindron et *al* 1993). Ce processus de reconnaissance interindividuel aboutit à l'expression de soins maternels exclusivement dirigés vers l'agneau familier.

En dépit de cette complémentarité relationnelle, les contraintes de l'élevage ovin imposent parfois des séparations précoces et brutales. Les conséquences de cette rupture des relations commencent seulement à faire l'objet d'études particulières. Mais c'est uniquement sur l'agneau que les travaux se sont focalisés, à cause de sa fragilité et des effets néfastes sur sa santé (Napolitano *et al* 2008). Ils mettent en évidence des perturbations psychobiologiques importantes. Intervient alors un autre partenaire, pouvant se substituer à la mère : l'éleveur ou plus particulièrement le soigneur. Car c'est en effet en prodiguant des soins particuliers que l'on peut inciter l'agneau à construire une relation affiliative avec l'être humain.

Le but de cette revue est de révéler les similitudes et les différences entre la brebis et l'agneau dans les mécanismes comportementaux, physiologiques et neurobiologiques qui participent à la construction de la relation mère-jeune, de décrire les conséquences de la séparation et de la mise en allaitement artificiel des agneaux, et de comprendre comment la relation avec le soigneur se met en place.

1 / Comportement maternel et reconnaissance du jeune

Le comportement des brebis gestantes change fortement à l'approche de la parturition. Alors qu'elles présentent normalement un comportement grégaire marqué, elles s'isolent du troupeau à la mise bas. En outre, alors que les brebis n'expriment aucune motivation maternelle et manifestent même des réactions agressives envers les agneaux d'autres brebis, après l'expulsion du nouveau-né elles présentent des soins maternels immédiats car celui-ci devient alors fortement attractif (Poindron et Le Neindre 1980). Cette caractéristique du jeune est liée au liquide amniotique, et elle est limitée aux premières heures postpartum (Poindron et Le Neindre 1980, Lévy *et al* 2004). C'est ce qui induit des léchages

intenses de la part de la mère qui sèchent et stimulent le nouveau-né. Pendant ce toilettage, la mère émet également de nombreux bêlements graves effectués la bouche fermée caractéristiques de la femelle exprimant un comportement de soin (Sèbe *et al* 2007). Une heure après, l'agneau est généralement en mesure de se lever. La mère flaire et lèche la région ano-génitale de son jeune ce qui stimule la recherche de la mamelle (Poindron et Le Neindre 1980). La mère adopte alors une posture particulière, le dos arc-bouté, facilitant ainsi l'accès à la mamelle. Les premières tétées sont habituellement observées après la première heure suivant la naissance ce qui permet à l'agneau d'ingérer rapidement le colostrum, d'une importance primordiale pour sa survie et pour la formation du lien avec la mère (Nowak 2006).

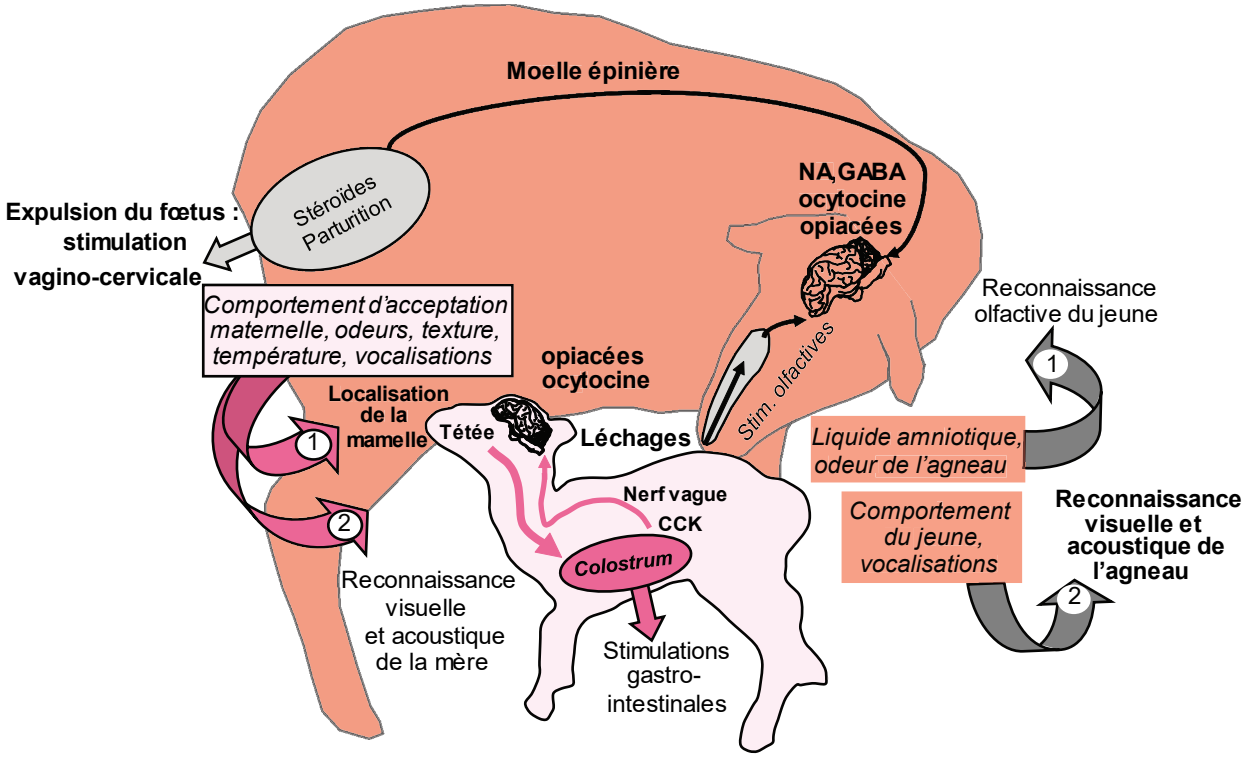
1.1 / La mise en place de la motivation et de la sélectivité maternelles

L'expression du comportement maternel chez les ovins présente deux caractéristiques complémentaires mais distinctes, la motivation et la sélectivité maternelles (Lévy *et al* 2004). À la parturition, les comportements de soins sont dirigés vers tout nouveau-né et l'adoption d'un agneau étranger est alors facile à réaliser (Poindron et Le Neindre 1980). Les critères comportementaux qui définissent cette motivation maternelle sont généralement l'expression d'une activité de léchages, l'acceptation à l'allaitement, l'émission des vocalisations maternelles ainsi que l'absence de comportements agressifs. La motivation maternelle s'établit au cours d'une période sensible concomitante de la parturition. En effet, si l'agneau est retiré à la naissance, avant que la mère ait la possibilité d'interagir avec lui, la motivation maternelle s'estompe en quelques heures. La durée de la période sensible est d'environ 12 heures (Poindron et Le Neindre 1980, Poindron *et al* 2007).

Une fois le contact établi, un apprentissage des caractéristiques individuelles de l'agneau familier se met en place de telle sorte que la mère n'allaitera que celui-ci, refusant vigoureusement les tentatives de tétées provenant d'un autre jeune. C'est ce qu'on appelle la sélectivité maternelle. De plus, le retrait expérimental de l'agneau familier entraîne une activité de recherche de la part de la mère et l'émission fréquente de bêlements d'appels. Cet apprentissage est établi en deux à quatre heures de contact avec le jeune. Ainsi, très rapidement après la mise bas, l'adoption d'agneaux étrangers devient impossible (Keller *et al* 2003).

La mise en place de ces deux caractéristiques du comportement maternel dépend de l'expérience de la femelle. Les mères qui mettent bas pour la première fois, ou primipares, peuvent présenter un comportement de retrait voire d'agression vis-à-vis du nouveau-né retardant ainsi la mise en place du comportement de soins (Poindron et Le Neindre 1980, Dwyer et Lawrence 2000). La nouveauté que représente l'agneau lui-même, en entrainant une néophobie, pourrait être une des causes de cette anomalie comportementale. Par ailleurs, la reconnaissance de l'agneau familier apparait plus tardivement chez les mères primipares que chez les multipares. En effet, alors que les multipares reconnaissent leur agneau à une distance de plusieurs mètres au bout de 6 heures de contact, les mères primipares nécessitent une journée entière (Keller *et al*

Figure 1. *Informations sensorielles et circuits neurophysiologiques impliqués dans les interactions mère-jeune et la reconnaissance précoce.*



Chez la brebis, les stéroïdes et la parturition, déclenchant l'expulsion du fœtus, engendrent la libération centrale d'ocytocine, d'opiacés, d'acide γ-aminobutyrique (GABA), et de noradrénaline (NA) qui jouent un rôle déterminant dans la motivation maternelle et la reconnaissance du jeune. Cette reconnaissance se fait d'abord sur la base d'information olfactive (flèche grise 1) avant de s'étendre aux informations visuelles et acoustiques (flèche grise 2). Chez l'agneau, des indices maternels multiples facilitent la localisation de la mamelle (flèche rose 1). La tétée et les stimulations gastro-intestinales qui résultent de l'ingestion de colostrum, facilitent le développement d'une préférence pour la mère via la libération de cholécystokinine (CCK) au niveau périphérique, et l'activation des systèmes opioidergique et ocytocinergique par la stimulation vraisemblable du nerf vague. Ceci aboutit à une reconnaissance rapide basée sur des indices visuels et acoustiques (flèche rose 2).

2003). Cette reconnaissance, faisant intervenir une association entre les caractéristiques visuelles et acoustiques de l'agneau, serait complexe à apprendre et nécessiterait de l'expérience (figure 1).

Une variation de l'expression du comportement maternel est observée entre races. Ainsi, les mères des races Romanov et Préalpes-du-Sud passent plus de temps à lécher leur nouveau-né que les mères des races Ile-de-France ou Lacaune (Poindron *et al* 1984). La proportion de mères primipares qui présentent des perturbations de comportement maternel à la parturition est également moins importante dans la race Romanov que dans la race Ile-de-France. Ces différences résulteraient d'une interaction entre facteurs génétiques et phénotypiques. Il est clair que l'expression du comportement maternel varie selon les races, y compris dans l'expression de la sélectivité à la mamelle, certaines mères étant moins restrictives que d'autres. Mais à la parturition, un facteur clé réside dans la taille du nouveau-né. En effet, les brebis donnant naissance à des agneaux plus petits (Préalpes-du-Sud) ou à des portées nombreuses (Romanov) présentent moins de difficultés de mise bas, ce qui entrainerait une meilleure expression du comportement maternel. Ce phénomène est accentué chez les brebis primipares. Leur plus grande difficulté à expulser le fœtus, surtout si celui-ci est de belle taille, explique pourquoi les troubles du comportement sont plus fréquents chez les femelles inexpérimentées.

1.2 / Déterminisme neuroendocrinien du comportement maternel

Comme pour la majorité des mammifères, la motivation maternelle dépend des régulations neuroendocriniennes de la parturition (Dwyer 2014) dont les acteurs agissent de manière complémentaire ou synergique, ce qui explique pourquoi chacun lorsqu'il est pris individuellement n'entraîne pas les effets observés naturellement. En particulier, deux à quatre jours avant la mise bas, la concentration plasmatique de progestérone chute alors que celle de l'œstradiol s'élève un jour avant la mise bas pour atteindre un maximum à la parturition et retourner à une concentration basale dans les quatre premières heures post-partum. L'apparition spontanée d'une réponse maternelle pendant le cycle reproductif se limite aux périodes pendant lesquelles les taux d'œstradiol sont élevés, à savoir, l'œstrus et le dernier jour de gestation, encore que le taux de brebis maternelles à l'œstrus soit assez faible. Une seule injection d'œstradiol à très forte dose permet d'induire un comportement maternel chez des femelles non-gestantes (Poindron et Le Neindre 1980). Toutefois, cela n'induit pas une conduite de soins similaires à celle d'une brebis parturiente et l'œstradiol provoque l'apparition de comportements anormaux comme un œstrus prolongé et un comportement sexuel de type mâle.

L'action par apport exogène d'œstradiol n'étant pas satisfaisant, d'autres déterminants possibles ont été recherchés. Le synchronisme entre la parturition et l'apparition du comportement maternel suggère que le processus même de l'expulsion est d'une importance fondamentale. En effet, la Stimulation Vagino-Cervicale (SVC) est le point de départ d'une cascade d'évènements physiologiques qui sont schématisés sur la figure 1 et qui conduisent à l'apparition du comportement maternel. Une SVC de 5 min chez des brebis non-gestantes prétraitées aux stéroïdes induit une réponse maternelle dans la majorité des cas (Keverne *et al* 1983). La SVC augmente non seulement la proportion de femelles exprimant un comportement maternel, mais induit également le répertoire comportemental complet. De plus, chez la brebis parturiente, l'inhibition de la stimulation du tractus génital par anesthésie péridurale empêche la mise en place du comportement maternel (Krehbiel *et al* 1987, Lévy *et al* 1992). Une SVC permet de restaurer la réceptivité maternelle à la fin de l'anesthésie.

Les mécanismes par lesquels la SVC est à l'origine des réponses maternelles sont issus, tout comme pour la parturition, d'une augmentation des taux d'ocytocine (OT) dans le liquide céphalo-rachidien (Kendrick *et al* 1986, Lévy *et al* 1992). Or, au vu de ce qui a été observé chez d'autres espèces, l'OT est un acteur neurophysiologique clé dans l'émergence du comportement maternel (Kendrick 2000) et de la construction des relations sociales (Romero *et al* 2016). Ainsi, l'injection intra-cérébroventriculaire (i.c.v.) de 20µg d'OT à des brebis non-gestantes prétraitées à l'œstradiol induit une réponse maternelle complète dans la minute suivante (Keverne et Kendrick 1992). Chez la brebis parturiente, l'inhibition de la SVC par une anesthésie péridurale diminue significativement la libération centrale d'OT. Le comportement maternel, absent chez de telles brebis, est restauré par l'injection i.c.v. de 20µg d'OT (Lévy *et al* 1992).

Bien évidemment, si l'OT est un initiateur de l'expression du comportement maternel, il n'est pas le seul à être impliqué. La concentration d'autres neuropeptides, comme les opiacés, varie également autour de la parturition et leur participation à l'établissement des réactions maternelles semble sans équivoque chez la brebis. L'injection i.c.v. d'un antagoniste des récepteurs des opiacés, la naltrexone, empêche l'induction du comportement maternel par une SVC chez des brebis non-gestantes prétraitées aux stéroïdes (Caba *et al* 1995). De plus, une infusion i.c.v. de morphine administrée juste avant une SVC chez des brebis non-gestantes conduit à une réponse qui est indiscernable qualitativement et quantitativement de celle d'une brebis parturiente (Keverne et Kendrick 1991). L'action des opiacés a été confirmée chez la brebis parturiente puisqu'une injection intraveineuse de naltrexone empêche les comportements maternels de s'établir (Caba *et al* 1995). Les opiacés ne joueraient pas un rôle déterminant mais plutôt modulateur. En effet, l'infusion i.c.v. de morphine sans SVC est inefficace chez des brebis non-gestantes (Keverne et Kendrick 1991).

1.3 / Déterminisme sensoriel du comportement maternel

La phase initiée par les facteurs physiologiques ne suffit pas à rendre compte entièrement des processus de mise en place du comportement maternel. Ces déterminants optimisent l'état de réceptivité de la mère aux informations sensorielles fournies par le jeune ce qui lui permet de maintenir sa réponse comportementale au-delà de cette période de préparation physiologique. Parmi les différentes modalités sensorielles, l'influence de l'olfaction est fondamentale à deux titres. Les odeurs permettent, d'une part, d'organiser la réponse maternelle et d'autre part, d'être le support de la reconnaissance individuelle du jeune (figure 1).

La suppression des informations olfactives à la naissance, en disposant l'agneau dans une boîte hermétique mais transparente, conduit à une perte significative de la réponse maternelle semblable à celle observée chez des mères privées de leur jeune (Poindron et Le Neindre 1980). On peut critiquer cette méthodologie par le fait que les informations olfactives issues de l'agneau ne sont pas les seules à être éliminées. L'impossibilité de lécher et d'allaiter n'a pas permis à la mère de recevoir de stimulations tactiles, ni d'exprimer les séquences comportementale d'acceptation à la mamelle, ni de marquer olfactivement l'agneau de sa propre salive. Il n'en reste pas moins que la seule élimination des odeurs par lavage de l'agneau nouveau-né à la parturition conduit, chez les femelles primipares, à une absence de léchages et au rejet de l'agneau à l'allaitement (Lévy et Poindron 1987). Par ailleurs, l'ajout de liquide amniotique sur des agneaux étrangers âgés d'un jour facilite leur acceptation par des brebis parturientes (Lévy et Poindron 1984). L'acceptation est similaire que les fluides placentaires soient issus de la brebis testée ou d'autres mères. Ce comportement est sous la

dépendance du système olfactif principal puisque sa lésion avant la parturition retarde l'apparition du comportement maternel, en particulier le léchage du liquide amniotique (Lévy *et al* 1995). Ce liquide porte donc des informations olfactives déterminantes qui sont communes à tous les nouveau-nés et par conséquent responsables d'une attractivité générale.

L'observation des interactions mère-jeune lors de l'allaitement a permis de mettre en évidence l'existence d'une organisation du comportement en séquences dont la plus fréquente est celle qui facilite le contact olfactif pendant la tétée (Poindron 1976). Ces flairages permettent l'identification olfactive du jeune et l'accès à la mamelle. En effet, des brebis rendues anosmiques avant la parturition, outre de ne pas manifester de reconnaissance de leur agneau, acceptent à l'allaitement n'importe quel agneau étranger (Poindron 1976, Lévy *et al* 1995). Peu de données sont disponibles concernant la nature chimique et la source de production des odeurs qui permettent à la mère de distinguer son agneau de tout autre. Bien que la brebis flaire très fréquemment la région anogénitale de son jeune lors de l'allaitement, les odeurs provenant du tronc et de la tête sont suffisantes pour la reconnaissance (Alexander *et al* 1983). La mère semble apprendre une mosaïque d'odeurs qui va constituer l'individualité de son agneau plutôt qu'une odeur simple. En effet, la pulvérisation d'une odeur nouvelle sur un nouveau-né n'empêche pas la mère de l'accepter et d'apprendre à le reconnaitre. En revanche, elle rejettera tout agneau étranger même s'il est enduit de cette même odeur commune à son propre petit (Porter *et al* 1995). Les odeurs artificielles ne perturbent donc pas l'apprentissage de la signature olfactive de l'agneau ni ne se substituent à cette odeur.

Bien que les composés chimiques qui permettent à l'agneau d'être identifié par sa mère restent encore inconnus, l'hypothèse d'un double déterminisme génétique et environnemental à l'origine de la production de ces signatures olfactives individuelles a été étudiée. Si un des jumeaux monozygotes d'une mère receveuse est séparé à la naissance, ultérieurement il sera mieux accepté par sa mère adoptive qu'un agneau étranger, ce qui n'est pas le cas pour des jumeaux dizygotes. Du fait de l'absence de parenté entre la mère receveuse et les jumeaux homozygotes, la reconnaissance du jumeau isolé ne peut pas dépendre d'une similarité de phénotype olfactif entre la mère et l'agneau. Il semble plutôt que la brebis a perçu une ressemblance olfactive entre les jumeaux et traité le jumeau isolé différemment d'un étranger (Romeyer *et al* 1993). L'existence d'un déterminisme génétique de la signature olfactive n'exclut pas une influence possible des facteurs de l'environnement. En effet, lorsque les brebis peuvent interagir librement avec leur premier jumeau pendant les quatre premières heures postpartum, elles discriminent cet agneau du jumeau homozygote isolé dès la naissance (Romeyer *et al* 1993). Dans la mesure où ces agneaux étaient génétiquement identiques, les différences de signature olfactive perceptibles par la mère seraient acquises par l'intermédiaire de certains facteurs de l'environnement. Une des hypothèses ferait intervenir un marquage olfactif par la mère acquis directement par le dépôt de salive lors du léchage ou indirectement au travers de l'allaitement par l'ingestion de colostrum et de lait.

1.4 / Mécanismes neurobiologiques impliqués dans la motivation maternelle

L'utilisation de gènes d'expression précoce comme marqueur d'activation neuronale a permis d'identifier un réseau neuronal sollicité lors de la mise en place des comportements de soins (Da Costa *et al* 1997, Keller *et al* 2004a). Ce réseau, représenté sur la figure 2, comprend des structures limbiques et hypothalamiques, en particulier l'Aire PréOptique Médiane (APOM), le Noyau ParaVentriculaire de l'hypothalamus (NPV) et le Noyau du Lit de la Strie Terminale (NLST). Les effets de l'inactivation de l'APOM et du NLST ont été évalués chez des femelles primipares en y infusant un anesthésique pendant toute la durée de la parturition (Perrin *et al* 2007). L'inactivation de l'APOM induit d'importants déficits de l'expression de l'ensemble du répertoire du comportement maternel alors que celle du NLST ou de structures adjacentes n'a pas d'effets. Cependant, après une séparation mère-jeune, les mères dont l'APOM ou le NLST ont été anesthésiés ne montrent aucune motivation pour rejoindre leur agneau. Ainsi, l'APOM est une structure clé dans le contrôle de la réponse maternelle et le NLST régulerait le comportement d'approche vers le jeune. Par ailleurs, l'inactivation de l'APOM chez des femelles ayant mis bas induit des perturbations de leur comportement maternel, non observées avant l'inactivation. Ainsi, l'APOM régule également le maintien de la motivation maternelle au-delà des premières heures postpartum.

Le NPV est la source principale d'OT dans le cerveau. À la parturition ou bien suite à une SVC, on y observe une libération d'OT. Une infusion d'OT dans le NPV, chez des femelles non-gestantes ayant reçu un traitement de progestérone suivi d'œstradiol, stimule l'intérêt maternel pour un agneau (Da Costa *et al* 1996). Ce traitement induit une réponse maternelle équivalente à celle obtenue après une infusion d'OT dans les ventricules cérébraux ou après une SVC (Keverne *et al* 1983, Kendrick *et al* 1987). À la parturition, une libération d'OT est également observée dans l'APOM, le NLST et le bulbe olfactif principal (BO). Ainsi, la SVC qui a lieu à la parturition induit l'activation du NPV et probablement de l'ensemble du système OT pour faciliter l'apparition de la réponse maternelle. De façon intéressante, Kendrick (2000) rapporte une inhibition du comportement agressif envers l'agneau chez des brebis non-gestantes ayant reçu une injection d'OT dans l'APOM ou le BO suggérant que la libération d'OT dans ces régions régule certains éléments du comportement maternel. L'OT est bien un facteur clé

1.5 / Mécanismes neurobiologiques impliqués dans la sélectivité

La SVC est également un facteur physiologique clé dans la mise en place de la sélectivité. En effet, chez des mères d'agneaux simples, cinq minutes de SVC suffisent pour induire l'acceptation d'un agneau étranger (Keverne *et al* 1983, Lévy *et al* 2010). La formation d'un lien avec l'agneau reposant sur la reconnaissance d'une odeur individuelle, l'hypothèse de l'initiation de cette mémoire olfactive par la SVC s'est imposée. Celle-ci enverrait des informations au système nerveux central, en particulier au niveau des structures olfactives comme le BO, et déterminerait ainsi des changements dans le traitement de l'information olfactive. Les études des activités électrophysiologique et neurochimique du BO au cours de la période péri-partum ont permis d'apporter certains arguments en faveur de cette hypothèse.

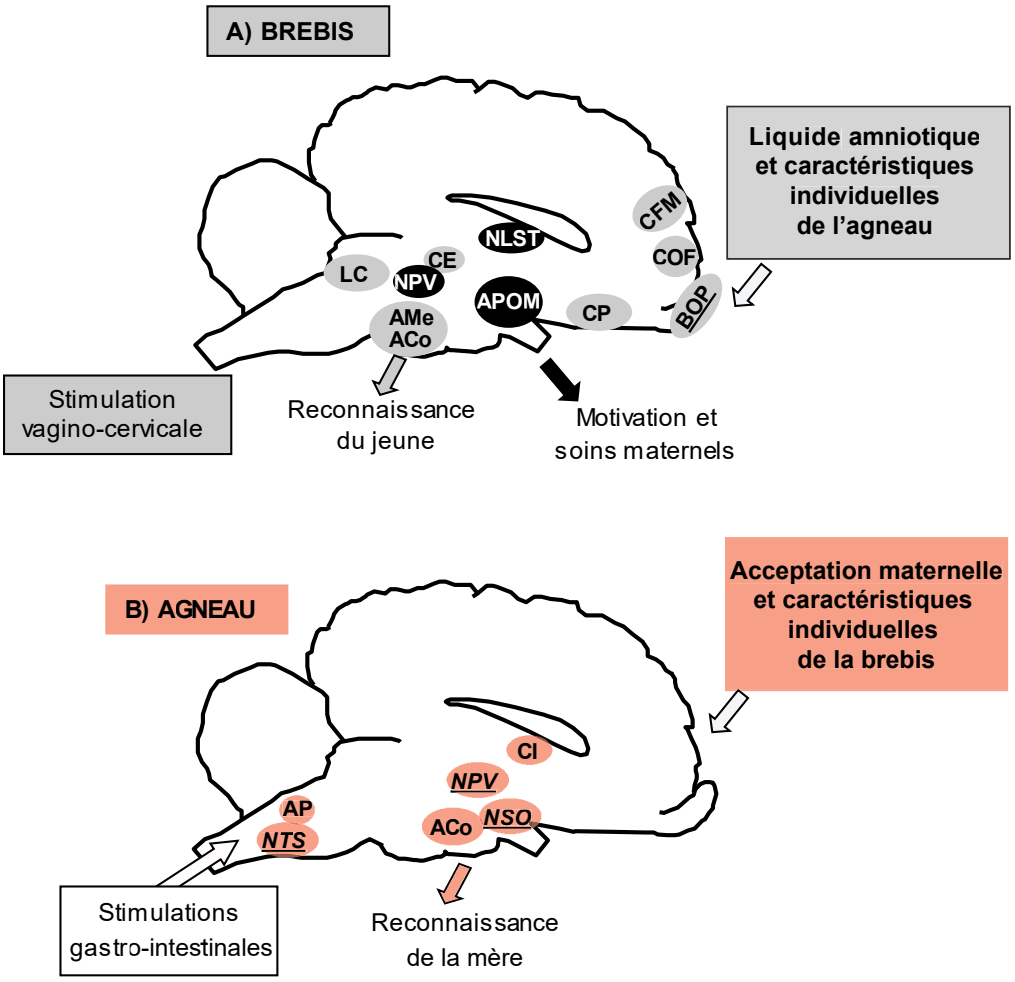
La pertinence des informations olfactives convergeant vers les glomérules du bulbe olfactif est modulée par la parturition. Les terminaisons axonales des neurones sensoriels situés dans l'épithélium olfactif se projettent dans ces glomérules. Ils y forment des connections synaptiques avec les dendrites apicales des cellules mitrales qui jouent un rôle clé dans la codification primaire des informations reçues. Ainsi, l'enregistrement de l'activité électrique des cellules mitrales du BO montre que dans la période pré-partum, aucune ne répond de façon préférentielle aux odeurs d'agneaux et la majorité répond préférentiellement aux odeurs alimentaires. Dans la période post-partum, plus de 60% de ces cellules répondent aux odeurs d'agneaux. De

plus, 30% des cellules qui répondent aux odeurs d'agneaux sont activées de façon plus intense par l'odeur d'agneau familier que par celle d'un agneau étranger. Ainsi, si les odeurs de l'agneau n'influencent guère l'activité du BO avant la mise bas, elles deviennent un puissant stimulus à une période où leur reconnaissance devient une priorité comportementale. De plus, le BO posséderait une représentation de cette reconnaissance individuelle dans la mesure où certaines cellules mitrales répondent préférentiellement à l'odeur de l'agneau avec lequel la brebis a formé un lien sélectif (Kendrick *et al* 1992).

Quand on enregistre l'activité chimique du bulbe olfactif, des modifications semblables sont observées après la parturition. La libération d'acides aminés et de monoamines a été mesurée dans le bulbe olfactif par microdialyse chez l'animal éveillé avant et après la parturition (Kendrick *et al* 1992). Un jour avant la mise bas, les odeurs d'agneau ne provoquent aucun changement dans la libération de ces neurotransmetteurs. Un jour après la parturition, quand les brebis ont établi un lien sélectif avec leur agneau, les odeurs de l'agneau familier, mais pas celles d'un agneau étranger, induisent une augmentation dans les cinq premières minutes de libération de glutamate (neurotransmetteur de la cellule mitrale) et de GABA (neurotransmetteur des interneurones). De plus, la mesure du signal chimique a permis d'émettre des hypothèses sur la fonctionnalité de certains de ces neurotransmetteurs. La communication des cellules mitrales avec les interneurones se fait grâce à des synapses réciproques dendrodendritiques. Les cellules mitrales activent les interneurones qui, en retour, exercent une action inhibitrice. L'oxyde nitrique favorise la libération de glutamate induisant des changements à long-terme des connections entre les interneurones et les cellules mitrales. Si on supprime la libération d'oxyde nitrique dans le BO, la mémorisation de l'odeur de l'agneau est impossible (Kendrick *et al* 1997). L'infusion d'un antagoniste du GABA, la bicuculline, dans le BO induit le même effet.

L'augmentation sélective de la réactivité du bulbe olfactif à certaines odeurs

Figure 2. *Représentation schématique des structures cérébrales activées par les stimulations sensorielles et viscérales périnatales (vagino-cervicale chez la mère et gastro-intestinales chez l'agneau).*



Chez la brebis (A), les structures en relation avec la motivation maternelle sont en noir, celles impliquées dans la reconnaissance du jeune sont en gris. Les abréviations en italique et soulignées signifient que la structure est impliquée dans les deux phénomènes. Chez l'agneau (B), les structures spécifiquement activées par des stimulations nutritives (colostrum) sont en caractère gras, celles activées à la fois par des stimulations nutritives (colostrum) et non nutritives (liquide physiologique) ont leurs abréviations en italique et soulignées (rose-gris).

ACo : noyau cortical de l'amygdale ; AMe : noyau médian de l'amygdale ; AP : Area Postrema ; APOM : Aire PréOptique Médiane ; BOP : Bulbe Olfactif Principal ; CE : Cortex Entorhinal ; CFM : Cortex FrontoMedian ; CI : Cortex Insulaire ; COF : Cortex OrbitoFrontal ; CP : Cortex Pyriforme ; LC : Locus Coeruleus ; NLST : Noyau du Lit de la Strie Terminale ; NPV : Noyau ParaVentriculaire ; NSO : Noyau SupraOptique ; NTS : Noyau du Tractus Solitaire.

pourrait être en partie la conséquence d'une modulation centrifuge. Cette hypothèse fait appel au contrôle que peuvent exercer les systèmes afférents au BO comme le système noradrénergique. Une augmentation de la libération de noradrénaline est effectivement observée dans le BO pendant les quatre premières heures post-partum, c'est-à-dire pendant la période d'apprentissage de l'odeur de l'agneau (Lévy *et al* 1993). Cette activation est primordiale puisque l'inactivation des récepteurs ß-adrénergiques par infusion d'un antagoniste, le propranolol, conduit à une perte de sélectivité (Lévy *et al* 1990). Cet effet perturbe uniquement les processus de mémorisation olfactive puisque ces brebis ne manifestent pas de troubles de comportement maternel ou de déficit de perception olfactive. La libération d'OT dans le BO pourrait également faciliter la mémorisation de l'odeur du jeune en facilitant la libération de noradrénaline (Lévy *et al* 1993).

En relation avec la formation de cette mémoire olfactive, l'expression d'un marqueur d'activation neuronale tel que Fos, augmente dans les structures olfactives secondaires (cortex piriforme, noyaux médian et cortical de l'amygdale) et tertiaires (cortex orbitofrontal, frontalmédian et enthorhinal). Ces activations sont observables quand les mères sont exposées à leur agneau, mais pas quand celui-ci est retiré dès la naissance ou quand les mères sont anosmiques (Keller *et al* 2004a). Cette étude nous a permis d'émettre l'hypothèse que les noyaux cortical et médian de l'amygdale qui reçoivent des afférences olfactives, constituent des structures-clés pour la mémorisation de la signature olfactive de l'agneau. Ainsi, l'inactivation transitoire de ces noyaux amygdaliens, par l'infusion d'un anesthésique pendant la période d'apprentissage de l'odeur de l'agneau, empêche la mise en place de sa reconnaissance pendant au moins les huit premières heures (Keller *et al* 2004b). Le fait que la réponse maternelle ne soit pas affectée indique qu'il existerait deux réseaux neuronaux, le premier impliqué dans la motivation maternelle et le second dans la sélectivité.

Ce réseau est loin d'être figé, et il est aujourd'hui démontré qu'une production de nouvelles cellules neuronales a lieu chez la plupart des mammifères adultes au sein du gyrus denté de l'hippocampe et du système olfactif (Brus *et al* 2013a). Cette prolifération cellulaire est régulée par différents facteurs endocriniens. Les nouvelles cellules très plastiques participeraient à l'encodage d'information et joueraient un rôle dans les processus mnésiques. Chez la brebis, elles trouvent leur origine dans la zone sous-ventriculaire, et un courant de migration constitué de neuroblastes est observé le long du ventricule latéral jusqu'au sein du bulbe olfactif. Il s'agit d'un processus long qui peut prendre plusieurs mois (Brus *et al* 2013b). La période post-partum est associée à une diminution de la neurogenèse olfactive et hippocampique. Dans le bulbe olfactif principal, la diminution de neuroblastes est liée aux interactions que la mère a avec son agneau, alors que dans le gyrus denté, elle est uniquement associée à la parturition. Une étude morphologique a en outre révélé que le développement de ces neuroblastes était accéléré par les interactions mère-jeune (Brus *et al* 2014). Dans la mesure où ces interactions impliquent un apprentissage olfactif, on peut imaginer que la diminution de la prolifération et de la survie cellulaire permet de réguler la compétition entre neurones dans leur installation au sein du réseau neuronal. En revanche, cela favoriserait la maturation et le développement dendritique des neurones survivants ce qui participerait à l'apprentissage de l'odeur du jeune.

2 / Construction de l'attachement à la mère

2.1 / Mise en place de la préférence pour la mère

Les informations qui guident l'agneau dès sa naissance vers la mère sont d'ordre multisensoriel. Les indices visuels et acoustiques sont prédominants, la réponse directionnelle initiale s'effectuant vers l'objet de grande taille le plus proche, surtout s'il est mobile et vocal (Vince 1993). Une fois debout, ce sont des indices proximaux qui prennent toute leur importance, jusqu'à ce que la tétine soit localisée. Les indices thermotactiles, l'odeur du liquide amniotique et celle de la cire inguinale couvrant la mamelle déclenchent les mouvements d'oscillation de la tête, l'ouverture de la bouche et la succion (figure 1). Ainsi, la plupart des agneaux commencent à téter en l'espace d'une à deux heures après la naissance.

Cette activité de tétée va inciter l'agneau à rester à proximité de sa mère, ce qui participera au développement d'une relation particulière pour celle-ci. Les agneaux savent clairement discriminer entre deux brebis et s'orientent préférentiellement vers leur mère dès 12 à 24 heures après la naissance (Nowak *et al* 1989). Alors qu'à 24 heures le choix s'effectue sur des indices proximaux, en l'espace de trois jours les agneaux sont capables d'identifier leur mère à une distance de plusieurs mètres (Nowak 1990, Nowak 1991). Dans les deux cas, la réponse d'orientation repose sur des indices visuels et auditifs car les agneaux ont des difficultés à trouver leur mère dans un test de choix quand les brebis sont cachées derrière une toile ou quand leur voix est masquée (Nowak 1991). L'olfaction semble être de moindre importance puisque la pulvérisation d'un anesthésique local dans les narines ne modifie pas la capacité des agneaux à discriminer leur mère d'une brebis étrangère (Nowak 1991). Cela ne signifie pas qu'ils soient incapables de reconnaître les odeurs maternelles car celles-ci entrainent chez le nouveau-né des réponses cardio-respiratoires différentes par rapport à des odeurs de brebis post-parturientes étrangères (Vince et Ward 1984). Néanmoins, le choix à 24 heures ne se fonde pas sur la reconnaissance des caractéristiques individuelles de la mère, mais sur les indices d'acceptation maternelle qui sont supra-individuels. Les agneaux sont attirés par une brebis qui n'exprime pas de comportement agressif, et qui émet des vocalisations maternelles de faible intensité (la mère) et s'éloignent de celles qui sont agitées, qui émettent des vocalisations fortes (bouche ouverte) et expriment des comportements de menace. Si l'agneau a le choix entre deux brebis rendues préalablement anosmiques (et donc non sélectives), il n'effectue pas de choix car leur comportement général dans le test de choix ne diffère pas (Terrazas *et al* 2002). À l'âge de 48 heures, une reconnaissance acoustique se met en place, et les agneaux sont alors capables de reconnaître la voix de leur mère sur la base d'enregistrements diffusés par des haut-parleurs (Sèbe *et al* 2010). Ultérieurement, la relation devient de plus en plus spécifique et prend alors la forme d'un lien d'attachement, c'est-à-dire une relation affective durable qui se caractérise par les éléments suivants : préférence pour la mère, expression de détresse à la disparition pour la mère, accalmie induite spécifiquement par la mère, et utilisation de la mère comme base de sécurité pour explorer l'environnement (Gaudin *et al* 2015). À ce titre, le lien d'attachement que les agneaux développent avec leur mère répond aux mêmes critères que ceux ayant été décrits chez le jeune enfant (Ainsworth 1989). Les agnelles recherchent davantage un contact proximal avec leur mère que les mâles et sont plus perturbées lorsqu'elles sont en présence d'autres adultes étrangères ce qui suggère que les filles sont plus fortement attachées à leur mère que les fils (Gaudin *et al* 2015). Un tel phénomène serait à l'origine de la ségrégation sexuelle, les jeunes femelles plus proches de leur mère, resteraient dans le

troupeau d'origine, alors que les mâles, plus autonomes, se retireraient plus facilement jusqu'à leur départ définitif à la puberté.

2.2 / Mécanismes neuroendocriniens impliqués dans la construction du lien avec la mère

La construction d'un lien préférentiel pour la mère dépend du succès des premiers épisodes de tétée. Si ceux-ci sont empêchés au cours des 6 ou 12 premières heures après la naissance, les agneaux n'expriment pas de préférence à 24 heures d'âge (Nowak *et al* 1997, Val-Laillet *et al* 2004b). Le développement de cette relation est d'autant plus long à se mettre en place que la tétée est retardée, la période néonatale paraissant être une période sensible au cours de laquelle la prise alimentaire joue un puissant rôle renforçateur (Nowak *et al* 1997). Plusieurs éléments nutritifs, comme le colostrum lui-même, et non nutritifs comme la distension gastrique et la succion, facilitent le développement d'une préférence pour la mère (Val-Laillet *et al* 2004b, Val-Laillet *et al* 2006). Parmi les mécanismes physiologiques activés par l'ingestion de colostrum, un peptide gastro-intestinal, la cholécystokinine (CCK), joue un rôle important. Celle-ci est impliquée dans la digestion, le contrôle de la satiété, et les apprentissages renforcés par la prise alimentaire. A la naissance, les niveaux de CCK plasmatiques sont faibles ; ils augmentent après la tétée, et seuls les agneaux montrant une hausse néonatale de CCK expriment une préférence rapide pour leur mère (Nowak *et al* 1997). L'injection d'antagonistes du récepteur de la CCK par voie intra-péritonéale, immédiatement après la naissance, retarde la mise en place d'une préférence pour la mère (Goursaud *et al* 2000, Shayit *et al* 2003). Les perturbations induites sont obtenues que l'antagoniste ait la propriété de traverser la barrière hémato-encéphalique ou pas, ce qui suggère que le peptide intestinal agit au niveau périphérique. Un mécanisme vraisemblable, schématisé sur la figure 1, est que la CCK se lie aux récepteurs périphériques et, active les fibres sensitives du nerf vague qui innervent le tronc cérébral (Guevara-Guzman *et al* 2005). Cette voie sensorielle serait également impliquée dans l'activation des mécanorécepteurs lors de la distension gastrique. La tétée déclenche aussi la libération d'OT plasmatique, de plus courte durée. Le développement du lien avec la mère est retardé après administration par voie orale d'un antagoniste de l'OT (Keller *et al* 2011). Que l'OT plasmatique agisse directement au niveau cérébral est peu probable puisque, tout comme la CCK, elle ne traverse pas la barrière hémato-encéphalique. Il est tout à fait envisageable que, comme chez la brebis, l'OT soit également libérée dans le cerveau.

2.3 / Mécanismes neurobiologiques impliqués dans la construction du lien avec la mère

Les stimulations associées à la tétée déclenchent des processus neurobiologiques spécifiques dans le cerveau. Le Noyau du Tractus Solitaire (NTS) et l'*Area Postrema* (AP), situés dans le complexe vagal dorsal, sont les premiers relais du système nerveux central pour des stimulations sensorielles émanant du tube digestif. Ils jouent un rôle clé dans l'intégration des réponses neuronales et hormonales impliquées dans le contrôle de la digestion et le comportement alimentaire. L'activation neuronale du NTS et de l'AP est plus importante chez des agneaux nouveau-nés ayant reçu un bolus de solution saline ou de colostrum que chez ceux ne recevant aucun fluide (Val-Laillet *et al* 2004a). Les études d'électrophysiologie confirment que certains neurones NTS répondent spécifiquement à la distension gastrique, à la CCK administrée par voie intraveineuse ou à la stimulation électrique du nerf vague (Guevara-Guzman *et al* 2005), une réponse qui est supprimée après l'injection d'un antagoniste des récepteurs de la CCK. Cela étaye l'hypothèse selon laquelle la CCK endogène agit directement sur les terminaisons sensorielles du nerf vague et pourrait refléter la manière dont les signaux gastro-intestinaux agissent sur le SNC. Si le système CCK-ergique est activé par les stimulations gastro-intestinales, celles issues de la voie orale comme la succion impliqueraient les opiacés endogènes (Nowak 2006). En effet, des agneaux nouveau-nés tétant de petites quantités d'eau au biberon en présence de leur mère (la mamelle couverte empêchant de téter) développent une préférence pour elle plus facilement que ceux qui reçoivent une injection intrapéritonéale d'un antagoniste des récepteurs opioïdes.

Les structures cérébrales activées par les stimulations post-ingestives se trouvent principalement dans les régions hypothalamiques et limbiques (Val-Laillet *et al* 2009, figure 2). Suite à l'ingestion de colostrum, l'expression d'un marqueur d'activation neuronale tel que Fos augmente dans le NPV et le noyau supra-optique, les noyaux médians et corticaux de l'amygdale, et le cortex insulaire. L'ingestion de liquide physiologique n'active significativement que le NPV. Fait intéressant, un grand nombre de cellules immunoréactives à la neurophysine sont activés dans le NPV après ingestion de colostrum ou de sérum physiologique. La neurophysine est une hormone protéique neurohypophysaire d'une centaine d'acides aminés, vectrice de la vasopressine et de l'ocytocine car assurant leur transport neuronal. Ceci suggère que les neurones ocytocinergiques et vasopressinergiques sont stimulés par des stimuli d'origine gastro-intestinale. Cette stimulation serait vraisemblablement responsable d'une libération d'OT au niveau hypophysaire ce qui expliquerait pourquoi l'OT plasmatique augmente après une tétée.

3 / L'élevage en allaitement artificiel : une vie sans mère

3.1 / Effets comportementaux

Dans la majorité des troupeaux ovins, on trouve des agneaux orphelins ou délaissés par leur mère ainsi que des brebis prolifiques dont la lactation ne suffit pas pour nourrir une trop nombreuse portée. La solution la plus économique consisterait à faire adopter ces agneaux par d'autres brebis, mais elle est difficile à mettre en place car celles-ci refusent d'allaiter un agneau qui n'est pas le leur, à moins qu'il s'agisse d'un nouveau-né dont l'adoption s'effectue immédiatement à la mise bas. Ainsi, dans les élevages ovins, l'allaitement artificiel est la solution de rigueur, les éleveurs remplaçant le lait de la mère par un aliment commercial distribué aux agneaux au moyen d'un nourrisseur. De toute évidence, le principal avantage de l'allaitement artificiel est la possibilité de sauver des agneaux qui autrement sont voués à la mort. Malgré cela, l'allaitement artificiel n'offre pas des gages de satisfaction : atelier demandant beaucoup d'attention mais parfois négligé car trop chronophage, agneaux chétifs, croissance décevante, diarrhée fréquente et mortalité plus élevée que chez les agneaux laissés avec leur mère.

Alors qu'en élevage ovin, l'allaitement artificiel est pratiqué depuis les années 1970 (Molénat *et al* 1971), ses conséquences en termes de bien-être animal et de santé n'ont alerté scientifiques et professionnels que récemment (Napolitano *et al* 2008). Les causes en sont multiples mais deux facteurs, longtemps ignorés, ont été mis en avant : *i)* les effets délétères de l'absence maternelle (Latham et Mason 2008), et *ii)* une alimentation reconstituée et contenant peu de produits lactés et pas toujours adaptée au tractus digestif du jeune ruminant (Sevi *et al* 1999). Le premier aspect est d'autant plus crucial à prendre en compte que les ruminants sont connus pour construire des liens d'attachement mère-

jeune très forts. Or, comparés à des agneaux laissés avec leur mère, ceux mis en allaitement artificiel sont apathiques dans leur environnement d'élevage alors que leur niveau de cortisol basal est plus élevé (Gaudin 2015), reflétant une situation de stress chronique. Ils sont également moins réactifs dans un test d'« *open-field* » où ils sont testés seuls suggérant une moindre sensibilité à l'isolement social que les agneaux maternés qui sont fortement perturbés par l'absence de leur mère. Toutefois leur réactivité physiologique (cortisolémie) est plus importante illustrant sans doute une réactivité plus grande de l'axe corticotrope que l'on sait être impliqué dans la réponse au stress. Enfin, leur système immunitaire est moins efficace face à un challenge vaccinal (Napolitano *et al* 2008). De manière intéressante, Sevi *et al* (1999) ont observé chez de tels animaux qu'un passage graduel d'une alimentation de lait de brebis vers une alimentation de lait artificiel amenuisait les réponses liées au stress et stimulait leur réponse immunitaire. Ainsi aux effets délétères de l'absence de la mère, s'ajoutent ceux de la matrice nutritionnelle.

Gaudin (2015) a pu montrer que lorsque des agneaux de même âge sont élevés en groupe sans figure maternelle, ils ne développent pas de lien pour un congénère particulier contrairement aux agneaux maternés qui montrent, en plus de l'attachement à la mère, des préférences d'interactions avec certains congénères de même âge. Cela se traduit dans un test de choix entre agneaux familiers et étrangers, par une préférence pour des individus familiers chez les agneaux maternés, et non chez ceux élevés en allaitement artificiel. Ces derniers ne semblent donc pas développer de reconnaissance de groupe, suggérant que c'est grâce à leur mère que les agneaux s'ouvrent à leur univers social.

Lorsque les agneaux sont élevés par paires avec un congénère de même âge, un lien se développe tout de même entre eux, mais il semble différer de l'attachement notamment par le fait que l'agneau, contrairement à la mère, n'offre pas une base de sécurité propice à l'exploration, caractéristique clé de l'attachement selon Ainsworth (1989). Les agneaux élevés avec un objet inanimé (ballon de 80 cm de diamètre) ne partagent qu'un lien lâche pour cette figure, contrairement à ce qui avait été affirmé dans les années 1960 par Cairns (1966). En fait, les agneaux font très bien la distinction entre objets animés (brebis, agneau) et inanimés (ballon), les premiers étant bien plus attrayants. Dans le cas des agneaux élevés avec un ballon, une préférence se développe bien pour cet objet familier par rapport à un objet nouveau, mais celle-ci ne reflète qu'une attirance vers la familiarité, le ballon semblant être traité comme tout autre objet appartenant à l'environnement d'élevage.

3.2 / Effets physiologiques et neurobiologiques

D'un point de vu neurophysiologique, les agneaux nouveau-nés élevés en allaitement artificiel ont une cortisolémie plus élevés à l'âge de 24 heures que ceux laissés avec leur mère, une différence qui s'estompe par la suite (Gaudin 2015). Ils ont aussi des taux d'OT élevés à cinq jours, reflétant également un état de stress néonatal. Les agneaux élevés avec un ballon montrent une altération encore plus durable de la sécrétion d'OT périphérique que ceux qui sont en paire avec un congénère de même âge. Une réponse exacerbée de l'axe corticotrope a été également observée par Napolitano *et al* (1995) chez des agneaux séparés de leur mère à l'âge de deux jours (classiquement réalisé en allaitement artificiel) par rapport à des agneaux séparés à 15 ou 28 jours, montrant la plus grande sensibilité des nouveau-nés à la séparation.

Au niveau du système nerveux central, les agneaux élevés sans leur mère ont à 21 jours un nombre moins élevé de neurones contenant du CRF et un nombre plus élevé de neurones à OT dans le NPV que ceux qui sont laissés avec leur mère. Ceci reflèterait l'aspect perturbant de l'allaitement artificiel, mais aussi les capacités d'adaptation des agneaux à ce contexte qui mènerait par la suite à une réduction de la production et/ou de la sécrétion de CRF et une augmentation concomitante de l'OT. L'activation du système ocytocinergique minimiserait les effets délétères du CRF en réduisant sa production comme cela a été montré chez le rat dans d'autres situations de stress (Zheng *et al* 2010, Babygirija *et al* 2012). Ainsi, si la mise en allaitement artificiel conduit à des altérations comportementales et neuroendocrinologiques, des mécanismes d'adaptation se mettent en place pour offrir à l'agneau la possibilité de surmonter, avec plus ou moins de succès, cette situation de stress.

La possibilité récente d'examiner le cerveau des agneaux de manière répétée (à l'âge de 7, 30, 60 et 120 jours) à l'aide de l'imagerie par résonnance magnétique (IRM), permet de révéler que les cerveaux des agneaux maternés et de ceux élevés en allaitement artificiel suivent une maturation divergente (Haslin 2015). La comparaison fait apparaître des différences dans la structuration de l'amygdale, de l'hippocampe et de l'épaisseur de la substance blanche. L'interprétation est pour l'instant difficile, mais il semble que les agneaux en allaitement artificiel présentent une myélinisation retardée des fibres blanches (chiasma optique par exemple). Les effets bénéfiques de l'allaitement maternel ont souvent été décrits chez le bébé humain (Reynolds 2001) mettant en avant l'importance des acides gras polyinsaturés dans le développement cérébral. Une étude récente réalisée par IRM chez l'enfant montre que les nourrissons qui ont été uniquement allaités au sein au cours de leurs trois premiers mois présentent un développement de la substance blanche supérieur à ceux nourris au biberon (Deoni *et al* 2013). Des différences dans la microstructure de la substance blanche sont également observées dans des zones cérébrales impliquées dans les fonctions exécutives et socio-émotionnelles ainsi que dans le développement du langage. Que l'allaitement maternel participe favorablement au développement neurocomportemental a été souvent suspecté chez l'enfant mais jamais prouvé expérimentalement (Reynolds 2001), la randomisation expérimentale ne pouvant en aucun cas être réalisée chez l'espèce humaine pour des raisons éthiques indiscutables. De telles questions pourraient être traitées chez l'agneau, et certains résultats laissent à penser que l'allaitement artificiel entraîne des effets délétères au niveau émotionnel (Napolitano *et al* 2008). L'analyse de texture de l'hypophyse par IRM fait apparaître des différences importantes entre agneaux maternés et agneaux en allaitement artificiel dès l'âge d'une semaine (Chaillou *et al* 2016). Cette différence qui perdure à travers le temps est à corréler avec les perturbations neuroendocrinologiques observées par Gaudin (2015). Les propriétés particulières de la figure d'attachement maternelle, par les soins prodigués au jeune, et les propriétés du colostrum puis du lait à ne pas négliger, façonneraient le développement cérébral et participeraient ainsi à l'équilibre psychobiologique du jeune. Que ces retards de maturation soient limités au stade juvénile ou persistent jusqu'à l'âge adulte reste à découvrir.

4 / Construction de l'attachement à l'être humain

4.1 / Mise en place de la préférence pour le soigneur

Les animaux sont largement utilisés à des fins agronomiques dans les sociétés humaines, et la relation Homme-Animal s'est imposée comme une question de science dès les années 1970 avec les travaux fondateurs de Seabrook (1972). Cette relation a un fort impact sur le bien-être des animaux de ferme, leur

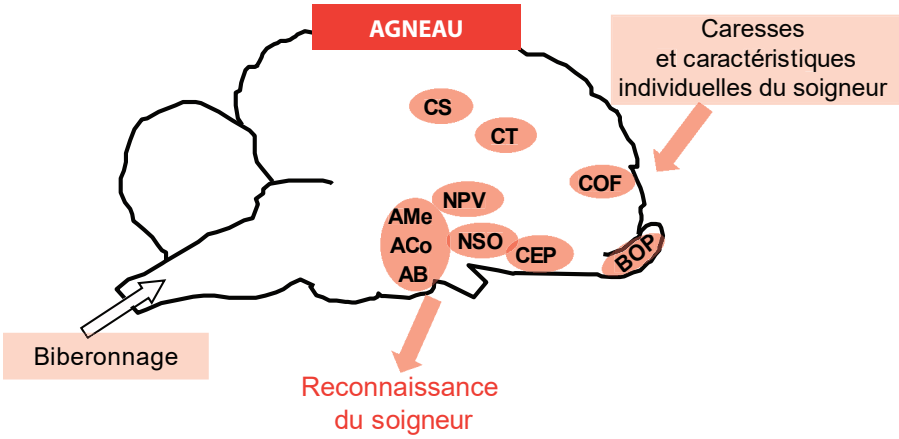
docilité et leur productivité et les premières études chez les ruminants ont longtemps porté sur les réactions de peur vis-à-vis de l'Homme (Hemsworth 2003, Hemsworth et Boivin 2011). L'affinité pour le soigneur apparaît alors comme un bon indicateur des relations positives que les animaux entretiennent avec lui. Elles se développent implicitement à travers des soins appropriés et reposent sur une reconnaissance individuelle du soigneur. Construire une relation chez les agneaux n'est aisément possible que lorsqu'ils sont élevés sans leur mère, cette dernière altérant profondément leur socialisation avec les humains (Boivin *et al* 2001, Boivin *et al* 2002). Ainsi, dans le jeune âge, l'être humain se substituerait à la mère.

Dès l'âge de trois jours, des agneaux élevés en allaitement artificiel affichent déjà une nette préférence pour leur soigneur par rapport à une personne étrangère (Boivin *et al* 2001). Non seulement ils recherchent leur présence, mais ils grimpent sur eux et expriment un comportement de jeu lorsqu'ils en sont encouragés gestuellement. Cette affinité pour le soigneur se consolide avec l'âge et à trois semaines, ils préfèrent leur soigneur familier face à une autre personne familière qui n'a pas prodigué de soins (Guesdon *et al* 2016). Le soigneur est également apaisant dans des situations stressantes comme l'isolement social qu'elles soient de courte durée (Boivin *et al* 2002, Guesdon *et al* 2016) ou de longue durée (Coulon *et al* 2013) ce qui suggère que le soigneur est perçu comme un substitut social. Les indices permettant la discrimination entre deux êtres humains ne sont pas connus mais la reconnaissance visuelle joue sans doute un rôle important, tout comme chez la brebis adulte (Kendrick 2008).

4.2 / Effets physiologiques et neurobiologiques des contacts humains

La construction d'une relation avec les humains repose sur deux éléments clés : l'alimentation et les contacts tactiles. Elle s'établit clairement si les agneaux sont biberonnés et caressés, l'absence de tout soin ne menant qu'à une faible motivation de la part des agneaux à interagir avec un humain. Dans certains cas, l'alimentation et les caresses ont des effets additifs par rapport à la seule action des caresses (Boivin *et al* 2000), mais ce n'est pas systématique (Tallet *et al* 2005, Tallet *et al* 2009). La façon dont les agneaux sont nourris par les humains (à l'aide d'un biberon, d'un seau équipé de tétines ou d'une tétine fixée sur une paroi murale) expliquerait la variabilité des réponses selon les études : les agneaux seraient plus sensibles à leur soigneur s'ils sont nourris d'une manière plus naturelle c'est-à-dire orientés vers l'humain. Il n'en reste pas moins, que les caresses seules sont suffisantes pour construire ce lien. À l'inverse de la relation mère-jeune, les mécanismes biologiques impliqués dans la construction de la relation avec le soigneur sont inconnus, seuls certains éléments concernant les effets des caresses sur le plan neurophysiologique commencent à être décrits. Caresser les agneaux entraîne une baisse de leur fréquence cardiaque et une posture de repos avec les oreilles pendantes suggérant que les caresses sont perçues positivement (Coulon *et al* 2015). Le système ocytocinergique serait également impliqué. À l'âge de quatre semaines des agneaux montrent une augmentation plasmatique de l'ocytocine de courte durée suite à une séance de caresses prodiguées par leur soigneur bien que la réponse présente une grande variabilité et ne soit pas systématique (Coulon *et al* 2013). La pression exercée par la main lors des caresses, la partie du corps touchée, la réceptivité même de l'agneau aux stimulations tactiles, voire la perception qu'il a de son soigneur, peuvent expliquer cette variabilité. Il reste néanmoins clair que nombre d'agneaux recherchent les caresses. Leur nature grégaire les incite vraisemblablement à maintenir de tels contacts, à l'image des individus rassurés d'être à proximité de leurs congénères.

Figure 3. *Représentation schématique des structures cérébrales activées chez l'agneau au cours d'interactions avec un soigneur humain impliquant des caresses ou pas.*



AB : noyau basal de l'amygdale ; ACo : noyau cortical de l'amygdale ; AMe : noyau médian de l'amygdale ; BOP : Bulbe Olfactif Principal ; CEP : Cortex EndoPyriforme ; COF : Cortex OrbitoFrontal ; CS : Cortex Somatosensoriel ; CT : Cortex Temporal ; NPV : Noyau ParaVentriculaire ; NSO : Noyau SupraOptique.

De manière surprenante, les approches neurobiologiques n'ont pas permis de montrer que les caresses entraînaient une activation cérébrale plus importante que la seule présence du soigneur. La situation expérimentale, qui repose sur l'isolement des agneaux de leurs congénères, montre toutefois que le nombre de neurones activés est plus élevé chez les individus rencontrant leur soigneur que chez ceux qui n'en n'ont pas l'occasion (Guesdon *et al* 2016). Cette activation concerne le cortex orbitofrontal et l'amygdale régulant l'expression des émotions et la reconnaissance sociale, le cortex somatosensoriel et le cortex temporal traitant en outre les sensorialités tactiles et visuelles, et aussi le bulbe olfactif et le cortex endopiriforme connus pour être impliqués dans la reconnaissance olfactive (figure 3). Si aucune activation spécifique liée à la présence du soigneur n'est détectée dans l'hypothalamus, le double-marquage des neurones du NPV révèle que les neurones ocytocinergiques sont davantage activés chez les agneaux rencontrant leur soigneur. Que les caresses n'aient pas induit de réponses neurobiologiques particulières est sans doute lié à la situation expérimentale puisque les agneaux étaient libres d'interagir avec la personne, que celle-ci ait eu pour instruction de les caresser ou non. En l'absence de caresse, les agneaux pouvaient flairer le corps de leur soigneur, mordiller ses vêtements, ou poser les pattes antérieures sur son corps. Ces activités étaient toutes indiscutablement sources de stimulations tactiles. L'activation neuronale liée à la reconnaissance sociale et la stimulation des voies sensorielles lors de ces interactions n'a pas par conséquent été accentuée par les caresses elles-mêmes.

Conclusion

Les premières interactions mère-jeune constituent le contexte idéal à l'établissement d'une relation préférentielle et les déterminismes de la mise en place

d'une reconnaissance réciproque présentent de grandes analogies entre les deux partenaires. D'une part, l'attraction mutuelle repose beaucoup sur les propriétés qualitatives d'un liquide particulier : le liquide amniotique pour la mère, le colostrum pour le nouveau-né. D'autre part, les informations d'origine viscérale s'observent chez tous deux, au travers de la stimulation vagino-cervicale chez la brebis, et gastro-intestinale chez l'agneau, ce qui implique la participation d'acteurs physiologiques périphériques. Sur le plan neurobiologique, les connaissances sont plus complètes chez la mère et une comparaison avec l'agneau est à l'heure actuelle difficile. Elles laissent néanmoins penser que les systèmes opioïdergique et ocytocinergique importent dans la mise en place d'une préférence pour l'un comme pour l'autre. Enfin, concernant les systèmes sensoriels impliqués dans la reconnaissance précoce, la principale différence réside dans le fait que l'olfaction est de première importance pour la mère, alors que ce sont les indices visuels et auditifs qui sont déterminants pour l'agneau. Mais la construction d'une image mentale multisensorielle est sans nul doute la règle pour tous deux.

La relation que l'agneau construit avec l'être humain est aussi intimement liée aux interactions positives qui lui sont prodigués. L'influence de l'alimentation à travers le biberonnage est importante, tout comme dans la relation mère-jeune, mais des stimulations non alimentaires telles que les caresses le sont également. Somme toute, les mécanismes participant à la relation Homme-Animal ne divergent pas fondamentalement de ceux décrits dans le cadre de la relation avec la mère, même si on ne sait quel rôle jouent les stimulations tactiles d'origine maternelle. Vu l'importance de la figure d'attachement pour le jeune, on comprend les perturbations psychobiologiques liées à la séparation précoce et abrupte lors de la mise en allaitement artificiel. Certes, le rôle du lait ne devrait pas être négligé, et si c'est au niveau de la sphère gastro-intestinale et du microbiote que l'on peut s'attendre à voir des conséquences importantes, les données actuelles concernant l'influence du microbiote sur le cerveau mériteraient de s'y pencher. Côté maternel, si les mécanismes liés à la construction de la maternité sont bien décrits, à l'inverse on ne sait rien de ce que peut représenter pour la mère, la perte soudaine de son petit.

Références

Ainsworth D.S., 1989. Attachment beyond infancy. Am. Psychol., 44, 709-716.

Alexander G.D. Stevens, Bradley L.R., 1983. Washing lambs and confinement as aids to fostering. Appl. Anim. Ethol., 10, 251-261.

Babygirija R., Bülbül M., Yoshimoto S., Ludwig K., Takahashi T., 2012. Central and peripheral release of oxytocin following chronic homotypic stress in rats. Auton. Neurosci., 167, 56-60.

Boivin X., Tournadre H., Le Neindre P., 2000. Hand-feeding and gentling influence early-weaned lambs' attachment responses to their stockperson. J. Anim. Sci., 78, 879-884.

Boivin X., Nowak R., Terraza Garcia A., 2001. The presence of the dam affects the efficiency of gentling and feeding on the early establishment of the stockperson–lamb relationship. Appl. Anim. Behav. Sci., 72, 89-103.

Boivin X., Boissy A., Nowak R., Henry C., Tournadre H., Le Neindre P., 2002. Maternal presence limits the effects of early bottle feeding and petting on lambs' socialisation to the stockperson. Appl. Anim. Behav. Sci., 77, 311-328.

Brus M., Keller M., Levy F., 2013a. Temporal features of adult neurogenesis: differences and similarities across mammalian species. Front. Neurosci., 7, 1-9.

Brus M., Meurisse M., Gheusi G., Keller M., Lledo P., Levy F., 2013b. Dynamics of olfactory and hippocampal neurogenesis in adult sheep. J. Comp. Neurol., 521, 169-188.

Brus M., Meurisse M., Keller M., Levy F., 2014. Interactions with the young down-regulate adult olfactory neurogenesis and enhance the maturation of olfactory neuroblasts in sheep mothers. Front. Behav. Neurosci., 8, 1-11.

Caba M., Poindron P., Krehbiel D., Lévy F., Romeyer A., Vénier G., 1995. Naltrexone delays the onset of maternal behavior in primiparous parturient ewes. Pharmacol. Biochem. Behav., 52, 743-748.

Cairns R.B., 1966. Attachment behavior of mammals. Psychol. Rev., 73, 409-426.

Chaillou E., Barantin L., Andersson F., Filipiak I., Delaplace R., Love S., Haslin E., Morisse M., Lévy F., Nowak R., 2016. Impact of early rearing experience on brain development in sheep infant. 10th Forum Fed. Europ. Neurosci. Soc., July 2-6, Copenhagen, Denmark, poster E004.

Coulon M., Nowak R., Andanson S., Ravel C., Marnet P.G., Boissy A., Boivin X., 2013. Human-lamb bonding: oxytocin, cortisol and behavioural responses of lambs to human contacts and social separation. Psychoneuroendocrinology, 38, 499-508.

Coulon M., Nowak R., Peyrat J., Chandèze H., Boissy A., Boivin X., 2015. Do lambs perceive regular human stroking as pleasant? Behavior and heart rate variability analyses. PLoS One, 10, 1-14

Da Costa A.P., Guevara-Guzman R.G., Ohkura S., Goode J. A., Kendrick K.M., 1996. The role of oxytocin release in the paraventricular nucleus in the control of maternal behaviour in the sheep. J. Neuroendocrinol., 8, 163-177.

Da Costa A.P., Broad K.D., Kendrick K.M., 1997. Olfactory memory and maternal behaviour-induced changes in c-fos and zif/268 mRNA expression in the sheep brain. Brain Res. Mol. Brain Res., 46, 63-76.

Deoni S.C.L., Dean III D.C., Piryatinsky I., O'Muircheartaigh J., Waskiewicza N., Lehman K., Han M., Dirks H., 2013. Breastfeeding and early white matter development: A cross-sectional study. NeuroImage, 82, 77-86.

Dwyer C.M., 2014. Maternal behaviour and lamb survival: from neuroendocrinology to practical application. Animal, 8, 102-112.

Dwyer C.M., Lawrence A.B., 2000. Effects of maternal genotype and behaviour on the behavioural development of their offspring in sheep. Behaviour, 137, 1629-1654.

Gaudin G., 2015. Attachement chez l'agneau : Approche comportementale, physiologique et neurobiologique. Thèse de l'université François Rabelais de Tours, France.

Gaudin G., Chaillou E., Cornilleau F., Moussu C., Boivin X., Nowak R., 2015. Daughters are more strongly attached to their mother than sons: a possible mechanism for early social segregation. Anim. Behav., 102, 33-43.

Goursaud A.P., Nowak R., 2000. 2-NAP, a peripheral CCK-A receptor antagonist, modulates the development of a preference for the mother by the newborn lamb. Pharmacol Biochem. Behav., 67, 603-611.

Guesdon V., Nowak R., Meurisse M., Boivin B., Cornilleau F., Chaillou E., Lévy F., 2016. Behavioral evidence of heterospecific bonding between the lamb and the caregiver and mapping of associated brain network. Psychoneuroendocrinology, 71, 159-169.

Guevara-Guzman R., Lévy F., Jean A., Nowak R., 2005. Electrophysiological responses of nucleus tractus solitarius neurons to CCK and gastric distension in newborn lambs. Cell Mol. Neurosci., 25, 393-406.

Haslin E., 2015. Impact de l'environnement précoce sur le développement cérébral de l'agneau. Étude par IRM de diffusion. Rapport de fin d'étude. École d'Ingénieur AgroSup Dijon, France.

Hemsworth P.H., 2003. Human-animal interactions in livestock production. Appl. Anim. Behav. Sci., 81, 185-198.

Hemsworth P.H., Boivin X., 2011. Human contact. In: Animal Welfare. Appleby M.C., Mench J.A., Olsson I.A.S., Hughes B.O. (Eds). CAB International, Oxon UK, 246-262.

Keller M., Meurisse M., Poindron P., Nowak R., Ferreira G., Shayit M., Levy F., 2003. Maternal experience influences the establishment of visual/auditory, but not olfactory recognition of the newborn lamb by ewes at parturition. Dev. Psychobiol., 43, 167-176.

Keller M., Meurisse M., Lévy F., 2004a. Mapping the neural substrates involved in maternal responsiveness and lamb olfactory memory in parturient ewes using Fos imaging. Behav. Neurosci., 118, 1274-1284.

Keller M., Perrin G., Meurisse M., Ferreira G., Lévy F., 2004b. Cortical and medial amygdala are both involved in the formation of olfactory offspring memory in sheep. Eur. J. Neurosci., 20, 3433-3441.

Keller M., Lévy L., Cornilleau F., Williams P.D., Nowak R., 2011. Oxytocin modulates the attachment of the newborn lamb to its mother. 15th Ann. Meet. Soc. Behav. Neuroendocrinol., Queretaro, Mexique.

Kendrick K.M., 2000. Oxytocin, motherhood and bonding. Exp. Physiol., 85, 111-124.

Kendrick K.M., 2008. Sheep senses, social cognition and capacity for consciousness. In: The Welfare of Sheep. Dwyer C.M. (Ed). Springer Science & Business, University of Queensland, Australia, 135-157.

Kendrick K.M., Keverne E.B., Baldwin B.A., Sharman D.F., 1986. Cerebrospinal fluid levels of acetylcholinesterase, monoamines and oxytocin during labour, parturition, vaginocervical stimulation, lamb separation and suckling in sheep. Neuroendocrinology, 44, 149-156.

Kendrick K.M., Keverne E.B., Baldwin B.A., 1987. Intracerebroventricular oxytocin stimulates maternal behaviour in the sheep. Neuroendocrinology, 46, 56-61.

Kendrick K.M., Lévy F., Keverne E.B., 1992. Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sheep. Science, 256, 833-836.

Kendrick K.M., Guevara-Guzman R., Zorrilla J., Hinton M.R., Broad K.D., Mimmack M., Ohkura S., 1997. Formation of olfactory memories mediated by nitric oxide. Nature, 388, 670-674.

Keverne E.B., Lévy F., Poindron P., Lindsay D.R., 1983. Vaginal stimulation: an important determinant of maternal bonding in sheep. Science, 219, 81-83.

Keverne E.B., Kendrick K.M., 1991. Morphine and corticotrophin-releasing factor potentiate maternal acceptance in multiparous ewes after vaginocervical stimulation. Brain Res., 540, 55-62.

Keverne E.B., Kendrick K.M., 1992. Oxytocin facilitation of maternal behavior in sheep. Ann. N.Y. Acad. Sci., 652, 83-101.

Krehbiel D., Poindron P., Lévy F., Prud'Homme M.J., 1987. Peridural anesthesia disturbs maternal behavior in primiparous and multiparous parturient ewes. Physiol. Behav., 40, 463-472.

Latham N.R., Mason G.J., 2008. Maternal deprivation and the development of stereotypic behaviour. Appl. Anim. Behav. Sci., 110, 84-108.

Lévy F., Poindron P., 1984. Influence du liquide amniotique sur la manifestation du comportement maternel chez la brebis parturiente. Biol. Behav., 9, 65-88.

Lévy F., Poindron P., 1987. The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behavior in experienced and non-experienced ewes. Anim. Behav., 35, 1188-1192.

Lévy F., Gervais R., Kindermann U., Orgeur P., Piketty V., 1990. Importance of beta-noradrenergic receptors in the olfactory bulb of sheep for recognition of lambs. Behav. Neurosci., 104, 464-469.

Lévy F., Kendrick K.M., Keverne E.B., Piketty V., Poindron P., 1992. Intracerebral oxytocin is important for the onset of maternal behavior in inexperienced ewes delivered under peridural anesthesia. Behav. Neurosci., 106, 427-432.

Lévy F., Guevara-Guzman R., Hinton M.R., Kendrick K.M., Keverne E.B., 1993. Effects of parturition and maternal experience on noradrenaline and acetylcholine release in the olfactory bulb of sheep. Behav. Neurosci., 107, 662-668.

Lévy F., Locatelli A., Piketty V., Tillet Y., Poindron P., 1995. Involvement of the main but not the accessory olfactory system in maternal behavior of primiparous and multiparous ewes. Physiol. Behav., 57, 97-104.

Lévy F., Keller M., Poindron P., 2004. Olfactory regulation of maternal behavior in mammals. Horm. Behav., 46, 284-302.

Lévy F., Keller M., Cornilleau F., Moussu C., Ferreira G., 2010. Vaginocervical stimulation of ewes induces the rapid formation of a new bond with an alien young without interfering with a previous bond. Dev. Psychobiol., 52, 537-544.

Maletınská J.M., Špinka M., 2001. Cross-suckling and nursing synchronisation in group housed lactating sows. Appl. Anim. Behav. Sci., 75, 17-32.

Molénat G., Thériez M., Aguer D., 1971. L'allaitement artificiel des agneaux. I. Détermination de l'âge minimal au sevrage pour la production d'agneaux de boucherie Ann. Zootech., 30, 339-352.

Napolitano F., Marino V., De Rosa G., 1995. Influence of artificial rearing on behavioral and immune response of lambs. Appl. Anim. Behav. Sci., 45, 245-253.

Napolitano F., De Rosa G., Sevi A., 2008. Welfare implications of artificial rearing and early weaning in sheep. Appl. Anim. Behav. Sci., 11, 58-72.

Nowak R., 1990. Mother and sibling discrimination at a distance by three- to seven-day-old lambs. Dev. Psychobiol., 23, 285-295.

Nowak R., 1991. Senses involved in discrimination of merino ewes at close contact and from a distance by their newborn lambs. Anim. Behav., 42, 357-366.

Nowak R., 2006. Suckling, milk and the development of preferences toward maternal cues by neonates: from early learning to filial attachment? Adv. Study Behav., 36, 1-58.

Nowak R., Poindron P., Putu I.G., 1989. Development of mother discrimination by single and multiple newborn lambs. Dev. Psychobiol., 22, 833-845.

Nowak R., Murphy T.M., Lindsay D.R., Alster P., Andersson R., Uvnas-Moberg K., 1997. Development of a preferential relationship with the mother by the newborn lamb: importance of the sucking activity. Physiol Behav., 62, 681-688.

Nowak R., Porter R.H., Lévy F., Orgeur P., Schaal B., 2000. Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. Rev. Reprod., 5, 153-163

Perrin G., Meurisse M., Levy F., 2007. Inactivation of the medial preoptic area or the bed nucleus of the stria terminalis differentially disrupts maternal behavior in sheep. Horm. Behav. 52, 461-473.

Poindron P., 1976. Mother-young relationships in intact or anosmic ewes at the time of suckling. Biol. Behav., 2, 161-177.

Poindron P., Le Neindre P., 1980. Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. Adv. Study Behav., 75-119.

Poindron, P., Le Neindre P., Lévy F., Keverne E.B., 1984. Les mécanismes physiologiques de l'acceptation du nouveau-né chez la brebis. Biol. Behav., 9, 65-88.

Poindron P., Nowak R., Lévy F., Porter R.H., Schaal B., 1993. Development of exclusive mother-young bonding in sheep and goats, In: Oxford Reviews of Reproductive Biology. Milligan S.R. (Ed). Oxford University Press, 15, 311-364.

Poindron P., Lévy F., Keller M., 2007. Maternal responsiveness and maternal selectivity in domestic sheep and goats: the two facets of maternal attachment. Dev. Psychobiol., 49, 54-70.

Porter R.H., Lévy F., Nowak R., Orgeur P., Schaal B., 1995. Lambs' individual odor signatures: mosaic hypothesis. In Advances in the Biosciences; Chemical Signals in Vertebrates VII. Apfelbach R., Müller-Schwarze D., Reutter K., Weiler E. (Eds). Pergamon Publ. 93, 233-238.

Reynolds A., 2001. Breastfeeding and brain development. Pediat. Clin. N. Am., 48, 159-171.

Romero T., Onishi K., Hasegawa T., 2016. The role of oxytocin on peaceful associations and sociality in mammals. Behaviour, 153, 1053-1071.

Romeyer A., Porter R.H., Poindron P., Orgeur P., Chesné P., Poulain N., 1993. Recognition of dizygotic and monozygotic twin lambs by ewes. Behaviour, 127, 119-139.

Seabrook M.F., 1972. A study of the influence of the cowman's personality and job satisafcation on milk yield of dairy cows. J. Agri. Labour Sci., 2, 49-93.

Sèbe F., Nowak R., Poindron P., Aubin T., 2007. Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. Dev. Psychobiol., 49, 375-386.

Sèbe F., Duboscq J., Aubin T., Poindron P., 2010. Early vocal recognition of mother by lambs: contribution of low- and high-frequency vocalization. Anim. Behav., 79, 1055-1066.

Shayit M., Nowak R., Keller M., Weller A., 2003. Establishment of a preference by the newborn lamb for its mother: the role of opioids. Behav. Neurosci., 117, 446-454.

Sevi A., Napolitano F., Casamassima D., Annicchiarico G., Quarantelli T., De Paola R., 1999. Effect of gradual transition from maternal to reconstituted milk on behavioural, endocrine

and immune responses of lambs. Appl. Anim. Behav. Sci., 64, 249-259.

Tallet C., Veissier I., Boivin X., 2005. Human contact and feeding as rewards for the lamb's affinity to their stockperson. Appl. Anim. Behav. Sci., 94, 59-73.

Tallet C., Veissier I., Boivin X., 2009. How does the method used to feed lambs modulate their affinity to their human caregiver? Appl. Anim. Behav. Sci., 119, 56-65.

Terrazas A., Nowak R., Serafin N., Ferreira G., Levy F., Poindron P., 2002. Twenty-four-hour-old lambs rely more on maternal behavior than on the learning of individual characteristics to discriminate between their own and an alien mother. Dev Psychobiol., 40, 408-418.

Val-Laillet D., Meurisse M., Tillet Y., Nowak R., 2004a Differential c-Fos expression in the newborn lamb nucleus tractus solitarius and area postrema following ingestion of colostrum or saline. Brain Res., 1028, 203-212.

Val-Laillet D., Simon M., Nowak R., 2004b. A full belly and colostrum: two major determinants of filial love. Dev. Psychobiol., 45, 163-173.

Val-Laillet D., Giraud S., Tallet C., Boivin X., Nowak R., 2006. Non nutritive sucking: one of the major determinants of filial love. Dev. Psychobiol., 48, 220-232.

Val-Laillet D., Meurisse M., Tillet Y., Nowak R., 2009. Behavioural and neurobiological effects of colostrum ingestion in the newborn lamb associated with filial bonding. Eur. J. Neurosci., 30, 639-650.

Vince M.A., 1993. Newborn lambs and their dams: the interaction that leads to sucking. Adv. Study Behav., 22, 239-268.

Vince M.A., Ward T.M., 1984. The responsiveness of newly born Clun Forest lambs to odour sources in the ewe. Behaviour, 89, 117-127.

Zheng, J., Babygirija, R., Bülbül, M., Cerjak, D., Ludwig, K., Takahashi, T., 2010. Hypothalamic oxytocin mediates adaptation mechanism against chronic stress in rats. Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol., 299, 946-953.

Résumé

Les ovins sont bien connus pour développer différentes formes d'attachement social. Le déclenchement de la motivation maternelle et le développement d'un lien mutuel entre la mère et son jeune sont sous l'influence combinée de stimulations hormonales et somato-sensorielles périphériques. Ces stimulations sont fournies par la parturition chez la mère et par les premiers épisodes de tétée chez le nouveau-né. Des changements neurophysiologiques profonds sont observés dans les bulbes olfactifs principaux de la brebis, alors qu'ils sont exposés à des odeurs d'agneau nouveau-né. L'activation de l'hypothalamus consécutive à la mise bas contribue à l'expression de la motivation maternelle et à la mémorisation des odeurs de l'agneau. L'hypothalamus et l'amygdale sont également activés chez le nouveau-né suite à l'ingestion de colostrum. L'ocytocine, un neuropeptide connu pour jouer un rôle clé dans les comportements prosociaux, facilite la construction de la relation mère-jeune. Lorsque des agneaux nouveau-nés sont séparés de leur mère pour être artificiellement nourris, une pratique agricole très commune, ils sont profondément affectés. Les réponses neuroendocrinologiques suggèrent que les agneaux sont dans une situation de détresse. Cependant, si un humain prend soin d'eux, une liaison interspécifique se met en place, facilitée par des contacts sociaux positifs dans lesquels l'allaitement au biberon ou les caresses jouent un rôle clé. De tels contacts activent le système ocytocinergique, comme cela est observé dans la construction du lien mère-jeune. Ainsi, dans des conditions d'élevage artificiel, l'être humain devient une figure d'attachement saillante qui se substitue à la mère et qui peut faciliter la gestion des agneaux.

Abstract

Diversity in sheep affiliative relationships under farming conditions: behavioural and neurobiological mechanisms

The sheep is well known to develop various forms of social attachment. The onset of maternal responsiveness and the development of the mutual mother-young bond are under the combined influence of hormonal and peripheral somatosensory stimulations. These stimuli are provided by parturition in the mother and by the first suckling episodes in the neonate. Following parturition, the main olfactory bulbs of the ewe undergo profound neurophysiological changes when exposed to offspring odours while activations in the hypothalamus contribute to maternal responsiveness and memorization of lamb odours. Similarly, in the neonate the hypothalamus and the amygdala respond to colostrum ingestion. Oxytocin, a neuropeptide known to play a key role in prosocial behaviours, facilitates mother-young bonding. When new-born lambs are separated from their mother to be artificially-fed, a very common farm practice, they are profoundly affected. Neuroendocrine responses suggest that lambs are in a situation of distress. However, should a human caregiver look after them, an interspecific bond is then facilitated by positive social contacts including bottle-feeding or stroking. These contacts activate the oxytocinergic system, like in the mother-young bonding process. Thus, under artificial rearing conditions, the human becomes a salient attachment figure who may facilitate the management of lambs on farms.

NOWAK R., CHAILLOU E., GAUDIN S., GUESDON V., LÉVY F., 2016. Diversité des relations affiliatives chez les ovins en situation d'élevage : mécanismes comportementaux et neurobiologiques. In : Neurobiologie des fonctions et des comportements. Chaillou E., Tillet Y., Baumont R. (Eds). Dossier, INRA Prod. Anim., 29, 267-278.