



Etude des processus cognitifs impliqués dans la différenciation des émotions chez l'agneau (*Ovis aries*)

Lara Désiré

► To cite this version:

Lara Désiré. Etude des processus cognitifs impliqués dans la différenciation des émotions chez l'agneau (*Ovis aries*). Sciences du Vivant [q-bio]. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand, 2004. Français. NNT : 2004CLF21498 . tel-02005145v2

HAL Id: tel-02005145

<https://hal.science/tel-02005145v2>

Submitted on 3 Feb 2019

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.

UNIVERSITE BLAISE PASCAL

N° D.U.1498

UNIVERSITE D'Auvergne

ANNEE 2004

**ECOLE DOCTORALE
DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE**
N° d'ordre 400

THESE

Présentée à l'Université Blaise-Pascal
pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

(SPECIALITE : ETHOLOGIE COGNITIVE)

soutenue le 15 avril 2004

LARA DESIRE DIT GOSSET

**ETUDE DES PROCESSUS COGNITIFS
IMPLIQUES DANS LA DIFFERENCIATION DES EMOTIONS
CHEZ L'AGNEAU (*Ovis aries*)**

Directeurs de thèse : Alain Boissy et Isabelle Veissier

Membres :	P. Niedenthal	DR	CNRS Université Blaise Pascal Clermont-Ferrand
	K. Scherer	Prof.	Université de Genève
	I. Veissier	DR	INRA Centre de Clermont-Ferrand Theix
	A. Boissy	CR	INRA Centre de Clermont-Ferrand Theix
Rapporteurs :	C. Belzung	Prof.	Université de Tours
	R. Dantzer	DR	INRA CNRS Université de Bordeaux

Laboratoire d'accueil

Equipe Adaptation et Comportements Sociaux
Unité de Recherches sur les Herbivores
INRA Centre de Clermont-Ferrand Theix
63122 Saint-Genès-Champanelle



REMERCIEMENTS

Parmi les personnes qui ont contribué à alimenter mes travaux et ma réflexion de façon constante et fructueuse, je tiens à remercier Alain Boissy et Isabelle Veissier à qui je témoigne toute ma reconnaissance pour la possibilité qui m'a été offerte de réaliser ce projet. Je les remercie doublement pour leur confiance, leur disponibilité, leur soutien, leurs précieux conseils et leurs encouragements.

Je tiens à mentionner tout particulièrement pour leur collaboration Eric Delval, Gilles Toporenko, Stéphane Andanson qui n'ont ménagé aucun effort pour mettre à ma disposition les moyens techniques essentiels à la réalisation de cette thèse et toujours avec le sourire. Leur implication et la qualité de leur travail ont été très appréciées.

Je remercie également Gérard Després pour ses conseils, son regard dévoué sur mon travail et ses perspectives et aussi Xavier Boivin et Pierre Le Neindre pour l'intérêt qu'ils ont porté à ce travail.

Mes remerciements vont également à Hervé Tournadre, Bernard Mallet, Pierre Amblard, Mickaël Bernard, Pascal Payard, Christine Ravel, Jean Teuma mais aussi Thierry Vimal, Bruno Carlier, Joël Ferreira, Jean-Pierre Chaise qui ont su répondre à mes demandes lors de la réalisation des expériences et qui par leur implication ont facilité la réalisation de ce travail.

Je tiens à remercier Klaus Scherer et l'ensemble de son équipe pour l'accueil qui m'a été réservé lors de mon séjour de 3 mois au sein de l'équipe de Psychologie des Emotions à l'Université de Genève. Ce séjour a grandement facilité mon immersion dans le monde des émotions.

Je remercie Hans Erhard, Delphine Montigny, Amandine Dionnet et Ivan Dimitrinov dont le savoir-faire, chacun dans leur domaine, me permet aujourd'hui de présenter ce travail.

Un mot tout spécial pour les collègues que j'ai côtoyés durant ces 3 ans et demi, Céline, Luc, Grégory, Sandra, Joop, Satu, Sabine. Je tiens à remercier Jean-Baptiste Coulon, directeur de l'Unité de Recherches sur les Herbivores pour m'avoir acceptée au sein de son unité. Mes remerciements vont également à Madeleine, Maryse, Claudine, Gilbert, Hervé ainsi qu'à l'ensemble du personnel de l'URH.

Merci à Paula Niedenthal, Klaus Scherer, Catherine Belzung et Robert Dantzer pour avoir accepté de juger ce travail. Je désire également manifester ma gratitude à Claude Baudoin et Bertrand Deputte pour leur participation au comité de thèse. Merci aux Professeurs Dastugue et Picard de l'Ecole Doctorale Sciences de la Vie et de la Santé ainsi qu'à Mme Passemard pour le temps passé à clarifier mes démarches administratives.

Je suis reconnaissante au Département Elevage et Nutrition des Animaux ainsi qu'à la Région Auvergne pour avoir financé ce travail. Je tiens à souligner que l'Auvergne m'a agréablement surprise et qu'il a fait bon y vivre au cours de ces trois années.

Enfin je remercie papa, maman et Katia, pour m'avoir toujours soutenue et encouragée et pour avoir fait en sorte que mes rêves se réalisent. Je remercie aussi mes grand-parents, Danielle, Henri, Alain, Yvette, Henriette, Cécile la 'chti, Lucie, Cécile, Frank, Yannick, Marie et sa « gang », Marion et Pierre, Simon et Stéph, Nicolas, Chi-Sang et Cùc pour avoir accepté les semaines sans nouvelles, pour m'avoir distraite et pour s'être toujours inquiété d'un « alors, et tes moutons, ils vont bien ??? » et surtout Fred pour les kilomètres de train, les heures de téléphone, les week-ends à la bergerie et pour s'être soucié de maintenir la bulle !

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	i
SOMMAIRE	iii
INTRODUCTION GENERALE	1
1. <i>La notion de bien-être animal</i>	4
2. <i>L'existence des émotions chez l'animal</i>	5
3. <i>Les représentations mentales chez l'animal</i>	6
4. <i>Les théories des émotions en psychologie</i>	8
5. <i>La pertinence de l'approche cognitive pour étudier les émotions chez les animaux</i>	9
<i>Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology</i>	11
OBJECTIFS DE LA THESE	35
RAPPORT DES TRAVAUX	
Chapitre 1 - Mesures des expressions physiologiques et motrices induites par l'évaluation	41
1. <i>Mesures physiologiques</i>	44
1.1. Mesure de la réponse électrodermale	44
1.2. Mesure de la température cutanée	45
1.3. Mesure de l'activité respiratoire	45
1.4. Mesure de l'activité cardiaque et de sa variabilité	45
<i>Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes</i>	51
2. <i>Mesure des expressions motrices</i>	60
2.1. Expérience 1 - Identification des postures d'oreilles	61
	iii

2.2.	Expérience 2 – Validation des postures retenues	68
2.3.	Discussion	72
Chapitre 2 - Evaluation de la signification de l'événement : Critères de soudaineté, de non-familiarité et d'imprévisibilité		75
1.	<i>Objectifs</i>	77
2.	<i>Méthodes</i>	77
3.	<i>Résultats</i>	78
4.	<i>Conclusions</i>	78
<i>On the way to assess emotions in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability?</i>		81
Chapitre 3 - Evaluation de l'implication de l'événement par rapport aux buts : Critère de correspondance aux attentes. Evaluation de la possibilité de maîtrise de l'événement : Critère de contrôle		105
1.	<i>Objectifs</i>	107
2.	<i>Méthodes</i>	107
3.	<i>Résultats</i>	109
4.	<i>Conclusions</i>	109
<i>Do the discrepancy from expectations and the uncontrollability of an appetitive event induce emotional responses in lambs?</i>		111
Chapitre 4 - Combinaison de critères d'évaluation : Interactions entre la soudaineté et la non-familiarité de l'événement		139
1.	<i>Objectifs</i>	141
2.	<i>Méthodes</i>	141
3.	<i>Résultats</i>	142

4. <i>Conclusions</i>	143
<i>Appraisal process in sheep: synergic effect of suddenness and novelty on cardiac and behavioural responses</i>	145
DISCUSSION GENERALE	163
1. <i>Les critères d'évaluations accessibles chez l'agneau et leur implication dans les émotions</i>	167
2. <i>Pourquoi certains critères d'évaluation ne semblent-ils pas significatifs pour les agneaux et/ou pourquoi ne provoquent-ils pas de réponses émotionnelles</i>	171
2.1. <i>Limites des capacités de traitement de l'information de l'animal</i>	171
2.2. <i>Importance du signifiant des paradigmes pour l'animal</i>	172
2.3. <i>Limite des outils de mesure des expressions physiologiques et comportementales</i>	174
3. <i>Interaction entre critères d'évaluation</i>	177
4. <i>Adaptation du cadre conceptuel pour la poursuite de l'exploration des émotions dans le contexte du bien-être animal en élevage</i>	178
4.1. <i>Prise en compte de l'agrément de la situation</i>	180
4.2. <i>Prise en compte de la pertinence de la situation par rapport aux buts de l'animal</i>	180
5. <i>Perspectives</i>	182
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	189
LISTE DES PUBLICATIONS	199

INTRODUCTION GENERALE

La question du bien-être des animaux en élevage émane d'une demande sociale non seulement de la part des protecteurs des animaux mais également des consommateurs et des milieux professionnels de l'élevage. Ainsi, le Conseil de l'Europe a adopté une Convention pour la protection des animaux en élevage (Council of Europe, 1976). Concrètement, cela se traduit par une obligation pour l'Homme de s'assurer que les conditions d'élevage dans lesquelles sont maintenus les animaux, permettent d'assurer leur bien-être. L'existence des états mentaux chez les animaux est placée au centre de la question du bien-être animal. En effet, la demande sociale en matière de bien-être animal se fonde sur la conception que les animaux sont doués d'émotions, le bien-être de l'animal se caractérisant par la minimisation d'émotions négatives et la quête d'émotions positives. Par exemple, dans la Convention pour la protection des animaux en élevage, il est explicitement indiqué que les différentes pratiques d'élevage ne doivent pas induire de souffrance. Néanmoins, l'existence des émotions chez l'animal a un statut ambigu dans l'analyse scientifique tant du côté de la psychologie que de celui de la biologie. L'expérience subjective n'étant pas directement mesurable, l'analyse scientifique des émotions n'a été que très rarement abordée chez l'animal. Par conséquent, les émotions dont sont réellement capables les animaux demeurent méconnues. En outre, à côté des émotions négatives, telles que la peur ou la frustration, il est difficile d'ignorer l'existence d'une quête du plaisir chez l'animal quand on prétend s'intéresser à l'évaluation de sa qualité de vie.

L'objet de mon travail de thèse a été de développer une approche permettant l'identification du répertoire émotionnel des animaux d'élevage à partir d'une meilleure connaissance de leurs capacités cognitives. La première étape qui est une revue bibliographique, a consisté à développer un cadre conceptuel issu de la psychologie cognitive des émotions. Elle a donné lieu à une publication dans la revue *Behavioural Processes*.

Désiré, L., Boissy, A., & Veissier, I. (2002). *Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. Behavioural Processes, 60, 165-180.*

Le propos de cette revue bibliographique est de montrer qu'il est possible désormais d'envisager une approche objective des processus émotionnels chez l'animal d'élevage en tentant de les relier à ses capacités cognitives. Nous rappelons en introduction, les différentes définitions du bien-être animal en soulignant le rôle crucial que joue la perception et la représentation de l'environnement par les animaux. Les différents moyens d'appréciation du bien-être en élevage sont alors rapidement abordés pour remarquer que la plupart de ces moyens s'intéressent plus aux conséquences du bien-être qu'aux états mentaux *sensu stricto*. En effet, force est de constater que les connaissances concernant le répertoire émotionnel des différentes espèces d'animaux d'élevage demeurent dramatiquement réduites. Nous rapportons ensuite une série d'arguments en faveur de l'existence d'émotions chez l'animal. Par la suite, nous montrons à partir des connaissances actuelles que les animaux sont capables d'élaborer des représentations mentales, ce qui justifie de s'intéresser à leurs expériences subjectives. Forts de ces prérequis et après une présentation des différentes théories des émotions développées en psychologie, nous proposons un cadre conceptuel qui pose les bases pour une approche opérationnelle des émotions en éthologie appliquée. Enfin, l'opérationnalisation de ce cadre et les différents travaux engagés sont présentés.

1. La notion de bien-être animal

Contrairement aux objets traditionnels de la recherche agronomique, la notion de bien-être animal est difficile à cerner en termes d'objectifs scientifiques (Dantzer, 2001). Parmi les nombreuses définitions du bien-être qui existent, trois courants de pensée se distinguent. D'une part, le bien-être d'un animal correspond à un état d'harmonie entre l'individu et son environnement (Hughes, 1976). Cette définition implique que l'individu est motivé pour obtenir certains éléments de son milieu ou pour réaliser certains comportements. L'harmonie découle donc de la satisfaction de ces besoins. D'autre part, Broom (1986) considère que le bien-être d'un animal peut être décrit « en regard de ses efforts pour s'adapter à son environnement ». Cette adaptation se fait au travers de réponses comportementales et physiologiques qui permettent à l'individu de maintenir son homéostasie. Si l'adaptation demande peu d'efforts et de dépenses énergétiques, l'état de bien-être est satisfaisant. Par contre, si l'animal n'est pas capable de s'adapter ou si l'adaptation requiert des dépenses énergétiques au-delà des possibilités de l'individu, le bien-être n'est pas assuré. Enfin, Dawkins (1990) considère le bien-être comme l'absence de souffrance, la souffrance incluant des émotions désagréables telles que la peur, la douleur ou la frustration. Elle insiste sur le fait que le bien-être n'est pas seulement physique, il ne dépend pas seulement de l'absence de maladie ou de blessure, il est également mental. Cette définition fait ainsi explicitement référence au fait que l'évaluation du bien-être des animaux doit aussi prendre en compte les états mentaux des animaux. Duncan et Petherick (1991) vont encore plus loin en arguant que le bien-être dépend uniquement de la façon dont l'individu perçoit son environnement. Le bien-être de l'animal n'est pas dégradé si celui-ci ne perçoit pas une anomalie.

Veissier et al. (2000) ont proposé un modèle synthétique soulignant la complémentarité de ces différentes approches. Lorsque l'environnement satisfait tous les besoins des animaux, l'état d'harmonie est atteint. Si la situation n'est pas trop éloignée de l'état recherché, l'animal va s'ajuster au travers de réponses physiologiques et comportementales. Par contre, si la situation est très éloignée, l'animal peut éprouver des difficultés à s'adapter en raison de l'altération des fonctions biologiques, la perception de ces difficultés d'adaptation par l'individu lui-même le plaçant dans un état de souffrance. Cette conception synthétique du bien-être animal souligne les moyens nécessaires à l'objectivation du bien-être. D'une part, il est nécessaire de connaître les besoins des animaux. Ceci se fait au travers de l'étude des préférences des animaux. D'autre part, il est nécessaire d'évaluer les conséquences à plus ou moins long terme d'une situation demandant à l'individu de s'adapter. Ceci se fait au travers des mesures de l'inconfort qui reposent sur quatre critères : les réponses comportementales (modification des cycles circadiens, des activités et de la réactivité comportementale), les réponses physiologiques (activité du système nerveux autonome et de l'axe hypothalamo-hypophysaire), les critères de production (croissance, production laitière) et les critères sanitaires.

Comme le souligne Dawkins (2001), la plupart des travaux sur le bien-être animal se sont principalement employés à établir des catalogues d'indicateurs d'inconfort sans pour autant chercher à relier ces indicateurs à l'existence d'états émotionnels tant négatifs que positifs. Pourtant, il est primordial de connaître les états mentaux induits par les situations ne satisfaisant pas les besoins des animaux et nécessitant à ceux-ci de s'adapter au-delà de leurs capacités. Or, le répertoire émotionnel des différentes espèces d'élevage est actuellement méconnu. La possibilité que l'animal ressente une émotion est estimée *a posteriori* au travers des réponses comportementales observées. Par exemple, le terme de peur est utilisé pour qualifier la réponse d'un individu face à un événement dangereux (Boissy et Bouissou, 1995) ou pour décrire la tendance des animaux à ne pas approcher, voire éviter un objet. Cependant, les caractéristiques des situations à l'origine de ces émotions négatives ne sont pas clairement identifiées. De plus, l'existence d'émotions positives chez les animaux d'élevage n'est pas envisagée. Ainsi de manière paradoxale, bien que l'existence des états mentaux soit désormais reconnue comme centrale dans la définition du bien-être animal, nous ne disposons pas d'une approche consensuelle permettant d'identifier le répertoire émotionnel propre à chacune des espèces d'animaux d'élevage.

2. L'existence des émotions chez l'animal

Une émotion se définit par une réponse affective intense mais brève en réaction à un événement et se traduit par des changements corporels particuliers. Chaque émotion comprend à la fois une composante somato-motrice (une posture ou une activité), une composante autonome (la réponse viscérale et endocrinienne) et une composante subjective (le vécu émotionnel ou le sentiment éprouvé)

(Dantzer, 1994). La composante subjective qui correspond, au moins chez l'Homme, à la perception de l'émotion en relation avec la situation déclenchante, favorise une modulation ultérieure de la réponse émotionnelle.

Chez l'Homme, il est habituel d'obtenir des rapports verbaux sur les émotions. Par contre, chez les animaux qui sont démunis de langage verbal, les critères somato-moteurs et autonomes sont les seuls critères accessibles qui permettent d'une part d'inférer si l'animal perçoit la situation comme étant ou non chargée émotionnellement et d'autre part de définir la nature de l'émotion ressentie. L'existence d'une composante subjective chez l'animal est supportée par l'approche comparative qui rapporte une série d'analogies entre les manifestations émotionnelles chez l'Homme et les modifications comportementales et physiologiques relevées chez l'animal. Des situations déclenchantes semblables entraînent effectivement des réponses somato-motrices et viscérales similaires chez l'Homme et les animaux. Depuis les travaux de Darwin (1872/1998), on n'a de cesse de montrer la continuité phylogénétique et l'universalité des émotions. En outre, les circuits neuronaux qui sont à la base de l'expérience et de l'expression des émotions chez l'Homme, existent également chez l'animal. Il s'agit à la fois de structures nerveuses sous-corticales telles que le système limbique, l'hypothalamus et le tronc cérébral qui assurent la régulation du corps et la survie, et également de structures corticales telles que le lobe frontal et les aires somato-sensorielles où se projettent les signaux provenant du corps (pour revue : Gray, 1987 ; Damasio, 2001 ; LeDoux, 1996). Damasio (2001) insiste sur l'étroite interrelation qui existe entre ces structures sous-corticales et les structures corticales qui sous-tendent les phénomènes mentaux tels que les émotions.

3. Les représentations mentales chez l'animal

La capacité d'attribuer une valeur affective à des éléments de son environnement a été démontrée expérimentalement chez l'animal. Dès le début des années quarante, Crespi (1942) avait observé qu'en fonction de leur expérience passée des rats répondaient plus ou moins favorablement à une récompense donnée. Ces rats étaient entraînés à parcourir un couloir menant à une récompense. Dans une première phase, la quantité de récompense différait entre les groupes de rats : certains obtenaient 1 granulé d'aliment, d'autres obtenaient 16 granulés et d'autres encore, 256 granulés. Les rats récompensés par 256 granulés se déplaçaient plus rapidement que ceux recevant 16 granulés, lesquels se déplaçaient plus rapidement que les rats en recevant un seul. Dans une seconde phase, tous les rats obtenaient 16 granulés. Le classement était alors inversé : les rats passant de 256 à 16 granulés se déplaçaient plus lentement que les rats restant à 16 granulés, par contre les rats passant de 1 à 16 granulés se déplaçaient plus rapidement. Les animaux n'ont donc pas répondu uniquement par un réflexe conditionné (aller vers la zone de récompense). Ils ont attribué une valeur à la récompense puis comparé la valeur actuelle avec la valeur escomptée, cette valeur escomptée variant selon leur expérience passée (Flaherty, 1982; 1996b).

L'attribution de valeurs négatives à certains éléments de l'environnement est à l'origine des réponses de stress, lesquelles définissent l'ensemble des modifications plus ou moins non spécifiques de l'organisme face à une agression (Dantzer et Mormède, 1979). Ainsi, les réponses de stress ne dépendent pas directement de la situation à laquelle est exposé l'individu, mais plutôt de l'interprétation négative que celui-ci se fait de la situation : l'individu perçoit la situation comme stressante dès lors qu'elle ne permet pas de satisfaire ses propres attentes ou ses besoins (Lazarus, 1991). L'importance de la représentation mentale dans les réponses de stress des animaux a été tout d'abord démontrée chez les primates. Des singes privés de nourriture alors que leurs voisins sont alimentés normalement, ont des taux élevés de corticoïdes dans le plasma, signe d'une réaction de stress ; cette réaction disparaît dès lors qu'ils reçoivent des bouchons non nutritifs ou qu'ils sont isolés de leurs congénères alimentés (Mason, 1971). Dans ce cas, ce n'est pas tant l'absence de nourriture mais plutôt la perception d'une privation qui est à l'origine du stress. Des phénomènes similaires ont été rapportés chez les animaux d'élevage. Ainsi, des vaches ne réagissent pas de la même façon lorsqu'elles sont exposées à des variations progressives ou au contraire brusques de température. Lorsque la température ambiante augmente progressivement, le taux plasmatique de corticoïdes diminue, ce qui permet à l'animal de réduire sa propre production de chaleur (Figure 1 de l'article). En revanche lorsque la température augmente brusquement, il y d'abord une augmentation transitoire du taux de corticoïdes avant de retrouver la diminution observée précédemment (Johnson et Vanjonack, 1976). L'augmentation transitoire de corticoïdes est interprétée ici comme la réponse psychologique à la situation. Cette réponse n'est pas liée à la nature même de la situation (exposition à la chaleur) mais bien à son caractère soudain que l'animal perçoit comme une agression. Par conséquent, la notion de représentation mentale est centrale puisque le stress dépend de la perception que se fait l'animal de la situation aversive plutôt que de la situation elle-même.

L'existence d'états mentaux chez les animaux est confirmée par l'analogie entre les conséquences de stress répétés chez les animaux et les états dépressifs chez l'Homme. Ainsi, chez les patients dépressifs, le fonctionnement de l'axe corticotrope est modifié. L'action stimulante du CRF sur la libération d'ACTH par l'hypophyse est amoindrie, au contraire l'action stimulante de l'ACTH sur la libération de corticoïdes par les glandes surrénales est augmentée, et l'ensemble de l'axe corticotrope échappe au rétrocontrôle par les corticoïdes (Carroll et al., 1981 ; Modell et al., 1998 ; O'Toole, Chiapelli, et Rubin, 1998). De telles modifications du fonctionnement de l'axe corticotrope sont également observées chez les animaux. Par exemple, l'augmentation de la sensibilité à l'ACTH a été observée chez des veaux soumis à des changements fréquents de partenaires sociaux (Veissier et al., 2001 ; Figure 2 de l'article), et l'échappement aux corticoïdes a été observé chez des porcs soumis à de fortes densités sociales (Meunier-Salaun et al., 1987). La question des émotions chez les animaux a donc bien un fondement biologique puisqu'on observe dans des situations extrêmes des modifications

comportementales et physiologiques en faveur de l'existence d'expériences subjectives chez les animaux.

A l'heure actuelle, les diverses approches entreprises pour étudier les émotions chez les animaux d'élevage demeurent trop souvent parcellaires et ne permettent pas de généraliser la connaissance sur les capacités émotionnelles de ces animaux. En outre, les mesures effectuées s'opèrent généralement à partir d'une échelle linéaire sur laquelle l'animal est jugé plus ou moins réactif sans pour autant que la réaction émotionnelle soit qualitativement définie (Boissy, 1998). Aussi, il est impératif de dégager une approche qui se donne véritablement les moyens d'étudier de manière objective les émotions chez les animaux d'élevage.

4. Les théories des émotions en psychologie

Les psychologues ont reconnu la variété des émotions et ont proposé plusieurs classifications. Au début du siècle, l'opposition entre les « périphéralistes » avec James et les « centralistes » avec Cannon a relancé l'étude des émotions en psychologie humaine. Selon James (1884), l'activation physiologique est cruciale dans le processus émotionnel puisque l'émotion doit résulter de la perception des modifications physiologiques, théorie qui suppose l'existence d'une activation physiologique spécifique pour chaque émotion. Cannon (1927) s'est fortement opposé à cette idée et a proposé que la différenciation des émotions se fait au niveau du système nerveux central. Par la suite, Schachter et Singer (1962) ont mis l'accent sur l'interaction entre l'activation physiologique et la cognition dans le processus émotionnel : suite à la perception d'une activation physiologique, l'individu cherche une explication à cette activation en évaluant la situation à laquelle il est confronté, et c'est le résultat de cette évaluation qui permet la différenciation des émotions. Ce débat historique était essentiellement centré sur la séquence temporelle du processus émotionnel et sur l'importance ou non de l'activation physiologique dans la genèse de l'émotion. Actuellement, en plus des trois composantes qui sont généralement déclinées pour définir les processus émotionnels (le vécu subjectif, les réponses neurophysiologiques et les expressions motrices), deux autres composantes sont avancées : la tendance à l'action (Frijda, 1987) et l'évaluation cognitive (Ellsworth, 1991 ; Frijda, 1987 ; Lazarus, 1991 ; Scherer, 1987).

Les théories contemporaines des émotions varient suivant que l'on s'intéresse à la classification des émotions, aux composantes des émotions et enfin aux mécanismes déclenchants. Quatre grandes familles de théories peuvent ainsi être distinguées : les théories dimensionnelles, les théories des émotions discrètes, l'approche conceptuelle verbale et les théories de « l'appraisal ». Selon les théories dimensionnelles, chaque émotion est représentée dans un espace à deux dimensions, la valence (positif/négatif ou agréable/désagréable) et l'excitation (faible/forte), qui varient selon l'émotion indépendamment l'une de l'autre (Russell, 1980). Dans le cadre des théories sur les émotions discrètes, il existe un nombre limité d'émotions de base (ou fondamentales) qui sont pré-

programmées, et des émotions plus complexes qui sont déterminées par des interactions entre les émotions de base (Ekman, 1992 ; Izard, 1992 ; Tomkins, 1984). Les théories sur les émotions discrètes sont à l'origine de travaux de neuro-anatomie qui ont permis d'identifier des circuits neuronaux différenciés pour les émotions de base telles que la peur et/ou la colère, le désir et la détresse (Gray, 1990 ; Panksepp, 1982). L'approche conceptuelle verbale s'intéresse à la structure du champ sémantique des termes émotionnels et considère que celle-ci rend compte des processus psychologiques impliqués dans les émotions (pour revue, voir Scherer, 2000). Quant aux théories de l'appraisal, elles reposent sur l'idée que c'est l'évaluation cognitive de la situation selon plusieurs critères qui est à l'origine de l'émotion et de sa différenciation (pour revue, voir Scherer, 1999). La composante cognitive est reliée aux autres composantes de l'émotion (i.e. les réponses neurophysiologiques, les expressions motrices, le vécu subjectif et la tendance à l'action ou composante motivationnelle), et les résultats de l'évaluation cognitive influencent en permanence les autres composantes de l'émotion qui à leur tour agissent sur cette composante cognitive. Les théories de l'appraisal sont donc plus générales que les autres familles de théories puisqu'elles tiennent compte de l'ensemble des composantes pour comprendre l'émergence des émotions.

5. La pertinence de l'approche cognitive pour étudier les émotions chez les animaux

L'approche conceptuelle verbale n'a pas d'intérêt pour l'étude des émotions chez l'animal parce qu'elle repose entièrement sur l'étude des émotions à travers le langage. De même, les théories dimensionnelles s'intéressent uniquement à l'expérience subjective, composante inaccessible chez les animaux. Quant aux théories des émotions discrètes, elles ne font que catégoriser les émotions et ne renseignent pas sur les déclencheurs des émotions. Par contre, les théories basées sur l'évaluation cognitive semblent constituer un cadre pertinent pour développer une approche expérimentale des émotions chez l'animal.

Le cadre conceptuel retenu repose sur les théories de l'évaluation (dites de « l'appraisal »). Ces théories considèrent que l'émotion naît de l'évaluation faite par l'individu de la situation à laquelle il est confronté (Lazarus, 1991 ; pour une revue récente de ces théories, voir Roseman et Smith, 2001). Cette évaluation se ferait au travers de différents critères identifiés de manière plus ou moins précise selon les théories. Le modèle des « Processus Composants » développé par Scherer (2001) décrit précisément les critères impliqués dans l'évaluation de la situation. Pour cette raison, le cadre conceptuel a été développé à partir de cette théorie. Selon le modèle des Processus Composants, l'individu évaluerait la situation, à laquelle il fait face, au travers d'un nombre fixe de critères organisés en 4 grandes étapes (cf. Tableau 2 de l'article). La première étape concerne l'évaluation de la signification de l'événement. La seconde étape évalue l'implication de la situation par rapport aux buts et besoins de l'individu. La troisième étape concerne la possibilité de maîtrise (« coping ») de l'événement par l'individu. Finalement, la quatrième étape porte sur la signification de l'événement

par rapport aux normes propres à l'individu ou au groupe auquel il appartient. Scherer (1994b) a proposé que, au moins chez l'Homme, les émotions les plus courantes résultent d'une combinaison de critères dont l'occurrence est plus fréquente que d'autres combinaisons, d'où le terme d'émotions modales. La connaissance des critères d'évaluations accessibles aux animaux d'élevage permettrait d'étudier objectivement l'étendue de leur répertoire émotionnel. En effet, l'application de ce cadre théorique à l'animal permet de faire des hypothèses sur la composante subjective de l'émotion d'une part selon le processus d'évaluation défini en fonction de la pertinence que représente la situation déclenchante pour cet individu, et d'autre part selon les modifications des composantes motrices et physiologiques observées sur ce dernier. Pour y parvenir, il sera impératif d'élaborer, tout d'abord, des situations expérimentales se caractérisant chacune par un critère spécifique d'évaluation (nouveau, agrément intrinsèque...), et de mettre en relation, par la suite, chacun de ces critères avec des modifications physiologiques et motrices particulières. L'opérationnalisation du cadre conceptuel pour identifier les critères d'évaluation accessibles aux animaux d'élevage est présentée dans les objectifs de la thèse.

Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology

L. Désiré, A. Boissy and I. Veissier

INRA, Centre de Clermont-Ferrand-Theix, Unité de Recherche sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

©Behavioural Processes, 60(2): 165-180, 2002

ABSTRACT

One of the major topics of applied ethology is the welfare of animals reared by humans. Welfare can be defined as a state of harmony between an individual and its environment. Any marked deviation from this state, if perceived by the individual, results in a welfare deficit due to negative emotional experiences. In humans, verbal language helps to assess emotional experiences. In animals, only behavioural and physiological measurements help to detect emotions. However, how to interpret these responses in terms of emotional experiences remains an open question. The information on the cognitive abilities of farm animals, which are available but scattered, could help the understanding of their emotions. We propose a behavioural approach based on cognitive psychology: emotions can be investigated in farm animals in terms of the individual's appraisal of the situation. This evaluative process depends on a) the intrinsic characteristics of the eliciting event (suddenness, novelty, pleasantness), b) the degree of conflict of that event with the individual's needs or expectations, and c) the individual's coping possibilities offered by the environment. The result of such an evaluation determines the negative vs. positive emotions. We propose an analysis of the emotional repertoire of farm animals in terms of the relationship between the evaluative process of the event on the one hand and the behavioural and physiological responses on the other hand.

INTRODUCTION

Animal welfare is becoming a major topic in applied ethology. Applied ethology deals with behaviour of animals reared by humans. Humans, being responsible for the living conditions of the animals, have the duty to ensure minimal welfare standards. For example, the Council of Europe adopted a Convention for the protection of animals kept for farming purposes in 1976 (Council of Europe, ETS 87). The concern for animal welfare is strongly associated with the attribution of mental states to animals (Dawkins, 1990). Welfare is fulfilled when the animals do not feel any long lasting negative emotions and when they can experience positive emotions (Dawkins, 1983; Fraser, 1995). Nevertheless, what emotions exactly farm animals can feel is not clear.

Emotional responses are generally assessed by behavioural tests, which are often experimentally using events that animals can face in farming. For example, Hargreaves and Hutson (1990) studied the

emotional response of wethers in five routine handling treatments namely shearing, crutching, drenching, dipping and drafting. In such tests, the tendency of an animal to react more or less to negative events is called "emotionality" or "reactivity" or so-called "temperament" (Wolff et al., 1997; Boissy, 1998). Emotional states are used as *post-hoc* variables to try to understand the animal's reaction to the test. Words like "fear" or "frustration" are often used to describe what the animal experiences when faced with a new or sudden situation, or one associated beforehand with punishment (Gray, 1987). Hence, fear is highly adaptive, it prevents the animal from interacting with potentially dangerous elements. The term of frustration describes the emotional state arising when the animal fails to achieve some gratification where it is expected (LeDoux, 1995). Exposure to sudden stimuli, to the presence of a human or a novel object or environment are classically used to induce fear in order to study the effect of breed or rearing conditions on reactivity of animals from various species, such as sheep (Romeyer and Bouissou, 1992) and cattle (Boissy and Bouissou, 1995). In addition, preventing the access to a substrate that allows performance of highly motivated behaviour results in emotional responses, which are believed to express frustration. For instance, Mason et al. (2001) used the word "frustration" to explain the increased cortisol blood levels in minks denied the access to a pool where they used to swim. But in most other cases, tests are not set up to address the question of emotions of animals and no comparison between different emotional states can be made.

In behavioural tests, the measures are mainly based on "gross" behaviour: approach or avoidance of a stimulus, locomotion during a test, interaction with an object or a person are generally measured (e.g. Boissy et al., 2001). These might not allow us to distinguish between different emotions. For example, locomotor activity of sheep is increased in fear eliciting situations such as the presence of a novel object or in an open-field (Romeyer and Bouissou, 1992). However, locomotor activity is also enhanced in response to a sexually frustrating situation (Bishop et al., 1999). In humans, emotions can be distinguished via facial expressions even when the general behaviour of the person looks the same (Ekman and Friesen, 1971). Because the aim of most experiments related to emotions in farm animals were to characterize their "reactivity", such distinctions are not looked for.

Although it is claimed that farm animals are sentient creatures, it is paradoxical that there is no exact knowledge of what their subjective experiences are about. This gap in knowledge could result from a lack of a theoretical framework for the study of emotions in animals. Recent developments in human psychology could help us to overcome this problem. In this paper, we first present a series of arguments in favour of the existence of emotions in farm animals. On the basis of current knowledge, we show that these animals are able to build mental representations to support their subjective experiences. Then, after a brief presentation of the different theories of emotion developed in human psychology, we propose a framework for an approach of emotions in animals. This paper will focus on birds and mammals, which are used in farming, and which will be referred to as "farm animals".

EXISTENCE OF EMOTIONAL EXPERIENCES IN ANIMALS

An emotion is an intense but short-living affective response to an event (the duration of emotion is a much debated question but briefness seems widely accepted), and is materialised in specific body changes. An emotion is classically described through a behavioural component (a posture or an activity), an autonomic component (visceral and endocrine responses) and a subjective component (emotional experience or feeling) (for review see Dantzer, 1988). In addition, the subjective component, which corresponds at least in humans to the perception of the emotion in relation to the eliciting situation, leads to subsequent adjustment of the behavioural and autonomic response.

The existence of emotions in animals is a controversial issue both in psychology and biology. Rollin (1989) calls attention to the following paradox: scientists are shy of attributing mental states to animals, such as the ability to feel fear, anxiety or suffering, yet at the same time considerable experimental work is manifestly being done to stop pain or to relieve anxiety in animals. From an adaptation perspective the ability to perceive its own emotions enables an individual to detect and assess a discrepancy between its requirements and environmental conditions. In addition, the etymology of the word 'emotion' is 'movement outwards': the ability to express emotions enables an individual to give information to other individuals to help them to adjust their behaviour.

In humans, at least in adults, verbal reports of emotions can be obtained together with behavioural and physiological responses. In contrast, in animals, which lack verbal language, behavioural and physiological criteria are the only available means - as a body language - to determine whether the animal perceives a situation as emotionally relevant. Since the evolutionary theory of Darwin (1872), the phylogenetic continuity and universality of emotions have often been confirmed. There has been extensive research showing that the neural circuits that underpin experience and expression of emotions in humans exist in animals, too. These circuits include subcortical nervous structures such as the limbic system, the hypothalamus and the brain stem, which ensure regulation of the body and survival (for review see Gray, 1987; LeDoux, 1995), and also, at least in primates, cortical structures such as the frontal lobe and somatosensory areas where signals from the body are sent (for review see Damasio, 2001).

The existence of a subjective component in animals is supported by a series of analogies between emotional manifestations in humans and behavioural or physiological adaptations reported in animals (Wiepkema, 1987). Emotions are often supposed to be the reason why an animal approaches or rather avoids an eliciting situation (deCatanzaro, 1999). Rolls (2000) claims that animals which have the ability to anticipate or learn to obtain reinforcers, have emotions: negative emotions such as fear act as negative reinforcers in the sense that the animal learns to avoid an action if fear is the consequence of that action. For instance, fear is supposed to produce running and hiding in reaction to a perceived danger. However, at that stage, we cannot be sure that the reaction is based on an emotional

experience since some plants "approach" light by turning their branches, although they do not have a nervous system to feel emotions. Nevertheless, animals do not just react to existing challenges, they are also able to anticipate a challenge. For instance, Veissier et al. (1989) conditioned heifers to be frightened by a visual object by associating it with an aversive electric shock. Animals react as if they were able to compare their actual environment to some internal reference, being what they expect their environment to be (Wiepkema, 1987). As a matter of fact, stress responses, which have been defined as non-specific modifications of the body to an aggression do not depend directly on the situation to which the individual is exposed; but rather on the negative interpretation that the individual makes of the situation, specially when it is prevented from meeting its own expectancies or needs (Lazarus, 1991). The importance of mental representations in animals' responses to stress was first demonstrated in primates. Monkeys deprived of food while their neighbours are normally fed show high plasma corticoid levels, a sign of stress (Mason, 1971). This reaction disappears when they are fed non-nutritive pellets or when they are isolated from the normally fed controls. In this case, it is not so much the absence of food as the perception of a deprivation that causes the stress. Similar effects have been reported in farm animals. Cows do not react in the same way when they are exposed to gradual or to sudden temperature variations. When ambient temperature rises gradually, the plasma corticoid levels fall, enabling the animal to reduce its own heat production (Johnson and Vanjonack, 1975). However, when the ambient temperature rises suddenly, there is a transient rise in corticoid levels before the normal decreasing (Figure 1). The corticoid rise may be interpreted here as a psychological response to the situation. This psychological response is not linked to the nature of the situation (exposure to heat), but to its suddenness, which the animal probably perceives as an aggression (Dantzer and Mormède, 1979). The apparent "non-specificity" of stress response seems to come from the common emotion that underlies them (Mason, 1971).

Analogy between human depressive chronic states and the consequences of repeated stress in animals argues that animals experience emotional states that can have long term consequences. In depressive patients the function of the corticotropic axis is modified: more specifically the stimulating action of ACTH on corticoids release by the adrenal glands is increased, and the corticotropic axis escapes from the feedback control by corticoids (Carroll et al., 1981; Modell et al., 1998; O'Toole et al., 1998). Such modifications of the functioning of the corticotropic axis are also observed in farm animals exposed to a chronic stress. For example increased sensitivity to ACTH has been observed in calves subjected to frequent changes of their social partners (Veissier et al., 2001; Figure 2). Similarly, in pigs subjected to high social densities, the corticotropic axis escapes from the feedback control by corticoids (Meunier-Salaun et al., 1987).

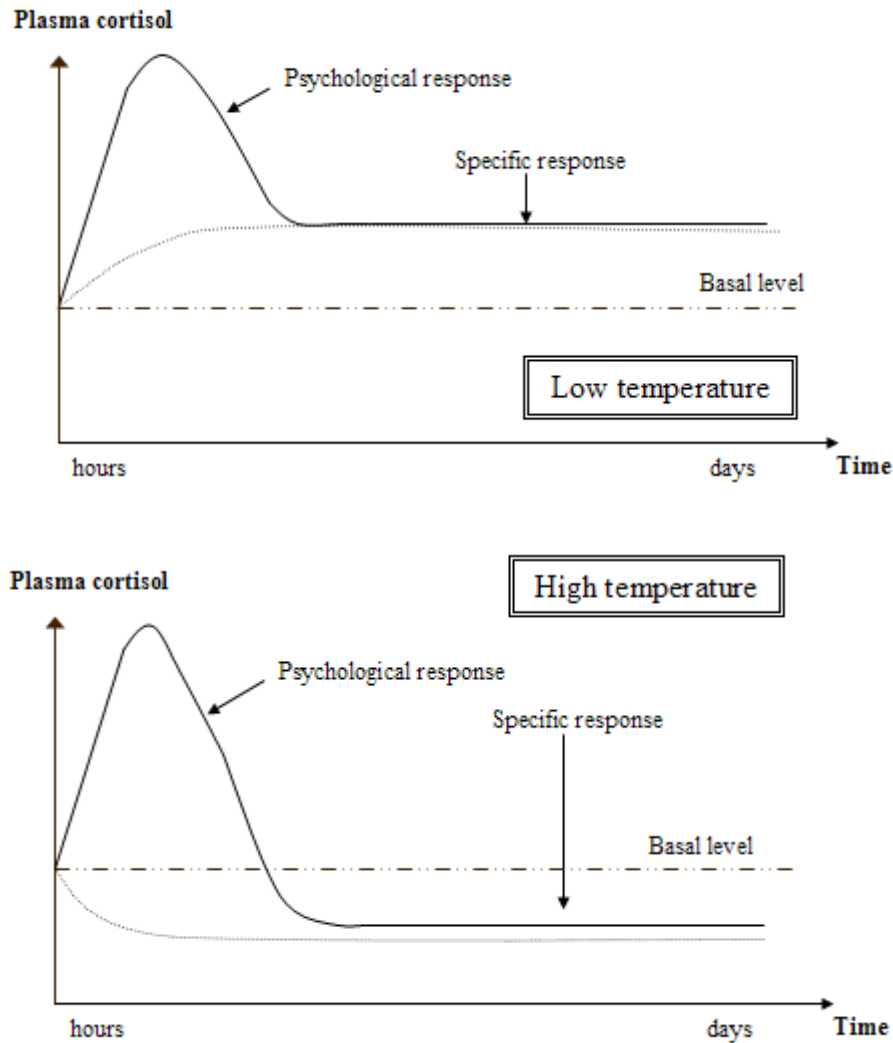


Figure 1: Evolution of plasma cortisol in cows that are individually exposed to an increase (upper histogram) or a decrease (lower histogram) of room temperature. Changes of temperature are either progressive (dotted line) or sudden (full line). When cows are exposed to a sudden change in the room temperature, an initial increase of the plasma cortisol is observed which is independent of the temperature the animal is exposed to. In the case of an exposition to a high temperature, the elevation of plasma cortisol does not serve a thermoregulatory mechanism since for thermoregulation, a decrease would be more adequate. It seems that the first response of the corticotropic axis to a strong stimulus is a psychological one (response to an acute change) and that the specific response (thermoregulation) occurs subsequently (from Johnson and Vanjonack, 1975; Dantzer and Mormède, 1979).

The question of emotions in animals does therefore seem to have a biological basis, because first, there are homologies between humans and animals in the nervous system and, second, there are analogies between humans and animals in behavioural and physiological modifications observed in emotion-eliciting situations, at least in extreme situations. However, little is known on what emotions animals can really feel. Traditionally, the analysis of emotions in animals has focused on negative emotions, most often fear, frustration, anger and aversion (deCatanzaro, 1999). These emotions are often

described using the same behavioural (flight, etc.) and physiological responses (activation of the corticotropic axis, or of the autonomic nervous system, etc.) making it difficult to distinguish them on the behavioural and physiological level. By contrast to laboratory animals, emotions of a positive nature, such as joy or pleasure, are seldom mentioned in farm animals. Very few tests use positive situations although it could help to improve handling as shown by Hutson (1985) who observed that food rewards may improve sheep handling. Just as flight, attack or behavioural inhibition elicited by a situation, are thought to result from fear, pursuit of a stimulus (approach, choice, etc.) is interpreted as a preference for a pleasant situation.

DIVERSITY OF APPROACHES OF EMOTION IN PSYCHOLOGY

Emotions have been extensively studied in psychology. A brief review of this wide research could help to clarify what emotion is and may be useful to develop further studies of animal emotions. The range of emotions experienced by humans was reported long ago, and several classifications have since been proposed. Around the beginning of the twentieth century the opposition between the "peripheralists" like James, and the "centralists" like Cannon rekindled interest in the study of emotions in human psychology. For James (1884), physiological activation was crucial in the emotional process, because the emotion had to result from the perception of physiological modifications, a theory that assumed the existence of a specific physiological activation for each emotion. Cannon (1927) was strongly opposed to this idea, and claimed that the differentiation of the emotions occurred in the central nervous system. Later, Schachter and Singer (1962) underlined the interaction between physiological activation and cognitive processing in emotions. It was believed that, after the perception of a physiological activation, the individual sought an explanation for that activation by evaluating the situation it was in, and the result of that evaluation differentiated the emotions. This historical debate was essentially centred on the time sequence of the emotional process and on how important the physiological activation was in the genesis of the emotion. Currently, in addition to the three components classically listed to define the emotional processes (subjective experience, neurophysiological response and motor expression) two further components have been suggested: action tendency (or motivation) (Fridja, 1987) and cognitive evaluation (Lazarus, 1991; Ellsworth, 1991; Fridja, 1987; Scherer, 1984a).

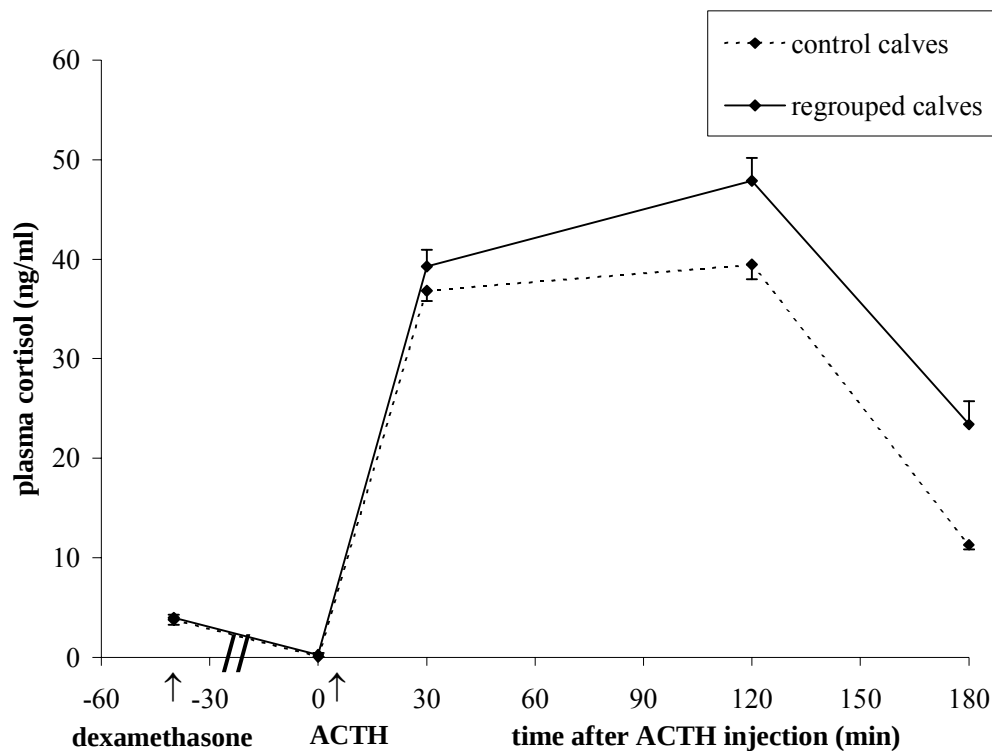


Figure 2: Response of the adrenal cortex to an injection of Dexamethasone and ACTH in calves that were either repeatedly changed of partner and of pen (regrouped animals $n=8$) or were maintained in stable pairs (controls $n=8$). The area under the curve, that represents the overall cortisol response to ACTH injection, is higher in regrouped animals than in controls (6.688 ng.min/mL vs. 5.508 ng.min/mL $F = 8.76$ $p < 0.01$). This higher sensitivity of the adrenals to ACTH may be explained, in this gregarious species, by chronic stress induced by the repeated loss of the partner and mixing with a new one. This modification is similar to the one observed in humans who suffer from depression. This homology gives support to the existence of negative experiences in calves that might, to a certain extent, be similar to those reported by depressive patients (from Veissier et al., 2001).

Contemporary approaches to emotions vary according to whether they emphasise the classification of the various emotions, the eliciting mechanisms, or the different components of the emotions. One approach based on the classification of emotions is the verbal conceptual approach. It focuses on the structure of the semantic field of emotional terms used and considers this structure as reflecting the psychological processes involved in the emotions (for review see Scherer, 2000). Obviously this approach is not helpful for the study of emotional processes in animals because it is entirely based on verbal language.

Dimensional approaches also propose a classification of emotions (Duffy, 1941; Russell, 1980; Schlosberg, 1954). Despite the variety of the models proposed (Table 1), two dimensions are generally

emphasised, namely valence (positive/negative or pleasant/unpleasant) and excitation (weak/strong), which vary independently of each other. These theories are based entirely on subjective experience, because they rely on the evaluation that subjects make of the pleasant or unpleasant character and degree of activation of the different emotions. Since the analysis is entirely based on verbal reports, again, it is difficult to see how this work could be transposed to animal studies. In addition, these theories do not address the question of the activators of emotions, and therefore do not allow emotion-inducing situations to be precisely characterised.

Table 1: Comparison of the classification of emotions postulated by theorists of the emotions favouring dimensional models. They propose to classify emotions using one, two or three dimensions. The main agreement is on the dimensions of valence (positive/negative or pleasant/unpleasant) and excitation (weak/strong) (Duffy, 1941; Russell, 1980; Schlosberg, 1954).

Duffy (1941)	Schlosberg (1954)	Russell (1980)
	Pleasantness – Unpleasantness	Pleasure – Displeasure
	Attention – Rejection	
Energy level	Level of activation	Degree of arousal

Approaches that focus on eliciting mechanisms are essentially found in theories of discrete emotions. They group distinct approaches: circuit models (Gray, 1990; Panskepp, 1982) and basic emotion models (Tomkins, 1984; Ekman, 1992; Izard, 1992; Oatley and Johnson-Laird, 1987). Whichever the approach, these theories assume there is a limited number of pre-programmed basic (or fundamental) emotions, and that more complex emotions result from interactions among these basic emotions. Circuit models look at the neurone circuits that underpin the basic emotions such as fear, anger, desire and distress. These models are supported essentially by studies in laboratory animals. This is the case in particular for Panskepp's approach, which focuses on the activation of specific brain regions. This approach can help the study of emotions in animals if similar regions are found to be reactive in animals submitted to putative emotional situations. The basic emotion models assume the universality of emotions and rely essentially on facial expression and to a lesser extent on body posture and physiological responses (Ekman et al., 1983). Postures observed in actors who are asked to portray various emotions are used to assess the intensity and the quality of the emotion (Wallbott, 1998). Although at present no specific patterns of facial expression have been described in farm animals, it would be helpful to be able to link certain postures or physiological responses to clearly identified eliciting situations. However, the basic emotion models do not enable us to make this link, because they do not specify the activators of emotions.

Among the approaches that focus on the components of emotions, the appraisal theories are based on the idea that emotions evolve from the evaluation of the situation by the individual (Lazarus, 1991; Ellsworth, 1991; Fridja, 1987; Scherer, 1984a; for review, see: Scherer, 1999). The appraisal theories differ in the types of criteria that contribute to the evaluation. Though wide-ranging (Table 2), these

criteria can be grouped into four categories: (i) the characteristics intrinsic to the eliciting event such as novelty and pleasantness/unpleasantness, (ii) the significance of the event in terms of the individual's needs and goals, (iii) the ease with which the individual can influence or adapt to the outcome of the event, and (iv) the degree to which the event is compatible with social and personal standards. The result of the cognitive appraisal constantly influences the other components of the emotion (i.e. neurophysiological responses, motor expressions, subjective experience and motivation), which in turn act on this cognitive component (Figure 3). In fact, the appraisal theories encompass previous theories since they combine all components on which these theories were based.

Table 2: Comparison of the different appraisal criteria postulated by theorists of the emotions favouring appraisal processes (adapted from Scherer, 1999 and 2001). These theorists agree that an emotion involves evaluation of the situation according to a set of criteria. Yet, the criteria they proposed are not strictly identical.

Scherer (1984a, 2001)	Frijda (1987)	Ellsworth (1991)
<i>Relevance</i>		<i>Attentional activity</i>
Novelty	Change	
Suddenness		
Familiarity	Familiarity	
Predictability		
Intrinsic pleasantness	Valence	Pleasantness
Goal/Need relevance	Focality	Importance
<i>Implications</i>		
Cause: Agent	Intent/self-other	Human agency
Cause: Motive		
Outcome probability	Certainty	Certainty
Discrepancy from expectation	Presence	
Conduciveness	Open / closed	Perceived obstacle / anticipated effort
Urgency	Urgency	
<i>Coping potential</i>		
Control	Modifiability	Situational control
Power	Controllability	
Adjustment		
<i>Normative significance</i>		
Internal standards	Value relevance	Legitimacy
External standards		

Among the appraisal theories, the one developed by Scherer (2001) proposes a classification of evaluation criteria that elicit emotions and postulates the existence of a precise sequential organisation of these different evaluation criteria, termed as "stimulus evaluation checks" or SECs (Table 3). Scherer distributes the SECs according to four appraisal criteria, each corresponding to a type of information necessary for the individual to evaluate the situation. The first category of criteria is the relevance of the situation for the individual. The relevance of the situation is evaluated using three sub-checks: (i) the novelty of the stimulus, which breaks down into suddenness, familiarity and

predictability, (ii) the intrinsic pleasantness of the stimulus, and (iii) goal/need relevance, i.e. the importance of the stimulus for the individual's objectives or requirements. The second category of criteria evaluated concerns the implications and consequences of the situation relative to the individual's expectations. This comes down to determining the origin of the situation (cause, agent), the likely consequences of the situation (outcome probability), how much the situation deviates from the individual's expectations (discrepancy from expectation), and how prompt the response to the event has to be (urgency). The third category of criteria indicates how well the individual can control and adapt to the situation (coping potential). It includes whether or not the individual has the opportunity to control the event (control), and possibly to what extent the individual has the capacity to act on the situation (power). If the individual is unable or powerless to control the situation, the criterion then becomes how well the individual can adapt to the situation (adjustment). The fourth and last category of criteria concerns how the response fits the individual's standards (normative significance). These standards refer both to the individual's internal standards, or self-image, and to its group's external standards, or social standards. These four categories of criteria are set in a ranked sequence that can be repeated several times for a single evaluation process. Scherer postulates that some combinations of criteria occur more frequently than others, these combinations result in modal emotions which are often labelled with a subjective word (fear, anger...) (Table 3). This approach makes it possible to infer an animal's subjective component and to predict responses according to the evaluation process imposed by the eliciting situation.

THE RELEVANCE OF APPRAISAL THEORIES FOR THE STUDY OF ANIMALS' EMOTIONS

In this section, we propose an operational framework to analyse objectively the types of emotions that are accessible to animals. To this point, we focused on the appraisal processing that the animal may undertake in response to an eliciting situation. The framework that will be proposed finds its roots in the cognitive theories of emotions, especially the approach developed by Scherer (1984a, 2001). However, some points have to be discussed in the light of the information available on animals.

A first question concerns the types of criteria of evaluation, which may be used by animals in information processing. As we have seen before, Scherer proposes a sequential organisation of the criteria (Table 3). This sequence finds its roots in the sequential use of the checks made by the organism when it is confronted to an event, and also in the ontogenetic and the phylogenetic developments (Leventhal and Scherer, 1987). Within a species, as the organisms grow up, more and more checks are available and, for different species, simple organisms use fewer checks than more evolved ones. Various animal species may have sufficiently perceptive abilities to use the first three categories of criteria in the processing of information, that is relevance, implication and coping potential.

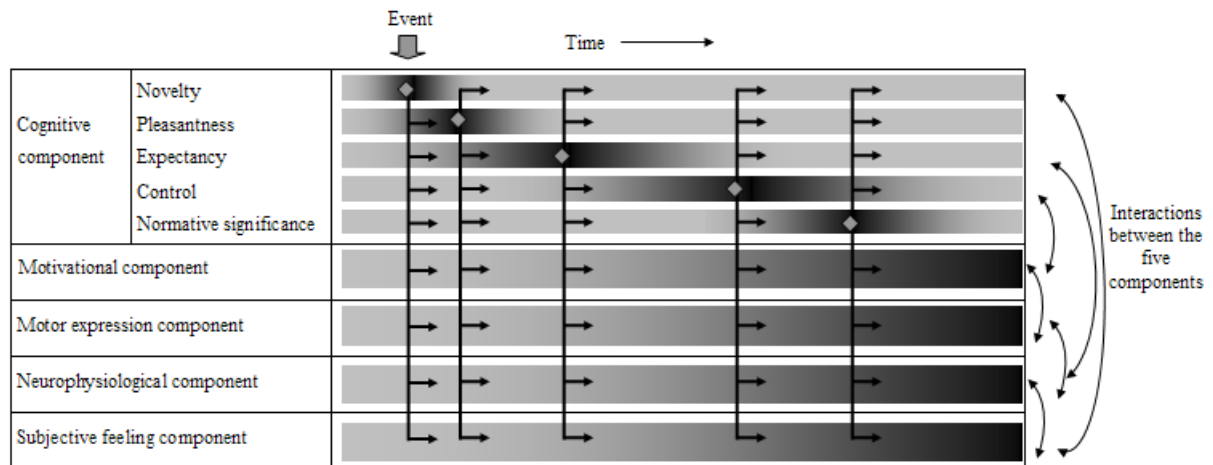


Figure 3: The component process model of emotions in human. This model illustrates the interactions between the five components of emotion: cognitive component, motivational component, motor expression component, neurophysiological component and subjective feeling component. It emphasises the sequential organisation of the Stimulus Evaluation Checks (SEC) and their parallel processing. It is assumed that the results of the evaluation are available at different time (♦). As Leventhal and Scherer (1987) noted, there are "three developmental aspects to the SEC process. 1. The sequential use of the checks as the organism evaluates specific, concrete events (a microgenetic level of analysis). 2. The use of an increasing number of checks and the increased differentiation and complexity of the checks as one moves up the evolutionary ladder (a phylogenetic analysis). 3. An increase in the complexity of each check over the life course of the individual (an ontogenetic level of analysis)" (from Scherer, 2001 and see Scherer, 1984b pp. 313 – 314 for more details on the developmental aspects).

Table 3: Predicted appraisal patterns for some modal emotions (adapted from Scherer, 2001). This table presents the predicted profiles of the criteria expected to produce the modal emotions cited according to Scherer. Modal emotions are the combinations of criteria, which occur more frequently and that are labelled with a subjective word in humans. Such a theoretical construct could help to infer the subjective state of animals according to the situation they are placed in. The criteria in bold characters are those that are most likely to be used by farm animals according to our knowledge on their cognitive abilities.

Criterion:	Predicted modal emotions:							
	Enjoyment / Happiness	Elation / Joy	Displeasure / Disgust	Sadness / Dejection	Despair	Anxiety	Fear	Rage / Hot Anger
<i>Relevance</i>								
Novelty								
Suddenness	low	high / medium	open	low	high	low	high	high
Familiarity	open (*)	open	low	low	very low	open	low	low
Predictability								
Intrinsic pleasantness	high	open	very low	open	open	open	low	open
Goal / Need relevance	medium	high	low	high	high	medium	high	high
<i>Implication</i>								
Cause : agent	open	open	open	open	other / nature	other / nature	other / nature	other
Cause : motive	intentional	chance / intentional	open	chance / negative	chance / negative	open	open	intentional
Outcome probability	very high	very high	very high	very high	very high	medium	high	very high
Discrepancy from expectation	consonant	open	open	open	dissonant	open	dissonant	dissonant
Conduciveness	conducive	very conducive	open	obstruct	obstruct	obstruct	obstruct	obstruct
Urgency	very low	low	medium	low	high	medium	very high	high
<i>Coping potential</i>								
Control	open	open	open	very low	very low	open	open	high
Power	open	open	open	very low	very low	low	very low	high
Adjustment	high	medium	open	medium	very low	medium	low	high
<i>Normative significance</i>								
Internal standards	open	open	open	open	open	open	open	open
External standards	open	open	open	open	open	open	open	low

(*) "open" means that different results of a particular criterion are compatible with the occurrence of the emotion or that the criterion is non-relevant for that emotion

Several examples exist of farm animals processing situation-defining information according to these criteria. Farm animals respond to novelty, suddenness and intrinsic pleasantness or aversiveness. When heifers are exposed to new situations, they respond by locomotor activity that decreases gradually with the repetition of the presentation (Boissy and Bouissou, 1995). We also observed that cattle are sensitive to sudden although not novel events as shown by heifers, which always step back when confronted to the opening of an umbrella even after repeated presentations (unpublished data). In addition, heifers spontaneously avoid a place impregnated with the odour of a carnivore, an ancestral predator (Terlouw et al., 1998), which suggest that they recognise the intrinsic repellent value of certain contextual cues (Figure 4).

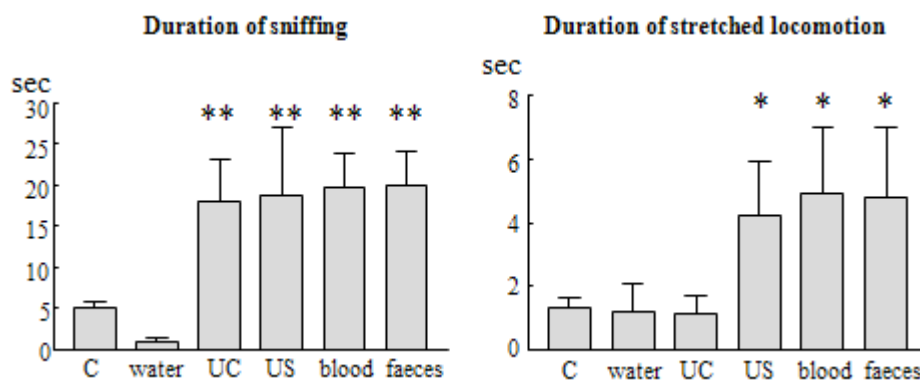


Figure 4: Duration of sniffing air (left histogram) and stretched locomotion (right histogram) recorded in heifers that are exposed to various biological odours (C = pre-treatment control tests; UC = urine from nonstressed conspecifics; US = urine from stressed conspecifics; blood from slaughtered conspecifics; faeces of carnivores). The statistics used are Friedman analysis over all days, Bars indicate SEMs *: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$. Sniffing is increased with the four odours. Stretched locomotion is increased only in the presence of urine from stressed conspecifics, blood and faeces. Sniffing air is the mere response to an odour whereas stretched locomotion is the response to an odour that indicates a potential danger. These results suggest that cattle attribute, to a certain extent, different meanings to the different odours (from Terlouw et al., 1998).

Concerning predictability, studies in rats showed that animals who can predict the occurrence of shocks present less gastric ulcers than animals that cannot predict (Weiss, 1972). Similarly, rats that cannot predict their introduction into an unfamiliar cage present an elevation in the level of corticosterone stronger than those that can predict (Muir and Pfister, 1985). To our knowledge, the only experiment concerning the effect of predictability in farm animals is the one by Carlstead (1986) who manipulated predictability of feeding in growing pigs and observed that low predictability of feeding affect growth and aggressive behaviour. Concerning the criteria of implication, the fact that animals have expectancies has been shown earlier in mammals, namely rats, by Crespi (1942) but it has been shown neither in fish nor poultry (Nicol, 1996). To our knowledge, the criteria of implication have never been studied in other farm animals and should be investigated. Concerning controllability, rats exposed to electric shocks present less gastric ulcers if they have the possibility to control this

situation by postponing or terminating the shocks compared to rats with no control (Weiss, 1972). However, experiments on farm animals that have directly addressed the criteria of controllability are sparse and not very conclusive. For instance, Jones and Nicol (1998) did not observe any effect of controllability of heat provision on behaviour of growing pigs. The last category of criteria proposed by Scherer, which concerns the individual's standards, might be available only in primate animals. However, farm animals, which are from gregarious species, are known to modulate their activities depending on their hierarchical position in the group (Bouissou et al., 2001). In addition, it has been clearly demonstrated that if the amount of vocalisations increases with the palatability of the food when a hen is present nearby, it decreases when another cock is present: hence, cocks seem able to modify the information they emit in relation to their partners (Marler et al., 1986). Such a modulation according to social context could result from ability in farm animals to refer to social standards, which could be the root for an evaluation of the normative significance in these species. Hence, there is now evidence that mammals and birds used in farming can use checks similar to those of humans. Indeed, predictability and controllability, which allow animals to have expectancies, are sometimes viewed as the most important features for the welfare of farm animals (Wiepkema, 1987).

The appraisal theory developed by Scherer seems to suggest fairly elaborate cognitive abilities and so may appear difficult to transpose to animals. However, Leventhal and Scherer (1987) consider that the process of appraisal can be ranked according three processing levels: the sensorimotor level, the schematic level, and the conceptual level (Table 4). At the sensorimotor level motor-expressive programs and innate mechanisms of brain activation triggered automatically by the stimulus carry out the processing. The schematic level implies the existence of patterns resulting from learning, but as above the operation of this level is automatic. Lastly, the conceptual level requires the use of conscious thought processes supported by memorised information. However, we now know that many animal species are able to acquire knowledge of their environment by their own actions and through the consequences of those actions, and to assign an affective value to that knowledge (Hall and Halliday, 1998; Vauclair, 1992). Thus, rats run faster to reach a feeding box when the quantity of food is increased with respect to their expectation (Crespi, 1942). Farm animals have long lasting memories and expectancies (for review see Nicol, 1996). For instance, lambs are able to learn to avoid harmful food (Provenza, 1995). Hence it seems that farm animals can process novelty and intrinsic pleasantness at the conceptual level. We cannot exclude that more elaborate checks (implication, coping potential) are processed up to this level but this is more speculative.

Table 4: Levels of processing for Stimulus Evaluation Criteria. The first level of processing implies the existence of innate sensory-motor programs and cerebral-activating systems, which are automatically stimulated. The second level of processing implies the development of schemata, which integrate sensory-motor processes with image-like prototypes of emotional situations; the stimulation of this level is also automatic. The third level of processing is a volitional one, it involves memories about emotions. White cells are for levels in each criterion that are most likely to be processed by farm animals given their cognitive abilities. In pale grey cells are the criteria that might exist in animals at the conceptual level. In dark grey cells are the criteria that are presumably not processed at the conceptual level by any animals used in farming (from Leventhal and Scherer, 1987).

	i. Relevance		ii. Implication	iii. Coping potential	iv. Normative significance
	Novelty	Pleasantness			
1) Sensory motor level	Sudden, intense stimulation	Innate preferences / aversions	Basic needs	Available energy	(Empathic adaption ?)
2) Schematic level	Familiarity: schemata matching	Learned preferences / aversions	Acquired needs, motives	Body schemata	Self / social schemata
3) Conceptual level	Expectations: cause / effect, probability estimates	Recalled, anticipated, or derived positive-negative evaluations	Conscious goals, plans	Problem solving ability	Self ideal, moral evaluation

Most of the elementary criteria mentioned by Scherer (1984a, 2001) are included in the behavioural tests to assess the emotional reactivity of farm animals. For instance, open-field tests include novelty, and exposure to a dog may be related to basic needs. However, no systematic study of the different criteria of appraisal on the same individuals exists which makes difficult the analysis of the relevance of this criteria. In addition, the physiological and behavioural responses associated to these elementary criteria have not been clearly identified although there is some evidence that fear-related responses differ from one context to another. For instance, Rogers et al. (1988) tested two strains of rats, selected for high or normal reactivity levels. The authors observed differences in locomotor activity between the two strains when tested in an open-field, consistent with the reactivity levels for which the animals were selected, whereas the opposite response were observed in another threatening situation. These threatening situations may well differ in a specific criterion of evaluation, which would explain the different behavioural responses. Hence, to understand which emotions arise, it is necessary to define situations according to how animals can process the information and to identify the specific behavioural or physiological responses according to this evaluation by the animal.

In order to demonstrate what types of emotions farm animals do feel, we propose to devise experimental situations with salient features according to specific criteria of appraisal (i.e. suddenness, novelty, predictability, intrinsic pleasantness, expectancies, control). In a first step, experimental eliciting situations where only one criterion of appraisal is dominant will be defined (accentuation of suddenness or novelty or predictability or pleasantness or expectancy or controllability). The motor and physiological responses (activation of the autonomic nervous system and of the corticotropic axis), which can be associated with the chosen criterion will be assessed. In a second step, since the

modal emotions are differentiated according to combinations of criteria, further experimental situations, which differ on at least two criteria at a time, will be defined. Different combinations can be studied, for example, novel and sudden versus novel and not sudden versus familiar and sudden versus familiar and not sudden (Figure 5). At the same time, the study of the physiological and motor responses requires both the use of neurophysiological measurement tools appropriate to the experimental situation and the animal model, and the development of accurate behavioural analysis methods. For instance, the monitoring of the activity of the autonomic nervous system is done essentially by heart rate and its variability (Berntson et al., 1993) although this measurement has its limitations when animals are active. Other physiological measures intensively used in the study of emotions in humans, such as respiration rate, skin temperature or electrodermal response should be investigated (for review of the different psychophysiological measures, see Stern et al., 2001). Refinement of the methods currently used in the study of farm animal behaviour will be necessary to analyse the fine postures that may indicate quality and intensity of emotions. To our knowledge, the only description of fine behaviour in farm animals is the one made in bull by Schloeth (1958) who described the implication of different postures of the head and the neck in social communication. Yet, this kind of approach should help us to distinct emotional states. Wemelsfelder and Lawrence (2001) who asked different groups of persons to judge the behaviour of pigs using their own subjective words, observed a strong similarity and repeatability in the judgements of the observers. It may be that subtle behaviours, as the ones described by Schloeth in bulls, are used by these persons to assess the "whole animal" behaviour. The study of what are the separate behavioural characteristics which are simultaneously used to score the "whole animal" behaviour may provide a guideline to choose fine behavioural patterns to be observed in order to differentiate the emotional states of animals.

Such an approach will allow first, to describe the situation the animals are confronted to in objective terms according to a significant set of evaluation criteria. Second, these criteria have to be linked to the behavioural and physiological patterns observed. We could thus obtain a specific pattern of physiological and behavioural responses associated to a particular combination of criteria for different animals. By analogy with the modal emotions associated to specific sets of criteria in humans, we could infer the subjective feeling experienced by the animal.

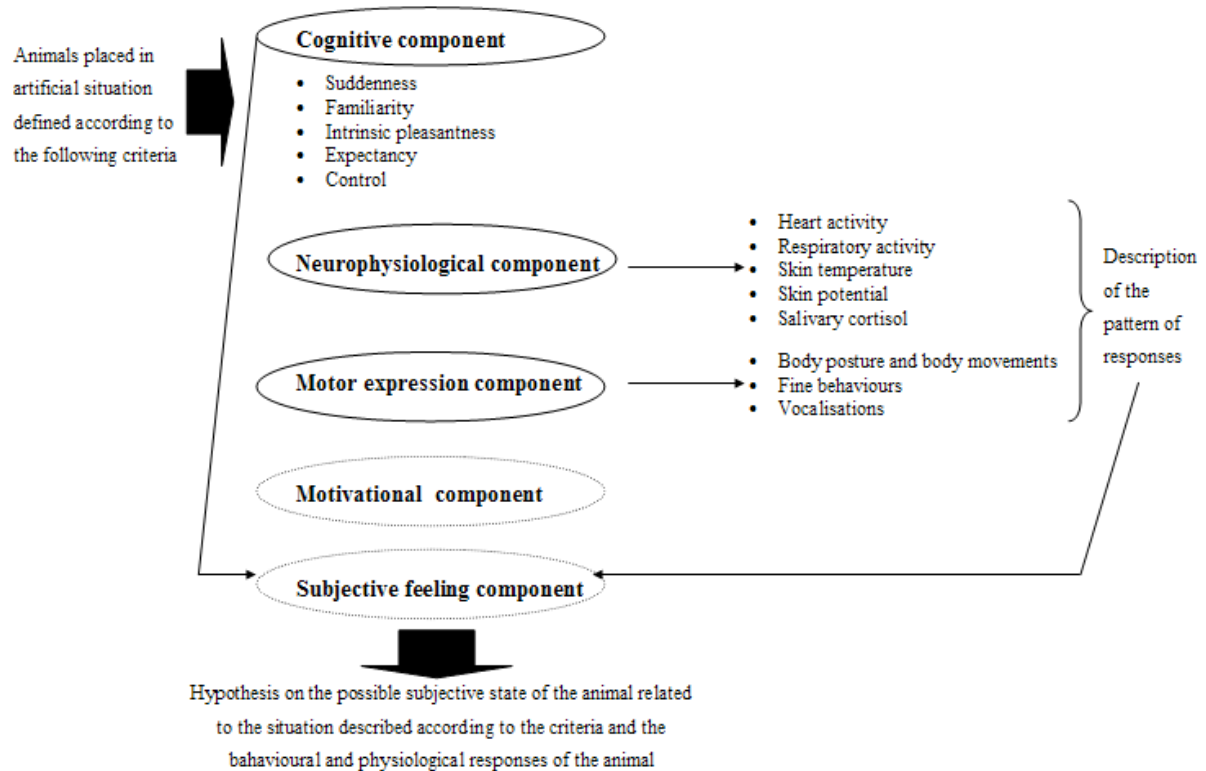


Figure 5: Conceptual framework for an objective study of emotions in animals relating to their cognitive processing adapted from Scherer (2001). The cognitive, neurophysiological and motor expression components (full line) can be objectively described or quantified. The motivational and subjective feeling components are accessible only in humans by verbal language. Hence, in the case of farm animals, these two components can only be inferred from the pattern of responses of the cognitive, neurophysiologic and motor components. The experimental process we propose is to place animals in artificially motivating situations defined according to the different criteria of evaluation that are likely to be used by farm animals and to measure simultaneously the accompanying physiological and behavioural responses, in order to approach the subjective state of the animal.

CONCLUSION

There is evidence that animals used for farming purposes feel emotions. However, classical measurements used to evaluate emotions in animals are generally based on a linear scale on which responsiveness of the animal is estimated. For instance, animals are characterised as more or less fearful (Vandenhede and Bouissou, 1993; Rekilä et al., 1997; Jones and Hocking, 1999). Two dimensions are sometimes taken into account as proposed by Bohus et al. (1987) who describe animals as passive versus active. In challenging situations, the active rats are more aggressive, exhibit more offensive-defensive behaviours, show a higher sympathetic reactivity and explore more, than the passive rats. However, the emotional world of animals may be far more than bi-dimensional.

According to cognitive psychology, emotions arise from an appraisal process of the eliciting situation, according to a series of criteria namely: relevance, implication, coping potential and normative

significance (Scherer, 2001). There is evidence that at least some farm animal species use similar criteria to assess situations they face, such as suddenness, familiarity, pleasantness for the criteria of relevance. To date the extent to which they use more elaborate criteria like implication (i.e. expectancy), coping potential (i.e. control) and normative significance needs clarification. We propose first to investigate the relevance of all criteria for the appraisal of situations by farm animals, by exposing them to artificial situations where only one criterion has been experimentally made more salient, and by measuring their gross reactions (e.g. locomotion, feeding behaviour). The second step will be to relate specific response patterns, both behavioural (postures, activity) and physiological (autonomic nervous system and corticotropic axis), to salient criteria. This will help to know to what extent animals can distinguish between criteria, and consequently, to depict the range of emotions they can feel. Finally, modal emotions should be identified under combinations of criteria, which are particularly relevant for the species.

Since applied ethology deals with a wide range of species, it is crucial to devise a comparative approach to define what emotions exist in different farm animal species. If the same sets of evaluation criteria are tested in different animal species, it will be possible to compare objectively the range of emotions between farm animal species. This approach should also result in the description of complex farming conditions as particular combinations of simple criteria of appraisal.

Knowledge of the repertoire of emotions that animals can really feel and the corresponding response patterns, will help to describe more objectively farm animal's emotions, and consequently to recommend systems of husbandry that favour animal welfare.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are greatly indebted to Robert Dantzer and Klaus Scherer for having drawn our attention on psychological theories of emotions and for their stimulating advice during the writing of the present paper. We also thank Claudia Terlouw for correcting the English of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Berntson, G.G., Cacioppo, J.T. and Quigley, K.S., 1993. Respiratory sinus arrhythmia: autonomic origins, physiological mechanisms, and psychophysiological implications. *Psychophysiology*, 30: 183 – 196.
- Bishop, J.D., Malven, P.V., Singleton, W.L. and Weesner, G.D., 1999. Hormonal and behavioral correlates of emotional states in sexually trained boars. *J. Anim. Sci.*, 77: 3339 – 3345.
- Bohus, B., Koolhaas, J. M., Nyakas, C., Steffens, A. B., Fokkema, D. S., and Scheurink, A. J. W., 1987. Physiology of stress: A behavioral view. In: P.R. Wiepkema and P.W.M. Van Adrichem

- (Editors), *Biology of stress in farm animals: an integrative approach*, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, pp 57 – 70.
- Boissy, A., 1998. Fear and fearfulness in determining behavior. In: T. Grandin (Editor), *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*, Academic Press, San Diego, pp. 67 – 111.
- Boissy, A. and Bouissou, M.F., 1995. Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 46: 17 – 31.
- Boissy, A., Veissier, I. and Roussel, S., 2001. Behavioural reactivity affected by chronic stress: an experimental approach in calves submitted to environmental instability. *Ani. Welfare*, 10: S175 – S185.
- Bouissou, M.-F., Boissy, A., Le Neindre, P. and Veissier, I., 2001. The social behaviour of cattle. In: L.J. Keeling and H.W. Gonyou (Editors), *Social Behaviour in Farm Animals*, CABI Publishing, Wallingford, pp. 113 – 145.
- Cannon, W. B., 1927. The James-Lange theory of emotions: A critical examination and an alternative theory. *Am. J. Psychol.*, 44: 300 – 307.
- Carroll, B. J., Feinberg, M., Greden, J. F., Tarika, J., Albala, A.A., Haskett, R. F., James, N.M., Kronfol, Z., Lohr, N., Steiner, M., de Vigne, J.P. and Young, E., 1981. A specific laboratory test for the diagnosis of melancholia. Standardization, validation, and clinical utility. *Arch. Gen. Psychiatry.*, 38: 15 – 22.
- Council of Europe, 1976. European convention for the protection of animals kept for farming purposes. ETS no 87.
- Crespi, L.P., 1942. Quantitative variation of incentive and performance in the white rat. *Am. J. Psychol.*, 15: 467 – 517.
- Damasio, A.R., 2001. *L'Erreur de Descartes: la Raison des Emotions*. Editions Odile Jacob, Paris, 396 pp.
- Dantzer, R., 1988. *Les Emotions*. Presses Universitaires de France, Collection Que sais-je?, Paris, 121 pp.
- Dantzer, R. and Mormède, P., 1979. *Le Stress en Elevage Intensif*. Masson, Paris, 117 pp.
- Darwin, C., 1872. *The expression of the emotions in mans and animals*. Philosophical Library, New-York.
- Dawkins, M.S., 1983. *La Souffrance Animale*. Editions du Point Vétérinaire, Maisons-Alfort, 152 pp.
- Dawkins, M.S., 1990. From an animal's point of view: motivation, fitness, and animal welfare. *Behav. Brain Sci.*, 13: 1 – 61.
- DeCatanzaro, D.A., 1999. *Motivation and Emotion: Evolutionary, Physiological, Developmental, and Social Perspectives*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 352 pp.

- Duffy, E., 1941. An explanation of "emotional " phenomena without the use of the concept "emotion". *J. Gen. Psychol.*, 2: 283 – 293.
- Ekman, P., 1992. An argument for basic emotions. *Cognition Emotion*, 6: 169 – 200.
- Ekman, P. and Friesen, W.V., 1971. Constants across cultures in the face and emotion. *J. Pers. Soc. Psychol.*, 17: 124 – 129.
- Ekman, P., Levenson, R.W. and Friesen, W.V., 1983. Autonomic nervous system activity distinguishes among emotions. *Science*, 221:1208 – 1210.
- Ellsworth, P. C., 1991. Some implications of cognitive appraisal theories of emotion. In K. T. Strongman (Editor), *International Review of Studies on Emotion*, Vol. 1, Wiley, Chichester, pp. 143 – 160.
- Fraser, D., 1995. Science, values and animal welfare: exploring the 'inextricable connection'. *Anim. Welfare*, 4 :103 – 117.
- Fridja, N. H., 1987. Emotion, cognitive structure, and action tendency. *Cognition Emotion*, 1: 115 – 143.
- Gray, J.A., 1987. *The Psychology of Fear and Stress*. Cambridge University Press, Cambridge, 422 pp.
- Gray, J. A., 1990. Brain systems that mediate both emotion and cognition. *Cognition Emotion*, 4: 269 – 288.
- Hall, M. and Halliday, T., 1998. *Behaviour and Evolution*. Springer-Verlag and The Open University, Berlin, 306 pp.
- Hargreaves, A.L. and Hutson, G.D., 1990. The stress response in sheep during routine handling procedures. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 26: 83 – 90.
- Hutson, G.D., 1985. The influence of barley food rewards on sheep movement through a handling system. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 14: 263 – 273.
- Izard, C. E., 1992. Basic emotions, relations among emotions, and emotion-cognition relations. *Psychol. Rev.*, 99: 561 – 565.
- James, W., 1884. What is an emotion. *Mind*: 9, 188 – 205.
- Johnson, H. D. and Vanjonack, J., 1975. Symposium: Stress and health of the dairy cow. Effects of environmental and other stressors on blood hormone patterns in lactating animals. *J. Dairy Sci.*, 59:1603 – 1617.
- Jones, R.B. and Hocking, P.M., 1999. Genetic selection for poultry behaviour: big bad wolf or friend in need? *Anim. Welfare*, 8: 343 – 359.
- Lazarus, R. S., 1991. Progress on a cognitive-motivational-relational theory of emotion. *Am. Psychol.*, 46: 819 – 834.

- LeDoux, J. E., 1995. Emotion: Clues from the Brain. *Annu. Rev. Psychol.*, 46: 209 – 235.
- Leventhal, H. and Scherer, K., 1987. The relationship of emotion to cognition: A functional approach to a semantic controversy. *Cognition Emotion*, 1: 3 – 28.
- Marler, P., Dufty, A., and Pickert, R., 1986. Vocal communication in the domestic chicken: II. Is a sender sensitive to the presence and nature of a receiver? *Anim. Behav.*, 34: 194 – 198.
- Mason, J. W., 1971. A re-evaluation of the concept of "non-specificity" in stress theory. *J. Psychiat. Res.*, 8:323 – 333.
- Mason, G.J., Cooper, J. and Clarebrough, C., 2001. Frustrations of fur-farmed mink. *Nature*, 410: 35 – 36.
- Meunier-Salaun, M. C., Vantrimonte, M. N., Raab, A. and Dantzer, R., 1987. Effect of floor area restriction upon performance, behavior and physiology of growing-finishing pigs. *J. Anim. Sci.*, 64: 1371 – 1377.
- Modell, S., Lauer, C. J., Schreiber, W., Huber, J., Krieg, J. C., Holsboer, F., 1998. Hormonal response pattern in the combined DEX-CRH test is stable over time in subjects at high familial risk for affective disorders. *Neuropsychopharmacol.*, 18: 253 – 262.
- Muir, J.L. and Pfister, H.P., 1986. Corticosterone and prolactin responses to predictable and unpredictable novelty stress in rats. *Physiol. Behav.*, 37: 285 – 288.
- Nicol, C.J., 1996. Farm animal cognition. *Anim. Sci.*, 62: 375 – 391.
- Oatley, K. and Johnson-Laird, P. N., 1987. Towards a cognitive theory of emotions. *Cognition Emotion*, 1: 29 – 50.
- O'Toole, S.M., Chiapelli, F. and Rubin, R.T. 1998. Plasma neopterin in major depression: relationship to basal and stimulated pituitary-adrenal cortical axis function. *Psychiat. Res.* 79: 21 – 29.
- Panskepp, J., 1982. Toward a general psychobiological theory of emotions. *Behav. Brain Sci.*, 5: 407 – 467.
- Provenza, F.D., 1995. Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J. Range Manage.*, 48: 2 – 17.
- Rekilä, T., Harri, M. and Ahola, L., 1997. Validation of the feeding test as an index of fear in farmed blue (*Alopex lagopus*) and silver foxes (*Vulpes vulpes*). *Physiol. Behav.*, 62: 805 – 810.
- Rogers, L.J., Sink, H.S., and Hambley, J.W., 1988. Exploration, fear, and maze learning in spontaneously hypertensive and normotensive rats. *Behav. Neurol. Biol. Contents*, 49: 222 – 223.
- Rollin, B.E., 1989. *The Unheeded Cry. Animal Consciousness, Animal Pain and Science*. Iowa State University Press, Ames, 330 pp.
- Rolls, E.T., 2000. Précis of the brain and emotion. *Behav. Brain Sci.*, 23: 177 – 233.

- Romeyer, A. and Bouissou, M.-F., 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 34: 93 – 119.
- Russell, J. A., 1980. A circumplex model of affect. *J. Pers. Soc. Psychol.*, 39: 1161 – 1178.
- Schachter, S. and Singer, J. E., 1962. Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychol. Rev.*, 69: 379 – 399.
- Scherer, K. R., 1984a. Les émotions: Fonctions et composantes. *Cah. Psychol. Cogn.*, 1: 9 – 39.
- Scherer, K.R., 1984b. On the nature and function of emotion: a component process approach. In: K.R. Scherer and P. Ekman (Editors), *Approaches to emotion*, Lawrence Erlbaum, Hillsdale, pp. 293 – 317.
- Scherer, K. R., 1999. Appraisal theories. In: T. Dalgleish and M. Power (Editors), *Handbook of Cognition and Emotion*, Wiley, Chichester, pp. 637 – 663.
- Scherer, K. R., 2000. Psychological models of emotion. In: J. Borod (Editor), *The neuropsychology of emotion*, Oxford University Press, Oxford/New York, pp. 137 – 162.
- Scherer, K. R., 2001. Appraisal considered as a process of multi-level sequential checking. In: K. R. Scherer, A. Schorr and T. Johnstone (Editors.), *Appraisal processes in emotion: Theory, Methods, Research*, Oxford University Press, New York and Oxford, pp. 92 – 120.
- Schloeth, R., 1958. Cycle annuel et comportement social du taureau de Camargue. *Mammalia*, 22: 121 – 137.
- Schlosberg, H., 1954. Three dimensions of emotion. *Psychol. Rev.*, 61: 81 – 88.
- Stern, R.M., Ray, W.J. and Quigley, K.S., 2001. *Psychophysiological recording*. Oxford University Press, Oxford, 282 pp.
- Terlouw, C., Boissy A. and Blinet P., 1998. Behavioural responses of cattle to the odours of blood and urine from conspecifics and to the odour of faeces from carnivores. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 57: 9 – 21.
- Tomkins, S. S., 1984. Affect theory. In: K. R. Scherer and P. Ekman (Editors), *Approaches to emotion*, Erlbaum, Hillsdale, pp 163 – 196.
- Vandenheede, M. and Bouissou, M.-F., 1993. Sex differences in fear reactions in sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 37: 39 – 55.
- Vauclair, J., 1992. *L'intelligence de l'animal*. Editions du Seuil, Paris, 241 pp.
- Veissier, I., Boissy, A., dePassillé, A.M., Rushen, J., van Reenen, K., Roussel, S., Andanson, S. and Pradel, P., 2001. Calves' responses to repeated social regrouping and relocation. *J. Anim. Sci.*, 79: 2580 – 2593.
- Veissier, I., Le Neindre, P. and Trillat, G., 1989. Adaptability of calves during weaning. *Biol. Behav.*, 14: 66 – 87.

- Wallbott, H.G., 1998. Bodily expression of emotion. *Eur. J. Soc. Psychol.*, 28: 879 – 896.
- Weiss, J.M., 1972. Psychological factors in stress and disease. *Sci. Am.*, 226: 104 – 113.
- Wemelsfelder, F. and Lawrence, A.B., 2001. Qualitative assessment of animal behaviour as an on-farm welfare-monitoring tool. *Acta Agr. Scand. A-An.*, 51: 21 – 25.
- Wiepkema, P.R., 1987. Behavioural aspects of stress. In: P.R. Wiepkema and P.W.M. Van Adrichem (Editors), *Biology of stress in farm animals: an integrative approach*, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, pp 113 – 133.
- Wolff, A., Hausberger, M. and Le Scolan, N., 1997. Experimental tests to assess emotionality in horses. *Behav. Process.*, 40: 209 – 221.

OBJECTIFS DE LA THESE

Nous proposons un cadre conceptuel, inspiré des théories de l'évaluation (appraisal theories), afin d'étudier les émotions chez les animaux d'élevage. Ce cadre conceptuel a été appliqué au modèle ovin. Toutes nos expériences ont été conduites chez des agnelles (*Ovis aries*) INRA401 de 3-4 mois élevées en allaitement artificiel. La restriction de l'étude à une seule race, un seul sexe et un seul âge vise à limiter les facteurs de variations génétiques et expérimentiels. De plus, nous avons choisi de travailler avec des animaux élevés en allaitement artificiel afin de faciliter la familiarisation des animaux aux conditions expérimentales. Bien que les ovins ne soient pas considérés comme une espèce sensible en matière de bien-être, ils ont été choisis en tant qu'espèce modèle du fait de la richesse de leur comportement social et de leur grande facilité de manipulation. Cependant, l'étude dans un contexte alimentaire a été retenue du fait de la difficulté de maîtrise de l'influence des congénères sur la représentation que l'individu a de la situation à laquelle il est confronté.

Le cadre conceptuel élaboré dans la revue bibliographique définit l'émotion comme un état affectif éphémère transitoire et intense (composante subjective) qui naît d'un processus d'évaluation de la situation entrepris par l'individu suivant d'une part les risques d'atteinte ou au contraire les chances d'amélioration de son bien-être (i.e. évaluation primaire par rapport à la pertinence et/ou au rapport au but) et d'autre part suivant les stratégies d'ajustement qui lui sont possibles de mettre en œuvre (i.e. évaluation secondaire par rapport au potentiel de maîtrise). L'évaluation représente la composante cognitive du processus émotionnel. Ce cadre conceptuel ayant pour but d'être utilisé chez les animaux, il ne s'intéresse qu'aux critères d'évaluations potentiellement accessibles à ceux-ci. L'ensemble des critères ayant été retenus pour identifier le répertoire émotionnel des animaux d'élevage est indiqué dans le tableau 1. Ce cadre conceptuel considère également que l'évaluation n'est à l'origine d'une expérience émotionnelle que si elle est accompagnée de réponses comportementales et physiologiques transitoires et couplées. Ces réponses représentent respectivement les composantes comportementales et physiologiques du processus émotionnel. Enfin, ce cadre considère que les émotions les plus courantes (dites émotions modales) résultent de l'interaction entre plusieurs critères. L'identification des critères accessibles aux animaux d'élevage n'est donc pas suffisante pour identifier leur répertoire émotionnel. Il est nécessaire de placer les animaux dans des situations faisant intervenir plusieurs critères d'évaluation et d'observer si ces situations induisent des réponses comportementales et physiologiques concomitantes.

L'application de ce cadre conceptuel à toute espèce animale nécessite ainsi trois étapes qui sont 1) l'identification des critères accessibles à l'espèce, 2) la description des réponses comportementales et physiologiques induites par les différents critères, et 3) l'étude de combinaisons de critères en vue de l'identification des émotions modales.

Au préalable, il était indispensable de développer des outils de mesures des expressions physiologiques et motrices sur animal vigile. Le premier objectif expérimental a donc consisté à valider

des mesures physiologiques et comportementales qui puissent être utilisées par la suite. Cette approche méthodologique est décrite dans le Chapitre 1.

Le second objectif expérimental de ma thèse a consisté à identifier les critères d'évaluations accessibles aux agneaux au travers de leurs expressions comportementales et physiologiques. L'évaluation de la signification de l'événement a été étudiée au travers du critère de nouveauté uniquement. Les trois sous-critères impliqués successivement dans l'évaluation de la nouveauté, à savoir la soudaineté, la non-familiarité et l'imprévisibilité ont été étudiés indépendamment (cf. Chapitre 2). L'étape concernant l'implication par rapport aux buts et aux besoins de l'individu a été étudiée au travers du critère de correspondance aux attentes (cf. Chapitre 3). Enfin, l'étape concernant la possibilité de maîtrise de l'événement a été étudiée au travers du critère de contrôle (cf. Chapitre 3).

Le troisième objectif expérimental a consisté à étudier les réponses émotionnelles des agneaux à des combinaisons de critères. L'étude des critères d'évaluation accessibles aux agneaux en étant à ses débuts, les différents critères d'évaluations qui leur sont accessibles ne sont donc que très succinctement identifiés. De ce fait, les combinaisons de critères pouvant être étudiées demeurent actuellement restreintes. Nous avons donc étudié l'effet de l'interaction entre critères d'évaluations sur une seule combinaison de critères – soudaineté et non-familiarité – qui ne résulte pas forcément en la différenciation d'émotions distinctes (cf. Chapitre 4).

La figure 1 résume le cadre conceptuel retenu tout au long de mon travail de thèse et qui a été appliqué chez le modèle ovin.

A partir de ce travail de thèse, quatre articles primaires ont été rédigés. Les manuscrits constituent le noyau dur du présent mémoire. Une présentation courte en français introduit chaque publication en résumant les objectifs, les méthodes, les principaux résultats et les conclusions.

Tableau 1: Liste des critères pouvant être impliqués dans l'évaluation d'un événement par les animaux d'élevage. Cette liste s'inspire de celle postulée par Scherer (2001) chez l'Homme. Elle représente la composante cognitive du processus émotionnel. Les raisons pour lesquelles ces critères ont été retenus ont été présentées dans l'introduction. Les chapitres, où les études de ces critères sont décrites chez les ovins, sont indiqués pour chaque critère.

SIGNIFICATION DE LA SITUATION	
Nouveauté	
Soudaineté	Chapitres 2 et 4
Familiarité	Chapitres 2 et 4
Imprévisibilité	Chapitre 2
Agrément	
IMPLICATION PAR RAPPORT AUX BUTS ET BESOINS	
Correspondance aux attentes	Chapitre 3
POSSIBILITE DE MAITRISE	
Contrôle	Chapitre 3

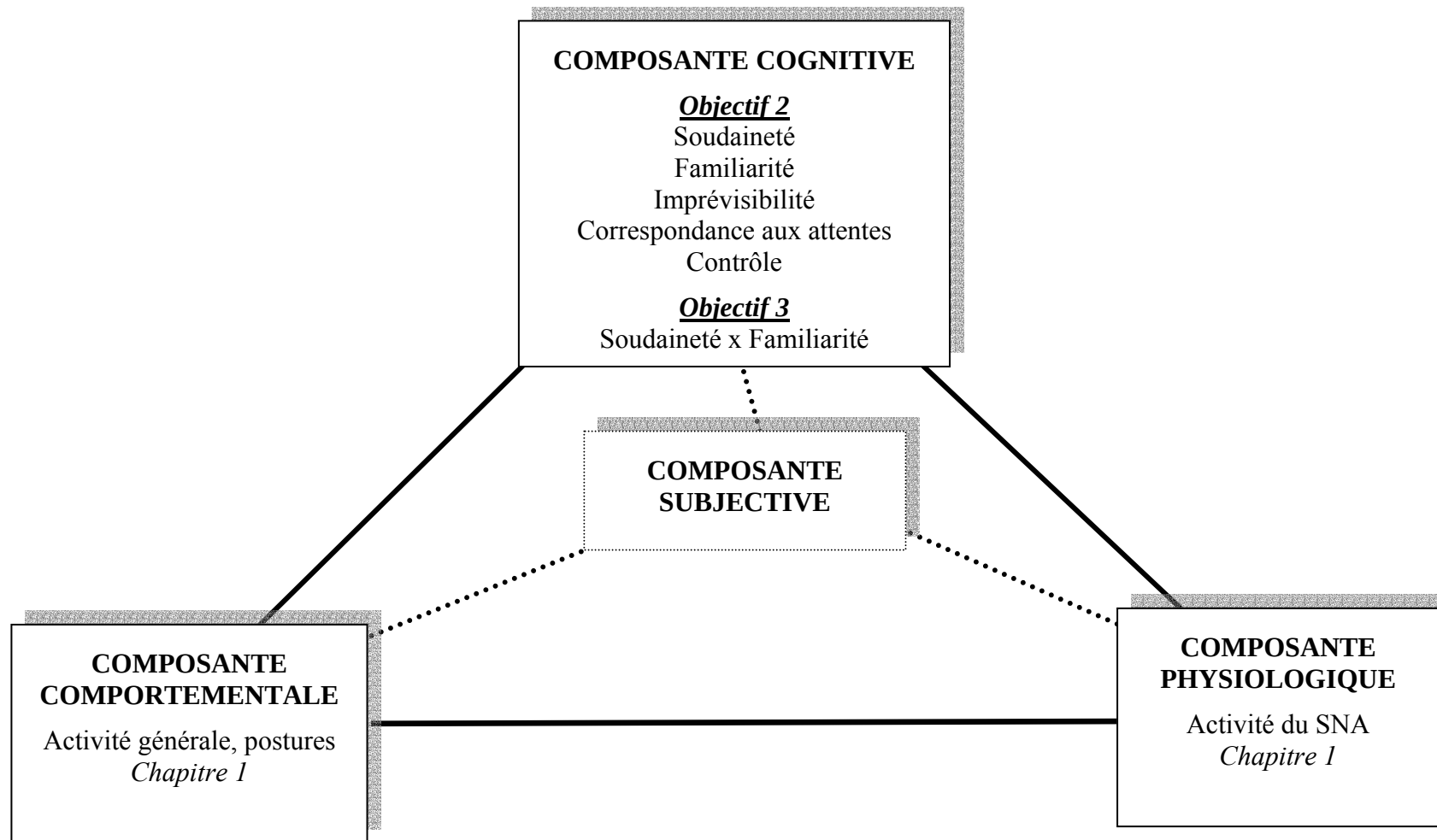


Figure 1: Schéma du cadre conceptuel retenu pour l'étude des émotions chez les animaux d'élevage. Dans un premier temps, les animaux sont placés dans des situations construites pour orienter leur évaluation selon des critères d'évaluation distincts (composante cognitive). Les expressions motrices et physiologiques (système nerveux autonome, SNA) liées à ces critères sont identifiées (composantes comportementale et physiologique). Dans un deuxième temps, les réponses émotionnelles des animaux à des combinaisons de critères sont observées. A terme, cela doit permettre d'identifier le répertoire émotionnel des animaux d'élevage au travers d'hypothèses (pointillés) sur leurs expériences subjectives.

CHAPITRE 1

MESURES DES EXPRESSIONS PHYSIOLOGIQUES ET MOTRICES INDUITES PAR L'EVALUATION

Le cadre conceptuel auquel nous nous référons tout au long de notre thèse, postule que l'émotion naît de l'évaluation faite par l'individu de la situation à laquelle il est confronté. Cette évaluation se ferait au moyen de différents critères d'évaluation induisant des réponses comportementales et physiologiques spécifiques. L'objectif de notre thèse étant d'identifier les critères d'évaluations impliqués dans l'expérience émotionnelle des agneaux, il était nécessaire de disposer d'outils de mesure des expressions physiologiques et motrices.

Chez l'Homme, différents théoriciens de l'évaluation ont développé des prédictions sur les expressions physiologiques (Pecchinenda, 2001), faciales (Kaiser et Wehrle, 2001) et vocales (Johnstone et al., 2001) qui peuvent être soumises à l'expérimentation du fait de la disponibilité des outils de mesures. En psychophysiologie, il est ainsi possible de mesurer de multiples variables physiologiques résultant d'une mise en jeu du système nerveux autonome. Il s'agit de l'activité électrique cérébrale, l'activité électrique des muscles, la dilatation des pupilles, l'activité respiratoire, la motilité gastrique, l'activité cardiaque (mesure de la fréquence cardiaque, du débit cardiaque, de la pression sanguine, du volume sanguin et du flux sanguin) et finalement l'activité électrodermale (Stern et al., 2001). En ce qui concerne les expressions faciales, le « Facial Action Coding System » développé par Ekman et Friesen (1978) qui est largement utilisé, est à la base d'outils de mesures automatiques des expressions faciales telles que le « Facial Expression Analysis Tool » (pour une illustration de son utilisation, voir Kaiser et Wehrle, 2001).

L'application de tels outils de mesures chez l'animal demande néanmoins certaines adaptations et reste à l'heure actuelle très limitée. Dans une première partie, nous verrons quelles sont les contraintes liées à la mesure des expressions physiologiques chez l'animal vigile. Nous énumérerons entre autres les indicateurs physiologiques pertinents - tels que la réponse électrodermale, la température cutanée, l'activité respiratoire, l'activité cardiaque et sa variabilité - en rapportant les études déjà réalisées sur les animaux et en présentant le cas échéant les explorations que nous avons réalisées dans le cadre de notre thèse. Par la suite, seule la mesure de l'activité cardiaque et de sa variabilité a pu être utilisée en routine suite à des travaux de validation. Dans une deuxième partie, la possibilité de mesurer des expressions comportementales plus fines que celles classiquement utilisées en éthologie et susceptibles de permettre un décodage des émotions a été validée au travers de l'identification des postures d'oreilles. Quant à l'analyse des expressions vocales, elle n'a pas été abordée dans notre travail car les ovins émettent des vocalisations presque exclusivement en réponse à des situations fortement contraignantes telles qu'un isolement inhabituel d'avec leurs partenaires. Or dans nos conditions, les animaux étaient systématiquement familiarisés aux procédures expérimentales de telle sorte que les situations de test n'ont jamais constitué une forte contrainte. Ainsi, les animaux ont très rarement vocalisé au cours de nos enregistrements.

1. Mesures physiologiques

Chez l'Homme, la majorité des études se font sur des sujets immobiles, puisque les réponses motrices concernent essentiellement des temps de réaction, et participatifs auxquels il est demandé de faire le moins de mouvements possible. De ce fait, les outils de mesures physiologiques sont très souvent directement reliés au matériel d'acquisition des données et les données recueillies ne sont que très faiblement parasitées par l'activité motrice des sujets. De plus, les sujets étant la plupart du temps statiques, il est possible d'enregistrer leur visage et d'automatiser la mesure des expressions faciales. Dans notre approche sur l'agneau, les contraintes sont considérablement plus importantes. Premièrement, immobiliser nos animaux n'était pas envisageable. En effet, nous étions non seulement intéressés par la mesure des réponses physiologiques et des expressions fines mais aussi par l'activité générale de l'animal libre de se mouvoir. De plus, la restriction des déplacements de l'animal, que ce soit par l'attache ou la semi-contention, constitue un important facteur de contrainte pour celui-ci qui risque de répondre plus à la contention qu'à l'événement testé surajouté. Par conséquent, l'utilisation de matériel permettant la transmission par télémétrie des données a été recherchée. Deuxièmement, la manipulation par l'Homme étant un autre facteur de contrainte, la pose des outils de mesures se devait d'être rapide et non invasive. En outre, les animaux étaient familiarisés pendant plusieurs jours à l'enclos de test et aux manipulations par l'Homme afin que ces éléments n'induisent plus de réponses de la part des animaux. Troisièmement, le poids et l'encombrement des outils de mesure ne devaient pas gêner l'individu dans ses mouvements. .

1.1. Mesure de la réponse électrodermale

La réponse électrodermale est liée à l'activité de glandes sudoripares dites eccrines. Chez l'Homme, les glandes eccrines sont localisées essentiellement sur la paume de la main et la sole des pieds, et présentent la particularité de répondre à des stimuli affectifs au contraire des autres glandes sudoripares dites apocrines qui sont essentiellement impliquées dans la thermorégulation (Andreassi, 2000b ; Stern et al., 2001). Les glandes eccrines sont innervées par la branche sympathique du système nerveux autonome mais le neuromédiateur post-ganglionnaire impliqué est l'acétylcholine alors que c'est classiquement la noradrénaline qui est impliquée dans le système sympathique. Chez l'ovin, à notre connaissance, un seul travail rapporte l'existence de glandes eccrines. Ainsi, Lyne et Hollis (1968) notent la présence de glandes au niveau du museau s'apparentant à des glandes eccrines. Ces glandes sont entourées d'un important réseau nerveux fortement réactifs à l'acétylcholine. Cependant, il n'est pas indiqué s'il s'agit de nerfs du système sympathique. En outre, la localisation de ces glandes rend difficile la pose d'électrodes. De plus, à notre connaissance, il n'existe pas d'outils de mesures télémétriques de la réponse électrodermale. Nous n'avons donc pas pu prendre en compte cette variable physiologique.

1.2. Mesure de la température cutanée

Les variations de la température cutanée sont liées à la vasodilatation des vaisseaux sanguins périphériques. Chez l'Homme, les vaisseaux sanguins sont uniquement sous innervation sympathique et le neuromédiateur post-ganglionnaire est la noradrénaline (Andreassi, 2000a). Une augmentation de l'activité sympathique augmente la vasoconstriction des vaisseaux ce qui résulte en une diminution de la température cutanée. Les variations de la température cutanée peuvent donc être utilisées comme une mesure indirecte du volume sanguin périphérique. Or, chez l'Homme, il a été observé que le volume sanguin céphalique augmente suite à l'apparition d'un stimulus quel que soit son degré de soudaineté, de nouveauté ou de signification et que le volume sanguin périphérique diminue suite à l'apparition soudaine d'un stimulus (Barry, 1990). Lors de notre travail de thèse, un outil de mesure télémétrique de la température cutanée a été développé mais sa validation reste à faire.

1.3. Mesure de l'activité respiratoire

Dans une revue des profils de respiration associés aux émotions, Boiten et al. (1994) soulignent que certains profils de réponses semblent être associés à des états émotionnels tels que l'état d'excitation (excité versus calme), le niveau de tension (tendu versus relâché) et la stratégie comportementale (coping actif versus coping passif). Cependant, à notre connaissance, le seul profil de réponse clairement associé à une caractéristique précise d'évaluation cognitive de la situation est l'arrêt de la respiration lors de la présentation d'un stimulus nouveau (Barry, 1982). Au cours de notre travail, un outil de mesure télémétrique de l'activité respiratoire a été adapté sur agneaux. Cependant, du fait de l'activité locomotrice des agneaux pendant les tests, les enregistrements ne permettent pas de mesurer la durée des inspirations et des expirations et donc de déceler d'éventuelles pauses respiratoires. Il est néanmoins possible d'apprécier la fréquence respiratoire des animaux mais uniquement lorsque ceux-ci sont immobiles. Nous avons donc mesuré l'activité respiratoire uniquement dans le but de déterminer la bande de fréquence respiratoire pour permettre l'analyse de la variabilité de la fréquence cardiaque (Berntson et al., 1997).

1.4. Mesure de l'activité cardiaque et de sa variabilité

Le cœur est innervé par les deux branches du système nerveux autonome. La branche sympathique au travers de la libération de noradrénaline induit une augmentation de la fréquence cardiaque. La branche parasympathique au travers de la libération d'acétylcholine induit une décélération cardiaque. Néanmoins, l'activité des deux branches du système nerveux autonome n'est pas forcément réciproque, c'est-à-dire qu'une augmentation de l'activité d'une branche ne correspond pas forcément à la diminution de l'activité de l'autre branche (Berntson et al., 1992). Ainsi, dans certains cas, l'activité des deux branches peut augmenter ou au contraire diminuer en même temps (mode de co-activation). Dans d'autres cas, l'activité d'une branche peut être modifiée alors que l'activité de l'autre branche ne varie pas (mode non-couplé). De ce fait, la fréquence cardiaque en tant que telle ne permet

pas de connaître l'état du système nerveux autonome. Pour cette raison, il est nécessaire de faire appel à d'autres mesures pour connaître la balance sympatho-vagal responsable de la fréquence cardiaque observée. C'est le cas de la variabilité de la fréquence cardiaque.

La variabilité de la fréquence cardiaque correspond aux oscillations de la période cardiaque sous l'influence de l'activité respiratoire. Ainsi, la période cardiaque diminue pendant l'inspiration et augmente pendant l'expiration. Ces variations de la fréquence cardiaque reflètent le tonus parasympathique et une augmentation de la variabilité est corrélée avec une augmentation du tonus parasympathique (Berntson et al., 1997). La diminution de la variabilité de la fréquence cardiaque serait un indicateur d'un état de stress induit tant par des stimuli physiques que psychologiques (Porges, 1995). La mesure de la variabilité de la fréquence cardiaque est utilisée chez différentes espèces (porcs : Jong et al., 2000 ; rats : Sgoifo et al., 1997 ; veaux et vaches : Mohr et al., 2002 ; chevaux : Visser et al., 2002). Avant d'utiliser cette mesure chez l'agneau, la validité de la variabilité de la fréquence cardiaque comme indicateur de la balance sympatho-vagale a dû être vérifiée. Ce travail a fait l'objet d'une publication dans *Journal of Animal and Veterinary Advances*.

Validation de la mesure de la balance sympatho-vagale chez des agneaux à l'aide de blocages pharmacologiques et d'indices de la variabilité de la fréquence cardiaque

Després, G., Boissy, A., Désiré, L., Le Neindre, P., & Veissier, I. (2003). Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. Journal of Animal and Veterinary Advances, 2, 615-619.

A. Objectifs

L'estimation de la balance sympatho-vagale se fait au travers de la mesure de la variabilité de la fréquence cardiaque qui correspond aux fluctuations de la durée entre deux battements cardiaques successifs (intervalle RR qui correspond à la période cardiaque). L'analyse de la variabilité de la fréquence cardiaque peut se faire à l'aide de mesures temporelles ou fréquentielles. L'approche temporelle repose sur des indices statistiques des variations des intervalles RR. L'approche fréquentielle repose sur l'utilisation d'une analyse spectrale afin de déterminer les différentes composantes fréquentielles de la série d'intervalles RR.

Parmi les indices de l'approche temporelle, l'écart-type des intervalles RR (SDRR) rend compte de la variabilité globale de la fréquence cardiaque et l'écart-type des différences entre intervalles RR successifs (appelé $SD\Delta RR$ ou RMSSD) rend compte de l'influence de l'activité parasympathique. En ce qui concerne l'approche fréquentielle, la bande des hautes fréquences (HF) reflète le tonus parasympathique et celle des basses fréquences (LF) reflète la balance sympatho-vagale, laquelle peut également être définie en calculant l'indice sympatho-vagal (VSE) défini comme le ratio de l'intervalle RR moyen dans une situation donnée sur l'intervalle RR observé en l'absence d'influence du système nerveux autonome (RR0).

Des blocages pharmacologiques sélectifs des deux branches du système nerveux autonome ont été utilisés pour valider l'utilisation des mesures temporelles et fréquentielles chez les agneaux vigils et déterminer la balance sympatho-vagale.

B. Méthodes

Huit agnelles INRA401 de 3 mois maintenues en case individuelle et réparties en 2 lots ont été utilisées. Chaque agnelle de chaque lot a été soumise aux 4 traitements suivants selon un carré latin : 1) injection d'aténolol, antagoniste sélectif des récepteurs bêta-1 adrénergique, afin d'éliminer l'influence de la branche sympathique sur le rythme cardiaque ; 2) injection d'atropine, antagoniste des récepteurs muscariniques, afin d'éliminer l'influence de la branche parasympathique sur le rythme cardiaque ; 3) injection simultanée d'aténolol et d'atropine afin d'éliminer toute influence du système nerveux autonome sur le rythme cardiaque, et 4) injection d'une solution saline.

Des enregistrements de l'activité cardiaque ont été effectués pendant tous ces traitements. Les électrocardiogrammes ont ensuite été analysés. Les variables temporelles calculées étaient la

fréquence cardiaque moyenne (HR), la période cardiaque moyenne (meanRR), l'écart-type des intervalles (SDRR) et l'écart-type des différences entre intervalles successifs (SD Δ RR). Les variables fréquentielles suivantes ont été mesurées : le pouvoir totale (TPW), le pouvoir de la bande des basses fréquences (LF) et celui de la bande des hautes fréquences (HF). Le ratio LF/HF et l'indice sympatho-vagal (VSE) ont également été calculés.

L'effet de chaque drogue a été analysé en comparant les valeurs avant et après injection. Les différences entre les drogues ont été analysées à l'aide d'une analyse de variance en observant l'effet de la drogue et du sujet. La proportion de variabilité expliquée par la drogue et par le sujet a été calculée pour chaque variable afin d'évaluer la robustesse de chacune. Lorsqu'une grande part de la variabilité était expliquée par la drogue et une faible part par le sujet, la variable était considérée comme un indicateur valide.

C. Résultats

Effet des drogues. Les injections d'aténolol et de solution saline n'ont eu aucun effet sur l'activité cardiaque. L'injection d'atropine a modifié fortement l'activité cardiaque en augmentant la fréquence (HR), et en diminuant meanRR, SDRR, SD Δ RR, LF et VSE. L'injection simultanée d'aténolol atténue les modifications induites par l'atropine.

Comparaison entre drogues. Aucune différence n'a été observée entre les injections de solution saline et d'aténolol. Suite à une injection d'atropine, la fréquence cardiaque (HR) était plus grande alors que les autres variables étaient plus petites comparées aux valeurs observées suite à une injection de solution saline ou d'aténolol. L'injection simultanée d'atropine et d'aténolol a eu des effets similaires à ceux observés avec l'injection d'atropine mais avec des effets moins prononcés pour HR, meanRR et VSE.

Validité des indices. La variabilité observée était très largement expliquée par les drogues et faiblement par les sujets. Les indices HR, meanRR et VSE sont les variables dont la validité est la plus importante.

D. Conclusions

L'absence d'effet de l'injection d'aténolol suggère qu'au repos, l'influence de la branche sympathique sur le cœur des agneaux est minime. La diminution de la variabilité de la fréquence cardiaque suite à l'injection d'atropine suggère que chez l'agneau comme chez les autres espèces le contrôle vagal du cœur induit une diminution de la fréquence cardiaque et une augmentation de sa variabilité.

La fréquence cardiaque, la période cardiaque et l'indice sympatho-vagal sont les meilleurs indices de la modulation de l'activité cardiaque par le système nerveux autonome. Cependant, ils permettent uniquement d'indiquer si le contrôle du cœur est plus sous l'influence parasympathique que sous l'influence sympathique ou vice-versa. L'activité de la branche parasympathique peut-être estimée à l'aide des indices SD Δ RR et HF. Il n'existe pas d'indice de l'activité sympathique, mais la mesure

simultanée du VSE et des indicateurs de l'activité de la branche parasympathique (SD Δ RR et HF) permet d'estimer indirectement l'activité de la branche sympathique.

Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes

G. Després, A. Boissy, L. Désiré, P. Le Neindre and I. Veissier

INRA, Centre de Clermont-Ferrand Theix, Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

©Journal of Animal and Veterinary Advances 2(11): 615-619, 2003

ABSTRACT

The validity of heart rate variability (HRV) indexes for autonomic studies in conscious lamb was assessed by the way of autonomic pharmacological blockades. In addition we have calculated the index of the net vago-sympathetic effect (VSE). These indexes could be usefull for the study of animals' emotions and stress. Eight lambs received an injection of either atenolol (0,5mg/kg), atropine sulfate (0,2 mg/kg), a mixture of atenolol and atropine (0,5 and 0,2 mg/kg respectively) or saline. Time-domain indexes of HRV were calculated: mean heart rate (HR), mean of RR intervals (MeanRR), standard deviation of all RR intervals (SDRR), and standard deviation of differences between adjacent RR intervals (SD Δ RR). Frequency-domain indexes were extracted: total power (0-1 Hz; TPW), low frequency power (0.04-0.15 Hz; LF), high frequency power (0.15-1 Hz; HF) and the ratio LF/HF. VSE was obtained by dividing MeanRR (for each drug injected) by RR0 (MeanRR after injection of atenolol and atropine together). Atenolol injection had no effect on cardiac activity, whereas atropine induced large modifications which were reduced when atenolol was administered at the same time. All explored indexes vary during autonomic blockade and contribute significantly to the variance of the model in our lambs. VSE appears a valid indicator of the net vago-sympathetic effect. SD Δ RR or HF can be used for qualitative estimation of parasympathetic activity. Since no measure reflected directly the sympathetic tone, it is suggested that measures of SD Δ RR or HF together with VSE could conduct, by logical deduction, to an estimation of sympathetic activity.

INTRODUCTION

During the last twenties analysis of the variability of heart rate, which corresponds to variations in instantaneous heart rate, has become an interesting tool for a non-invasive investigation of the autonomic modulation of the heart rate in various physiological and behavioural studies. Variations in the duration of successive beat to beat (RR) intervals are caused by fluctuation in the input from the autonomic nervous system, some inputs being controlled by the parasympathetic branch and some others by the sympathetic branch. A number of methods for the assessment of heart rate variability such as time-domain and frequency-domain measures have been proposed (Task Force, 1996;

Committee Report, 1997) to evaluate the autonomic modulation. Briefly, time-domain measures represent statistical calculations of RR intervals or numerical estimation of the geometrical shape of the RR distribution. The frequency-domain approach uses spectral methods to analyse the RR interval series as a complex sum of waves, decomposing the relative powers of contributing frequencies into individual sinusoidal components with the classical fast Fourier transformation (FFT) or an autoregressive algorithm.

A number of physiological studies have been conducted in humans (Malik, 1998; Stein and Kleiger, 1999) and in some other mammalian species including dogs (Calvert, 1998), rats and voles (Ishii et al., 1996), rabbits (Moguilevski et al., 1996), horses (Kuwahara et al., 1996; Physick-Sheard et al., 2000) and cattle (Després et al., 2002). For the most part, these studies have shown that in the time-domain, the standard deviation of RR intervals (SDRR) gives the overall HRV, whereas the standard deviation of the differences between adjacent RR intervals ($SD\Delta RR$), also called root of the mean squares of successive differences (RMSSD), is considered to reflect the influence of the vagal input. In the frequency-domain, the total power of the spectrum (TPW) gives the overall HRV. In short-term recordings (≤ 5 minutes), the spectrum is usually divided into two frequency bands: the high frequency band (HF), reflecting vagal control, and the low frequency band (LF), depending on both vagal and sympathetic tones. Some HRV indexes have been proposed to evaluate the sympatho-vagal balance, a concept reflecting the dual opposite effects of the two autonomic branches on the heart activity. Among them, the ratio LF/HF has been proposed for humans (Task Force, 1996).

In order to evaluate the sympatho vagal balance, an index of the net vago-sympathetic effect (VSE) have been defined (Goldberger, 1999): in the absence of any sympathetic or vagal input to the heart, sinus node fires at its intrinsic period or RR0 interval. When vagal effect predominates, the heart period is greater than the RR0 interval; when sympathetic effect predominates, the heart period is lower than the RR0 interval. Thus the net vago-sympathetic effect (VSE) can be defined as the ratio of the mean RR interval observed in a definite situation to the intrinsic RR0 interval, defined as the mean RR interval observed during complete autonomic blockade. When there is a balanced sympathetic-parasympathetic effect on the heart, VSE equals 1; VSE is greater than 1 when the parasympathetic tone predominates, and lower than 1 when the sympathetic tone predominates.

The present study was designed to assess, by the way of autonomic pharmacological blockades, the validity of time- and frequency-domain measures for autonomic studies in conscious lamb. In addition we have attempted to evaluate the sympatho-vagal balance in this animal model, calculating LF/HF and the VSE index. The lambs were tested at three months of age. This age was chosen in order to better describe the autonomic nervous tone since it is well known to underlie the emotional reactivity (Berntson et al., 1993; MacCraty et al., 1995). In suckling herds the young are separated from their dams for artificial weaning between two and three months of age. Such a separation leads to a great deal of physiological and behavioral perturbations (Veissier and Le Neindre, 1989; Orgeur et al.,

1998) and is a useful model for studying emotional reactivity in animals. Hence three months old lambs were used in this study in order to provide tools to further study emotions of lambs during weaning.

MATERIAL AND METHODS

Animals and preparation

Eight female lambs (INRA 401 breed) born in the experimental farm of the INRA centre of Clermont-Ferrand Theix were used. They were housed in the same group localised in an experimental sheepfold with a controlled ambient temperature (20°C). At the age of three months they were individually placed in crates that allowed visual cues between lambs. Seven days after, each experimental lamb was trained to be attached with a halter for 3 consecutive hours per day during 10 days with frequent human contacts. At the end of this training period, they were chronically instrumented with polyvinyl catheter in the left jugular vein under aseptic condition and local infiltration anaesthesia. The catheters were filled with heparinized saline solution and flushed daily during five days before drugs were injected. During this five days, animals were shaved at the location of ECG electrodes and daily manipulated with a simulated experimental protocol conducted by the experimenters themselves.

Experimental procedure

Animals were subjected to the experimental procedure within two batches of four, one batch being tested on odd days and the other on even days. Within each batch, animals received 4 treatments according to a Latin square design.

The treatments consisted of the injection of: 1) atenolol (0.5mg/kg), a beta-1 selective adrenergic receptor antagonist, 2) atropine sulfate (0.2 mg/kg), a muscarinic receptors antagonist, 3) a mixture of atenolol and atropine (0.5 and 0.2 mg/kg respectively) for double autonomic blockade, and 4) physiological saline. All the drugs were from Sigma (France).

Drug efficiency and correct proportioning was checked by monitoring the electrocardiogram (ECG) during pre-experiment tests: the complete beta blockade with atenolol was verified with injections of a beta-1 selective adrenergic agonist (isoproterenol, from 0.1 to 0.2 µg/kg); the dose of atropine and its effect was adjusted in order to avoid behavioral troubles such as drowsiness or agitation which are generally observed with high doses of this drug. A two days interval was respected between each injection on the same animal, in order to ensure that the previously administered drug has been completely metabolized (half-life of elimination for intravenous atropine and atenolol are around 4 h and 7 h respectively (Kirch et al., 1980; Aaltonen et al., 1984).

Drug administration and ECG recordings were conducted between 8 and 11 AM. Two adhesive electrodes (HP 40489 E, Hewlett Packard, USA) were glued on the shaved skin of animal chest, one

down the sternum and the other over the right scapula. Electrodes were connected to a PowerLab system (A.D.Instruments, UK) associated with an Apple computer for the ECG monitoring and recording with A.D.Instruments Chart software. The length of both catheter and ECG wires was adjusted to carry out injections and ECG monitoring from two meters behind the animals in order to prevent animals to notice the experimenters. Twenty minutes after electrodes had been fixed, the appropriate drug was slowly injected into the catheter and flushed with saline. The ECG was recorded at a rate of 1000 points per second, from twenty minutes before the injection to twenty minutes after.

Data analysis

Analysis of variation in the RR interval was conducted with the specialized HRV extension package of Chart software (A.D.Instruments, UK). This extension was designed to compute a table of RR intervals from ECG data and to generate a range of plots, spectral (by the way of FFT) and statistical measures according to Task Force (1996) and Committee Report (1997). The method for data analysis has been presented in a previous paper (Després et al., 2002). Briefly, R waves were triggered from the derivative of the raw ECG signal in order to remove the trend. Segments of two minutes where the RR tachogram was stationary were chosen for HRV analysis. The following time-domain indexes were considered for each 2 min period: mean heart rate (HR), mean of RR intervals (MeanRR), standard deviation of all RR intervals (SDRR), and standard deviation of differences between adjacent RR intervals (SDΔRR). The following frequency-domain indexes were extracted: total power (0-1 Hz; TPW), low frequency power (0.04-0.15 Hz; LF), and high frequency power (0.15-1 Hz; HF). These settings for short temporal series were defined after pre-experimental observation and measure of respiratory rhythm. In our experimental conditions, animal respiratory rhythm varied in the range 0.6-0.9 Hz. In addition, VSE was obtained by dividing MeanRR (for each drug injected) by RR0 (MeanRR after injection of atenolol and atropine together).

The SAS package (version 6.12) was used for statistical analyses. First, in order to study drug effects, paired-t tests were run for each drug to compare values before and after drug injection. Second, in order to compare between drugs, analyses of variance were run using the following model: measurement (after drug injection) = $\beta_0 + \beta_1 a_i + \beta_2 b_j + \beta_3 c_{ij} + \varepsilon_{ij}$

where a_i represents differences due to drug, b_j represents differences due to lamb, and c_{ij} represents the level of the measurement before drug injection. Post-hoc comparisons between drugs were made with the Least Squares Means procedure. Third, in order to estimate the robustness of each index, the proportion of variability explained by drug effect and by subject (lamb) effect was calculated from the analysis of variance (r^2 values). An index was considered to be valid when r^2 was high for drug effect and low for subject effect (Goldberger, 1999). The result section will focus on significant effects ($P < .05$) and tendencies ($.05 < P < .1$).

RESULTS

Drug effects

The changes in HRV indexes following the injection of drug are summarized in Table 1. Saline or atenolol injections did not affect any HRV index. Atropine injection was followed by a large increase in HR and a decrease in MeanRR, SDRR, SD Δ RR, LF and VSE. Atropine injection tended also to decrease the total power of the spectrum (TPW). The injection of atenolol and atropine together was followed by an increase in HR and decreases in MeanRR and VSE. The mixture of atropine and atenolol tended also to decrease SDRR, SD Δ RR, TPW, LF and VSE.

*Table 1: Changes in HRV parameters following drug injections, lambs being injected with either 0.5 mg atenolol/kg, 0.1 mg atropine/kg, 0.5 mg atenolol + 0.1 mg atropine/kg, or saline. The difference D between values (after - before) injection were calculated and compared to 0 with a t test. o: $P < .1$; *: $P < .05$; **: $P < .01$.*

	atenolol		atropine		atenolol + atropine		saline	
	mean D	t	mean D	t	mean D	t	mean D	t
HR (bpm)	-6.38	-1.79	35.63	4.03 *	20.10	6.24 **	1.98	0.95
MeanRR (ms)	24.42	1.56	-123.40	-6.14 **	-90.15	-5.13 **	-8.67	-0.99
SDRR (ms)	-3.94	-1.61	-15.60	-3.13 *	-17.42	-2.33 o	4.00	1.96
SD Δ RR (ms)	-8.33	-1.44	-20.43	-2.87 *	-27.67	-2.06 o	3.30	1.00
TPW (ms ²)	-153.72	-1.43	-336.10	-2.51 o	-446.26	-2.03 o	53.05	1.22
LF (ms ²)	-30.45	-1.13	-186.97	-3.00 *	-181.52	-2.18 o	20.32	0.41
HF (ms ²)	-110.84	-1.47	-136.21	-1.74	-253.36	-1.52	23.75	1.12
LF/HF	2.69	0.63	7.85	1.18	4.91	0.93	2.75	0.85
VSE	0.05	1.53	-0.27	-6.25 **	-0.19	-5.30 **	-0.02	-0.94

Comparison between drugs

The analyses of variance revealed significant drug effects on all indexes (Table 2). Atenolol injection was found to have similar effects to those of saline since no significant differences were observed between these two treatments. The effects of atropine injection – either alone or in combination with atenolol – differed largely from those of the other treatments. After atropine injection, HR was higher while the other indexes were lower than after saline or atenolol injections. The injection of atropine in combination with atenolol had effects similar to those recorded after the injection of atropine alone excepted for HR, which did not significantly differ from saline. The effects of atropine plus atenolol injection on HR, MeanRR and VSE were less marked than those recorded after the injection of atropine alone.

Table 2: Comparison of drug effects on HRV parameters. Lambs were injected with either 0.5 mg atenolol/kg, 0.1 mg atropine/kg, 0.5 mg atenolol/kg+0.1 mg atropine/kg or saline. Analyses of variance were conducted to compare drug effects, values before injections being taken as covariates. Values with no common letter differ significantly ($p < .05$). *: $p < .05$; **: $p < .01$; ***: $p < .001$.

	atenolol	atropine	atenolol + atropine	saline	SD	F (drug)	
HR	108.9 a	150.1 b	133.9 c	117.4 ac	12.9	10.60	***
Mean RR	546 a	410 b	451 c	511 a	33	18.26	***
SDRR	20.77 a	9.88 b	9.00 b	22.75 a	7.02	5.65	**
SDΔRR	17.1 a	3 b	0.9 b	18.4 a	77.0	6.23	**
TPW	247.1 a	19.5 b	-24.3 b	288.2 a	139.7	7.38	**
LF	155.28 a	1.30 b	1.57 b	162.4 a	87.55	6.31	**
HF	77.6 a	4.3 b	-12.6 b	91.4 a	58.2	4.56	*
VSE	1.17 a	0.86 b	0.97 c	1.10 a	0.07	18.95	***

Validity of HRV indexes

The r^2 values for drug effect and lamb effect in the analyses of variance are given in Table 3. Drug effect explained more than 33 percents of the total variance of all HRV indexes whereas the corresponding r^2 values for lamb effect were lower. For HR, MeanRR and VSE, r^2 values for drug effects were the highest (between 0.56 and 0.69) and the corresponding r^2 values for lamb effect were lowest (between 0.04 and 0.08).

Table 3: r^2 for lamb and drug effects.

	r^2 lamb	r^2 drug
HR	0.08	0.56
MeanRR	0.04	0.65
SDRR	0.15	0.37
SDΔRR	0.18	0.39
TPW	0.15	0.37
LF	0.14	0.33
HF	0.25	0.34
VSE	0.06	0.69

DISCUSSION

The main results of this study were that atenolol injection had no effect on cardiac activity of lambs, whereas atropine induced large modifications which were reduced when atenolol was administered at the same time. The heart rate of lambs increased after the injection of atropine and their heart rate variability decreased. Previous studies reported a similar increase of heart rate in sub-adult and adult sheep after the injection of atropine (Woods et al., 1977; Zugaib et al., 1980). In our study, the decrease

in HRV is observed in the time- and frequency-domains through all studied indexes. Hence in ovine as in other species, the vagal tone - which is suppressed by atropine injection - acts to reduce heart rate and to increase heart rate variability.

We found no difference in HR or HRV between atenolol injection and saline. A first explanation could be that lambs are not receptive to atenolol. However, this hypothesis is ruled out by the ineffectiveness of isoproterenol, a beta-1 selective adrenergic agonist, after atenolol blockade and by the fact that atenolol reduced the effects of atropine on HR, MeanRR and VSE. The most likely explanation would be that the sympathetic tone of lambs is very low or even absent when they are in a calm state. As a matter of fact the lambs had been habituated to handling and no behavioral change could be detected in response to drugs injections. Hence none of the explored time- and frequency-domain indexes could reflect sympathetic activity. The lack of HRV measurements indicating the sympathetic tone has already been put forward in calves (Després et al., 2002), dogs (Bailey et al., 1996; Houle and Billman, 1999) and humans (Kingwell et al., 1994).

As hypothesized (Goldberger, 1999), the interval between beats increased compared with intrinsic value, when the parasympathetic tone only was active (with atenolol) and was decreased when the sympathetic tone only was active, leading to a VSE respectively higher and lower than one. Again, we observed that the VSE after saline was not different from that after atenolol injection, which supports the idea that the heart rate of lambs, in our experimental context, is mainly controlled by the parasympathetic tone.

If we now discuss the relative validity of each HR or HRV measures, we can conclude that all explored indexes vary during autonomic blockade and contribute significantly to the variance of the model in our lambs. The best indicators of the autonomic modulation in cardiac activity seems to be the VSE, HR and MeanRR since for these indexes individual variations were low whereas effects of drugs were large. Since HR and MeanRR do not describe alone the side of the autonomic balance, VSE appears as the best indicator of the net vago-sympathetic effect. We found the same conclusion in calves (Després et al., 2002). The limitation of VSE is that it provides a picture of the net effect of the autonomic input to the sinus node without regard to the balance between sympathetic and parasympathetic tones. The well recognized parasympathetic indexes $SD\Delta RR$ or HF, which contribute also significantly to the variance of the model, can be used for qualitative estimation of parasympathetic activity in lambs. When measured simultaneously in an experimental paradigm, the changes in VSE and in parasympathetic activity can conduct, by logical deduction, to an estimation of the sympathetic activity.

Finally, none of the measures of HR or HRV were found to reflect the sympathetic tone of lambs. As suggested above, this might be due to a lack of sympathetic tone in our lambs under the non stressful conditions of this study. An increase in heart rate can be due to a lower parasympathetic tone or to a

higher sympathetic one or both. Therefore autonomic blockades should be performed under more stressful conditions, such as during handling or abrupt social separation, in order to check that whatever the situation lambs have a low sympathetic tone and, as a consequence, that no direct measure can be used to assess the sympathetic tone of lambs. Such indexes could be useful for the study of animals' emotions and stress without invasive approach.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Stephane Andanson, Pierre Amblard and Henry Cassagne for their involvement in the organization of the experiment.

LITTERATURE CITED

- Aaltonen, L.; Kanto, J.; Iisalo, E.; Pihlajamaki, K. Comparison of radioreceptor assay and radioimmunoassay for atropine: pharmacokinetic application. *Eur. J. Clin. Pharmacol.* 26: 613-617; 1984.
- Bailey, J. R.; Fitzgerald, D. M.; Applegate, R. J. Effects of constant cardiac autonomic nerve stimulation on heart rate variability. *Am. J. Physiol.* 270: H2081-2087; 1996.
- Berntson, G. G.; Cacioppo, J. T.; Quigley, K. S. Cardiac psychophysiology and autonomic space in humans: empirical perspectives and conceptual implications. *Psychol. Bull.* 114: 296-322; 1993.
- Calvert, C. A. Heart rate variability. *Vet. Clin N Am: Small Anim Pract* 28: 1409-1427; 1998.
- Committee Report. Heart rate variability: origin, methods and interpretive caveats. *Psychophysiology* 34: 623-648; 1997.
- Després, G.; Veissier, I. ; Boissy, A. Effect of autonomic blockers on heart period variability in calves. *Physiol. Res.* 51 : 347-353 ; 2002.
- Goldberger, J. J. Sympathovagal balance: how should we measure it ? *Am. J. Physiol.* 276: H1273-1280; 1999.
- Houle, M. S.; Billman G. E. Low-frequency component of the heart rate variability spectrum: a poor marker of sympathetic activity. *Am. J. Physiol.* 276: H215-223; 1999.
- Ishii, K.; Kuwahara, M.; Tsubone, H.; Sugano, S. Autonomic nervous function in mice and voles (*Microtus arvalis*): investigation by power analysis of heart rate variability. *Lab. Anim.* 30: 359-364; 1996.
- Kingwell, B. A.; Thompson, J. M.; Kaye, D. M.; Mcpherson, G. A.; Jennings, G. L.; Esler, M. D. Heart rate spectral analysis, cardiac norepinephrine spillover, and muscle sympathetic nerve activity during human sympathetic nervous activation and failure. *Circulation* 90: 234-240; 1994.

- Kirch, W.; Schafer, M.; Braun, M. Single intravenous dose kinetics accumulation of atenolol in patients with impaired renal function and on hemodialysis. *Arch. Toxicol. Suppl.* 4:366-369; 1980.
- Kuwahara, M.; Hashimoto, S.; Ishii, K.; Yagi, Y.; Hada, T.; Hiraga, A.; Kai, M.; Kubo, K.; Oki, H.; Tsubone, H.; Sugano, S. Assessment of autonomic nervous function by power-spectral analysis of heart rate variability in the horse. *J. Auton. Nerv. Syst.* 60: 43-48; 1996.
- Malik, M. Heart rate variability. *Curr. Op. Cardiol.* 13: 36-44; 1998.
- McCarty, R.; Atkinson, M.; Tiller, W. A.; Rein, G.; Watkins A.D. The effects of emotions on short-term power spectrum analysis of heart rate variability. *Am J Cardiol.* 76:1089-1093; 1995.
- Moguilevski, V. A.; Shiel, L.; Oliver, J.; Mcgrath, B. P. Power spectral analysis of heart-rate variability reflects the level of cardiac autonomic activity in rabbits. *J. Auton. Nerv. Syst.* 58: 18-24; 1996.
- Orgeur, P.; Mavric, N.; Yvone, P.; Bernard, S.; Nowak, R.; Schaal, B.; Levy, F. Artificial weaning in sheep: consequences on behavioural, hormonal and immunopathological indicators on welfare. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 58: 87-103; 1998.
- Physick-Sheard, P. W.; Marlin, D. J.; Thornhill, R.; Schroter, R. C. Frequency domain analysis of heart rate variability in horses at rest and during exercise. *Equ. Vet. J.* 32: 253-262; 2000.
- Stein, P. K.; Kleiger, R. E. Insights from the study of heart rate variability. *Annu. Rev. Med.* 50: 249-261; 1999.
- Task Force of European society of cardiology and the north american society of pacing and electrophysiology. Heart rate variability : standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Circulation* 93: 1043-1065; 1996.
- Veissier, I. ; Le Neindre, P. Weaning in calves : its effect on social organisation. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 24: 43-54; 1989
- Woods, J. R. Jr; Dandavino, A.; Murayama, K.; Brinkman, C. R.; Assali, N. S. Autonomic control of cardiovascular functions during neonatal development and in adult sheep. *Circ. Res.* 40: 401-407 ; 1977.
- Zugaib, M.; Forsythe, A. B.; Nuwayhid, B.; Lieb, S. M.; Tabsh, K.; Erkkola, R.; Ushioda, E.; Brinkman, C. R., Assali, N. S. Mechanisms of beat-to-beat variability in the heart rate of the neonatal lamb. I. Influence of the autonomic nervous system. *Am J Obstet Gynecol.* 138:444-452; 1980.

2. Mesure des expressions motrices

Les expressions faciales sont perçues comme des réponses émotionnelles par certains (Izard, 1992), alors que d'autres les voient essentiellement comme des « moyens » de communication (Fridlund, 1994b). Il est probable que les expressions faciales soient en fait impliquées à la fois dans l'expression émotionnelle et la communication sociale (Marler, 1984; Scherer, 1994a). La mesure des expressions faciales chez les animaux peut donc non seulement servir à l'étude de la communication mais également à l'identification des réponses émotionnelles.

Les théoriciens dits des émotions de bases (Ekman, 1999; Izard, 1992) considèrent qu'il existe un nombre limité d'émotions présentant chacune un circuit neuronal spécifique, une expression faciale unique et universelle ainsi qu'un seul sentiment. Les théoriciens de l'appraisal (Scherer, 1992; Kaiser et Wehrle, 2001) considèrent que les expressions faciales sont liées à des critères d'évaluations de la même manière qu'il existe des réponses physiologiques spécifiques à ces critères d'évaluation comme nous l'avons vu précédemment.

Chez l'Homme, l'identification des expressions faciales liées à chaque critère d'évaluation se fait à l'aide du Facial Action Coding System (FACS : Ekman et Friesen, 1978; Kaiser et Wehrle, 2001). Les prédictions faites par Scherer (1992) sur les expressions faciales liées à différents critères d'évaluations ont été précisées (Kaiser et Wehrle, 2001; Wehrle et al., 2000). Par exemple, l'évaluation d'un événement non-familier se traduirait par des sourcils baissés avec la paupière tendue. A l'exception des Primates, les expressions faciales des animaux sont peu perceptibles, c'est le cas en particulier chez les ruminants domestiques qui ont une musculature faciale peu développée. Néanmoins, l'étude de la communication sociale chez ces animaux a permis de mettre en évidence l'utilisation d'autres moyens expressifs tels que les postures du corps dans les interactions sexuelles et agonistiques (exemple des postures chez le taureau de Camargue : Schloeth, 1958, chez les vaches : Bouissou et al., 2001). De même, certains ont proposé d'utiliser les postures des oreilles et de la queue comme outil de diagnostic de problème de santé chez les Lamas (Fowler, 1999). Il semble donc possible que des postures de la tête ou des oreilles chez nos animaux pourraient être liées à des expressions émotionnelles. Par conséquent, nous avons cherché à identifier chez l'agneau des postures en relation avec des processus particuliers d'évaluation.

Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur les postures d'oreilles puisqu'elles présentent une grande mobilité chez nos animaux et sont connues pour être impliquées dans la communication sociale (Fisher et Matthews, 2001). Les postures d'oreilles ont été enregistrées de manière la plus exhaustive chez des agnelles exposées à la présentation répétée d'un objet non-familier. Les oreilles ont été observées dans deux plans afin d'appréhender toutes les postures possibles. L'expérience 1 a permis d'isoler quatre postures d'oreilles à partir d'une démarche objective et sans *a priori*. L'expérience 2 a permis de valider la pertinence de ces quatre postures d'oreilles.

2.1. Expérience 1 - Identification des postures d'oreilles

2.1.1. Matériels et méthodes

A. Animaux

Dix agnelles INRA401 âgées de 10 mois, et maintenues dans un même groupe dans un enclos d'élevage (38 m²) adjacent au dispositif expérimental (cf. Figure 1) jusqu'à la fin des tests. Les agnelles disposaient de foin, d'eau et de sel distribués *ad libitum* dans l'enclos d'élevage. Du concentré leur était distribué le soir. Pendant la période d'observation, le concentré était distribué au moins une demi-heure après le passage de la dernière agnelle dans le test.

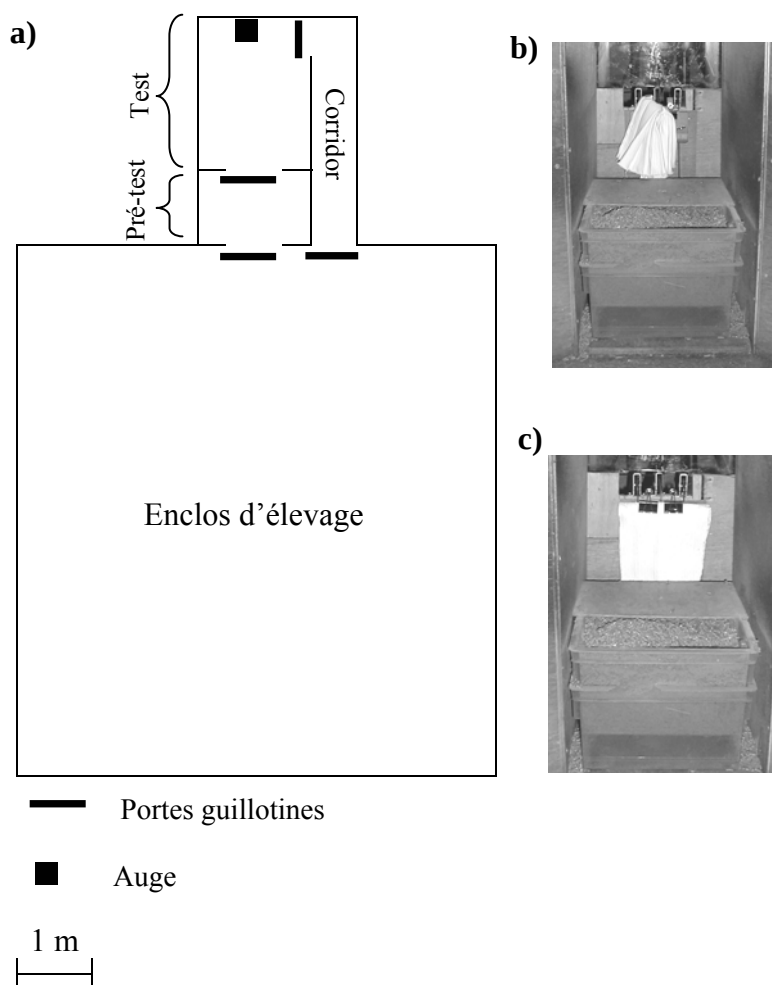


Figure 1 : a) Dispositif expérimental utilisé dans les deux expériences; b) Foulard présenté dans les deux expériences ; c) Carré présenté uniquement dans l'expérience 2

B. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental est séparé de l'enclos d'élevage par des parois pleines (hauteur : 1.80 m). Il comprend une zone de pré-test (1.5 m²), une zone de test (3 m²) et un couloir (1.8 m²). Les différentes zones sont séparées les unes des autres par des parois pleines également. Le passage entre les zones se fait *via* des portes guillotine actionnées à distance. Une auge remplie de concentré est placée à

l'opposé de l'entrée dans la zone de test. Un système monté sur poulies permet de faire apparaître un foulard, initialement caché derrière l'auge, à environ 30 cm au dessus de l'auge.

C. Enregistrement vidéo

Quatre caméras (3 caméras Sony SPT-MC128CE ; Sony Corp., Tokyo, Japon et une caméra numérique Sony DCR-TRV320E) ont été utilisées pour observer les agnelles. Elles étaient connectées à un magnétoscope (Sony SVT-1000P ; Sony Corp.) via un système de quadravision (MV25 Multivision Processor, model MX25 ; Robot Research Inc., San Diego, California, USA) permettant d'enregistrer sur une même bande vidéo les images issues des 4 caméras.

D. Procédures

Période de familiarisation

Les agnelles ont été familiarisées à l'ensemble du dispositif expérimental pendant trois semaines. Durant les deux premières semaines, elles avaient accès librement et en groupe depuis leur enclos d'élevage à l'ensemble du dispositif expérimental, toutes les portes étant maintenues ouvertes. Puis au cours des deux premiers jours de la troisième semaine, les agnelles maintenues en groupe ont été soumises à deux passages quotidiens dans le dispositif expérimental avec ouverture et fermeture des portes guillottes. Au cours des trois jours suivants, elles ont été exposées individuellement à la procédure générale à raison de deux passages quotidiens pour chaque agnelle. L'agneille était amenée dans la zone de pré-test par un manipulateur. Deux minutes après, l'accès à la zone de test était ouvert et elle pouvait s'y alimenter pendant 2 minutes. Puis les accès au corridor et à l'enclos d'élevage étaient ouverts.

Période d'observation

Les observations ont ensuite été effectuées sur trois jours consécutifs. Une fois dans la zone de test, et après trente secondes d'alimentation de l'agneille en continu, le foulard caché initialement derrière l'auge apparaissait lentement au-dessus de l'auge. L'agneille était alors laissée deux minutes dans la zone de test en présence du foulard. Les agnelles étaient testées une fois par jour en alternance soit le matin soit l'après-midi.

E. Mesures comportementales

Parmi les enregistrements vidéos effectués pour chaque agnelle lors des trois jours d'observation, un enregistrement par agnelle a été sélectionné soit un total de 10 enregistrements retenus. Les enregistrements ont été retenus en fonction de la visibilité de l'agneille et afin d'avoir des agnelles dont c'était la première, deuxième ou troisième exposition au foulard (Tableau 1). Les positions des oreilles ont été codées sur ordinateur à l'aide du logiciel Observer Video Pro (version 4.0.21, Noldus Information Technology, The Netherlands).

Tableau 1: Liste des agnelles observées pour l'identification des postures d'oreilles.

agnelle n°	présentation n°
1257	1
1266	1
1178	2
1204	2
1258	2
1271	2
1171	2
1290	2
1282	2
1300	3

Chaque enregistrement a été codé en parallèle par deux observateurs (Observateur 1 et Observateur 2) pendant les 30 secondes avant et après l'apparition de l'objet.

Deux catégories de positions d'oreilles ont été identifiées : « position des oreilles par rapport au plan frontal » et « visibilité de la face interne du pavillon de l'oreille » (Tableau 2). A l'intérieur de chacune des deux catégories, les positions étaient mutuellement exclusives. Les deux catégories étaient codées indépendamment l'une de l'autre.

La catégorie « position des oreilles par rapport au plan frontal » était observable sur une vue de dessus de la tête de l'agnelle et incluait quatre positions :

- en avant : les deux oreilles sont en avant du plan frontal (pr1),
- dans le plan : les deux oreilles sont dans le plan frontal (pr2),
- en arrière : les deux oreilles sont en arrière du plan frontal (pr3),
- asymétrique : les deux oreilles sont dans des positions différentes (pr4).

La catégorie « visibilité de la face interne du pavillon » était observable sur une vue de face de l'agnelle et incluait quatre positions :

- ouvert : les deux faces internes sont visibles (pv1),
- plan : les deux faces internes et les deux faces externes des pavillons ne sont pas visibles. La face interne fait face au sol si l'animal a la tête droite et l'oreille est visible dans toute sa longueur (pv2),
- fermé ; les faces internes des pavillons ne sont pas visibles et les faces externes sont partiellement visibles au niveau de l'insertion de l'oreille dans le crâne. L'oreille n'est pas visible dans toute sa longueur (pv3),
- asymétrique : la face interne d'un pavillon est visible, l'autre non (pv4).

Tableau 2: Positions des oreilles au sein de chacune des deux catégories utilisées pour le codage des positions d'oreilles

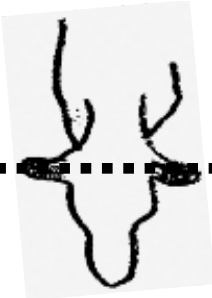
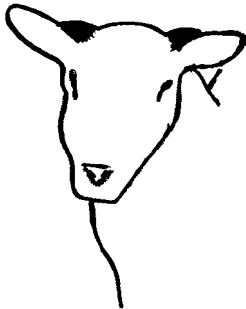
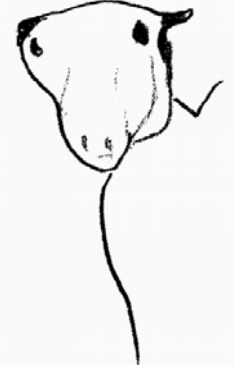
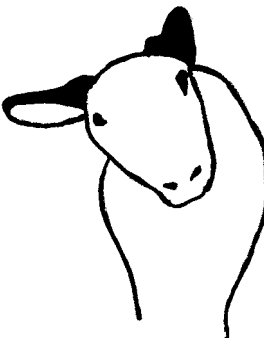
Catégorie « Position de l'oreille par rapport au plan frontal »			
Visible sur une vue de dessus			
En avant pr1	Plan pr2	En arrière pr3	Asymétrique pr4
			
Catégorie « Visibilité de la face interne du pavillon »			
Visible sur une vue de face			
Ouvert pv1	Plan pv2	Fermé pv3	Asymétrique pv4
			

Tableau 3: Code des 16 postures d'oreilles pouvant être théoriquement exprimées

		Visibilité de la face interne du pavillon							
		pv1		pv2		pv3		pv4	
Position de l'oreille par rapport au plan	pr1	1	pr1pv1	5	pr1pv2	9	pr1pv3	13	pr1pv4
	pr2	2	pr2pv1	6	pr2pv2	10	pr2pv3	14	pr2pv4
	pr3	3	pr3pv1	7	pr3pv2	11	pr3pv3	15	pr3pv4
	pr4	4	pr4pv1	8	pr4pv2	12	pr4pv3	16	pr4pv4

2.1.2. Résultats

L'identification des quatre positions au sein de chacune des deux catégories permet de distinguer 16 postures d'oreilles identifiées chacune par un code allant de 1 à 16 (Tableau 3). Par exemple les oreilles peuvent être en avant par rapport au plan frontal (pr1) et ouvertes (pv1) soit la posture (pr1pv1 : code 1). Pour chaque fichier codé par chaque observateur, les postures observées ont été identifiées de la sorte.

Pour chaque enregistrement, les observations effectuées par les deux observateurs ont été comparées en notant, par exemple la posture codée par l'observateur 2 au moment où l'observateur 1 code la posture pr1pv1. La fréquence des différents couples de postures (parmi les 256 possibles) et leur durée moyenne ont été calculées (cf. Figures 2 et 3).

		Observateur 1																Total Obs. 2
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Observateur 2	1	6	11		4		3							2	1		3	30
	2		48	16	11		7	6	1		2	6			14	3	13	127
	3			7	5			1				6			1	1		21
	4	2	17	2	12			3	1			1			2	2	8	50
	5		1															1
	6		14	5	3		6	6	6			1	1		3	2	10	57
	7		2	4	1		3	8	1		1	5				1	2	28
	8		6	2			1	6	2			2					5	24
	9		1															1
	10		2					2				1	1		2	1	1	10
	11		11	14	4		2	52	8		4	67	12		3	31	27	235
	12		1	2	3		1	11	5			8			1	6	14	52
	13	3	3					1							1		1	9
	14		16	5	5		3	3	4						5	1	8	50
	15		5	4	3		1	22	2		1	20	5		2	9	10	84
	16	4	32	6	30		4	29	18		1	20	14		13	17	65	253
Total Obs. 1		15	177	65	76		31	150	48		9	137	33	2	48	74	167	1032

Figure 2: Matrice de la fréquence des couples de postures. Les valeurs en diagonale correspondent au nombre de fois où les deux observateurs ont observé la même posture en même temps. Par exemple, la posture 1 a été observée en même temps par les deux observateurs 6 fois.

		Observateur 1															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Observateur 2	1	7.01	1.05		0.37		0.19							0.18	0.04		0.12
	2		1.61	0.24	0.35		0.14	0.16	0.12		0.20	0.17			0.20	0.09	0.31
	3		0.11	0.10	0.04							0.15			0.04	0.12	
	4	0.08	0.42	0.24	0.17			0.19	0.04			0.08			0.44	0.20	0.25
	5		0.04														
	6		0.46	0.08	0.27		1.10	0.36	0.11			0.08	0.08		0.19	0.14	0.44
	7		0.14	0.42	0.12		0.36	0.43	0.04		0.04	0.14				0.16	0.18
	8		0.51	0.04			0.04	0.36	0.18			0.20					0.21
	9		0.04														
	10		0.06					0.06				0.04	0.04		0.04	0.04	0.04
	11		0.16	0.30	0.07		0.12	1.50	0.30		0.12	1.16	0.17		0.15	0.30	0.20
	12		0.04	0.06	0.05		0.04	0.06	0.06			0.09			0.04	0.07	0.08
	13	0.07	0.04					0.08							0.04		0.04
	14		0.53	0.04	0.18		0.13	0.25	0.07						0.27	0.08	0.10
	15		0.13	0.11	0.05		0.32	0.23	0.12		0.04	0.14	0.04		0.14	0.19	0.13
	16	0.45	0.30	0.08	0.37		0.21	0.86	0.91		0.04	0.30	0.18		2.24	0.32	1.12

Figure 3: Matrice de la durée moyenne des couples de postures. Les valeurs en diagonale correspondent à la durée moyenne pendant laquelle les deux observateurs observent la même posture. Par exemple, la posture 1 a été observée en même temps par les deux observateurs pendant une durée moyenne de 7.01 secondes. En gras, apparaissent les valeurs supérieures à une seconde.

Les postures qui n'ont jamais été observées par les deux observateurs en même temps, dont la fréquence d'apparition est rare et dont la durée est réduite, ont été considérées comme des artéfacts de dépouillement. C'est le cas des **postures 5, 9, 10, 12 et 13**. D'ailleurs, l'exclusion des ces cinq postures se comprend d'un point de vue anatomique. En effet, la posture 5 correspond à des oreilles en avant du plan frontal avec la face interne du pavillon face au sol. Ce type de posture ne se voit pas chez un mouton. De même pour, les quatre autres postures.

Les postures qui ont été observées plus souvent ensemble avec des durées moyennes supérieures à une seconde, ont été considérées comme des postures facilement discernables et donc distinctes. C'est le cas des **postures 2, 11 et 16**. La posture 2 correspond à des oreilles dans le plan frontal avec la face interne du pavillon visible. La posture 11 correspond à des oreilles en arrière du plan frontal et dont la face interne du pavillon n'est pas visible. Enfin la posture 16 correspond à des oreilles dans deux positions différentes par rapport au plan frontal et dont la visibilité des deux faces internes diffère.

Les postures qui ont été observées plus fréquemment avec d'autres postures mais dont la durée moyenne d'observation ensemble était supérieure à une seconde, ont été également considérées

comme des postures distinctes. C'est le cas des **postures 1 et 6**. La posture 1 correspond à des oreilles en avant du plan frontal avec la face interne du pavillon visible. La posture 6 correspond à des oreilles dans le plan frontal et dont les faces internes et externes des 2 pavillons sont invisibles sur une vue de face.

Les autres postures qui ont été observées plus fréquemment avec d'autres postures et dont la durée moyenne d'observation ensemble était inférieure à la seconde, ont été considérées comme des postures de transitions. Elles doivent être regroupées avec les autres postures identifiées ci-dessus. C'est le cas des **postures 3, 4, 7, 8, 14 et 15**. Chaque posture est alors regroupée avec la posture avec laquelle elle a été le plus fréquemment confondue ou avec laquelle elle a été observée sur des durées supérieures à une seconde. La posture 3 est regroupée avec la posture 2. Les postures 4, 8 et 14 sont regroupées avec la 16. Les postures 7 et 15 sont regroupées avec la posture 11.

Cependant parmi ces cinq postures, il semble plus prudent de regrouper les postures 1 (pr1pv1, les deux oreilles en avant du plan frontal avec les faces internes des deux pavillons visibles) et 2 (pr2pv1, les deux oreilles dans le plan frontal avec les faces internes des deux pavillons visibles) car bien que la posture 1 soit observée par les deux observateurs sur des temps très longs, elle était fréquemment confondue avec la posture 2 sur des temps supérieurs à la seconde. Finalement, quatre postures peuvent être retenues.

Une posture dite « **oreilles dressées** » qui correspond aux postures 2, 3 et 1. Les deux oreilles sont dans la même position par rapport au plan frontal et les faces internes des deux pavillons sont visibles sur une vue de face.

Une posture dite « **oreilles dans le plan** » qui correspond essentiellement à la posture 6. Les deux oreilles sont dans le plan frontal et les faces internes et externes des pavillons sont invisibles sur une vue de face.

Une posture dite « **oreilles en arrière** » qui correspond essentiellement aux postures 11, 7 et 15. Les deux oreilles sont en arrière du plan frontal avec la face interne du pavillon invisible et la taille de l'oreille plus ou moins appréciable sur une vue de face.

Une posture dite « **oreilles asymétriques** » qui correspond essentiellement aux postures 16, 4, 8, et 14. Les deux oreilles sont dans deux plans différents par rapport au plan frontal et/ou les faces internes des deux pavillons présentent des niveaux de visibilité différents.

Afin de bien différencier entre la position « oreilles dans le plan » et « oreilles en arrière », deux précisions doivent être apportées. Lorsque les oreilles sont justes en arrière du plan frontal, les oreilles sont considérées dans la position « oreilles dans le plan ». Lorsqu'elles font un angle supérieur à 45°C par rapport au plan frontal et que la longueur de l'oreille est très difficilement appréciable sur une vue de face, les oreilles sont considérées dans la position « oreilles en arrière ».

2.2. Expérience 2 – Validation des postures retenues

Selon le modèle de Scherer (2001), il est postulé que les expressions motrices sont spécifiques des critères mis en oeuvre pour évaluer la situation. De ce fait, il est possible que l'apparition d'un événement inhabituel dans l'environnement immédiat modifie l'évaluation que l'individu fait de la situation et que les expressions motrices de cet individu varient en conséquence. De plus, si l'individu est exposé plusieurs fois à un même événement initialement inhabituel, la familiarité de la situation devient alors de plus en plus grande de telle sorte que les expressions motrices observées après répétitions devraient être différentes de celles observées juste après la première exposition. Afin de valider la pertinence des quatre postures retenues, des agnelles ont été soumises quotidiennement à l'apparition lente d'un objet inhabituel.

2.2.1. Matériels et méthodes

A. Animaux

Vingt sept agnelles INRA401 de 4 mois ont été utilisées. Les agnelles ont été placées dans l'enclos d'élevage à l'âge de 2 mois ½ soit 6 semaines avant le début des observations. Elles recevaient du foin *ad libitum* et 400 g/jour de concentré distribué le soir. Pendant la période d'observation, le complément de concentré était distribué en fin de journée.

B. Dispositif expérimental et enregistrement vidéo

Il s'agit du même dispositif et du même matériel que ceux utilisés dans l'expérience 1.

C. Procédure

Période de familiarisation

Les agnelles ont été familiarisées à l'ensemble du dispositif expérimental pendant les 2 semaines précédant le début des observations. Lors de la première semaine, elles avaient librement accès à l'ensemble du dispositif expérimental depuis l'enclos d'élevage. Lors de la deuxième semaine, les agnelles ont été exposées d'abord par paire (le premier jour) puis individuellement (les jours suivants) à la procédure utilisée lors de la période d'observation à raison d'une fois par jour (cf. Expérience 1).

Période d'observation

Les observations ont ensuite été effectuées sur trois semaines, à raison de cinq jours par semaine. La procédure de présentation de l'objet était la même que dans l'expérience 1. Cette fois-ci, deux objets ont été utilisés : le même foulard que celui utilisé dans l'expérience 1 a été présenté à 13 agnelles et un carré fait du même tissu que le foulard a été présenté à 14 agnelles. Pour chaque agnelle, la période d'observation se terminait une fois qu'elle ne reculait plus en réponse à l'apparition de l'objet et ce au cours de trois séances consécutives. Ainsi, 4 à 11 séances ont été nécessaires selon l'agnelle pour atteindre ce critère.

D. Mesures comportementales

Pour chaque agnelle, les postures des oreilles lors des deux premières et des deux dernières séances d'observations ont été codées avec les mêmes outils que ceux de l'expérience 1.

Les quatre postures identifiées à l'issue de l'expérience 1 ont été observées pendant les 30 secondes avant et après l'apparition de l'objet. Le temps passé dans chacune des postures a été calculé pour les 30 secondes avant l'apparition de l'objet et les 30 secondes après l'apparition de l'objet.

E. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel SAS (version 8.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). La condition d'homogénéité était vérifiée à l'aide des graphiques des résidus. Si cette condition n'était pas vérifiée, les données étaient transformées en log et utilisées sous cette forme dans les analyses lorsque la transformation avait permis de remplir la condition d'homogénéité. Le seuil de signification était fixé à $P \leq 0.05$ et celui de tendance à $P \leq 0.1$.

Analyse intra séance

Le temps passé dans les quatre postures d'oreilles a été analysé à l'aide d'un modèle mixte pour données répétées pour la première et la dernière séance d'observation. Un modèle non-structuré a été utilisé pour la matrice de covariance. Les effets fixes du temps (2 niveaux), de l'objet (2 niveaux) et leur interactions ont été estimés.

Analyse inter-séances des réponses à l'apparition de l'objet

Le temps passé dans les quatre postures d'oreilles après l'apparition de l'objet lors des deux premières et deux dernières séances d'habituation a été analysé à l'aide d'un modèle mixte pour données répétées. Les effets fixes de la séance (4 niveaux), de l'objet (2 niveaux) et leurs interactions ont été estimés.

Les comparaisons post-hoc ont été faites à l'aide de la procédure des moindres carrés (least square means).

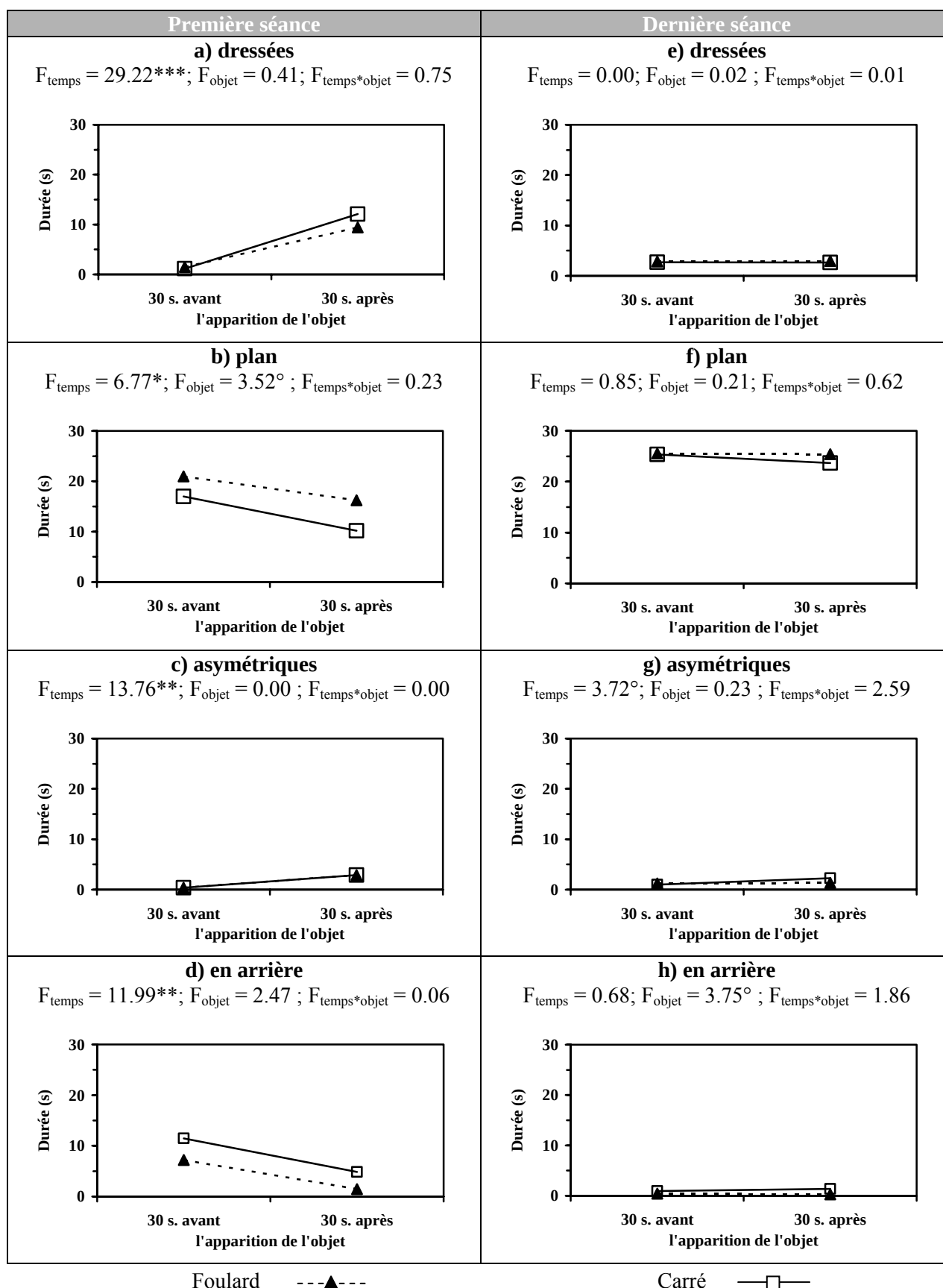


Figure 4: Temps passé par les agnelles dans les différentes postures d'oreilles pendant les 30 secondes précédant et suivant l'apparition lente d'un objet inhabituel, mesures réalisées lors de la première et de la dernière exposition. *** $P \leq 0.001$, ** $P \leq 0.01$, * $P \leq 0.05$, ° $P \leq 0.1$.

2.2.2. Résultats

Lors de la première séance, avant l'apparition de l'objet, les deux postures essentiellement observées sont la posture « oreilles dressées » et la posture « oreilles en arrière » (cf. Figures 4a à 4d). Suite à l'apparition de l'objet, les temps passés avec les oreilles dressées et asymétriques ont augmenté (cf. Figures 4a et 4c) alors que les temps passés avec les oreilles dans le plan et en arrière ont diminué (cf. Figures 4b et 4d). Aucune interaction avec le type d'objet n'a été observée.

Lors de la dernière séance, les agnelles passent la plupart du temps avec les oreilles dans la posture « oreilles dans le plan ». Suite à l'apparition de l'objet, les temps passés dans les postures « oreilles dressées », « oreilles dans le plan » et « oreilles en arrière » ne varient pas (cf. Figures 4e, 4f et 4h). Le temps passé dans la posture « oreilles asymétriques » tend à augmenter (cf. Figure 4g). Aucune interaction avec le type d'objet n'a été observée.

Les temps passés dans les différentes postures d'oreilles, qui ont été enregistrées en réponse à l'apparition de l'objet, évoluent au cours des séances (cf. Figure 5) indépendamment du type d'objet présenté. Le temps passé dans la posture « oreilles dressées » diminue dès la deuxième séance d'exposition (cf. Figure 5a) et continue de diminuer jusqu'à l'avant-dernière séance. Il n'y a pas de différence entre les deux dernières séances. Le temps passé dans la posture « oreilles dans le plan » est similaire entre les deux premières séances (cf. Figure 5b) et augmente de plus en plus lors des deux dernières séances. Les agnelles passent moins de temps dans la posture « oreilles asymétriques » lors de la dernière séance que lors de la deuxième et de l'avant-dernière séances (cf. Figure 5c). Enfin, le temps passé dans la posture « oreilles en arrière » est similaire lors des deux premières séances (cf. Figure 5d) et diminue lors des deux dernières séances.

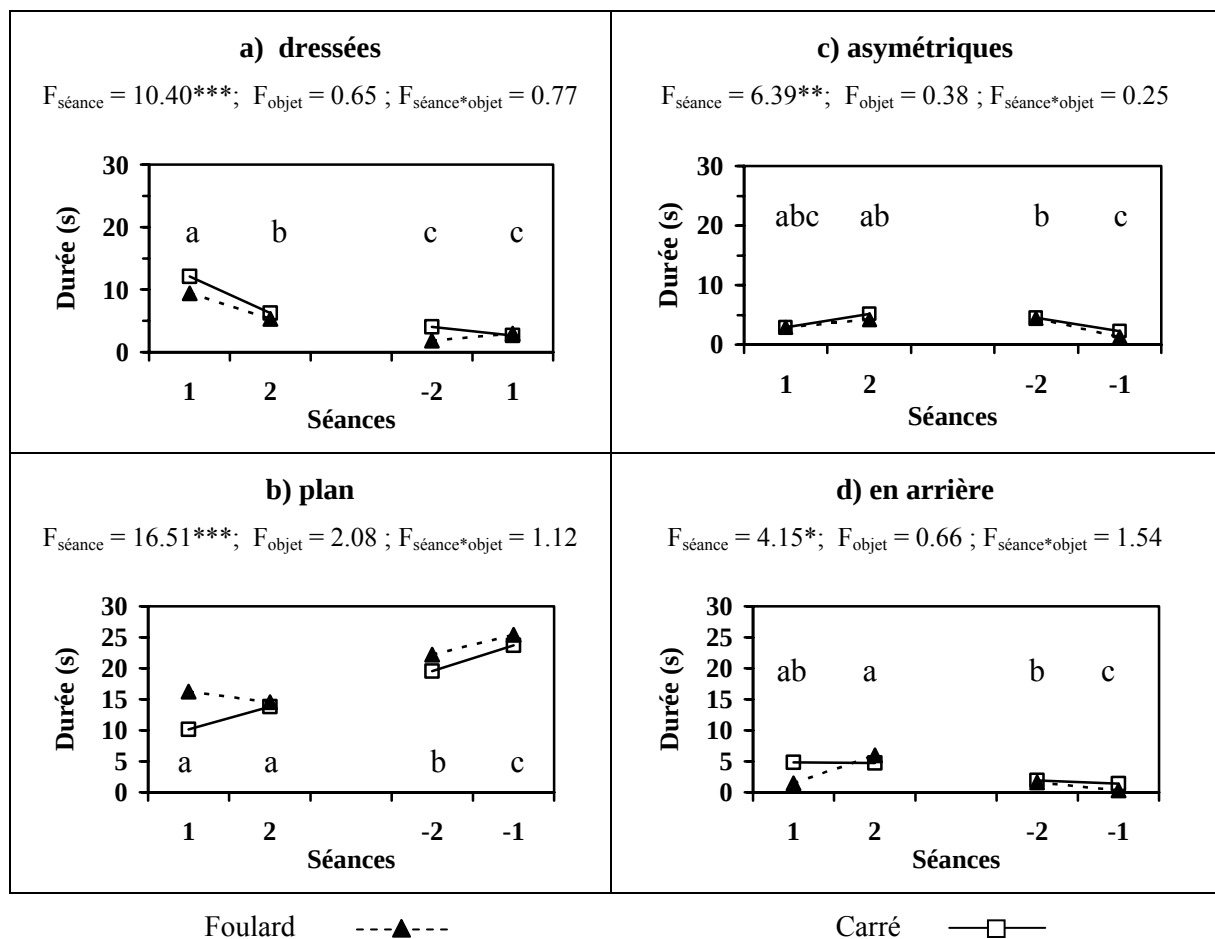


Figure 5: Temps passé dans les 4 postures pendant les 30 secondes après l'apparition de l'objet lors de deux premières et des deux dernières séances. *** $P \leq 0.0001$, ** $P \leq 0.01$, * $P \leq 0.05$, ° $P \leq 0.1$.

2.3. Discussion

En conclusion, cette étude a permis d'identifier objectivement quatre postures d'oreilles. Dans la posture « oreilles dressées », les faces internes des deux pavillons sont visibles à partir d'une vue de face. En ce qui concerne la posture « oreilles dans le plan », les faces internes des deux pavillons font face au sol. Concernant la posture « oreilles en arrière », les deux pavillons sont positionnés très en arrière du plan frontal (angle supérieur à 45°). Enfin, dans le cas de la posture « oreilles asymétriques », les deux pavillons sont représentés dans deux plans différents (par rapport au plan frontal) et/ou la vision des faces internes diffère entre les deux pavillons (par rapport à une vue de face).

Ces postures ont toutes été observées chez des agnelles exposées à l'apparition lente mais répétée d'un objet. La modification du temps passé dans les différentes postures suite à l'apparition de l'objet et en fonction du nombre de présentation a permis de valider ces postures.

Tout au long de l'expérience, la posture «oreilles dans le plan» est celle la plus longtemps observée. Avant la première présentation de l'objet, les agnelles passent beaucoup de temps dans cette posture mais également avec les oreilles en arrière. Il semble donc s'agir de postures neutres. Cependant, la posture « oreilles en arrière » n'est plus beaucoup observée lors de la dernière séance. Cette posture était peut-être liée à la recherche des congénères lors de la première séance puisqu'elle était présente avant l'apparition de l'objet. Suite à l'apparition de l'objet, le temps passé avec les oreilles dressées et dans une moindre mesure avec les oreilles asymétriques augmente au détriment des postures « oreilles dans le plan » et « oreilles en arrière ». L'objet présenté est inconnu des agnelles et c'est la première fois qu'elles sont confrontées à l'apparition d'un objet. La situation est donc non familière et les deux postures « oreilles dressées » et « oreilles asymétriques » pourraient être des postures révélatrice de l'évaluation de la non-familiarité. Si c'est le cas, le temps passé dans ces postures devrait diminuer avec les répétitions. C'est ce qui a été observé pour la posture « oreilles dressées » mais ce n'est pas le cas pour la posture « oreilles asymétriques ». La posture « oreilles dressées » serait donc liée à la non-familiarité mais pas la posture « oreilles asymétriques » qui est toujours aussi fréquente. Il est possible que cette posture soit simplement liée à l'apparition d'un objet peu importe qu'il soit familier ou non.

La posture « oreilles dressées » chez les agneaux pourrait donc être l'expression liée au critère de non-familiarité chez l'agneau. Chez l'Homme, l'expression faciale liée au critère de non-familiarité serait celle de sourcil baissé et de paupière tendue (Kaiser et Wehrle, 2001). Or, l'étude de l'évolution de la musculature faciale laisse penser selon Fridlund (1994c) que les muscles impliqués dans les mouvements des sourcils chez l'Homme seraient ceux impliqués dans les mouvements d'oreilles chez les animaux. Ainsi, la contraction de ces muscles serait à l'origine de l'abaissement des sourcils chez l'Homme et de l'érection des oreilles chez l'animal. Il semble donc que ces expressions aient une origine morphologique commune.

Ces postures d'oreilles ont été utilisées dans l'étude de la combinaison des critères de soudaineté et non-familiarité (cf. Chapitre 4) afin de rechercher d'éventuels liens avec le critère de soudaineté et une éventuelle modulation lors de la combinaison des critères de soudaineté et de non-familiarité.

CHAPITRE 2

EVALUATION DE LA SIGNIFICATION DE L'EVENTEMENT :

**Critères de soudaineté,
de non-familiarité et d'imprévisibilité**

Vers une identification des émotions chez l'animal :

Les agneaux évaluent-ils un événement au travers de sa soudaineté, de sa non-familiarité ou de son imprévisibilité ?

Désiré, L., Veissier, I., Després, G., & Boissy, A. (Accepted). On the way to assess emotions in animals : Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? Journal of Comparative Psychology

1. Objectifs

Cette expérimentation a porté sur la capacité des agneaux à évaluer une situation au travers de critères impliqués dans la première étape du processus d'évaluation à savoir la signification de l'événement auquel l'animal est confronté. Les trois sous-critères impliqués dans l'évaluation de la nouveauté, à savoir la soudaineté, la non-familiarité et l'imprévisibilité ont été étudiés indépendamment les uns des autres dans trois tests distincts. Pour chaque sous-critère étudié, les réponses comportementales et physiologiques ont été mesurées à la fois pour s'assurer que les agneaux avaient la capacité de traiter l'information selon ces processus et pour déterminer si ces sous-critères pouvaient induire une réponse émotionnelle.

2. Méthodes

Vingt-quatre agnelles ont été soumises successivement aux trois tests suivants qui se sont déroulés dans un même dispositif constitué d'une zone de pré-test et une zone de test.

- Test de soudaineté : 12 agnelles ont été exposées individuellement à l'apparition rapide d'un objet (foulard) présenté 30 secondes après le début de l'alimentation dans la zone de test. Les 12 autres agnelles ont été exposées à l'apparition lente du même objet.
- Test de non-familiarité : 12 agnelles ont été exposées individuellement à un objet familier dans la zone de test (cône de chantier) qui était à l'identique de celui qui était présent dans leur enclos d'élevage. Les 12 autres agnelles ont été exposées à un objet inconnu (pneu en position verticale) présentant le même encombrement que le cône disposé de manière permanente dans l'enclos d'élevage mais caractérisé par une forme différente.
- Test d'imprévisibilité : pendant 12 jours, les 24 agnelles étaient amenées individuellement trois fois par jour dans la zone de pré-test (matin, milieu de journée et fin de journée). La zone de test où elles pouvaient s'alimenter n'était accessible qu'à une seule période de la journée ; lors des deux autres périodes de la journée l'animal devait emprunter un autre accès qui le ramenait directement à l'enclos d'élevage sans recevoir d'aliment. Douze agnelles accédaient à la zone de récompense toujours à la même période de la journée d'un jour sur l'autre, soit le matin, soit en milieu de journée, soit en fin de journée. De plus, cet accès était signalé à l'aide d'un stimulus visuel, placé dans le pré-test sur la porte

permettant d'accéder à la zone de récompense. Les 12 autres agnelles accédaient à la zone de récompense à une période différente de la journée d'un jour sur l'autre et cet accès n'était jamais associé à la présence du stimulus visuel dans le pré-test.

Lors de chaque test, l'activité locomotrice, les réponses d'orientation de la tête de l'animal, la fréquence cardiaque et sa variabilité ont été mesurées en continu.

3. Résultats

Dans le test de soudaineté, toutes les agnelles ont modifié leur comportement suite à l'apparition de l'objet, que celui-ci apparaisse rapidement ou lentement. Néanmoins, la proportion d'agnelles présentant une réponse de sursaut est plus importante dans le cas de l'apparition soudaine. Quant à l'activité cardiaque, une élévation importante mais fugace de la fréquence cardiaque n'a été observée que chez les agnelles exposées à l'apparition rapide de l'objet. Aucune différence de la variabilité de la fréquence cardiaque suite à l'apparition rapide ou lente de l'objet n'a été observée.

Dans le test de non-familiarité, une réponse motrice d'orientation a été observée uniquement chez les agnelles exposées à l'objet nouveau. Par contre, aucune différence de la fréquence cardiaque n'a été observée entre les deux traitements. Cependant, une augmentation fugace du tonus parasympathique a été enregistrée chez les agnelles exposées à l'objet nouveau.

Dans le test d'imprévisibilité, l'activité locomotrice dans la zone de pré-test tendait à être de plus en plus importante chez les agnelles accédant à la zone de test récompensée à des périodes variables d'un jour sur l'autre, et ce quelle que soit la séance précédant ou non l'accès à la zone de test récompensée. Les agnelles qui accédaient à la zone récompensée toujours à la même période de la journée, ont passé de plus en plus de temps devant la porte qui donnait accès à la zone récompensée, et ce uniquement lors des séances récompensées. Néanmoins, aucune différence de la fréquence cardiaque et de sa variabilité n'a été observée entre les deux traitements.

4. Conclusions

Cette expérience a permis de confirmer que les agnelles perçoivent la soudaineté mais aussi la non-familiarité d'un événement extérieur. L'observation de modifications comportementales et physiologiques concomitantes montre que ces deux sous-critères d'évaluation induisent bien une réponse émotionnelle chez l'animal. Par contre, il n'est pas possible d'affirmer avec certitude que les agnelles perçoivent l'imprévisibilité d'un événement. En effet, chez les animaux du traitement « prévisible », le comportement d'orientation vers la porte donnant accès à l'aliment lors des séances effectivement récompensées peut s'expliquer par le fait que les agnelles interagissent avec le signal visuel placé sur cette porte. En ce qui concerne l'élévation de l'activité locomotrice chez les agnelles du traitement « imprévisible », il ne s'agit que d'une tendance qui doit donc être interprétée avec précaution. Si les agnelles sont toutefois capables de percevoir l'imprévisibilité d'un événement,

l'absence de modification physiologique suggère que, au moins dans nos conditions expérimentales, ce sous-critère n'induit pas de réponse émotionnelle.

On the way to assess emotions in animals:

Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability?

L. Désiré, I. Veissier, G. Després and A. Boissy

INRA, Centre de Clermont-Ferrand Theix, Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

Accepted for publication in: *Journal of Comparative Psychology*

ABSTRACT

While emotions cannot be directly measured, appraisal theories developed for humans provide a framework which gives insight into emotions and allows comparisons across species and developmental stages. According to these theories, events are first assessed on their suddenness, novelty and unpredictability. The ability of lambs to react to suddenness, novelty and unpredictability of an event was examined in three tests. In the first test, lambs were exposed to the slow vs. sudden appearance of an object. In the second test, they were exposed to a familiar vs. novel object. In the third test, they were given access to food at a fixed and signaled time vs. a random and non-signaled time. The lambs responded to the sudden event by a startle response coupled with a transient increase in heart rate. They responded to the novel event by an orientation response coupled with a transient increase of vagal activity. Hence the emotional response of lambs to an event results at least from the evaluation of the suddenness and novelty of that event. There was no clear evidence that lambs can detect the predictability of an event.

INTRODUCTION

Animals are often assumed to feel emotions. In fact, animal models are used to study depression and to test anxiolytics. Moreover, international conventions as well as regional regulations have been adopted in order to protect animal welfare, on the grounds that they can suffer (e.g. European conventions for the protection of animals kept for farming purposes (Council of Europe, 1992) or be used for experiments (Council of Europe, 1998)). Emotions, or more generally mental states, cannot be measured directly. Based on the concept of stress, an extensive list of indicators of behavior and physiology has been set up to recognize good from bad welfare. However, these indicators do not allow any inferences to be made about the emotions in animals (Broom, 1998). Knowledge of the range of emotions experienced by animals is sparse and, most of the time, an emotion felt by animals is postulated a posteriori, by interpreting the responses observed (Désiré, Boissy & Veissier, 2002). Hence, Dantzer (2002) and Désiré et al. (2002) suggested identifying the emotions of animals on the

basis of the cognitive evaluation of situations by the animal itself. They proposed orientating its evaluation toward specific evaluation characteristics by experimentally manipulating these situations.

According to theories of “appraisal”, which have recently been developed in cognitive psychology, an emotion results from the evaluation of a situation by the individual who is exposed to it (Ellsworth, 1991; Frijda, 1987; Lazarus, 1984; for a review of the different appraisal theories, see Scherer, 1999). Among these appraisal theories, Scherer (2001) postulates that in human situations are evaluated according to a series of six checks and that the outcome of these checks determines the nature of the ensuing emotion. The first three checks concern the relevance of the external event for the individual: (i) the novelty of the event, which breaks down into 3 sub-checks, i.e. suddenness, novelty and predictability; (ii) the intrinsic pleasantness of the event; and (iii) the importance of the event for the individual's objectives or requirements (goal/need relevance). The fourth check concerns the implication of the event regarding the individual's needs or expectations. The fifth check concerns the possibility for the individual to cope with the event. The last check concerns the compatibility of the event with social or personal standards. The emotion is thus seen as an emergent product of the process of evaluation. Moreover, it is postulated that the checks are organized into a cascade: the evaluation of the implication of the event regarding the individual's needs is only triggered if the event is perceived as relevant (i.e. first three checks), and the evaluation of the possibility to cope with the event is only triggered if the event has implication for the individual's needs or expectations (Scherer, 1987). Such a sequential organization of the checks allows complex emotions to be broken down into simple elements that can be examined for different degrees of difficulty.

Appraisal theories, based on the sequential organization of checks, are intended to be applicable to different degrees of cognitive complexity across species and individual developmental stages. Indeed, an increasing number of checks are used as one moves up the evolutionary tree and the complexity of the checks increases as an organism matures. Thus, appraisal theories are particularly well suited for comparative studies, as they identify which checks are available in the different species and at which developmental stages. This issue is important since welfare considerations apply to farm and laboratory animals from different species and, within a given species, to animals of different ages.

According to the sequential organization of the checks, only events that are relevant for the individual will act as elicitors of emotions. The first check is therefore of prime importance. Suddenness, novelty and unpredictability have been recognized to produce, or at least affect, fear or stress reactions of animals. For instance, sudden or novel events are often used in various species to assess the animals' reactivity (called also emotionality, fearfulness or temperament: Boissy, 1998). Tests for suddenness use the presentation of a stimulus such as a ball falling suddenly from the ceiling in front of the animal (Romeyer & Bouissou, 1992) or a blast of compressed air applied on the muzzle (Boissy & Bouissou, 1995). Novelty is always included in the so-called open-field test, which has been intensively used in birds (Hocking et al., 2001) and mammals (rodents: Archer, 1973; carnivores: Pedersen, Moeller &

Jeppesen, 2002; ungulates with cattle: Boissy & Bouissou, 1995, sheep: Romeyer & Bouissou, 1992 and pigs: Thodberg, Jensen & Herskin, 1999; primates: Watson et al., 1999). Finally, the unpredictability of an aversive stimulus is known to enhance stress responses (Weiss, 1972). For instance, in rats, the corticosterone response to repetitive exposure to a novel cage is more pronounced when the exposures are irregular than regular (Muir & Pfister, 1986). Not only the unpredictability of aversive stimuli but also that of appetitive stimuli can affect the animal. For instance, rats present stress-induced analgesia when food delivery is unpredictable (Tazi, Dantzer & Le Moal, 1987). Most of the literature concerns rodents and little is known about farm ungulates, although this could shed light on the question of animal welfare. From an ecological point of view, suddenness and unpredictability are the key features of a predatory attack, and domestic ungulates in range environments may still experience predation by wild animals or dogs (Shelton & Wade, 1979). Moreover, animal production subjects animals to a range of challenges characterized by novelty, suddenness and unpredictability (e.g. transport, handling, changes of diet ...: Hargreaves & Hutson, 1997).

The observation of behavioral and physiological responses to specific experimental situations, defined on the basis of a system of evaluation checks, should help to access the emotional world of animals. The present paper reports on three tests conducted in lambs. In each of these tests, one of the three sub-checks of novelty; namely suddenness, novelty or unpredictability, was made more salient. If lambs are able to perceive an event according to these three different sub-checks, appraisal theory would predict different behavioral and physiological responses depending on which of the sub-checks is the most important. The following questions were investigated:

Do lambs perceive an event differently according to its suddenness, novelty and unpredictability?

Leventhal and Scherer (1987) proposed that three different cognitive levels of information processing are implicated in the evaluation process: sensory motor, schematic, and conceptual levels. The sensory motor level includes innate expressive-motor programs, the schematic level requires memory of concrete events, and the conceptual one requires memory of links between concrete events. For the check of novelty, each sub-check would be processed at a different cognitive level: suddenness on the sensory motor level, novelty on the schematic one and unpredictability on the conceptual level. It may be that lambs cannot perform all sub-checks of novelty, because they lack the necessary cognitive abilities. This study was carried out to examine whether all processing levels are available to lambs. The possibility that lambs will perceive an event in this way will be shown if the behaviors and/or physiological responses of the lambs differ according to the situation. Since sheep recognize shapes easily (Kendrick, 1994), we exposed them to visual stimuli to study their evaluation processes. In the first test, suddenness was produced by making an object appear rapidly in front of the animal, and the response compared to a control situation in which the object appeared slowly. The second test addressed the question of novelty by presenting both new and familiar objects. Finally, the third test

addressed the question of predictability by giving the animal access to food at both regular and irregular times. The behavior and cardiac activity of the lambs were recorded concomitantly. Both heart rate and heart rate variability were measured to assess the sympatho-vagal balance of the autonomous nervous system (Berntson et al., 1997; Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology, 1996).

If lambs perceive an event according to its suddenness, novelty and unpredictability, which are the specific behavioral and physiological responses linked to these three sub-checks?

Appraisal theory predicts specific behavioral and physiological responses for each sub-check of novelty. Suddenness (the fast appearance of a stimulus) triggers a startle response and concomitant heart rate acceleration. Novelty triggers an orientation response towards the novel event, accompanied by a heart rate deceleration (Graham, 1979). Unpredictability triggers stress responses: a lower heart rate variability is therefore expected in lambs given access to food on a random schedule (Porges, 1995).

METHOD

Experimental subjects

Twenty-four female lambs (*Ovis aries*) from the INRA401 breed were exposed to various behavioral tests (see below) when they were 3 months of age. They had been separated from their dams 18 hours after birth and housed in pairs. Separation from the dam is usual when ewes have more than 2 lambs and the absence of maternal stimuli may be compensated by the presence of peers (Moberg & Wood, 1982). Three times a day, for 5 days, lambs had been taught to drink milk and were stroked by the stockperson. During the 6 following weeks, one day a week they were stroked by the stockperson 3 times in the course of the day. This frequency of contact was higher than in standard practice, in order to minimize the reactivity of animals to the handling occurring during the subsequent tests. They were weaned at 8 weeks of age and then fed hay and concentrates. At the age of 2.5 months, two weeks prior to the start of experimentation, they were housed together in a large pen called the “holding” pen (Figure 1). One week prior to the start of experimentation, they were shaved over a 10*10 cm area on the right shoulder and on the left axillary region for later ECG recording (see below).

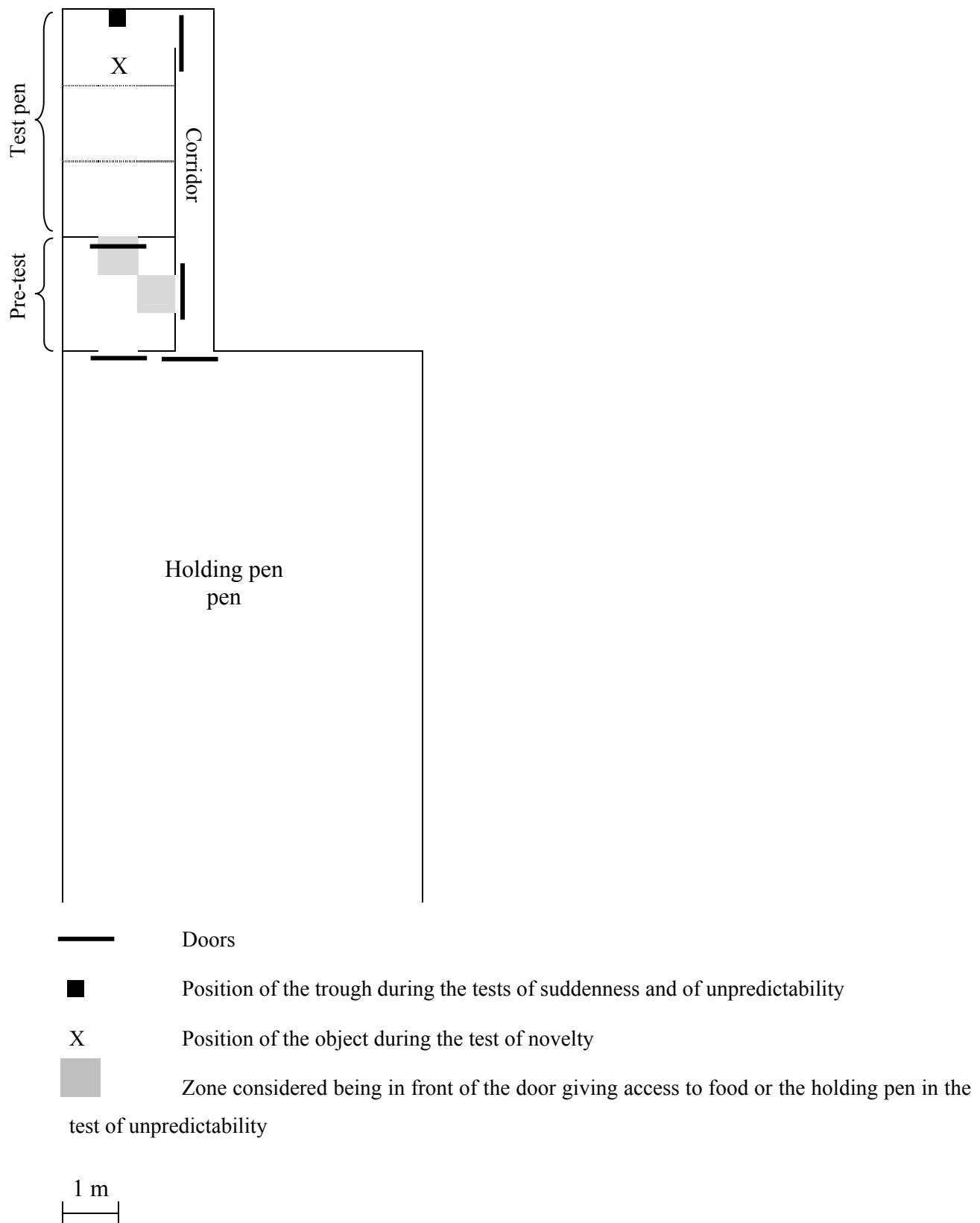


Figure 1: Experimental set-up

Experimental set up

A testing area consisting of a pre-test pen (4 m²), a test pen (8 m²) and a corridor (3.6 m²) was constructed next to the holding pen (Figure 1). White lines on the floor divided the pre-test pen into nine sectors of equal size (67 cm*67 cm each) and the test pen into three sectors of equal size (1.3 m*2 m). The pens were separated by solid wooden partitions. Doors that could be moved up and down from a remote place allowed passage from one pen to another. A red and white traffic cone, 50 cm high, was fixed in the middle of the holding pen. The lambs were exposed to three experimental situations: a test of suddenness, a test of novelty and a test of unpredictability (see below). During the tests of suddenness and unpredictability, a trough filled with concentrate was fixed in the test pen at the opposite side of the entrance. For the test of suddenness, a device consisting of one rope and two pulleys was placed behind the trough; it was used by an experimenter outside the test pen to move a red scarf from behind the trough to 30 cm above it. During the test of novelty, the trough was removed and an object, either a traffic cone (similar to the one fixed in the holding pen) or a tyre, was placed in the middle of the test pen. The tyre was black and brown and in an upright vertical position.

Equipment

Behavioral recording. Four cameras (Sony SPT-MC128CE; Sony Corp., Tokyo, Japan) were used to observe the lambs. They were connected to a video recorder (Sony SVT-1000P; Sony Corp.) via a quadravision system (MV25 Multivision Processor, model MX25; Robot Research Inc., San Diego, California, USA) that allowed the simultaneous recording of the pictures from the four cameras on the same tape. The four cameras were placed, according to the test, in such a way as to observe animals from above or from the sides in both the test and the pre-test pens.

ECG recording. Two electrodes were connected to the transmitter of an ambulatory monitoring unit (LifeScope 6 model OEC-6301K, Nihon Kodhen, Japan). The receptor which was 2-3 meters outside the test pen was connected to a PowerPC Apple via a data acquisition system (PowerLab, ADInstruments, Australia). The rate of acquisition was 1000 points per second. The software Chart (version 3.6.8, ADInstruments) was used to record the data.

Procedures

Familiarization period. Animals were familiarized to the whole experimental set-up during the first 2 weeks they were in the holding pen. Everyday during the first week, they had free access to all parts between 8h30 and 17h00 (all the doors were left open). Everyday during the second week, the lambs were exposed to the opening of the doors and to the general procedure of the tests: they were brought into the pre-test pen for 30 seconds, then they were allowed to enter the test pen where they could eat for two minutes, and finally they were free to return to the holding pen through the corridor. On the first three days, they were exposed in pairs: on the first two days, these pairs consisted of animals from

the same rearing pair, and on the third day, the pairs consisted of animals from different rearing pairs. On the four following days, the lambs were trained alone once a day and were fitted with an elasticized belt by an experimenter in the pre-test pen.

Experimentation period. The experimentations were subsequently conducted over three consecutive weeks. The test of suddenness and the test of novelty were conducted on separate days and were separated by one day. The test of unpredictability began 4 days after the test of novelty and was conducted over 12 consecutive days. Between two tests, the lambs were moved alone into the test pen once a day without any stimulus (training session). During the entire experimentation period, lambs were fed hay ad libitum in the holding pen with concentrate given only in the evening and at least half an hour after the end of the test or training session for that day. During all test and training sessions, animals were penned up in front of the pre-test pen and had therefore no access to hay.

Test of suddenness. Thirty seconds after the lamb began to eat in the trough, the scarf was moved to its “up” position and the lambs were observed for two minutes. The 24 lambs were randomly assigned to one of the 2 following treatments: 12 lambs were exposed to the rapid appearance of the scarf (88 cm.s⁻¹; “sudden” treatment), 12 lambs were exposed to the slow appearance of the scarf (6 cm.s⁻¹; “slow” treatment). Half the animals of each treatment were tested in the morning and the other half in the afternoon.

Test of novelty. The lambs were exposed to the tyre or the traffic cone for 100 seconds after entering the test pen. The 24 lambs were assigned to one of the following treatments: for 12 lambs the added object was the tyre (“novel” treatment), and for the other 12 lambs it was the familiar traffic cone (“familiar” treatment). In each treatment, half of the lambs had been exposed to the sudden situation in the previous test and half to the slow condition. Half the animals on each treatment were tested in the morning and the other half in the afternoon.

Test of unpredictability. For the four training sessions before the test of unpredictability, the trough was again placed in the test pen. Then during all the test sessions, each lamb was tested in the pre-test pen 3 times a day, once in the morning, once in the afternoon and once in the evening. Once a day, the door giving access to the test pen was opened and the lamb was allowed to eat for two minutes before coming back to the holding pen. The two other times, the door giving access to the corridor was opened and the lamb returned directly to the holding pen without allowing to eat. Twelve lambs were given access to food at the same time of day (4 lambs in the morning, 4 in the afternoon and 4 in the evening) - “regular” treatment. Since time alone appeared insufficient to allow the lambs to predict the access to food on the 3rd day, a visual signal was added from day 4 to make the event predictable, based on both on time and signal occurrence. The visual signal was a rectangular piece of white plastic placed on the door giving access to the food. The other twelve lambs were given access to food daily on a random basis and without any visual signal - “random” treatment. In each treatment, a quarter of

the lambs had been exposed to the sudden and novel situations, a quarter had been exposed to the sudden and familiar situations, a quarter had been exposed to the slow and novel situations and a quarter had been exposed to the slow and familiar situations.

For any test session, each lamb was individually led by one experimenter into the pre-test pen where it was fitted with the elasticized belt with one electrode on the right shoulder and another one on the left axillary region for cardiac activity recording. This took about 30 seconds. The animal was then left alone in the pre-test pen for 30 seconds for the tests of suddenness and novelty, and for 60 seconds for the test of unpredictability. At the end of each test session, the door giving access to the corridor was opened. Once the lamb was in the corridor, the experimenter entered to remove the belt and electrodes and then the lamb was allowed to return to the holding pen.

Measurements

Behavior. From the video recordings taking during the test sessions, the behavior of the lambs was later encoded on a computer using Observer Video Pro (version 4.0.21, Noldus Information Technology, The Netherlands).

Test of suddenness. Lambs were observed from 30 seconds before to 30 seconds after the appearance of the scarf. Three categories of “state” were identified: general activity, locomotor activity and localization. The states were mutually exclusive within a category. General activity included all activities apart from locomotion: feeding (nose in the trough), sniffing the floor, the wall, the trough or the scarf (nose less than 10 cm from the identified substrate and neck and head stretched forward), contact with the scarf (nose on the scarf), looking at the trough, the scarf, the exit door or the environment (head orientated toward the identified substrate). Locomotor activity included standing immobile, walking, running, gamboling, stepping on the wall (at least one leg on the wall), moving backward, making an about-turn (quick turning of the animal). Localization included three zones: a zone near the entrance of the test pen, a zone in the middle of the test pen and a zone near the trough (Figure 1). Startle responses (wide-spread muscle contraction) were recorded as events.

Test of novelty. The lambs were observed for 100 seconds after their entry into the test pen. The same states were recorded as for the test of suddenness, except for feeding and sniffing/looking at the trough. Stepping on the object was added to the locomotor category and latency to enter the test pen was calculated. Localization included three zones: a zone near the entrance door, a zone around the object and a zone near the exit door.

Test of unpredictability. Lambs were observed in the pre-test pen from 60 seconds before the opening of the one of the two doors giving access to food or not until they left the pre-test pen. General activity included sniffing the floor or the wall, sniffing or looking at the door giving access to food, sniffing or looking at the door giving access to the holding pen, looking at the wall between the two doors and looking at the environment (anything except the two doors and the wall between these doors).

Locomotor activity included standing, walking, running, scratching the floor, the wall or a door, stepping on the wall, stepping on a door. Localization included the particular zones in front of the two doors. An additional measure of locomotor activity – the number of zones crossed – was calculated by adding up the frequency in each of the nine zones (Figure 1).

Cardiac activity. The ECGs were analyzed with the HRV extension of the Chart Software. The following time-domain indices of heart rate variability were calculated: the mean of beat-to-beat intervals (mean RR) and the root mean square of successive beat-to-beat differences (RMSSD). Higher RMSSD reflects higher activity of the parasympathetic branch. These indices were calculated for time windows of 10 seconds, during the 30 seconds before and after the appearance of the scarf (test of suddenness) or the exposure to the object (test of novelty). For the test of unpredictability, the indices were calculated for time windows of 60 seconds before the opening of the door for days 1, 2, 5, 8 and 12.

Statistical analyses

Statistical analyses were carried out using the SAS statistical package (version 8.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). When the condition of homogeneity of variance could not be assumed from the plot of the residuals, data were log transformed and used in subsequent analyses if the plot of residuals verified the condition of homogeneity. Significance was set at the 5% level and tendency at the 10% level.

Test of suddenness. The times spent in the different behavioral states, except those concerning the behavior toward the scarf since they could not be observed before its appearance, were analyzed with a MANOVA for repeated measures. The effects assessed were treatment (sudden vs. slow presentation), time (before vs. after appearance of the object) and their interactions. The times spent looking at the scarf, sniffing it and in contact with it were sum-up in an overall measure of “exploring the scarf”. It was subsequently analyzed with an ANOVA. The effect observed was treatment. The differences in the number of animals that showed a startle response were tested with a Fischer’s exact test. Regarding cardiac activity, there was no difference between the treatment groups before the appearance of the scarf. Therefore, only the values for the 10 seconds before the appearance of the scarf were kept as the basal value in the analysis. The cardiac measures were analyzed with a mixed model of ANOVA for repeated measures with a random effect for the lambs. An unstructured model was used for the covariance. The fixed effects assessed were treatment (2 levels), time (4 levels) and their interactions. Post-hoc comparisons were done with Least Square Means Differences (LSD).

Test of novelty. Behavioral states were analyzed with a MANOVA. The effect assessed was treatment (novel vs. familiar object). The cardiac data were analyzed in the same way as those from the test of suddenness.

Test of unpredictability. The means of the data collected during the 2 daily sessions in which lambs were not given access to food were calculated and subsequently compared with those from the session on the same day, where the lambs were given access to food. Sniffing and time spent in front of the door giving access to food, and the index of locomotion were analyzed each with a mixed model of ANOVA with a random effect for the lambs. The fixed effects assessed were treatment (regular vs. random access to food), session (access to food vs. no access to food), day (5 levels) and their interactions. Post-hoc comparisons were made using the LSD. Cardiac data were analyzed with a mixed model of ANOVA with a random effect for the lambs. The fixed effects assessed were treatment (2 levels), session (2 levels), day (5 levels) and their interactions. Post-hoc comparisons were made using the LSD.

RESULTS

Test of suddenness

Four lambs did not complete the test of suddenness because they did not eat or stay near the trough for 30 seconds at the end of the familiarization period. Due to technical problems, the behavioral data for another lamb were lost. Thus, only 20 lambs were used in the analyses of cardiac activity and only 19 in those of behavior.

After the appearance of the scarf, the animals modified their behavior: they spent less time eating, standing immobile and in the zone around the trough, and more time walking, sniffing the trough, moving backward and in the middle of the test pen (Table 1). No treatment effect (i.e. sudden vs. slow) or interaction between treatment and time were observed on behavior. No treatment effect was observed on the time spent exploring the scarf (Table 1). Five out of the nine lambs on the sudden treatment were startled, whereas only one out of the ten on the slow treatment was startled (Fischer's exact test, $P \leq 0.05$).

Table 1: Test of suddenness - Behaviors of lambs exposed to a sudden vs. slow appearing scarf. Mean time $\pm$ standard error (in seconds) spent in each behavior state is calculated for the 30 seconds before and after the appearance of the scarf. MANOVA for repeated measures: $F_{no\ response} = 2525.47$, $P \leq 0.05$; $F_{treatment} = 1.22$, n.s.; $F_{time} = 6.84$, $P \leq 0.05$; $F_{time*treatment} = 1.05$, n.s. ANOVA: exploring the scarf, $F_{treatment} = 0.41$, n.s.

		Treatment	
		Sudden (n = 9)	Slow (n = 10)
General activity			
Eating*	Before	23.0 $\pm$ 2.3	25.3 $\pm$ 1.6
	After	10.3 $\pm$ 3.1	9.4 $\pm$ 2.8
Sniffing the trough*	Before	0.20 $\pm$ 0.20	0.22 $\pm$ 0.22
	After	0.77 $\pm$ 0.44	0.77 $\pm$ 0.36
Looking at the trough area*	Before	0.14 $\pm$ 0.14	0.20 $\pm$ 0.15
	After	0.09 $\pm$ 0.09	0.08 $\pm$ 0.08
Looking at the environment*	Before	4.88 $\pm$ 1.54	3.21 $\pm$ 1.38
	After	5.32 $\pm$ 1.40	7.33 $\pm$ 1.80
Exploring the scarf ^a	Before	-	-
	After	12.58 $\pm$ 5.01	10.97 $\pm$ 5.85
Locomotor activity			
Standing immobile*	Before	29.1 $\pm$ 0.6	28.8 $\pm$ 0.6
	After	23.3 $\pm$ 1.9	21.8 $\pm$ 1.4
Walking ^{b*}	Before	0.93 $\pm$ 0.62	1.10 $\pm$ 0.60
	After	5.11 $\pm$ 1.50	5.88 $\pm$ 1.09
Running*	Before	0	0
	After	0.87 $\pm$ 0.36	0.55 $\pm$ 0.39
Moving backward*	Before	0	0.12 $\pm$ 0.12
	After	0.68 $\pm$ 0.29	1.44 $\pm$ 0.67
Localization			
Zone near the trough*	Before	29.7 $\pm$ 0.19	29.8 $\pm$ 0.17
	After	18.8 $\pm$ 4.70	21.4 $\pm$ 3.28

^a time sniffing the scarf + time in contact with the scarf + time looking at the scarf. It was analyzed with an ANOVA

^b log transformed data were used to perform the MANOVA for repeated measures

* data used in the MANOVA for repeated measures

The overall tendency of meanRR to decrease just after the appearance of the scarf was mainly due to the decrease on the sudden treatment (Figure 2a). RMSSD decreased after the appearance of the scarf (Figure 2b). This was apparent from 20 seconds after the appearance of the scarf onwards, irrespective of whether it appeared slowly or suddenly.

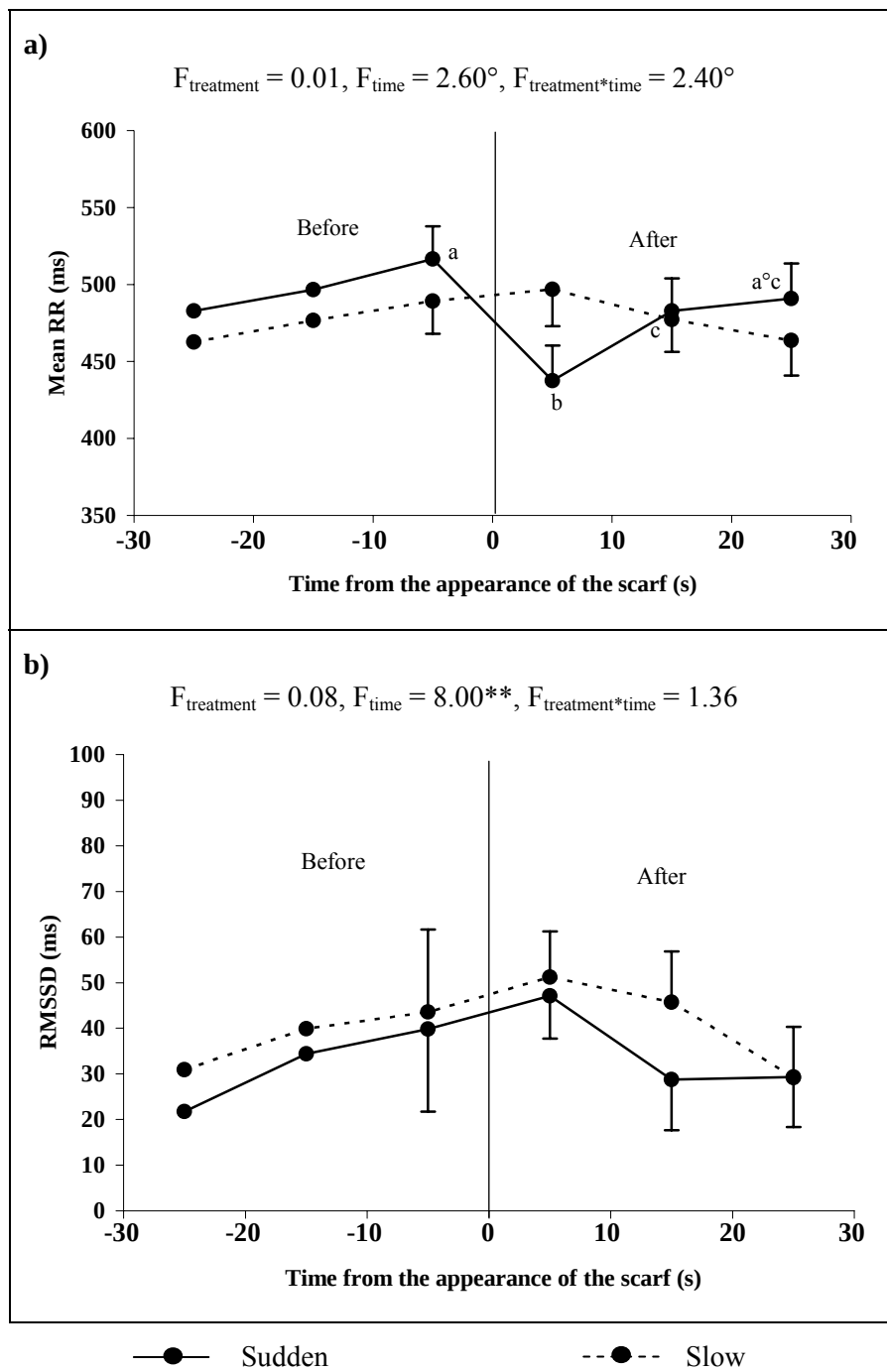


Figure 2: Test of suddenness - Cardiac activity of the lambs exposed to the scarf appearing suddenly vs. slowly: a) Mean beat-to-beat intervals (meanRR), b) Root of the Mean Square of Successive beat-to-beat Differences (RMSSD). Each cardiac measure is calculated on time windows of 10 seconds for the 30 seconds before and after the appearance of the scarf. Within the “sudden” treatment, different letters indicate significant differences between times, and “a” and “a°” indicate a tendency for a difference between these two means ($^{\circ}p < 0.10$, $*p < 0.05$, $**p < 0.01$, $***p < 0.001$).

Test of novelty

All lambs entered the test pen within the limit of 20 seconds, except one lamb on the novel treatment. Hence, the behavior in the test pen was recorded only for 23 lambs. Overall, there was an effect of treatment on the behavior of the lambs (Table 2). Lambs for which the object was novel took longer to enter the test pen and to reach the zone around the object than those exposed to the familiar object. They stood immobile, looked at the object and touched it sooner. They spent more time sniffing and touching the object and less time sniffing the walls, looking at the exit door, or at the environment. Lambs on both treatments spent similar amounts of time looking at the object, standing immobile and in the zone near the exit door.

Table 2: Test of novelty – Behaviors of lambs towards a novel vs. a familiar object. Mean time $\pm$ standard error (in seconds) spent in each behavior is calculated for the 100 seconds following the entrance of the lambs in the test pen. MANOVA: $F_{\text{treatment}} = 3.52$, $p \leq 0.05$

	Treatment	
	Novel (n = 11)	Familiar (n = 12)
Latency to enter the test pen (zone 1) ^a	12.24 $\pm$ 5.9	1.53 $\pm$ 0.42
General activity		
Sniffing the object ^a	18.1 $\pm$ 2.7	7.2 $\pm$ 1.3
Latency to look at the object ^a	0.11 $\pm$ 0.06	1.82 $\pm$ 0.72
Looking at the object	13.2 $\pm$ 1.9	11 $\pm$ 1.4
Latency of contact with the object	59.2 $\pm$ 12.8	89.1 $\pm$ 6.2
Contact with the object ^a	19.3 $\pm$ 6.7	4.6 $\pm$ 3.7
Sniffing the wall ^a	2.7 $\pm$ 0.6	7.48 $\pm$ 1.78
Looking at the exit door ^a	6.7 $\pm$ 1	14.4 $\pm$ 2.7
Looking at the environment	34.8 $\pm$ 5	47.5 $\pm$ 4.1
Locomotor activity		
Latency to stand immobile ^a	1.16 $\pm$ 0.41	3.77 $\pm$ 0.67
Standing immobile	63.8 $\pm$ 2.9	53.6 $\pm$ 5.9
Localization in the test pen		
Latency to enter in the area around the object ^a	5.71 $\pm$ 1.35	1.12 $\pm$ 0.11
Latency to enter the zone near the exit door ^a	8.95 $\pm$ 3.46	5.01 $\pm$ 2

^a log transformed data were used to perform the MANOVA

From before to after the opening of the door, meanRR did not vary, whether the object was novel or not (Figure 3a). RMSSD increased just after the opening of the door in lambs exposed to the novel object and during the interval 0 to 10 seconds (Figure 3b).

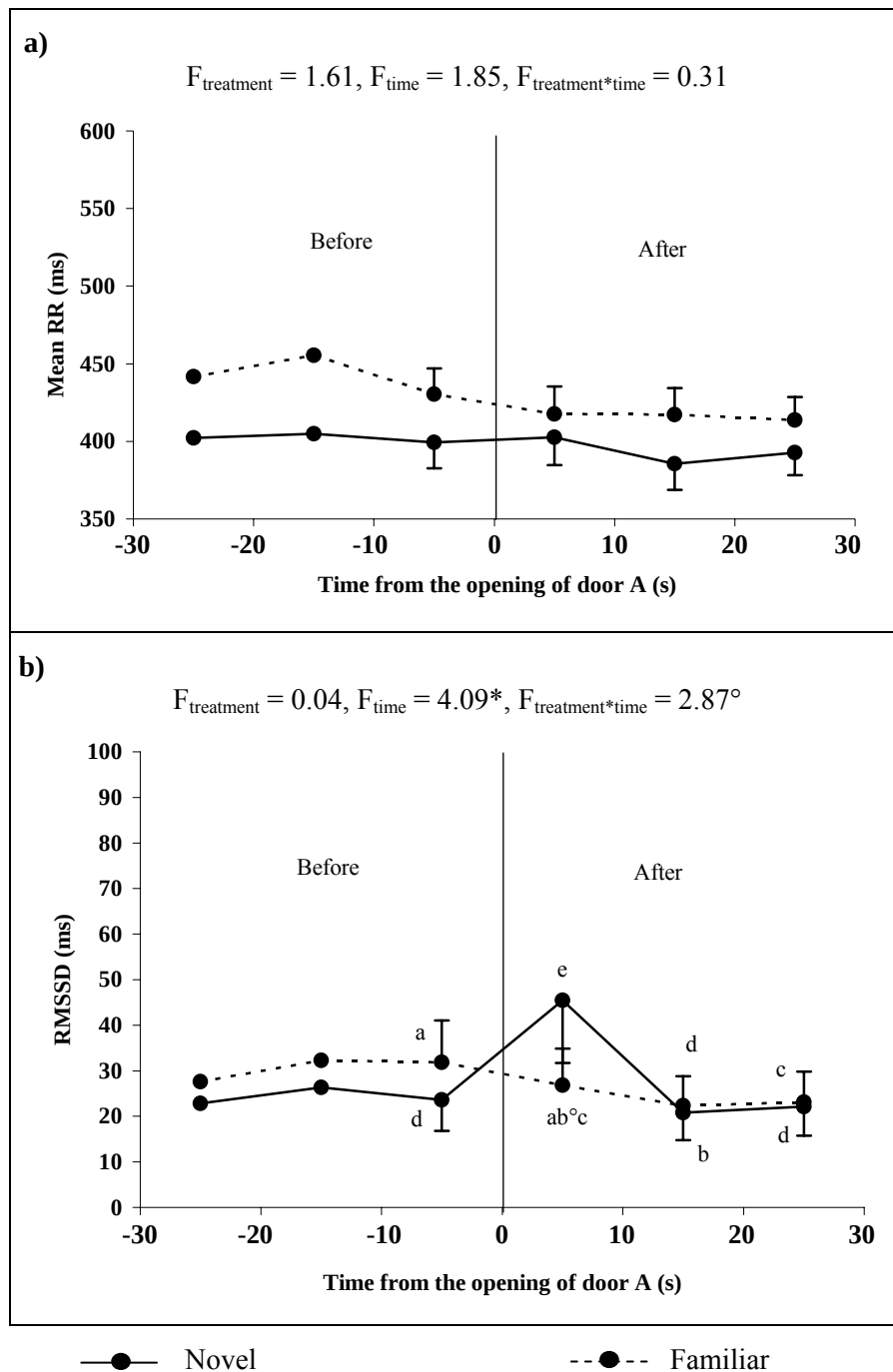


Figure 3: Test of novelty - Cardiac activity of the lambs exposed to a novel vs. a familiar object: a) Mean beat-to-beat intervals (meanRR), b) Root of the Mean Square of Successive beat-to-beat Differences (RMSSD). Each cardiac measure is calculated on time windows of 10 seconds for the 30 seconds before and after the opening of the door leading to the test pen where the object was placed. Within treatment, different letters indicate significant differences between times and similar letters with a “°” indicate a tendency for a difference ($^\circ p < 0.10$, $*p < 0.05$, $**p < 0.01$, $***p < 0.001$).

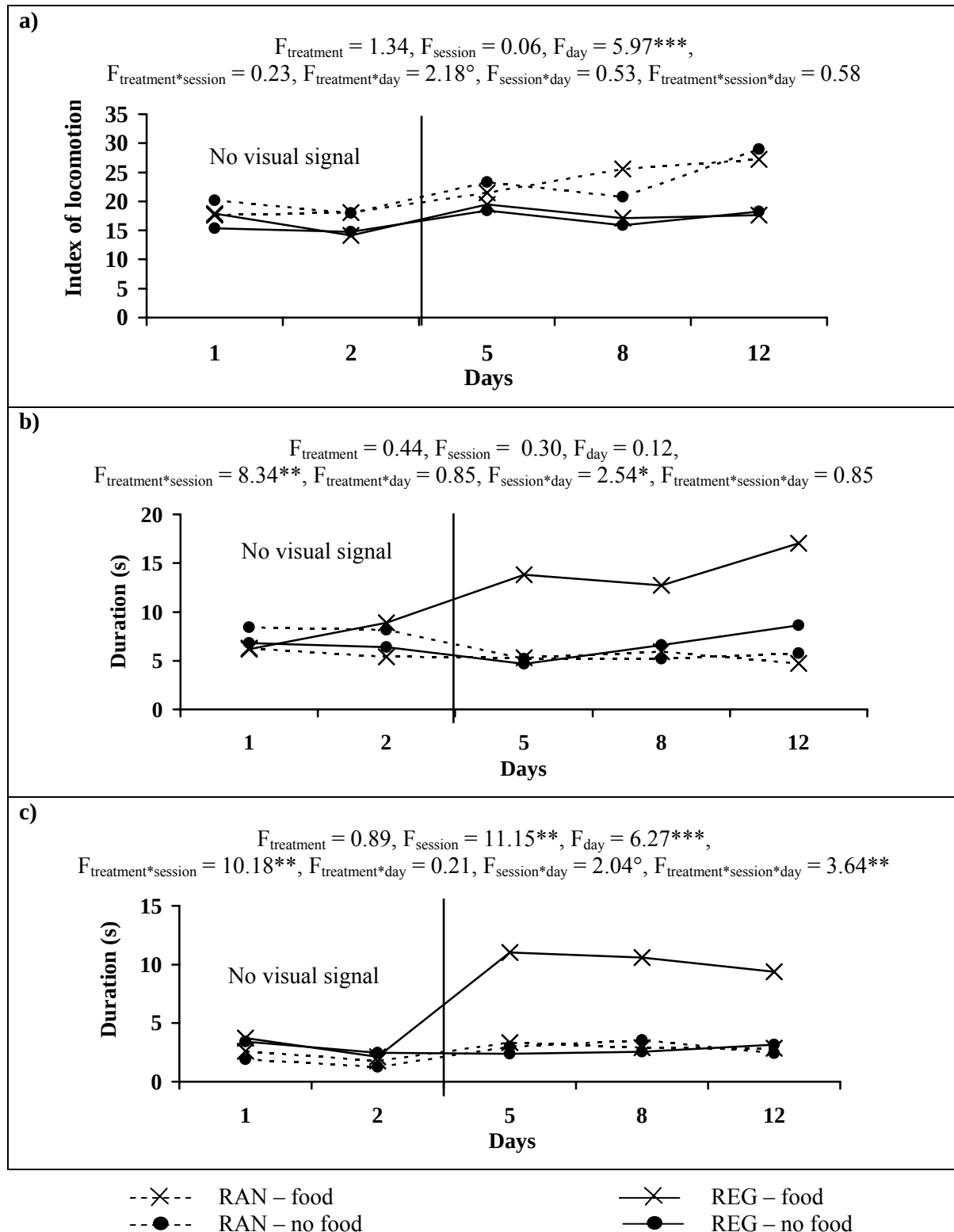


Figure 4: Test of unpredictability – Behaviors of the lambs in the pre-test pen given access to the test pen on a regular (REG) vs. a random (RAN) schedule when the door giving access to food was about to be opened or not (food vs. holding pen) for days 1, 2, 5, 8 and 12: a) number of squares crossed, b) time spent in front of the door giving access to food, c) time spent sniffing the door giving access to food ($^{\circ}p < 0.10$, $^*p < 0.05$, $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$).

Test of unpredictability

Across days, the lambs on the random treatment tended to cross an increasing number of zones and on day 12 they crossed more zones than lambs on the regular treatment (LSD: $p \leq 0.05$; Figure 4a). Lambs on the regular treatment spent more time in front of the door giving access to food and more time sniffing this door during sessions where they were given access to food, than during sessions where they were not given access to food (Figure 4b and 4c). This happened from day 5 for the time spent sniffing the door.

No effect of the treatment was observed on meanRR and RMSSD values (Figure 5a and b). In lambs on the random treatment, meanRR was longer (i.e. heart rate was lower) in sessions where they were given access to food than in sessions where they were not given access to food.

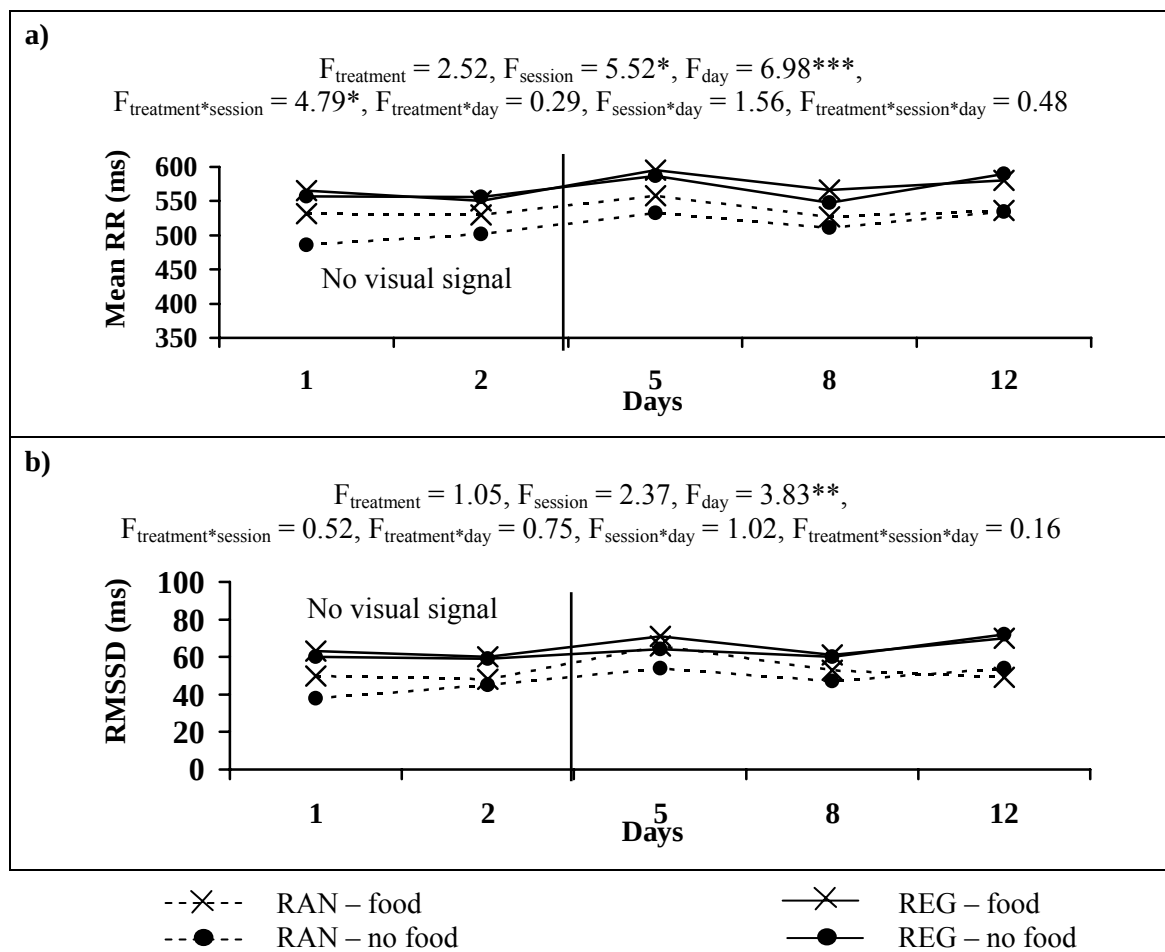


Figure 5: Test of unpredictability - Cardiac activity of the lambs in the pre-test pen given access to food on a regular (REG) vs. a random (RAN) schedule when the door giving access to food was about to be opened or not (food vs. holding pen) for days 1, 2, 5, 8 and 12: a) Mean beat-to-beat intervals (meanRR), b) Root of the Mean Square of Successive beat-to-beat Differences (RMSSD). Each cardiac measure is calculated on time windows of 60 seconds ($^{\circ}p < 0.10$, $^*p < 0.05$, $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$).

DISCUSSION

Specific behavioral and physiological responses were observed in lambs exposed to situations which were sudden and novel and, to a lesser extent, when the situation was unpredictable.

Responses to suddenness. First of all, when an object was presented to lambs when they were feeding, they stopped feeding and moved around the pen, whatever the speed of appearance of the object. Their behavior toward the object was independent of its speed of appearance. Moreover, the lambs that were exposed to the rapid appearance of the object were not more reluctant to resume eating than lambs exposed to the slow appearance of the object. The only significant difference was on the startle response: when the object appeared suddenly half the lambs were startled, whereas very few were startled when it appeared slowly. A startle response has been widely reported in mammals such as rodents, cats and humans (Yeomans et al., 2002). Most of the time, this response is induced by an acoustic stimulus. In our experiment, the stimulus was both visual and acoustic. This may have enhanced the response of the lambs, as has been observed in cattle (Lanier et al., 2000). Although it is difficult to conclude from a unique behavioral difference, the consistency of our results with those already reported in the literature leads us to think that startle is typical of an event perceived as sudden. In addition, the heart rate of the lambs increased markedly (i.e. meanRR decreased) in reaction to the sudden presentation of the object. This increase was rapid and transient, since it was observed only for 10 seconds following the appearance of the object. This transient increase in heart rate following sudden events has been observed in rats and humans (Graham, 1979). It seems not to be the result of a metabolic demand linked to physical activity. The heart rate increased only in lambs exposed to the sudden object, whereas locomotion increased in all lambs. Such an increase in cardiac activity, not connected to an increase in locomotion, has already been observed in mountain sheep confronted with disturbing events such as the passage of a motor vehicle, the approach of a person, a coyote or a dog, or a conspecific trotting or running rapidly towards the subject (MacArthur, Johnston & Geist, 1979; MacArthur, Geist & Johnston, 1982). An increase in heart rate which is independent of somatic activity has also been reported in humans (Obrist, 1976).

During the increase in heart rate, there was no modification of its variability, as seen in the stability of RMSSD. RMSSD reflects vagal activity (Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology, 1996; for data on lambs: Després et al., 2003). Hence, in our experiment, the increase in heart rate was not due to a lower activity of the parasympathetic branch of the autonomous nervous system. It may have resulted from an enhanced activity of the sympathetic branch. However, to date, there is no reliable HRV indicator of activity of the sympathetic branch which could be used to confirm that this occurs in sheep (Després et al., 2003). Such an increase in heart rate due to sympathetic activation in the absence of a decrease of parasympathetic activity has been reported in rats exposed to an abrupt and intense acoustic stimulus

(Berntson, Boysen & Cacioppo, 1992). Therefore lambs, like other mammals, react to sudden events by a startle response and a rapid, large and transient increase in heart rate, likely to be due to an enhanced sympathetic tone. This is in accordance with the characteristics of the startle reflex proposed by Graham (1979), who considered it as an interrupted system. Others considered this reflex mainly as a protective response to predation and only secondarily as a preparation for action (Yeomans et al., 2002).

Responses to novelty. In our study, novelty evoked responses different from those produced by suddenness. When a novel object was presented to lambs, they looked at it more rapidly than a familiar object. This result is consistent with previous findings showing that stimuli carrying information trigger an orienting reflex (Graham, 1979; Turpin, 1986). In our experiment, lambs also investigated the novel object for longer than the familiar one (i.e. they sniffed it for longer) but they were more reluctant to touch it. Hence novelty seems to have stimulated both exploration and neophobia. Furthermore, the heart rates of the lambs were more variable in the presence of the novel object. In chimpanzees, rats and humans the orienting reflex is accompanied by a heart rate deceleration of vagal origin (Berntson, Boysen & Cacioppo, 1992). In our study, the increased heart rate variability in the presence of the novel object also suggests such an increase in vagal activity. However, this enhanced vagal activity was not accompanied by bradycardia. The increase in vagal activity may have been compensated by an increase in the activity of the sympathetic branch. In fact, such a double activation has been reported in rats exposed to novel noises of low intensities (Berntson, Boysen & Cacioppo, 1992). Therefore, lambs, like other mammals, react to a novel event by orientation and neophobia responses and this might be accompanied by a concomitant activation of the two branches of the autonomous nervous system.

Responses to unpredictability. Behavioral evidence that lambs perceive the unpredictability of the outcome of a situation was found. The lambs that had regular access to the reward pen – where food was available – stayed in front of its door or sniffed it for longer during sessions that were going to be rewarded, compared to sessions that were going to be unrewarded, and longer than lambs given irregular access to the reward. This was mainly observed from the fifth session for the time spent sniffing the door, that is, after a visual cue had been added. Hence one might conclude that regular timing is not enough for lambs to predict their environment and that visual cues are necessary. If lambs can evaluate the predictability of a signaled event, but not of a regular unsignaled event, signaled farming procedures may trigger different emotions from regular ones. On the other hand, the visual cue which was present only during rewarded sessions may have attracted the lambs' attention and stimulated their activity. If this is the case, lambs may not have modified their behavior because they knew the outcome of the test, but in response to the visual stimulus. However, the locomotor activity of the lambs that could not predict the occurrence of the reward increased progressively across sessions, while it remained constant in the lambs that were given regular rewards, with no difference

when the visual cue was added. This increased locomotion could reflect a hesitation between the two doors by lambs that could not predict which door would be opened. The heart rate of the lambs differed also between the two treatments. In lambs that could predict the access to the food reward, we found no difference between rewarded and unrewarded sessions. In contrast, lambs that could not predict had a higher heart rate during unrewarded sessions than during rewarded ones, even though these animals could not know which door would be opened. Hence this result must be taken as an artifact. Therefore, locomotor activity provided the only behavioral evidence that lambs learned whether they could predict the outcome of the test, since the other behaviors (time spent in front of the door giving access to the food and sniffing this door) may be explained as their simply paying attention to an interesting feature of their environment. Moreover, there was no evidence that unpredictability triggered any specific physiological responses, such as the hypothesized decrease in parasympathetic activity.

Different levels of evaluation. Our results suggest that in lambs, as in other animals, suddenness leads to a startle response whereas novelty leads to an orienting response. These behavioral responses are accompanied by different physiological responses: suddenness leads to a transient tachycardia – probably due to high sympathetic activity – and novelty to an increase in heart rate variability – probably due to both high vagal and sympathetic activities. Hence, not only behavioral responses but also physiological ones seem to be specific to these two sub-checks. This is in accordance with the specificity of behavioral and physiological responses for each evaluation check proposed by Scherer (1987). It challenges the non-specificity of physiological responses proposed by Dantzer and Mormède (1983). Although lambs seem to evaluate an event on its unpredictability, as seen in the increase in locomotor activity of the lambs which could not predict access to food, no concomitant specific physiological response was observed. The increase in locomotor activity was clear only on the twelve day and the other behaviors, because of the methods used, could not be clearly linked to the possibility that the lambs could predict which door would be opened. Thus, further experiments are needed to ascertain whether lambs can evaluate an event by its predictability.

In the present study, lambs clearly evaluated events on their suddenness and novelty. Regarding to the paradigm used for studying the relevance of the unpredictability of an event, the slowness of lambs to learn which door would be opened may be explained by their previous experience. Before the test of unpredictability, lambs were trained to access food each time they entered the pre-test pen. Thus, when lambs were given the tests of unpredictability, the responses they had already acquired had first to become extinct and may have delayed their learning that access to food would occur only on the first, second or third time of access to the pre-test pen. Moreover, learning from three sessions a day which are not successive may be more difficult than learning from three successive sessions. Finally, predictability was first presented through timing only and was only later extended to include a visual cue to signal access to the food, which may have made it easier and faster to learn. Thus, further

studies with a simpler schedule and not confounded by previous experience are needed, to ascertain that lambs can evaluate an event by its predictability and to identify the specific responses linked to such an event. Nevertheless, regarding the three different levels of information processing (Scherer, 2001), the evaluation of suddenness is processed on the sensorimotor level, the evaluation of novelty on the schematic level, since it requires a schema matching, and the evaluation of unpredictability on the conceptual level, since it is based on complex estimates of the probability of the occurrence of a stimulus. This hierarchy of processing levels is considered to be reflected in phylogeny and ontogeny (Leventhal & Scherer, 1987). It may be that the conceptual level is not available to lambs. This would explain why we found no clear evidence for specific responses to unpredictability.

Since animal welfare involves the subjective feelings of animals (Dawkins, 1990), any knowledge about the range of emotions that an individual of a given species can experience may help to improve their welfare. Thus, knowing more about the appraisal abilities of lambs and about which evaluation checks are used in a given situation will make it possible to hypothesize which kind of emotion lambs will experience. Furthermore, a description of farming procedures according to the evaluation the animals may trigger, could help assess which procedures may result in negative or positive emotions. Farm animals can learn temporal and instrumental contingencies (Nicol, 1996) which are a good index of their ability to anticipate and to access the conceptual level of processing. Thus, there is a theoretical possibility that lambs can evaluate an event by its unpredictability, even though we failed to find clear evidence for this in the current study.

CONCLUSION

As postulated by appraisal theories in cognitive psychology, the emotion triggered by an event depends on the result of the evaluation of that event. Such theories provide a useful framework for the study of the nature of subjective experiences in animals, which could help us to understand their welfare requirements. We showed in lambs that a sudden event triggered a startle response, which was accompanied by a transient increase in heart rate probably of sympathetic origin, whereas a novel event induced an orientation response accompanied by increased activity of the parasympathetic branch. Weak evidence supported the possibility that lambs evaluate predictability, but this result needs to be validated in further experiments. Thus, it seems that the relevance of an external event can be evaluated by lambs at least in terms of suddenness and novelty and these two elementary appraisal checks are perceived differently. This shows that lambs are not passive in their environment and can be attentive to slight modification of it according to their cognitive abilities. Our results with sheep agree with the theories of appraisal in emotions, at least regarding simple checks. They confirm that these theories provide a basic framework for the study of emotions in a large range of animals and that animal models can be used to study aspects of human emotions, through observable elements rather than verbal reports. It remains to be shown that lambs can access the higher steps of the evaluation

process, such as the assessment of the implication of an event in relation to the individual's needs, as well as the assessment of the possibility of coping with the event. Once the elementary evaluation checks that are used by lambs are identified, it will be possible to carry out objective studies to determine which emotions are experienced by animals, by using particular combinations of these checks.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by the Conseil Régional d'Auvergne and INRA. Thanks are due to the staff at the Experimental Farm for their care and maintenance of the animals and their assistance during the tests: H. Tournadre, J. Teuma, B. Mallet and P. Amblard. We thank E. Delval, G. Toporenko, S. Andanson, D. Montigny and F. Bousquié for their assistance during the tests and the analyses. In addition, we want to thank Drs. H. Erhard and A. Sibbald for re-reading the English and anonymous reviewers for their comments and advices.

LITERATURE CITED

- Archer, J. (1973). Tests for emotionality in rats and mice: a review. *Animal Behaviour*, 21, 205-235.
- Berntson, G. G., Bigger, J. T. J., Eckberg, D. L., Grossman, P., Kaufmann, P. G., Malik, M., Nagaraja, H. N., Porges, S. W., Saul, J. P., Stone, P. H. & Molen, M. W. v. d. (1997). Heart rate variability: origins, methods, and interpretive caveats. *Psychophysiology*, 34, 623-648.
- Berntson, G. G., Boysen, S. T. & Cacioppo, J. T. (1992). Cardiac orienting and defensive responses: potential origins in autonomic space. In B. A. Campbell, H. Hayne & R. Richardson (Eds.), *Attention and information processing in infants and adults. Perspectives from human and animal research.* (pp 163-200). Hillsdale, NJ, USA: Lawrence Erlbaum Associates.
- Boissy, A. (1998). Fear and fearfulness in determining behavior. In T. Grandin (Ed.), *Genetics and the behavior of domestic animals.* (pp 67-111). New York, USA: Academic Press.
- Boissy, A. & Bouissou, M.-F. (1995). Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 46, 17-31.
- Broom, D. M. (1998). Welfare, stress, and the evolution of feelings. *Advances in the Study of Behavior.* (pp 371-403). Academic Press.
- Council of Europe (1992). Protocol of amendment to the European Convention for the protection of animals kept for farming purposes. *European Treaty Series*, 145.
- Council of Europe (1998). Protocol of amendment to the European Convention for the protection of vertebrate animals used for experimental and other purposes. *European Treaty Series*, 170.

- Dantzer, R. (2002). Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science*, 80, E1-E9.
- Dantzer, R. & Mormède, P. (1983). Stress in farm animals: a need for reevaluation. *Journal of Animal Science*, 57, 6-18.
- Dawkins, M. S. (1990). From an animal's point of view: motivation, fitness, and animal welfare. *Behavioral and Brain Sciences*, 13, 1-61.
- Désiré, L., Boissy, A. & Veissier, I. (2002). Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes*, 60, 165-180 .
- Després, G., Boissy, A., Désiré, L., Le Neindre, P. & Veissier, I. (2003). Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2, 615-619.
- Ellsworth, P. C. (1991). Some implications of cognitive appraisal theories of emotion. In K. T. Strongman (Ed.), *International Review of Studies on Emotion*, Vol. 1. (pp 143-160). Chichester: Wiley.
- Frijda, N. H. (1987). Emotion, cognitive structure, and action tendency. *Cognition and Emotion*, 1, 115-143.
- Graham, F. K. (1979). Distinguishing among orienting, defensive, and startle reflexes. In H. D. Kimmel, E. H. v. Olst & J. F. Orlebeke (Eds.), *The orienting reflex in humans*. (pp 137-167). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Hargreaves, A. L. & Hutson, G. D. (1997). Handling systems for sheep. *Livestock Production Science*, 49, 121-138.
- Hocking, P. M., Channing, C. E., Waddington, D. & Jones, R. B. (2001). Age-related changes in fear, sociality and pecking behaviours in two strains of laying hen. *British Poultry Science*, 42, 414-23.
- Kendrick, K. M. (1994). Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. *Behavioural Processes*, 33, 89-112.
- Lanier, J. L., Grandin, T., Green, R. D., Avery, D. & McGee, K. (2000). The relationship between reaction to sudden, intermittent movements and sounds and temperament. *Journal of Animal Science*, 78, 1467-1474.
- Lazarus, R. S. (1984). On the primacy of cognition. *American Psychologist*, 39, 124-129.
- Leventhal, H. & Scherer, K. R. (1987). The relationship of emotion to cognition: A functional approach to a semantic controversy. *Cognition and Emotion*, 1, 3-28.
- MacArthur, R. A., Geist, V. & Johnston, R. H. (1982). Physiological correlates of social behaviour in bighorn sheep: a field study using electrocardiogram telemetry. *Journal of Zoology*, 196, 401-415.

- MacArthur, R. A., Johnston, R. H. & Geist, V. (1979). Factors influencing heart rate in free-ranging bighorn sheep: a physiological approach to the study of wildlife harassment. *Canadian Journal of Zoology*, 57, 2010-2021.
- Moberg, G. P. & Wood, V. A. (1982). Effect of differential rearing on the behavioral and adrenocortical response of lambs to a novel environment. *Applied Animal Ethology*, 8, 269-279.
- Muir, J. L. & Pfister, H. P. (1986). Corticosterone and prolactin responses to predictable and unpredictable novelty stress in rats. *Physiology & Behavior*, 37, 285-288.
- Nicol, C. J. (1996). Farm animal cognition. *Animal Science*, 62, 375-391.
- Obrist, P. A. (1976). The cardiovascular-behavioral interaction – as it appears today. *Psychophysiology*, 13, 95-107.
- Pedersen, V., Moeller, N. H. & Jeppesen, L. L. (2002). Behavioural and physiological effects of post-weaning handling and access to shelters in farmed blue foxes (*Alopex lagopus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 77, 139-154.
- Porges, S. W. (1995). Cardiac vagal tone: a physiological index of stress. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 19, 225-233.
- Romeyer, A. & Bouissou, M.-F. (1992). Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science*, 34, 93-119.
- Scherer, K. R. (1987). Toward a dynamic theory of emotion: the component process model of affective states. *Geneva Studies in Emotion and Communication*, 1, 1-98.
- Scherer, K. R. (1999). Appraisal theory. In T. Dalgleish & M. Power (Eds.), *Handbook of Cognition and Emotion*. (pp 637-663). Chichester: Wiley.
- Scherer, K. R. (2001). Appraisal considered as a process of multi-level sequential checking. In K. R. Scherer, A. Schorr, & T. Johnstone (Eds.), *Appraisal processes in emotion: Theory, Methods, Research*. (pp 92-120). New York and Oxford: Oxford University Press.
- Shelton, M. & Wade, D. (1979). Predatory losses: a serious livestock problem. *Animal Industry Today*, 2, 4-9.
- Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology (1996). Heart Rate Variability: Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Circulation*, 93, 1043-1065.
- Tazi, A., Dantzer, R. & Le Moal, M. (1987). Prediction and control of food rewards modulate endogenous pain inhibitory systems. *Behavioural Brain Research*, 23, 197-204.
- Thodberg, K., Jensen, K. H. & Herskin, M. S. (1999). A general reaction pattern across situations in prepubertal gilts. *Applied Animal Behaviour Science*, 63, 103-119.

- Turpin, G. (1986). Effects of stimulus intensity on autonomic responding: the problem of differentiating orienting and defense reflexes. *Psychophysiology*, 23, 1-14.
- Watson, S. L., Ward, J. P., Davis, K. B. & Stavisky, R. C. (1999). Scent-marking and cortisol response in the Small-Eared Bushbaby (*Otolemur garnettii*). *Physiology & Behavior*, 66, 695-699.
- Weiss, J. M. (1972). Psychological factors in stress and disease. *Scientific American*, 226, 104-113.
- Yeomans, J. S., Li, L., Scott, B. W. & Frankland, P. W. (2002). Tactile, acoustic and vestibular systems sum to elicit the startle reflex. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 26, 1-11.

CHAPITRE 3

EVALUATION DE L'IMPLICATION DE L'EVENEMENT PAR RAPPORT AUX BUTS:

**Critère de
correspondance aux attentes**

EVALUATION DE LA POSSIBILITE DE MAITRISE DE L'EVENEMENT :

Critère de contrôle

La non-correspondance aux attentes et la caractère incontrôlable d'un événement appétant sont-ils à l'origine d'une réponse émotionnelle chez l'agneau ?

Désiré, L., Veissier, I., & Boissy, A. (Submitted). Do the discrepancy from expectations and the uncontrollability of an appetitive event induce emotional responses in lambs ? Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes

1. Objectifs

Les critères d'évaluations impliqués dans les processus émotionnels ne nécessitent pas tous le même niveau de traitement de l'information. Ceci pourrait expliquer pourquoi les agneaux perçoivent la soudaineté et la non-familiarité mais pas la prévisibilité (cf. Chapitre 2). Pourtant, les travaux sur les capacités d'apprentissage des animaux d'élevage suggèrent que ces derniers sont capables de percevoir la prévisibilité. Les critères de correspondance aux attentes et de contrôle de l'événement nécessitent également des capacités de traitement de l'information relativement importantes. Les données expérimentales concernant l'aptitude des animaux d'élevage à construire des attentes et à percevoir la possibilité de contrôle sont parcellaires. De plus, l'absence de mesures comportementales et physiologiques conjointes ne permet pas de savoir si la non-correspondance entre l'événement et les attentes de l'animal, et si l'absence ou la perte du contrôle d'un événement sollicitant induisent des émotions. L'objectif de cette étude était de vérifier que les agneaux sont capables d'utiliser les critères d'évaluation de la correspondance aux attentes et du contrôle qui nécessitent un traitement de l'information relativement plus complexe que les traitements impliqués dans la perception de la soudaineté ou de la non-familiarité. En outre, comme précédemment, dans le cas où les agneaux présentent effectivement de telles capacités d'évaluation, nous avons cherché à savoir si une évaluation selon un de ces deux critères pouvait à elle seule induire une réponse émotionnelle.

2. Méthodes

Les deux critères d'évaluation ont été étudiés dans deux expériences distinctes.

Expérience 1 : correspondance aux attentes

Quarante agnelles ont été utilisées dans un paradigme de « contraste successif ». Les agnelles avaient été au préalable habituées à obtenir une récompense alimentaire au fond d'un couloir en U dans une auge comprenant quatre bols. Les agnelles étaient soumises à trois essais successifs chaque jour. Pendant la phase d'entraînement qui s'est déroulée sur 33 essais, la moitié des agnelles recevait quatre bols d'aliment et l'autre moitié un seul bol. Puis une fois que la vitesse de déplacement s'était stabilisée, la quantité de récompense a été inversée pour la moitié des agnelles ayant été entraînées avec soit un, soit quatre bols (i.e. traitements 1-4 et 4-1) alors que les autres agnelles continuaient à

recevoir la même quantité (i.e. traitements 1-1 et 4-4). L'expérience a été poursuivie ainsi pendant neuf essais supplémentaires. Les mesures ont consisté en :

- Mesures comportementales : temps pour parcourir le couloir, fréquence de flairage, pourcentage de temps passé à flairer, latence pour manger, vitesse d'ingestion, latence pour quitter la zone de récompense
- Mesures physiologiques : période cardiaque moyenne dans la zone de départ (avant de traverser le couloir) et dans la zone de récompense.

Expérience 2 : contrôle

Trente-six agnelles ont été utilisées dans un paradigme de conditionnement instrumental. Toutes les agnelles ont été soumises individuellement à 27 séances, à raison d'une séance par jour, pendant lesquelles elles recevaient 12 doses de nourriture appétante. Pendant toute la durée de l'expérience, chacune des agnelles a été assignée à l'un des trois traitements suivants :

Traitement « contrôle » : 12 agnelles ont été entraînées à contrôler la distribution des doses de nourriture dans une auge en passant le museau à travers un trou placé à hauteur de leur tête et à un mètre du distributeur.

Traitement « pas de contrôle » : 12 agnelles étaient appariées aux 12 agnelles « contrôle » (paradigme « yoked animals »). Chacune de ces « yoked » agnelles recevait donc la même quantité de nourriture selon le même décours temporel de distribution que l'agneille « contrôle » à laquelle elle était appariée.

Traitement « perte de contrôle » : 12 agnelles ont été entraînées à contrôler la distribution de nourriture dans les mêmes conditions que celles du traitement « contrôle ». Après 12 séances, elles ont été soumises à 10 nouvelles séances durant lesquelles le comportement appris (visite du trou) n'était plus récompensé dans le but que les agnelles soient dans la condition de perte de contrôle. Par la suite, elles ont été soumises à cinq séances supplémentaires durant lesquelles le comportement initialement appris (visite du trou) était de nouveau récompensé dans le but de leur permettre de retrouver le contrôle de la distribution de nourriture.

Les mesures ont consisté en :

- Mesures comportementales : fréquence de visite du trou, activité locomotrice par minute, pourcentage de temps passé avec la tête au-dessus de l'auge.
- Mesures physiologiques : activité cardiaque (période cardiaque moyenne et variabilité de la fréquence cardiaque, RMSSD) pendant chaque séance. A la fin de l'expérience, les agnelles ont été soumises à une épreuve pharmacodynamique de stimulation de l'axe corticotrope par une injection d'ACTH. L'évolution de la concentration du cortisol dans le plasma a été déterminée.

3. Résultats

Expérience 1 : correspondance aux attentes

Avant le changement de quantité de récompense, toutes les agnelles mettaient le même temps pour parcourir le couloir quel que soit leur niveau de récompense. Les agnelles soumises à une diminution de la quantité de nourriture ont présenté une plus grande fréquence de flirages de la zone de distribution alimentaire lors de la première séance. Par la suite, elles ont été de plus en plus lentes à parcourir le couloir et lors de la troisième séance, elles mettaient plus de temps à parcourir le couloir que les agnelles qui avaient toujours reçu cette quantité de nourriture depuis le début de l'expérience. Les agnelles soumises à une diminution de la quantité de nourriture présentaient également une fréquence cardiaque plus basse qui n'était pas complètement expliquée par leur activité locomotrice plus faible. En outre, pendant toutes les séances, elles étaient plus lentes à commencer à manger mais leur vitesse d'ingestion était plus rapide. Quant aux agnelles soumises à une augmentation de la quantité de nourriture, elles ont mis beaucoup plus de temps à parcourir le couloir lors de la première séance comparées aux agnelles qui avaient toujours reçu cette quantité de nourriture depuis le début. Elles avaient également une vitesse d'ingestion plus lente. Elles mettaient de moins en moins de temps à parcourir le couloir et à ingérer la nourriture dans les séances suivantes sans pour autant se différencier des agnelles recevant cette grande quantité d'aliment depuis le début. Par contre, elles étaient toujours plus lentes à quitter la zone de récompense. Aucune modification de l'activité cardiaque n'a été observée chez ces agnelles.

Expérience 2 : contrôle

Les agnelles qui ne contrôlaient pas la distribution de la nourriture ont très rarement visité le trou au contraire de celles qui avaient la possibilité de déclencher la distribution. En outre, les agnelles qui ne contrôlaient pas avaient une activité locomotrice plus élevée et passaient plus de temps avec la tête au-dessus de l'auge. Lors de la première séance de perte de contrôle, les agnelles ont visité plus fréquemment le trou que celles dont la possibilité de contrôle était maintenue. Lors des séances suivantes, les agnelles du traitement « perte de contrôle » ont de moins en moins effectué de visites du trou. Dès la première séance durant laquelle la visite du trou était de nouveau récompensée, les agnelles ont repris le contrôle de la distribution de nourriture. Aucun effet des traitements n'a été observé sur l'activité cardiaque et la réponse en cortisol après l'injection d'ACTH.

4. Conclusions

La première expérience a permis de montrer que les agnelles perçoivent les changements de niveau de récompense après avoir acquis des routines mais, dans le cadre de notre expérience, seule la diminution de la récompense induit une réponse émotionnelle. Par ailleurs, les résultats de la seconde expérience montrent que les agnelles sont capables d'apprendre à contrôler un événement appétant et perçoivent la perte de contrôle de cet événement appétant. Cependant, aucune de ces actions n'est à

l'origine d'une réponse émotionnelle. Les agnelles semblent capables d'utiliser des critères d'évaluation nécessitant un traitement relativement complexe de l'information tels que les critères de correspondance aux attentes et de contrôle mais dans l'ensemble ces critères ne sont pas forcément à l'origine d'une réponse émotionnelle, tout du moins lorsqu'ils concernent un événement appétant.

Do the discrepancy from expectations and the uncontrollability of an appetitive event induce emotional responses in lambs?

L. Désiré, I. Veissier and A. Boissy

INRA, Centre de Clermont-Ferrand Theix, Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

Submitted for publication to: *Journal of Experimental Psychology : Animal Behavior Processes*

ABSTRACT

According to cognitive psychology, the perception of a discrepancy from expectation or an uncontrollability of an event triggers emotions. The relevance of such evaluation processes was investigated in sheep. In a first experiment, lambs were trained to access to a small versus large food reward before reversing the reward. Lambs shifted to a small reward were slower to reach food and had a lower heart rate. In a second experiment, lambs were trained to control the delivery of food before half lambs lost the control. Lambs that lost the control reduced their behavior but without any cardiac alteration. Concomitant behavioral and cardiac responses to the shift for a smaller reward than that expected suggest that lambs experience frustration. The loss of control for an appetitive event does not trigger emotional responses.

INTRODUCTION

Taking into account animal welfare relies on the assumption that animals feel emotions (Dawkins, 1990). Whereas emotional reactivity has been widely studied in various animal species (reviewed by Boissy, 1998), emotions experienced by the animals are not clearly identified. Recent advances in cognitive psychology can be useful to develop research on emotions in animals. Based on appraisal theories, a new framework had been proposed to identify more objectively the range of emotions in animal kingdom (Dantzer, 2002; Désiré, Boissy, & Veissier, 2002). In this view, emotions could be elicited from a subjective evaluation of the situation that the animal engages according to the intrinsic aspects of the situation (novelty, pleasantness...), its significance regarding the animal's needs and possibility for him to cope with. According to the appraisal theories, concomitant behavioral and physiological responses would be specific to each evaluation process. Therefore, in order to better understand the animals' emotions, it is necessary to define their cognitive abilities that conditioned their evaluation of the external situation. It has been suggested to orientate the animals' evaluation process by experimentally modifying the situation and recording the hypothetic specific behavioral and physiological expressions (Désiré et al., 2002).

Among appraisal theories, the “Component Process Model” of emotions developed by Scherer (2001) postulates that the evaluation process is based on a set of limited criteria, called ‘Stimulus Evaluation Checks’. They concern first the relevance of the event, its novelty (characterized by the suddenness, the unfamiliarity and the unpredictability of the event) and its intrinsic pleasantness, secondly the implication of the event regarding the individual’s needs, thirdly the possibility for the individual to cope with the event, and fourthly the compatibility of the event with social or personal standards. The organization of these checks would parallel both phylogenic and ontogenetic development: an increasing number of more and more complex checks would be used as one moves up along the evolution tree or as the organism matures.

Whereas the first level of checks, especially the novelty check, are likely to be used by most animals, their abilities to perceive more complex checks remain unclear. The identification of specific behavioral and physiological responses linked to a given evaluation check have been engaged in sheep with a focus on some of the simple checks concerning the relevance of the event. In a previous experiment, we showed that sudden event induces a startle response with a concomitant cardiac increase and an unfamiliar object induces an orientation response (Désiré, Veissier, Després, & Boissy, Accepted). However, we failed to observe specific responses to unpredictability. Regarding the checks of significance and coping, literature on the task learning, as shown in studies based on classical and instrumental conditioning, suggest that farm animals may evaluate an event based on the significance of this event regarding their needs or their possibility to cope with it (Nicol, 1996). However, coupling of behavioral and physiological responses, which would be really helpful to confirm that animals feel emotional experiences in such conditions, remains unclear.

According to the “Component Process Model” of emotions, capability to form expectancies about an event is part of the check of implication. Such ability has been documented in studies on “incentive contrast”, mainly in laboratory animals (Flaherty, 1982; Flaherty, 1996a). For instance, rats cross a runway to receive a certain amount of food reward faster when the amount of food is large (Crespi, 1942). Moreover, rats which are abruptly shifted from a small to a large amount of food increase their runway speed (referred as a “positive successive contrast”) whereas the opposite response is recorded in rats that are shifted from a large to a small amount of food (“negative successive contrast”). Such modifications of behavior which is not only linked to the amount of the current reward but also to the contrast with the previous reinforcement history has been taken as an evidence for the abilities of animals to form expectancies and to compare them with the real world. This phenomenon has also been reported in primates (Works of Tolman and also Tinklepaugh cited by Flaherty, 1982; Flaherty, 1996a). In contrast, experiments in fish, turtles and fowl failed to provide evidence that this species form expectancies (For a brief review of comparative data, see Nicol, 1996; Flaherty, 1982; data on chicks in Haskell, Vilariño, Savina, Atamna, & Picard, 2001). To our knowledge, there is no evidence of this phenomenon in farm mammals. Moreover, very few studies have reported specific

physiological responses to discrepancy from expectation. Only Coover (1983) found plasma corticoid level increases following a decrease of the reward and decreases following an increase of the reward. Nevertheless, the paradigms used were different from the classical “successive contrast” paradigm and no concomitant behavioral changes were reported.

Abilities to perceive the controllability of an event is part of the check of coping potential described in the “Component Process Model” of emotions. Such abilities to control have been documented in animals, especially regarding the long term consequences (Mineka & Hendersen, 1985). In such studies, an animal is given control over the delivery of an appetitive event or the termination of an aversive event, while a second animal is yoked to it and receives the same reinforcement but non-contingently. Uncontrollability over the event and loss of controllability can result in various behavioral and physiological changes such as apathy, analgesia, gastric ulcers, and sometimes in activation of the hypothalamo-pituitary axis (HPA). Again, experimental evidences come from studies on primates (Mineka, Gunnar, & Champoux, 1986; Hanson, Larson, & Snowdon, 1976) and rats (Joffe, Rawson, & Mulick, 1973; Weiss, 1972; Maier, Ryan, Barksdale, & Kalin, 1986; Tazi, Dantzer, & Le Moal, 1987; Sandi, Borrell, & Guaza, 1992) whereas there are only few experimental evidences that farm animals can perceive controllability (Jones & Nicol, 1998; Zimmerman & Koene, 1998). Moreover, to our knowledge, immediate behavioral and concomitant physiological consequences of lack of control have received little attention in animals’ studies. Hence, to date, it remains unclear whether these aspects produce or modify subsequent emotional experiences in animal species other than human.

In the present study, we examined the abilities of lambs for expecting and controlling external events, and we studied the hypothetic emotional consequences of the discrepancy from expectation and the lack or loss of control. In a first experiment, the animals were trained to run along a corridor to access to a given amount of food reward before this amount was changed. In a second experiment, the animals were trained to control the delivery of the food reward before a part of them lost the control. In both experiments, behavioral and cardiac responses of the lambs were analyzed to detect putative specific responses to the evaluation of the implication and the coping checks.

Ability of lambs to form expectancies about the amount of reward would be clearly demonstrated if they display different behaviors when the amount of reward is abruptly reversed: lambs shifted to a small reward would increase their time to access the reward whereas those shifted to a large reward would decrease their time to access the reward. Moreover, the time to reach the reward for shifted lambs should be different from that recorded on lambs having always received the same amount of reward, with a shorter time for lambs shifted to a large reward and a longer time for lambs shifted to a small reward.

Abilities to perceive the control of an event would be shown if lambs offered the possibility to control the delivery of food reward performed the rewarded behavior whereas those having not the possibility to control did not. Moreover, as uncontrollability is considered as less comfortable, it is hypothesized that lambs that did not control the delivery of food had lower heart rate variability than lambs that did control it (Porges, 1995). Finally, clear evidence that lambs perceived they cannot control the delivery of food would be shown if they react to the loss of control more than lambs that never controlled it since they should evaluate a discrepancy between the expected and the current reward in addition to their perception of loss of control.

In both experiments, lambs were not deprived as we were interested in abilities of lambs to perform such evaluations when maintained in standard farming practices.

EXPERIMENT 1

Method

Experimental subjects

Forty female lambs (*Ovis aries*) from the INRA401 breed were used. The lambs had been separated from their dam 24 to 48 hours after birth and housed altogether in a large group from 1 - 2 weeks of age until the start of experimentation. The group of lambs was further divided in two groups of 20 lambs each. Group 1 was tested when the lambs were 3-4 month old and Group 2 when they were 4-5 month old. One week prior to the start of the experimentation, the 20 lambs to be tested were allocated in four sub-groups placed in holding pens separated from ones to others by solid wooden partition (Figure 1). When the lambs were moved to the holding pens, they were shaved on 10 x 10 cm areas on the right shoulder and on the left axillary region for further ECG recording (see below). All along the experiment, lambs were fed daily with hay (600 g) and concentrate (375 g) which would give a mean growth rate around 150 g. / day.

Experimental set-up

The testing area consisted of a start zone (4 m²), a U-shape corridor (14 m long) and a reward zone (6 m²). It was adjacent to the four holding pens to which it was separated by solid wooden partition. Each holding pen was linked to the testing area by a pre-test pen (Figure 1). Doors that could be moved up and down from a remote place allowed passage from the pre-test pen to the start zone, from the start zone to the corridor, from the corridor to the reward zone and from the reward zone to the start zone. The reward zone was equipped with a trough consisting of four bowls and fixed on the side opposite to the entrance. The door giving access to the U-shape corridor was equipped with a device that automatically recorded its opening. Three photoelectric cells were placed respectively at the beginning and at the end of the U-shape corridor, and just above the trough. The detector and the three photoelectric cells were connected to the same computer which was used to record cardiac activity

(see below). Each time the door giving access to the corridor was opened or the lambs crossed the beam of a photoelectric cell, a mark was automatically incremented on the ECG recording (see below).

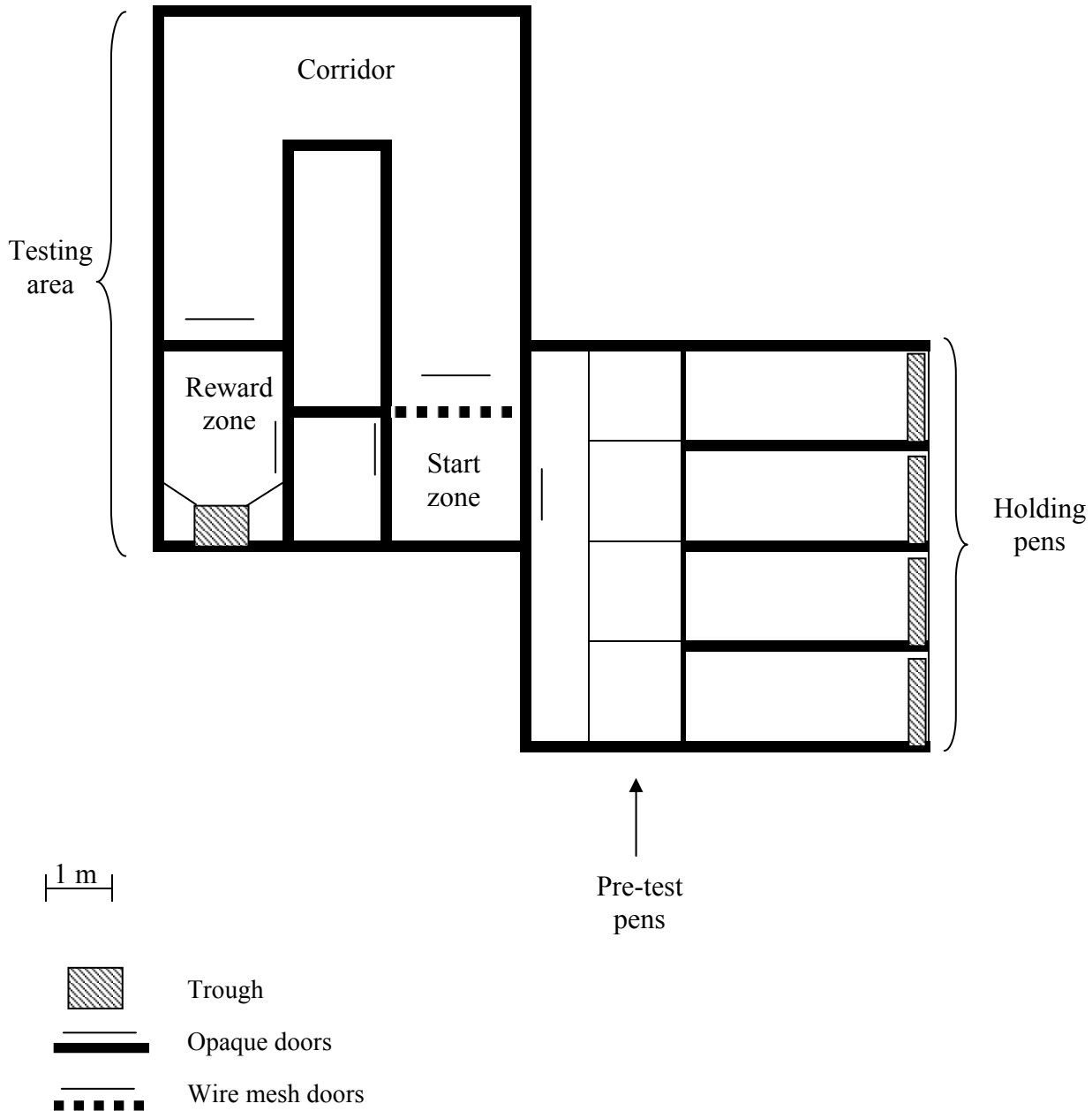


Figure 1: Experimental set-up of the experiment 1 on expectancies.

Equipment

Behavioral recording. Four cameras (Three Sony SPT-MC128CE and one Sony Digital Handycam DCR-TRV 320E; Sony Corp., Tokyo, Japan) were used to observe the lambs in the reward zone. They were connected to a video recorder (Sony SVT-1000P; Sony Corp.) via a quadravision system (MV25 Multivision Processor, model MX25; Robot Research Inc., San Diego, California, USA) that allows

the simultaneous recording of the pictures from the four cameras on the same tape. The cameras were placed in such a way as to observe animals from above, the sides and face on.

ECG recording. Two external adhesive electrodes were connected to the transmitter of an ambulatory monitoring unit (LifeScope 6 model OEC-6301K, Nihon Kodhen, Japan). The receptor was 3 meters from the reward zone and was connected to a PowerPC Apple via a data acquisition system (PowerLab, ADInstruments, Australia). The rate of acquisition was 1000 points per second. The software Chart (version 3.6.8, ADInstruments) was used to record the data.

Procedure

The procedure was the same for the Group 1 and Group 2.

- *Familiarization period* - Everyday during the week prior to the start of the observations, the lambs were familiarized to the whole experimental set-up and to the belt that would be used to maintain the device to record cardiac activity. Two sub-groups of lambs had free access to the different parts of the experimental set-up for one hour each in the morning. The other two sub-groups were kept in their holding pen where they were put an elasticized belt for one hour. The familiarization procedure was counterbalanced in the afternoon.

- *Observations periods* - They were conducted over three consecutive weeks, five days a week. Everyday, each lamb was individually removed from its holding pen by one experimenter and led into the pre-test pen where it was fitted with the elasticized belt with one electrode on the right shoulder and another one on the left axillary region for cardiac recordings. This took about 30 seconds. The animal was then gently led to the start zone where it was left alone for about 30 seconds. Then, each lamb was individually trained to run along the corridor to the reward zone in order to consume the available food on three consecutive trials. Between the trials, lambs stayed around 10 seconds in the start zone. In a first step called “training step”, half of the lambs were given one bowl of concentrate (always Bowl 1) and the others four bowls of concentrate during 11 sessions (i.e. 33 trials). The bowls were filled with 25 g of concentrate. In a second step called “test step”, the number of bowls filled with concentrate was reversed for half the lambs leading to treatments ‘1-4’ and ‘4-1’, while the other lambs were not shifted and continued to be rewarded with the same number of bowls filled with concentrates leading to treatments ‘1-1’ and ‘4-4’. The test step consisted of three sessions (e.g. 9 trials). During all the observation period, lambs were fed with hay and the complement of concentrate at least half an hour after the last tested animal.

Measurements

Behavior. The time to cross the corridor was calculated from the time marks incremented in the ECG recording files for each trial of all sessions. From the video recordings, the behavior of the lambs in the reward zone was encoded on a computer using Observer Video Pro (version 4.0.21, Noldus Information Technology, The Netherlands). The behavioral states, which were mutually exclusive,

were eating in a given bowl, sniffing a given bowl or between the bowls and moving to leave the reward zone. From the behavioral analyses, five behavioral variables were calculated: the frequency per minute of sniffing the trough (i.e. sniffing the bowls and between them), the percentage of time spent sniffing the trough, the latency to eat, the intake rate (number of filled bowls divided by the time spent to eat all the offered food) and the latency to leave the reward zone.

Cardiac activity. The meanRR was calculated on 10 cardiac periods just before the lambs entered the corridor and just after they entered the reward zone for each trial of the last training session and of the three test sessions. No analyses of heart rate variability could have been conducted.

Statistical analyses

Statistical analyses were carried out with the SAS statistical package (version 8.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). When the condition of homogeneity of variance could not be assumed from the plot of the residuals, data were log transformed and used in subsequent analyses if the plot of residuals verified the condition of homogeneity. Statistical significance was set at $P \leq 0.05$ and tendency at $P \leq 0.1$.

Before using the last training session as a covariate in subsequent analyses, all the behavioral and cardiac data were analyzed as repeated measures across the last three training sessions to ascertain that there were no variations across time. The data were analyzed with a mixed model of ANOVA with a random effect for lambs which were nested in group and treatment. An unstructured model was used for the covariance structure. Session (three levels) and trial (three levels) were taken as repetition factors. The fixed effect of the repetition factors (session and trial), treatment (two levels e.g. treatments 1 and 4), group (two levels) and their interactions were assessed. Apart for the time to cross the corridor, they are not reported. Then, data were analyzed as repeated measures across the three test sessions with an ANOVA similar to the previous one, except that last training session was added as a covariate and that the fixed effect treatment had four levels (treatments 1-1, 4-4, 1-4 and 4-4). Heart rate can depend on physical activity; the meanRR in the reward zone was also analyzed with a model including the physical activity as a covarying variable. Time to cross the corridor was also analyzed during the first test session as repeated measures across the trials with a similar ANOVA apart that the fixed effect of session was absent. Post-hoc comparisons were done with Least Squares Means Differences (LSD).

Results

During the three last training session, lambs spent the same time to cross the corridor no matter the amount of food they received in the reward zone (mean time in seconds for the three last training sessions in treatment 1: 5.38 and in treatment 4: 5.23, $F_{\text{treatment}} = 0.80$, $p = 0.3784$).

During the first test session, lambs that were shifted to a large amount of reward crossed the corridor more slowly than all the other lambs (mean time for the three trials in treatment 1-1: 4.74s, 4-4: 5.21s, 1-4: 5.99s and 4-1: 5.25s; $F_{\text{treatment}} = 4.23$, $p = 0.0145$; LSD : 1-4 vs. 4-4, 1-1 and 4-1 respectively: $t = -2.11$, 3.47 and -2.22 ; $p = 0.0447$, 0.0018 and 0.0354) no matter the trial ($F_{\text{treatment} \times \text{trial}} = 1.02$, $p = 0.4349$).

When considering the three test sessions, the speed to cross the corridor for the lambs that were not shifted did not change across the sessions and no differences between the lambs receiving a large and a small amount since the beginning of the experiment were observed (Figure 2). During the first test session, the lambs that were shifted to a large amount of reward crossed the corridor more slowly than the lambs that were shifted to a small one and those that were not shifted ($F_{\text{session} \times \text{treatment}} = 2.60$, $p = 0.0396$; LSD for the first test session: 1-4 vs. 4-4, 1-1 and 4-1 respectively: $t = -2.32$, 3.64 and -2.39 ; $p = 0.0285$, 0.0011 and 0.0243). This was not observed anymore in the subsequent sessions. In contrast, during the third test session, lambs that were shifted to a small amount of reward crossed the corridor more slowly than those receiving the small reward since the beginning of the experiment (LSD: $t = 2.49$, $p = 0.0193$).

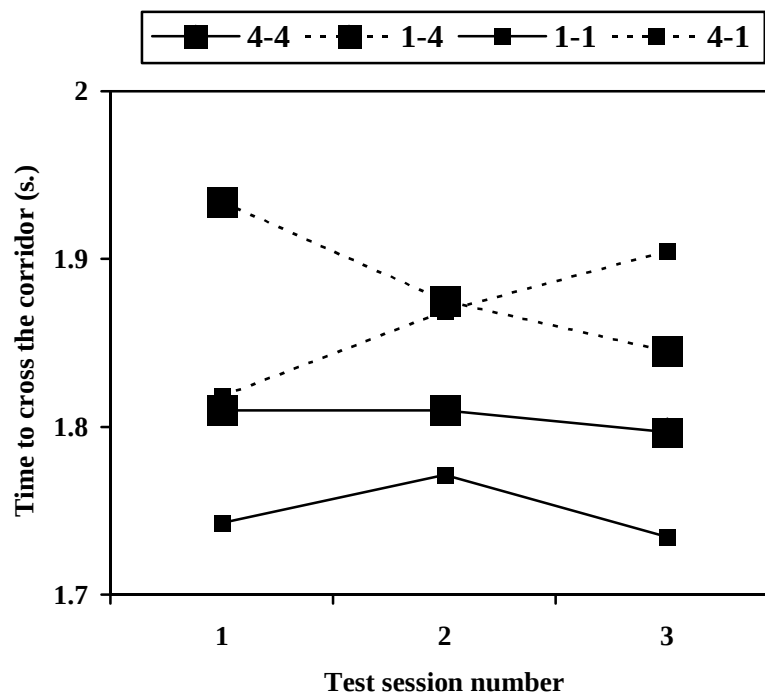


Figure 2: Experiment on expectancies - Time to cross the corridor for lambs rewarded with the same large ('4-4') or small ('1-1') amount of food reward during all the experiment and for lambs that were shifted to a large ('1-4') or small ('4-1') amount of food reward. For 11 training sessions, 40 lambs were trained to cross the corridor to access to a small versus large amount of food reward; then for 3 test sessions, the amount of reward was reversed for half the lambs.

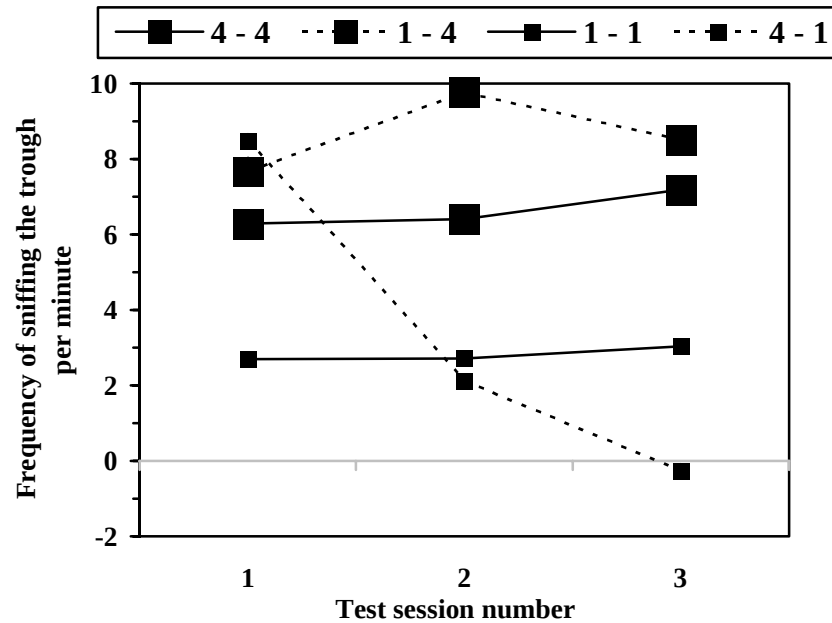
During the first test session, lambs that were shifted to a small amount of reward sniffed the trough more frequently than the lambs always receiving a small amount of reward. The difference was reversed on the third test session ($F_{\text{session} \times \text{treatment}} = 13.43$, $p < 0.0001$; Figure 3a). On the first trial of the first test session, the lambs that were shifted to a small amount of reward spent a longer time sniffing the trough than the other lambs ($F_{\text{session} \times \text{trial} \times \text{treatment}} = 2.12$, $p = 0.0494$; Figure 3b). On the second trial, the difference was significant only with lambs receiving always a small amount of reward. During the third, fourth and sixth trials, lambs that were shifted to a large amount of reward spent more time sniffing compared with all the other lambs. During the last two sessions, whether they have been shifted or not, the lambs that were given a small amount of reward spent less time sniffing the trough than the lambs that were given a large one.

The lambs that were shifted to a small reward took more time to start to eat than the other lambs ($F_{\text{treatment}} = 3.20$, $p = 0.0424$, Figure 4a) whatever the test sessions. There was no difference between the other treatments. In addition, whatever the test sessions, they ate more rapidly than those receiving this same amount of reward since the beginning of the experiment ($F_{\text{treatment} \times \text{session}} = 2.90$, $p = 0.0252$, Figure 4b). In contrast but only during the first test session, the lambs that were shifted to a large reward ate more slowly than the lambs receiving always this same amount. Lambs that were not shifted ate at the same speed during the three test sessions.

Whatever the test session, on the first trial, the lambs that were shifted to a large reward took a longer time to leave the reward zone once the available food was ingested compared with all the other lambs ($F_{\text{trial} \times \text{treatment}} = 2.57$, $p = 0.0432$; Figure 5).

Regarding the cardiac activity, in the start zone, treatments differed on some trials but without a clear trend ($F_{\text{session} \times \text{trial} \times \text{treatment}} = 2.47$, $p = 0.0408$; Figure 6a). In the reward zone, during the third test session, the lambs that were shifted to a small amount of reward had longer meanRR than the other lambs ($F_{\text{session} \times \text{treatment}} = 3.97$, $p = 0.0063$; Figure 6b). MeanRR differences in the reward zone were partly explained by physical activity ($F_{\text{activity}} = 4.89$, $p = 0.0307$). Nevertheless, predicted non-motor meanRR of the lambs that were shifted to a small amount of reward was still longer than in the other lambs ($F_{\text{session} \times \text{treatment}} = 3.65$, $p = 0.0114$).

a)



b)

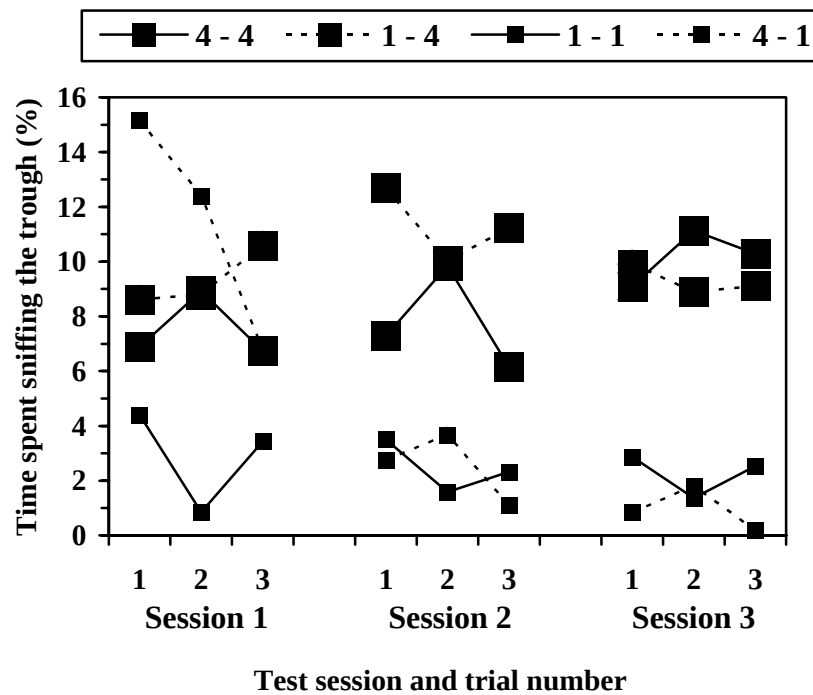
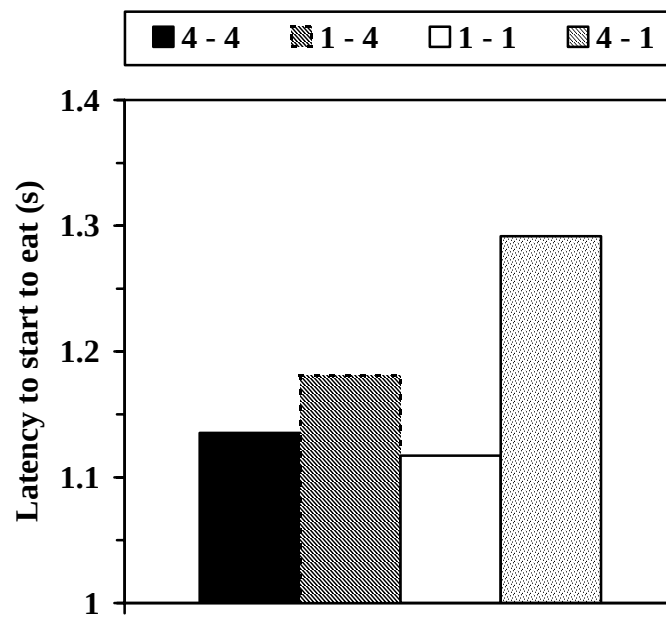


Figure 3: Experiment on expectancies – a) Frequency of sniffing the trough; b) Percentage of time spent to sniff the trough. Some lambs were rewarded with the same large ('4-4') or small ('1-1') amount of food reward during all the experiment and other lambs were shifted to a large ('1-4') or small ('4-1') amount of food reward. For 11 training sessions, 40 lambs were trained to cross the corridor to access to a small versus large amount of food reward; then for 3 test sessions, the amount of reward was reversed for half the lambs.

a)



b)

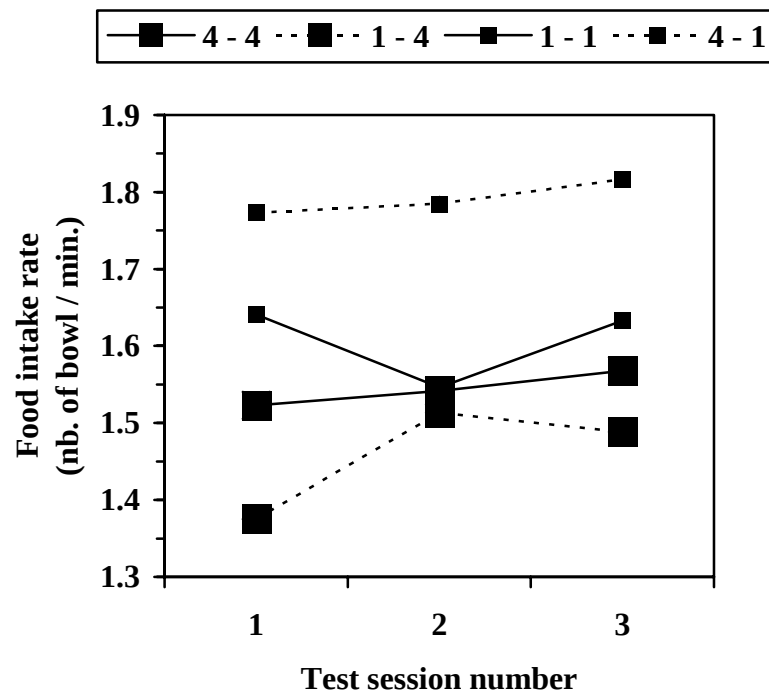


Figure 4: Experiment on expectancies – a) Latency to start eating b) Food intake rate. Some lambs were rewarded with the same large ('4-4') or small ('1-1') amount of food reward during all the experiment and other lambs were shifted to a large ('1-4') or small ('4-1') amount of food reward. For 11 training sessions, 40 lambs were trained to cross the corridor to access to a small versus large amount of food reward; then for 3 test sessions, the amount of reward was reversed for half the lambs.

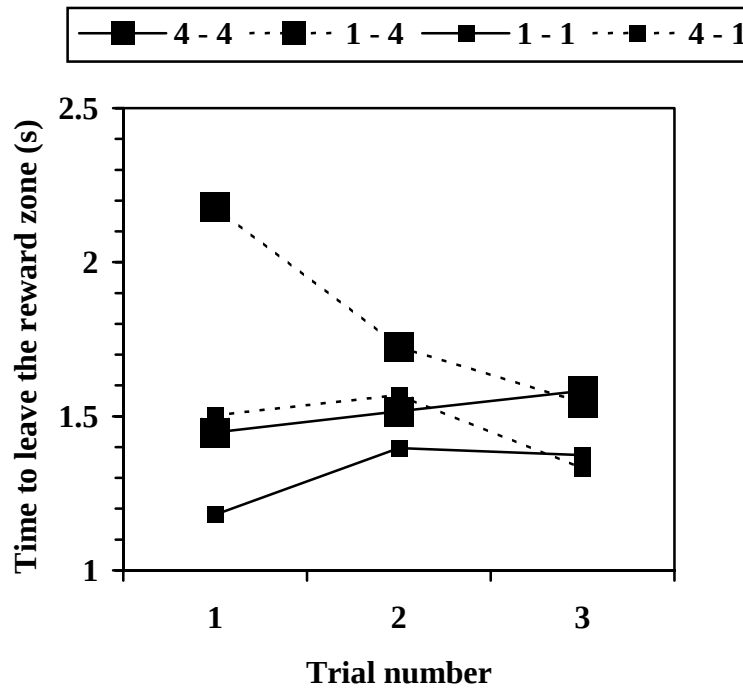
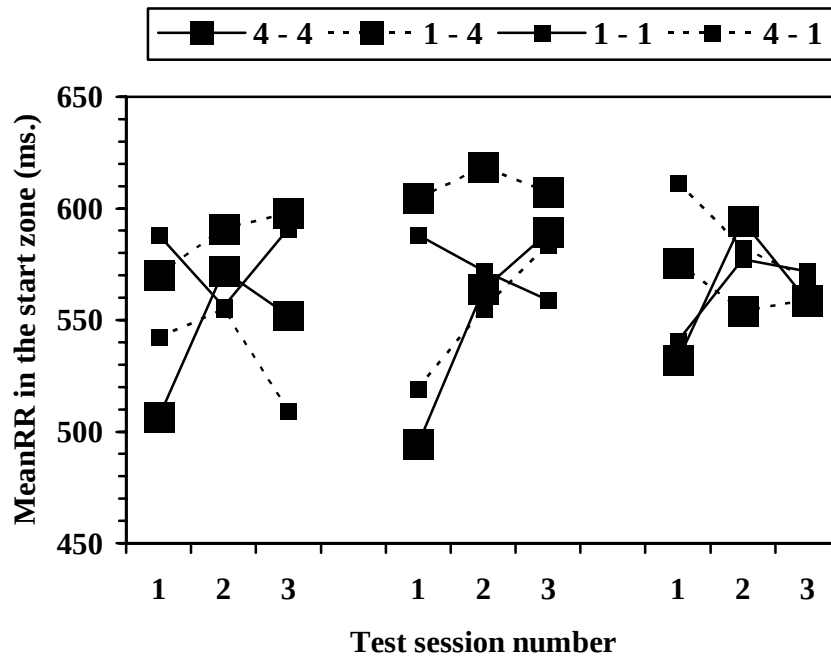


Figure 5: Experiment on expectancies – Latency to leave the reward zone. Some lambs were rewarded with the same large ('4-4') or small ('1-1') amount of food reward during all the experiment and other lambs were shifted to a large ('1-4') or small ('4-1') amount of food reward. For 11 training sessions, 40 lambs were trained to cross the corridor to access to a small versus large amount of food reward; then for 3 test sessions, the amount of reward was reversed for half the lambs.

a)



b)

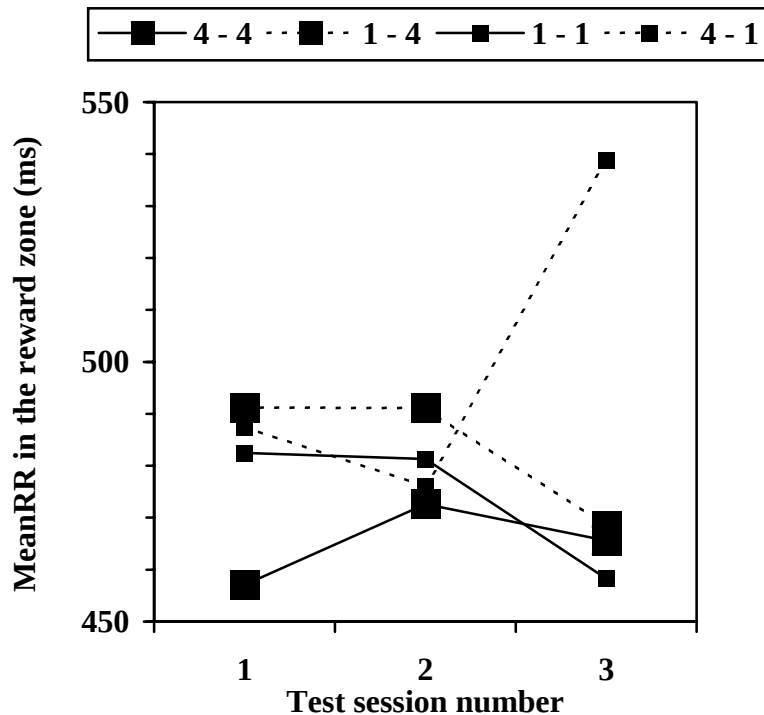


Figure 6: Experiment on expectancies – a) Beat-to-beat intervals in the start zone; b) Beat-to-beat intervals in the reward zone. Some lambs were rewarded with the same large ('4-4') or small ('1-1') amount of food reward during all the experiment and other lambs were shifted to a large ('1-4') or small ('4-1') amount of food reward. For 11 training sessions, 40 lambs were trained to cross the corridor to access to a small versus large amount of food reward; then for 3 test sessions, the amount of reward was reversed for half the lambs.

EXPERIMENT 2

Method

Experimental subjects

Thirty-six female INRA401 lambs were used. As for the experiment 1, the lambs had been separated from their dam 24 to 48 hours after birth and housed altogether in a large group from 1 – 2 weeks of age until the start of experimentation. The lambs were tested at 3-4 months of age. They were moved to a holding pen two weeks prior to the experimentation (Figure 7) and were shaved as in experiment 1 for further ECG recording. All along the experiment, lambs were fed daily with hay (600 g) and concentrate (600 g) which would give a mean growth rate around 200 g. / day.

Experimental set-up

Two identical and adjacent designs were constructed next to the holding pen and were separated by wooden partition. They were separated from the holding pen by sliding doors moved from a remote place (Figure 7). Each design consisted of pre-test pen (4 m²) and a test pen (4.5 m²). Sliding doors moved from a remote place allowed passage from the holding pen to the pre-test pen and from the pre-test pen to the test pen. Each test pen was equipped with a trough fixed on the side opposite to the entrance and a 10x10 cm hole made in the wall at one meter on the left of the trough. For each test pen, a photoelectric cell was placed behind the wall next the hole, so that lambs crossed it when they put their muzzle through the hole. The photoelectric cells were connected to two identical feeding devices placed outside the test pen that automatically delivered 25 g of concentrate (composition similar to the one described above) in each trough. The food delivery could be activated either by the experimenter or by the lamb when it crossed the beam of the photoelectric cell. Each time food was delivered, a specific mark was automatically recorded on the ECG recording (see below).

Equipment

Behavioral recording. The same equipment as in experiment 1 was used. One camera was placed between the two pre-test pens to observe animals from above. One camera was placed above the two test pens and two others were placed each of them above trough of each test pen in such a way as to observe animals from above.

ECG recording. The same equipment as in experiment 1 was used. The receptor was 3 meters from the two test pens.

Procedures

- *Familiarization period* - Everyday during the two weeks prior to the observations, the lambs were familiarized to handling and to the belt which would later be used to maintain the cardiac equipment in the holding pen.

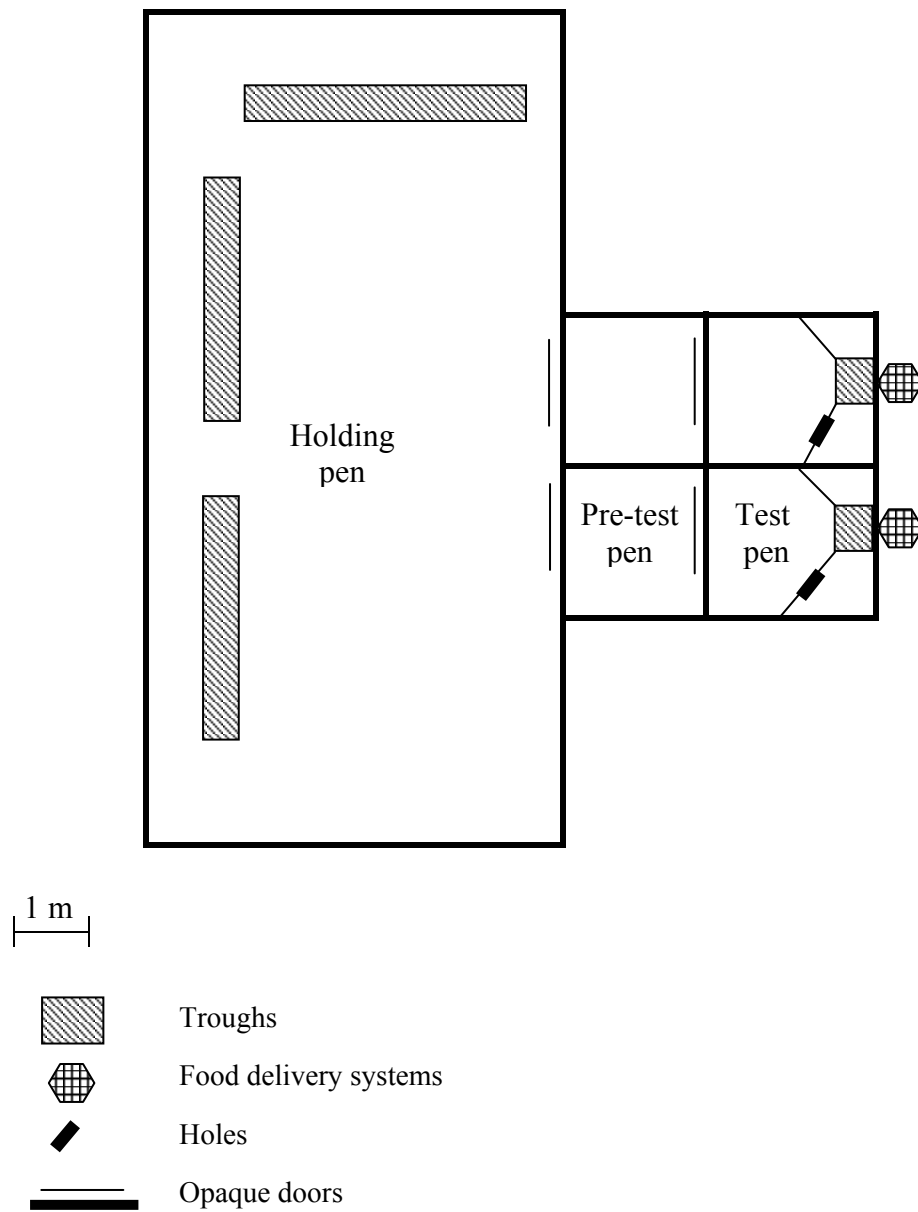


Figure 7: Experimental set-up of the experiment 2 on controllability.

- *Observations periods* - They were conducted over 27 daily sessions, five sessions a week. As in experiment 1, each lamb was individually removed from its holding pen by one experimenter and led into the pre-test pen where it was fitted with the elasticized belt with the cardiac equipment. The lamb was then left alone for 60 seconds. Then after, lamb was allowed to enter the test pen and to consume 300 g of food delivered in 12 doses. Twelve lambs were individually trained to control the delivery of the food by putting their muzzle in the hole (controllability treatment called 'C'). They were yoked to twelve lambs which received the 12 doses at the same time that the paired animal (uncontrollability treatment called 'UNC'). For the twelve remaining lambs, they were first trained, as the C lambs, to control the delivery of the food during the first 12 sessions before being exposed to the loss of control by not pairing anymore the previously rewarded behavior with the delivery of food during 10 other sessions; in this case, the food was delivered by the experimenter at irregular intervals (loss of control treatment called 'LC'). Then, for five other sessions, putting the muzzle in the hole was paired again with the delivery of food. During all the observation period, lambs were fed with hay and the complement of concentrate was delivered in the holding pen at least half an hour after the last tested animal.

Measurements

Behavior. The behavior was encoded as in experiment 1. Three categories of behavioral states were identified: general activity, locomotor activity and localization in the test pen. The states were mutually exclusive within a category. General activity included all activities apart from locomotion: feeding (nose in the trough); head in the hole; sniffing the floor or the wall, the trough and the hole (nose less than 10 cm from the identified substrate, and neck and head stretched forward); looking at the trough area or above the trough (head orientated toward a given substrate), looking with the head up at the environment (elsewhere). Locomotor activity included immobile standing; walking; stepping on the wall (at least one leg on a wall); scratching on the floor, the wall, the trough, the hole or around (same as for stepping plus movements back and forth of the leg on the substrate); jumping. Localization included three zones: one zone near the hole and the trough, one zone near the door and one intermediate zone (Figure 7). From the behavioral analysis, three behavioral variables were calculated: frequency of putting the head in the hole, frequency of movement between zones per minute and percentage of time spent with the head above the trough.

Cardiac activity. The ECGs were analyzed with the Heart Rate Variability (HRV) extension of the Chart Software. The following time-domain indices were calculated: the mean of beat-to-beat intervals (meanRR) and the root of the mean square of successive beat-to-beat differences (RMSSD). Higher RMSSD reflects higher parasympathetic tone (Després, Boissy, Désiré, Le Neindre, & Veissier, 2003; Berntson, Bigger, Eckberg, Grossman, Kaufmann, Malik, Nagaraja, Porges, Saul, Stone, & Molen, 1997; Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing

and Electrophysiology, 1996). These indices were calculated during the time lambs were in the test pen.

Cortisol measurements - Basal cortisol concentrations - Two weeks after the last session, serial blood samples were taken by jugular venipuncture between 1630 and 1730 and assayed for cortisol. The samples were immediately centrifuged and the plasma was stored at -20°C. The plasma levels of total cortisol were determined using a radioimmunoassay method with an antibody produced on rabbit (Boissy & Bouissou, 1994). The detection limit was 0.125 ng/mL. Intra- and interassay CV were 15.5 and 13.5 % for low (2 ng/mL) and 2.3 and 2.4 % for high (32 ng/mL) controls.

- ACTH Challenge - The lambs were submitted to an ACTH challenge in order to assess the capacity of the adrenal cortex to produce cortisol in response to ACTH, using the method described by Veissier and Le Neindre (1988). We injected i.m. dexamethasone (Dectancyl ND, Roussel, Paris, France, 20 µg/kg BW) just after the jugular venipuncture described above. The following day between 0830 and 1330, we injected i.v. ACTH (Synacthène ND Novartis-Pharma, Rueil-Malmaison, France, 0.7 UI/kg of metabolic BW). Blood samples were taken from the jugular vein immediately before the injection of ACTH, and 30, 120 and 180 min after ACTH injection. The plasma concentrations of cortisol were determined using the assay method described above. The response to dexamethasone was calculated as the difference between the cortisol concentration after dexamethasone injection minus that before injection. The integrated response to ACTH was calculated as the area under the curve of cortisol using the following equation:

$$\sum_{t=1}^{N-1} 1/2(C_t + C_{t+1})\Delta_t$$

where N is the total number of samples, C is the concentration of cortisol, and Δ_t is the time interval between successive samples.

Statistical analyses

Statistical analyses were carried out with the same package and the same conditions as in experiment 1.

Three steps were distinguished. First, a “training” step concerned the first 12 sessions where C and LC should associate the visit of the hole with the delivery of food in order to have the opportunity to control the delivery. The following two steps were properly named test steps. During the first test step which lasted 10 sessions, C could control and LC lost the control. During the second test step, which lasted five sessions, LC had the opportunity to retrieve the control.

The analyses for cardiac and behavioral data were made for the first or seventh and last training sessions, the first two and the last sessions of the first test step and for the first two sessions of the second test step.

The behavioral and cardiac data were analyzed with a mixed model of ANOVA for repeated measures with a random effect for lambs which were nested in treatment. An unstructured model was used for the covariance structure. Session (seven levels) was taken as the repetition factor. The fixed effect of the repetition factor (session) and treatment (three levels e.g. treatments C, UNC, LC) and their interactions were assessed. Post-hoc comparisons were done with LSD.

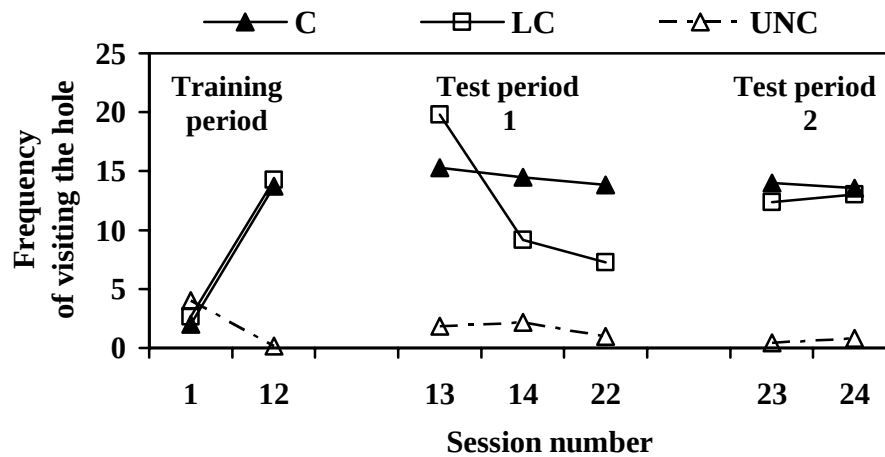
Results

Apart for the first training session, the yoked lambs that never controlled the delivery of food put less frequently their muzzle in the hole compared to the other lambs ($F_{\text{treatment}*\text{session}} = 42.44$, $p < 0.0001$; Figure 8a). On the first session of the test step 1, lambs that lost control tended to use more frequently the hole than the other lambs. In contrast, on the following sessions of the test step 1, they visited the hole less frequently than the lambs that could still control. On the first session of the test step 2, the lambs that retrieved the control put their muzzle in the hole less frequently compared to those that had never lost the control. This difference disappeared on the following test sessions.

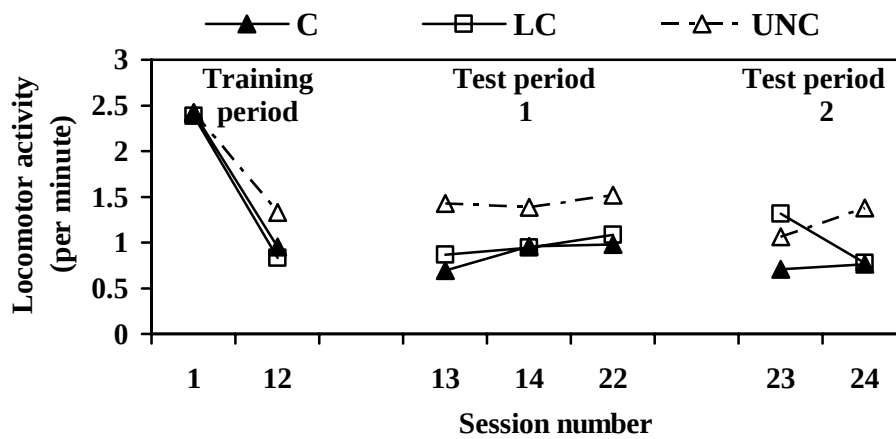
Apart during the first training session and the first session of the test step 2, the yoked lambs moved more than their paired lambs ($F_{\text{treatment}*\text{session}} = 5.42$, $p < 0.0001$; Figure 8b). Lambs that always controlled and those who lost control never differed between each other in their locomotor activity except during the first session of the test step 2, where the lambs that retrieved the control moved more frequently than the lambs that had never lost control.

Apart during the first training session, the yoked lambs spent more time with the head above the trough compared to their paired lambs ($F_{\text{treatment}*\text{session}} = 3.46$, $p = 0.0029$; Figure 8c). During the first session of the test step 1, lambs that lost control increased the time spent with the head above the trough compared to the last training session. On the last session of the test step 1, they spent more time with the head above the trough than the lambs that did not lost control in such a manner that they did not differ from the lambs that never controlled. On the first session of the test step 2, lambs that recovered the control still spent more time with the head above the trough than the lambs that never lost control but less time than the yoked animals. On the second session of the test step 2, lambs that recovered the control were not anymore different from the lambs that always controlled. Both groups of lambs spent less time with the head above the trough than the yoked lambs.

a)



b)



c)

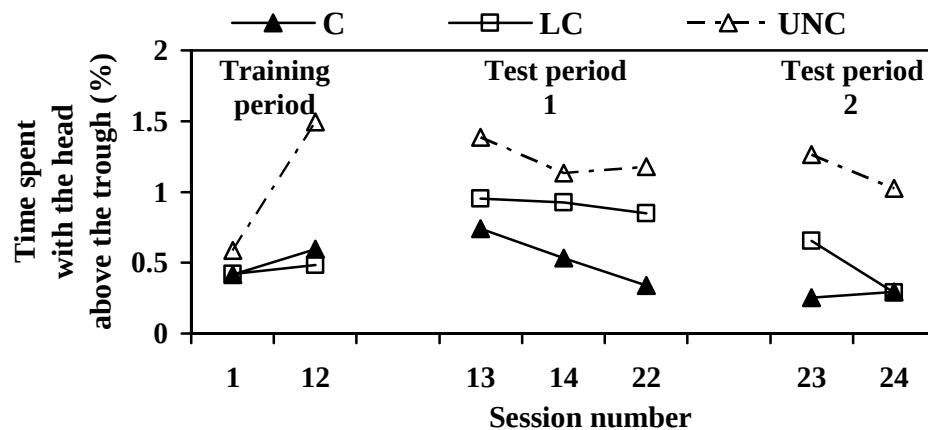


Figure 8: Experiment on controllability – a) Frequency of visiting the hole; b) Frequency of locomotor activity per minute; c) Time spent with the head above the trough. Twelve lambs were trained to control all along the experiment the delivery of food by visiting the hole with their muzzle (C), 12 others had no control all along the experiment (UNC), and 12 others were first trained to control, then lost the control before to have the opportunity to retrieve the control (LC).

A shorter MeanRR in the test pen were observed in the 7th training session compared to the other sessions ($F_{\text{session}} = 8.69$, $p < 0.0001$), no matter the treatment ($F_{\text{treatment} \times \text{session}} = 0.45$, $p = 0.9270$). RMSSD did not vary within sessions or treatments ($F_{\text{session}} = 1.55$, $p = 0.1973$; $F_{\text{treatment}} = 0.49$, $p = 0.6161$; $F_{\text{treatment} \times \text{session}} = 0.45$, $p = 0.9270$).

The basal concentration of cortisol in plasma was 13 ng/mL with no difference between the treatments (Table 1). The treatments did not differ in cortisol responses to dexamethasone, with concentrations approaching 1.5 ng/mL the day after the injection (Figure 9). After the injection of ACTH, plasma cortisol levels increased in the three treatments with no difference between them.

Table 1: Levels of plasma cortisol in lambs that control (C) or not (UNC) the delivery of food all along the experiment and in lambs that lost the control before to recover it (LC).

Item	C (n = 10) ^a	LC (n = 11)	UN (n = 11)	SEM	F
Basal cortisol, ng/mL	15.5	11.0	12.9	2.5	0.75
Cortisol after dexamethasone ^b	-14.0	-10.0	-11.1	2.5	0.64
Cortisol response after ACTH, ng.min/mL ^b	4483	4761	5013	3.38	0.57

^a One lamb of the treatment C did not respond to dexamethasone and was not included in the analyses.

^b Differences between (after – before dexamethasone)

^c Area under the curve

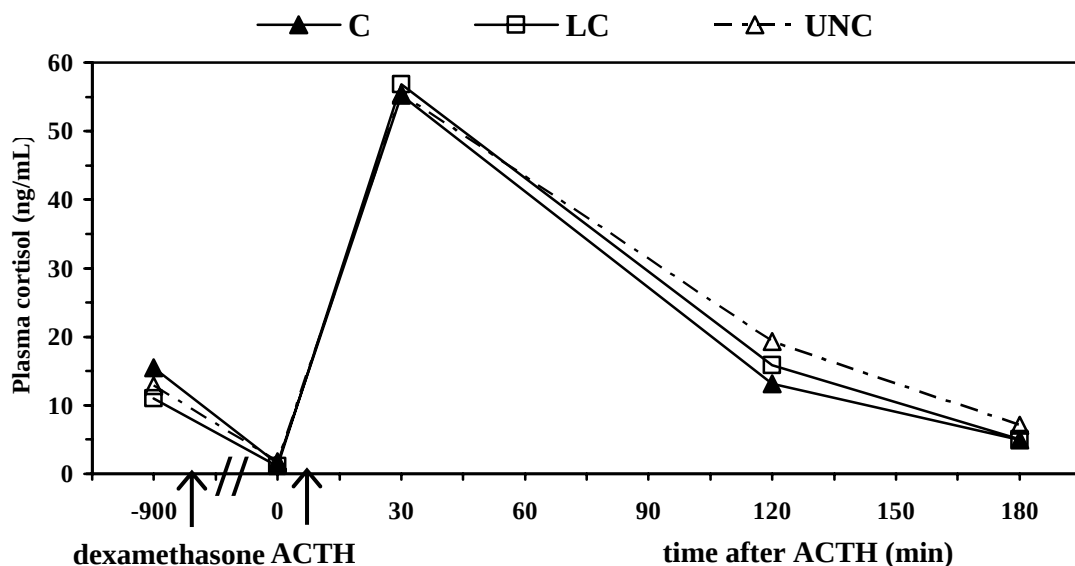


Figure 9: Experiment on controllability – Cortisol response to dexamethasone and ACTH injections. Twelve lambs were trained to control all along the experiment the delivery of food by visiting the hole with their muzzle (C), 12 others had no control all along the experiment (UNC), and 12 others were first trained to control, then lost the control before to have the opportunity to retrieve the control (LC). For statistical analyses, see Table 1

DISCUSSION

The two experiments showed that lambs perceived the changes in their environment. Nevertheless, all these changes did not induce an emotional response in lambs.

First of all, before the amount of reward was modified in Experiment 1, no differences in the speed to reach the reward zone were observed between lambs given a small versus a large reward. This contradicts the studies on rats (Crespi, 1942; Flaherty, 1996b) which showed that speed of rats to attain a reward zone depends on the incentive value of the reward. This may be explained by the difference in foraging behavior of the two species since rats have to gather their food, whereas sheep are grazing animals.

Lambs for which the amount of reward changed abruptly behaved differently than lambs which received a stable amount. The lambs submitted to a decrease in the amount of reward sniffed the trough more often during the first post-shift session and for longer time during the first and second trial of this same session. Toates (1998) proposed that two different process may control behavior namely a stimulus-response process and a cognitive process. When animals are repeatedly presented a situation, their behavior may be mediated by a strong stimulus-response link. This cannot be disrupted by a sudden change but can be modified gradually over repeated exposures. In Experiment 1, lambs were repeatedly offered four bowls and thus may have form a pattern of visit of the four bowls. Following the decrease of the amount of reward, lambs may continue to visit the four bowls although they are empty. If such a process occurred, sniffing behavior may not indicate that lambs were looking for food and that they actually perceived the decrease of the reward as soon as it occurred. Moreover, an increase of the time spent to cross the corridor by lambs shifted to a small reward was not observed before the third post-shift session. At this time, not only did they cross the corridor more slowly than before but also more slowly than the lambs having received this reward since the beginning of the experiment. This latter result comforts the idea that lambs needed many exposures to perceive the decrease of the amount of reward. Although this is a delayed response in comparison with what is observed in rats (Flaherty, 1996b), the slowness of lambs to reach the reward following its decrease is in total agreement with what has been used as evidence that animals are able to form expectancies (Crespi, 1942; Flaherty, 1996b). Decrease of the heart rate (e.g. longer meanRR) was observed, but not before the third post-shift session and only in the reward zone. A decrease physiological demand because of the decrease of the speed to reach the reward zone did not explain this response. The associated heart rate modification, not explained by motor activity, suggests that reduction of reward triggers an emotional response. Contrary to what was hypothesized from the observation on primates (Tolman cited by Flaherty, 1982) and chicks (Haskell et al., 2001), lambs did not refuse the food; they even consumed it more rapidly than lambs which received this amount of food since the beginning of the experiment. It may be that because they were used to consume more food, they were used to eat

rapidly. However, in the observations on primates and chicks, the decrease of the reward's value was in terms of its quality (animals were shifted from a preferred food to a less preferred one) and not on its quantity as in our experiment. Thus, the refusal to eat the food may be a behavior which is linked to a decrease of the quality of food but not to a decrease of the quantity. Nevertheless, the lambs were slower to begin to eat than the lambs having received this reward since the beginning of the experiment all along the test sessions. Thus, decrease of the amount of reward would induce a reluctance to eat such a small reward but not a refusal. Altogether, the behavioral and concomitant physiological responses to a decrease of the amount of reward suggest that an emotional response may be induced by an event discrepant from expectancies. It gives some support to the early postulate of Crespi (1942) that decrease of reward induces a deceptive response in animals.

The abrupt increase of the amount of reward resulted in an increased time taken by lambs to reach the reward zone during the first test session. Lambs decreased the time to reach the reward zone in the following test sessions but never below the lambs receiving a same amount of food since the beginning of the experiment. This result is discordant with what has been observed in rats that increase their speed to reach the reward zone following an increase of the reward (Crespi, 1942; Flaherty, 1996b). Moreover, the slowness of the lambs to eat all the food during the first session where the amount of reward was increased suggests that, because of the ruminal bulk, lambs may not be motivated to receive a further food reward during this session. In this case, psychological effect of the increase of reward may exist as soon as the first test session but, because of the physiological adaptation, it may not result in an enhanced incentive value of the reward during the first test session. This would explain that decrease of the time to reach the reward zone was observed only on the subsequent test sessions. Moreover, no effect of the increase of the amount of food was observed on cardiac activity since no modification of heart rate occurred in the reward zone or the start zone. Lambs were also more reluctant to leave the reward zone once they have finished eating the available food during each first trial of each session, although it was hypothesized they should be quicker to leave it to reach the reward zone once again. Since it was observed even during the third test session, it may not be explained by physiological adaptation. It may be that because of the increase of reward, the zone has acquired the status of a feeding zone of high value and thus, status of a preferred zone. Altogether, behavioral responses of lambs to an increase of the reward suggest that the lambs perceived the change. The absence of physiological response suggests that it did not induce an emotional response. It doubly contradicts the elation response postulated by Crespi (1942) following an increase of the reward. First, absence of concomitant and behavioral responses is not in favor of an emotional response. Furthermore, the speed to reach the reward was not increased but reduced which would not be in favor of an elation response if an emotional response had been triggered.

Ability of lambs to form expectancies is apparent only in lambs exposed to a decrease of the reward. The concomitant behavioral and physiological response comfort the idea that this ability to form

expectancy can lead to an emotional response as it was hypothesized by Crespi (1942) although he only measured behavioral response. If lambs are able to perceive the decrease of a reward, it is striking that they can not perceive an increase of the reward. This difficulty to observe positive successive contrast although negative successive contrast is apparent has often been reported (Flaherty, 1996b). In many case, a ceiling effect may be involved, that is, animals may have attained the limit of their physical abilities before the amount of reward was increased. Thus, they were not able to increase their speed further to reach the reward zone following the increase of the reward. Nevertheless, even if the lambs were not able to increase their speed, the decrease was not expected and may be better explained by a physiological adaptation to an abrupt increase of the reward.

Concerning the check of controllability, behavioral responses of lambs are in total agreement with what was hypothesized since lambs that did not control the delivery of food did not produce the operant response, they were more active than lambs that did control the delivery of food and they spent also more time with the head above the trough. This latter response may reflect that lambs were waiting for the delivery of food. Nevertheless, because the lambs that control the delivery of food may deliver it regularly, the lambs that did not control the delivery of food may have develop conditioned responses through a superstition effect as it was described by Skinner (1948) in pigeons. Although lambs did not actually control the delivery of food, they may perceive a kind of control over the delivery of food because they built a causal link between their behavior and the delivery of food. Thus, from the lambs' point of view, the two situations may not differ in their degree of controllability. Moreover, lambs did not differ in heart rate, in its variability or in activity of the HPA. The fact that no physiological arousal was observed may be explained in different ways. First, as it was previously suggested, uncontrollability may have not been perceived at all by the lambs. Secondly, if it was perceived, uncontrollability of an appetitive event may not be a sufficiently aversive event to induce emotional response. Nevertheless, uncontrollability of food delivery has been observed to induce analgesia in rats (Tazi et al., 1987). This is worth noting that in this latter experiment, rats were food restricted whereas the lambs in our experiment were not. Thus, the significance of the food reward may be lower for the lambs compared to the rats in the experiment previously reported. Thirdly, it may be that the physiological responses measured were not those which respond to uncontrollability. Hence, uncontrollability may modulate activity of the opioid system as observed in rats (Tazi et al., 1987) but not of autonomous nervous system or the HPA. Besides, influence of uncontrollable aversive events on the secretion of corticoids is controversial. Hanson (1976) observed lower plasma cortisol levels in primates which could control the termination of intense noises compared to their yoked partner. On the contrary, more recent studies in rats given escapable versus inescapable shocks did not show different levels of plasma corticosterone (Maier et al., 1986; Sandi et al., 1992). At this point, one can neither conclude that lambs perceived the uncontrollability of an event nor that it would induce an emotional response.

Uncontrollability may be an aversive event only if animals have first experienced controllability. Nevertheless, in our study, lambs that lost control did not present any variation of cardiac activity or activity of the HPA. Yet, they behaved differently. They first increased the frequency of the response previously associated to the food. This could be explained by the fact that a stimulus-response process controlled this behavior as has been previously suggested to explain the response of lambs exposed to an abrupt decrease of the amount of reward (Toates, 1998). This is further suggested with the observation that lambs extinguished the response in the following sessions. Nevertheless, the response was not completely extinguished. Thus, the lambs were very rapid to exert again control over the delivery of food when its control was made available again.

Altogether, these results suggest that lambs can learn to control the delivery of an appetitive event. The ability of lambs to perceive the controllability of an event and its uncontrollability is obvious only in lambs that experienced successively control and loss of control. Nevertheless, controllability and uncontrollability did not in any case trigger an emotional response.

The present study shows evidences that lambs can form expectancies and perceive the discrepancy from expectation. Nevertheless, they are emotionally aroused only in case of a decrease of the reward. The lambs can also learn to control an event and they perceive the loss of control. However, neither controllability nor uncontrollability induced an emotional response. Absence of emotional response may be explained in different ways. Either the situations were not actually emotionally arousing, or they were but we failed to demonstrate it. Because we used appetitive event and that lambs were not food deprived, the situation may have been not significant for the lambs. Nevertheless, lambs were emotionally aroused following a decrease of reward thus, it is surprising that they were not when they lost control. But, in this latter experiment they still obtained the same amount of food. Uncontrollability and loss of controllability may have triggered emotion if the situation had been more significant because of the use of aversive event or of food deprived animals. It also may be that lambs were actually emotionally aroused but that we failed to demonstrate it because the physiological variables measured were not adequate. For example, Tazi (1987) found an effect of uncontrollability of an appetitive event in the opioid system but we did not measure this variable. Electrodermal activity may be a better physiological candidate to measure emotional response but to our knowledge the eccrine glands which are implied in this psychophysiological measure are not well identified in sheep.

To conclude, incongruence with expectancy of a large amount of reward would be the only emotionally arousing situation in lambs. Incongruence with expectancy for a small reward and uncontrollability would be perceived without triggering an emotional response. Further experiments are needed to ascertain that lambs are not emotionally aroused in such conditions. If this was confirmed, it would have great implication in the welfare of farm animals.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by the Conseil Régional d'Auvergne (France) and Institut National de la Recherche Agronomique (INRA, France). Thanks are due to H. Tournadre and his staff at the Experimental facilities for their care and maintenance of the animals, the building of the experimental set-up and their assistance during the tests, and special thanks to B. Mallet, M. Bernard, P. Payard and C. Ravel. Participations of I. Dimitrinov, M. Planeix, B. Guillaume, C. Tallet and F. Bousquié during the tests were greatly appreciated. We thank E. Delval, G. Toporenko, S. Andanson and A. Dionnet for their assistance during the tests and the analyses. Thanks are due to T. Vimal, B. Carlier, J. Ferreira and J.-P. Chaise for their implication in the design and the construction of the conditioning devices.

LITERATURE CITED

- Berntson, G.G., Bigger, J.T.J., Eckberg, D.L., Grossman, P., Kaufmann, P.G., Malik, M., Nagaraja, H.N., Porges, S.W., Saul, J.P., Stone, P.H., & Molen, M.W.v.d. (1997). Heart rate variability: origins, methods, and interpretive caveats. *Psychophysiology*, 34, 623-648.
- Boissy, A. (1998). Fear and fearfulness in determining behavior. In T. Grandin (Ed.), *Genetics and the behavior of domestic animals* (pp. 67-111). New York, USA: Academic Press.
- Boissy, A., & Bouissou, M.-F. (1994). Effects of androgen treatment on behavioural and physiological responses of heifers to fear-eliciting situations. *Hormones and Behavior*, 28, 66-83.
- Coover, G.D. (1983). Positive and negative expectancies: the rat's reward environment and pituitary-adrenal activity. In H. Ursin & R. Murison (Eds.), *Biological and psychological basis of psychosomatic disease* (pp. 45-60). Oxford: Pergamon Press.
- Crespi, L.P. (1942). Quantitative variation of incentive and performance in the white rat. *American Journal of Psychology*, 15, 467-517.
- Dantzer, R. (2002). Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science*, 80, E1-E9.
- Dawkins, M.S. (1990). From an animal's point of view: motivation, fitness, and animal welfare. *Behavioral and Brain Sciences*, 13, 1-61.
- Després, G., Boissy, A., Désiré, L., Le Neindre, P., & Veissier, I. (2003). Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2, 615-619.
- Désiré, L., Boissy, A., & Veissier, I. (2002). Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes*, 60, 165-180.

- Désiré, L., Veissier, I., Després, G., & Boissy, A. (Accepted). On the way to assess emotion in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology*.
- Flaherty, C.F. (1982). Incentive contrast: a review of behavioral changes following shifts in reward. *Animal Learning & Behavior*, 10, 409-440.
- Flaherty, C.F. (1996a). Brief history of reward magnitude research. In C.F. Flaherty (Ed.), *Incentive relativity* (pp. 5-18). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Flaherty, C.F. (1996b). Successive contrast: procedures and parameters. In C.F. Flaherty (Ed.), *Incentive relativity* (pp. 19-53). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hanson, J.D., Larson, M.E., & Snowdon, C.T. (1976). The effects of control over high intensity noise on plasma cortisol levels in rhesus monkeys. *Behavioral Biology*, 16, 333-340.
- Haskell, M.J., Vilarino, M., Savina, M., Atamna, J., & Picard, M. (2001). Do broiler chicks have a cognitive representation of food quality? - Appetitive, behavioural and ingestive responses to a change in diet quality. *Applied Animal Behaviour Science*, 72, 63-77.
- Joffe, J.M., Rawson, R.A., & Mulick, J.A. (1973). Control of their environment reduces emotionality in rats. *Science*, 180, 1383-1384.
- Jones, R., & Nicol, C.J. (1998). A note on the effect of control of the thermal environment on the well-being of growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, 60, 1-9.
- Maier, S.F., Ryan, S.M., Barksdale, C.M., & Kalin, N.H. (1986). Stressor controllability and the pituitary-adrenal system. *Behavioral Neuroscience*, 100, 669-674.
- Mineka, S., Gunnar, M., & Champoux, M. (1986). Control and early socioemotional development: Infant rhesus monkeys reared in controllable versus noncontrollable environments. *Child Development*, 57, 1241-1256.
- Mineka, S., & Hendersen, R.W. (1985). Controllability and predictability in acquired motivation. *Annual Review of Psychology*, 36, 495-529.
- Nicol, C.J. (1996). Farm animal cognition. *Animal Science*, 62, 375-391.
- Porges, S.W. (1995). Cardiac vagal tone: a physiological index of stress. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 19, 225-233.
- Sandi, C., Borrell, J., & Guaza, C. (1992). Behavioral, neuroendocrine, and immunological outcomes of escapable or inescapable shocks. *Physiology & Behavior*, 51, 651-656.
- Scherer, K.R. (2001). Appraisal considered as a process of multi-level sequential checking. In K.R. Scherer, A. Schorr, & T. Johnstone (Eds.), *Appraisal processes in emotion: Theory, Methods, Research* (pp. 92-120). New York and Oxford: Oxford University Press.
- Skinner, B. (1948). "Superstition" in the pigeon. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 168-172.

- Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology (1996). Heart Rate Variability: Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Circulation*, 93, 1043-1065.
- Tazi, A., Dantzer, R., & Le Moal, M. (1987). Prediction and control of food rewards modulate endogenous pain inhibitory systems. *Behavioural Brain Research*, 23, 197-204.
- Toates, F. (1998). The interaction of cognitive and stimulus-response processes in the control of behaviour. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22, 59-83.
- Veissier, I., & Le Neindre, P. (1988). Cortisol responses to physical and pharmacological stimuli in heifers. *Reproduction, Nutrition, Développement*, 28, 553-562.
- Weiss, J.M. (1972). Psychological factors in stress and disease. *Scientific American*, 226, 104-113.
- Zimmerman, P.H., & Koene, P. (1998). The effect of loss of predictability and controllability of reward during frustration on behaviour in two strains of laying hens, *Gallus gallus domesticus*. *Netherlands Journal of Zoology*, 48, 255-265.

CHAPITRE 4

COMBINAISON DE CRITERES D'EVALUATION :

**Interactions entre la soudaineté
et la non-familiarité de l'événement**

**Le processus d'évaluation chez le mouton :
Effet synergique de la soudaineté et de la non-familiarité
sur les réponses cardiaques et comportementales**

Désiré, L., Veissier, I., Després, G., Delval, E., Toporenko, G., & Boissy, A. (Submitted). Appraisal process in sheep : synergic effect of suddenness and novelty on cardiac and behavioural responses. Emotion

1. Objectifs

Bien qu'un seul critère d'évaluation puisse être à l'origine d'une émotion, il est probable que, dans la majorité des cas, ce soit la combinaison de plusieurs critères qui caractérise l'émotion ressentie par l'individu. Par conséquent, l'identification du répertoire émotionnel des animaux d'élevage nécessite la prise en compte de la complexité du processus d'évaluation. Une précédente expérimentation nous a permis de montrer que les critères de soudaineté et de non-familiarité sont accessibles aux agneaux et que chacun de ces critères peut induire des réponses émotionnelles (cf. Chapitre 2). Cependant, nous ne pouvons pas exclure que le test de soudaineté n'incluait pas de la nouveauté et *vice-versa*. Cette nouvelle expérimentation avait pour objectifs 1) de s'assurer que les critères de soudaineté et de non-familiarité étaient bien perçus par les agneaux, 2) de vérifier la spécificité des réponses cardiaques et physiologiques, et 3) d'identifier les éventuelles conséquences sur les réactions émotionnelles de l'interaction entre ces deux critères. Le paradigme consistait à exposer des agneaux à l'apparition lente ou rapide (effet de la soudaineté) d'un objet familier ou non (effet de la non-familiarité). Afin de renforcer le fait que les réponses observées lors de cette séance étaient spécifiques de la soudaineté ou de la non-familiarité, les agneaux étaient re-exposés au même paradigme pendant 3 séances. Ainsi, les réponses liées à la soudaineté devaient toujours être présentes mais pas celles liées à la non-familiarité.

2. Méthodes

Trente-deux agnelles ont été utilisées. Les agnelles ont été entraînées quotidiennement à venir s'alimenter seule à une auge et à tolérer l'apparition lente d'un objet au-dessus de l'auge 30 secondes après le début de l'alimentation. Pour la moitié des agnelles, l'objet présenté était un foulard, pour l'autre moitié, l'objet présenté était un carré du même tissu. Quatre à onze séances ont été nécessaires pour que les agnelles ne répondent plus par un mouvement de recul à l'apparition de l'objet au cours de trois séances consécutives.

Une fois passée cette période d'habituation, les agnelles ont été exposées individuellement au test proprement dit. Seul le foulard a été utilisé de telle sorte que l'objet était connu pour la moitié des agnelles et nouveau pour l'autre moitié des agnelles qui avait été entraînée avec le carré. De plus, le foulard apparaissait lentement pour la moitié des agnelles ou au contraire rapidement pour l'autre

moitié. Quatre groupes ont ainsi été créés : « témoin », « soudain seul », « nouveau seul », « soudain et nouveau ». Chaque agnelle était exposée au même paradigme pendant quatre séances consécutives.

Après la dernière séance, les agnelles ont été soumises à un blocage pharmacologique des deux branches du système nerveux autonome afin de mesurer la fréquence cardiaque intrinsèque dans le but de calculer l'indice de la balance sympatho-vagale (cf. Chapitre 1, Després et al., 2003).

Lors des différentes séances des périodes d'habituation et de test, les mesures suivantes ont été effectuées :

- Comportement : orientation vers l'objet, activité locomotrice, réponse de sursaut.
- Postures d'oreilles : temps passé avec les oreilles dressées, souples, asymétriques ou en arrière.
- Activité cardiaque : période cardiaque, variabilité de la fréquence cardiaque, index de la balance sympatho-vagal (VSE).

3. Résultats

Au cours de la première séance de test, la réponse d'orientation a été observée chez les agnelles exposées à l'objet non-familier quelle que soit la vitesse de présentation et également chez les agnelles exposées à l'objet familier mais uniquement lorsqu'il était présenté rapidement. Cette réponse d'orientation était plus marquée en réponse à l'apparition rapide de l'objet non-familier. Dans les séances suivantes, la réponse d'orientation a diminué pour tous.

Durant toutes les séances de test, la réponse de sursaut est observée suite à l'apparition rapide d'un objet qu'il soit familier ou non.

L'activité physique augmente chez des agnelles exposées à un objet rapide ou non-familier. L'activité physique est de moins en moins forte dans les séances suivantes.

Les agnelles passent plus de temps avec la posture « oreilles dressées » en réaction à l'apparition de l'objet non-familier. Dans les séances suivantes, le temps passé avec les oreilles dressées diminue et le temps passé dans la posture « oreilles souples » augmente. Le temps passé dans la posture « oreilles asymétriques » augmente systématiquement en réaction à l'apparition de l'objet, quelle que soit la vitesse de présentation ou le degré de familiarité. Ce temps passé avec les oreilles asymétriques n'est pas modifié dans les séances suivantes. La posture « oreilles en arrière » a été très rarement observée et elle n'était en aucune manière affectée par les traitements.

Lors de la première séance, suite à l'apparition rapide de l'objet tant familier que non-familier, une diminution transitoire de la période cardiaque et du VSE a été observée. Cette diminution était d'autant plus forte que l'objet rapide était non-familier. Au cours des séances suivantes, la période cardiaque et le VSE ont augmenté mais ils étaient toujours plus faibles chez les animaux exposés à l'apparition rapide de l'objet qu'il soit familier ou non. Ces variations n'étaient pas entièrement

expliquées par l'activité locomotrice. Aucun effet sur la variabilité de la fréquence cardiaque n'a été observé.

4. Conclusions

Cette étude a permis de confirmer sans ambiguïté l'existence de réponses spécifiques à l'évaluation des critères de soudaineté et de non-familiarité. Ainsi, la réponse de sursaut et l'accélération cardiaque fugace sont spécifiques de la soudaineté alors que la réponse d'orientation et la posture « oreilles dressées » sont spécifiques de la non-familiarité.

De manière plus originale, cette étude a démontré que la combinaison de ces deux critères avait des effets synergiques sur certaines réponses. La réponse d'orientation spécifique de la nouveauté est accentuée par la soudaineté. La diminution fugace de la période cardiaque spécifique de la soudaineté est accentuée par la nouveauté. Puisque aucune modification de la variabilité de la fréquence cardiaque n'a été observée, cette diminution de la période cardiaque ne peut pas s'expliquer par une diminution du tonus parasympathique. L'index de la balance sympatho-vagal indique une prévalence du tonus sympathique spécifique de la soudaineté, prévalence accentuée par la non-familiarité de l'événement déclenchant. La diminution de la période cardiaque semble donc être le résultat d'une augmentation de l'activité du tonus sympathique.

Il est à noter que cette étude confirme que la posture asymétrique est le marqueur de la détection d'une modification dans l'environnement immédiat (cf. Chapitre 1).

L'effet synergique de la combinaison des deux critères sur certaines des réponses spécifiques de chacun des critères suggère que les patrons de réponses des émotions modales ne peuvent pas être déduits de la simple connaissance des réponses spécifiques à chacun des critères impliqués dans celles-ci mais qu'il est indispensable d'identifier les combinaisons pertinentes entre critères.

Appraisal process in sheep: synergic effect of suddenness and novelty on cardiac and behavioural responses

L. Désiré, I. Veissier, G. Després, E. Delval, G. Toporenko, A. Boissy

INRA, Centre de Clermont-Ferrand Theix, Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 Saint-Genès-Champanelle, France

Submitted for publication to: *Emotion*

ABSTRACT

According to appraisal theories, an emotion results from a sequential evaluation of a situation based on a set of criteria such as suddenness and novelty. Each criterion triggers specific behavioural and physiological expressions that can be modulated by the outcome of the other criteria. The aim of this study was to analyze in lambs the behavioural and cardiac responses to suddenness and novelty, and the effect of the combination of these two criteria. Twenty-seven lambs were exposed to a visual stimulus which appeared either rapidly or slowly (suddenness effect) and was either novel or familiar (novelty effect). Suddenness induced a startle response and a transient increase of the heart rate probably under sympathetic control. Novelty induced an orientation toward the stimulus and an erect posture of the ears. The combination of suddenness and novelty enhances both the heart rate increase linked to suddenness and the behavioural orientation triggered by novelty. These results give some evidence that these evaluation criteria are linked to specific responses and support to the idea that the result of one criterion can potentiate that of another criterion.

INTRODUCTION

Appraisal theories postulate that a given emotion is the result of the cognitive evaluation of an event regarding its significance for the survival and well-being of the individual (Frijda, 1987; Ellsworth, 1991; for a review of the different current approaches within the appraisal paradigm, see Scherer, 1999). The various appraisal theorists share the assumption that the outcome of this evaluation process determines the pattern of the expressions in the different response domains (physiology, behaviour and feeling). In his “Component Process Model”, Scherer (1987) suggested that the individual evaluates the significance of an event according to a fixed set of criteria, called “stimulus evaluation checks”. This evaluation assesses the relevance of the event (the novelty, the intrinsic pleasantness and the importance of the event for the individual), its implication regarding the individual’s needs, the possibility for the individual to cope with the event and the compatibility of the event with social or personal standards. Each level of evaluation uses a series of checks. The evaluation of the novelty of the stimulating event, for instance, is based on the checks of suddenness, unfamiliarity and

predictability. In addition, each evaluation check is supposed to trigger specific behavioural and physiological responses.

Most of the studies developed in humans to identify the nature of the appraisal process are based on verbal reports. It is, however, not certain that people are able to report on a subconscious appraisal, nor that these reports would be independent of a social construct (Scherer, 1999). Moreover, asking subjects about their feelings during an emotional episode interrupts and changes the cognitive process. An alternative substitute approach has been developed through studies on non-verbal communication particularly on vocal and facial expressions (Johnstone, Reekum, & Scherer, 2001; Kaiser & Wehrle, 2001). In the case of the “Component Process Model”, the evaluation process regarding particular checks can be experimentally manipulated. Checks may be manipulated one at a time to identify specific behavioural and physiological responses linked to a given check. However, since in day-to-day situations, many checks are carried out simultaneously, the complexity of the evaluation process has to be taken into account.

The evaluation process is considered to be organised in a hierarchical structure: the evaluation of the implication of an event regarding the individual's needs is only triggered if the event is perceived as relevant (i.e. checks for novelty, the intrinsic pleasantness and the importance of the event for the individual), and the evaluation of the possibility to cope with the event is only triggered if the event has implications for the individual's needs or expectations (Scherer, 1987). Appraisal is then followed by re-appraisal in order to correct the evaluation results based on new information or on more thorough processing. Scherer (2001) postulated that in such a dynamic sequential organisation, the outcome of one evaluation check affects subsequent evaluation checks, resulting in an adaptive reaction to a given event. In other words, the behavioural and physiological responses linked to one check can be modulated by the responses triggered by another check. The specific outcome profiles of the continuous and sequential stimulus evaluation checks explain therefore the differentiation of the emotions. However, the effects of the combination of checks have not been much studied to assess possible interactive effects.

Evolutionary continuity of emotion, based on the continuity of behavioural or physiological responses and initially suggested by Darwin (1872/1998) is still recognized today (Plutchik, 1984; Cabanac, 1999). This suggests that, while initially developed to be used in humans, the component process model can also be applied to the study of emotion in animals, where it assumes an increasing number of checks as one moves up the evolution tree (Scherer, 2001). Experiments on animals can thus help identifying checks of evaluation and their specific behavioural and physiological patterns. Désiré et al (in press) demonstrated how the study of emotions in animals can profit from an appraisal-based approach. They showed that lambs are able to differentiate between the suddenness and the novelty of a stimulating event, since these evaluations triggered specific behavioural and physiological responses. A startle response combined with a transient increase of heart rate was observed in lambs confronted

with a sudden event. Lambs exposed to a novel object orientated toward the object and showed a transient increase of the parasympathetic activity. However, in this previous experiment, suddenness and novelty were confounded to a certain extent.

The present study was designed to ascertain that suddenness and novelty per se are perceived by lambs and produce specific behavioural and cardiac responses. The second objective is to analyze whether these two evaluation checks do indeed affect each other. To that end, lambs were exposed to the slow or rapid appearance (check of suddenness) of either a familiar or an unfamiliar object (check of novelty). Then, lambs were re-exposed to the same stimulus during the following three sessions. Thus, responses linked to suddenness should be still present but not those linked to novelty, which would support the specificity of the responses to suddenness or novelty identified during the first session.

METHODS

Experimental subjects

Thirty-two female lambs from the INRA401 breed were tested when they were 4 months of age. The lambs had been separated from the dam 24 to 48 hours after birth and housed with other lambs in several groups during four weeks before being grouped together. They were weaned at 8 weeks of age and then fed hay and concentrate ad libitum. At the age of 2.5 months, that is six weeks prior to the start of the experiment, they were moved to a large pen called the holding pen (Figure 1). For two weeks prior to the start of the experiment, all lambs were fed with hay ad libitum and 400 g/day of concentrate, distributed in the evening. During the experiment, the concentrate was distributed half an hour after the end of the session (see procedures). Five days before the start of experiment, the lambs were shaved on 10x10 cm areas on the right shoulder and on the left axillary region for ECG recording (see below).

Experimental set-up

A testing area consisting of a pre-test pen (1.5 m²), a test pen (3 m²) and a corridor (1.8 m²) was constructed next to the holding pen (Figure 1). The pens were separated by solid wooden partitions. Guillotine doors that could be operated remotely allowed passage from one pen to another. A trough filled with concentrate was fixed in the test pen at the opposite side of the entrance. A device consisting of ropes and pulleys was placed behind the trough and could be operated remotely to move an object from behind the trough to 20 cm above it. Two objects made of the same piece of white cloth were used: a square (20 cm x 20 cm) and a scarf (Figure 1).

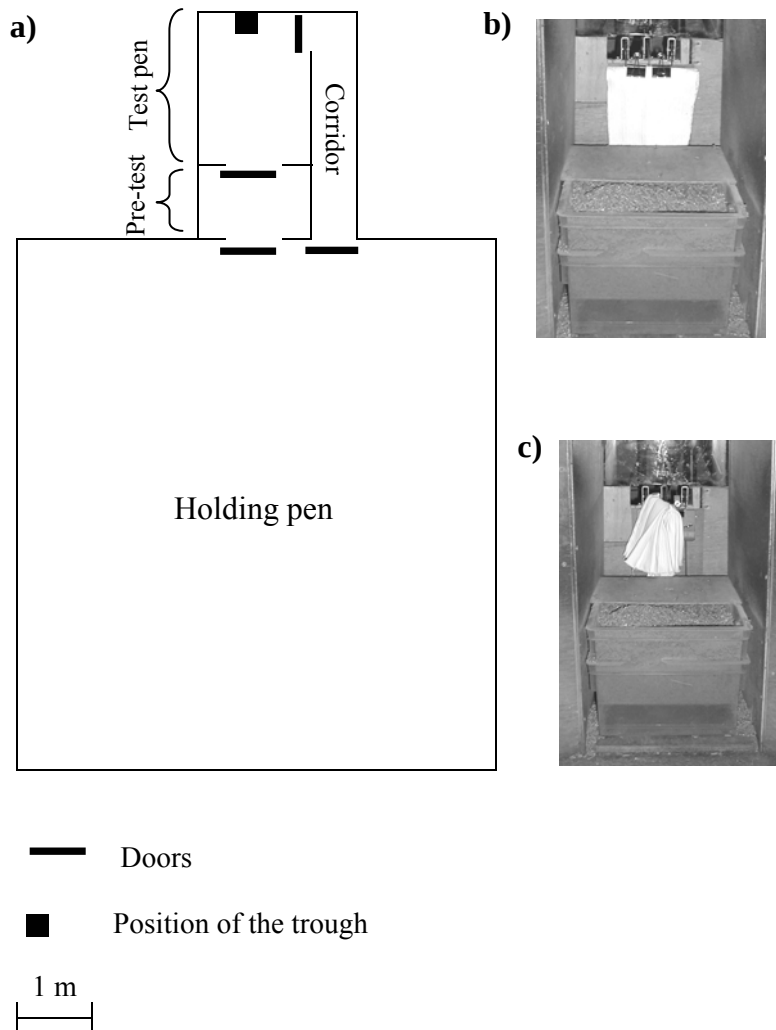


Figure 1: a) Experimental set-up and picture of the stimulating objects, b) the square and c) the scarf. During habituation sessions, half of the lambs were exposed to the square and the other to the scarf. During the four test sessions, all the lambs were exposed to the scarf.

Equipment

Behavioural recording. Four cameras (three Sony SPT-MC128CE and one Sony Digital Handycam DCR-TRV 320E; Sony Corp., Tokyo, Japan) were used to record the test sessions. They were connected to a videotape recorder that allows the simultaneous recording of the pictures from the four cameras on the same tape (Sony SVT-1000P; Sony Corp.) via a quadravision system (MV25 Multivision Processor, model MX25; Robot Research Inc., San Diego, California, USA). The cameras were placed in such a way as to observe animals from above, the sides and face on.

ECG recording. Two electrodes were connected to the transmitter of an ambulatory monitoring unit (LifeScope 6 model OEC-6301K, Nihon Kodhen, Japan). The receptor which was outside the test pen

was connected to a computer via a data acquisition system (PowerLab, ADInstruments, Australia). The rate of acquisition was 1000 points per second. The software Chart (version 3.6.8, ADInstruments) was used to record the data.

Procedures

Familiarisation period. For two weeks before the start of the experiment, animals were familiarized to the whole experimental set-up. During the first week, they had free access to all parts of the experimental set-up between 8h00 and 17h00 (all doors were left open). During the second week, the lambs were familiarized to the general procedure of the tests: the door leading to the pre-test pen was opened and the lambs were brought into the pre-test pen where they were equipped with an elasticized belt, two minutes later they were allowed to enter the test pen where they could eat for two minutes, and finally they were free to return to the holding pen through the corridor. They were exposed to that procedure by pairs on the first day and individually on the four following days.

Experiment period. The experiment was subsequently conducted over three consecutive weeks, five days a week with one session per day. The door between pre-test and test pens was opened two minutes after the lamb was equipped with the belt and cardiac electrodes (4% of the weight of a 4-month-old lamb). That door was closed as soon as the lamb entered the test pen. Thirty seconds after the lamb began to eat in the trough, the object was moved to its “up” position. Two minutes later, the door leading to the corridor was opened giving access to the holding pen.

- Habituation sessions. The object (a square for half of the animals and a scarf for the other half) was slowly moved up (around 5 cm.s⁻¹). Once the lambs did not respond anymore by a backward movement for at least three consecutive sessions, they were passed to the test sessions. Four to eleven habituation sessions were needed depending on the lamb.

- Test sessions. Only the scarf was presented during the test sessions so that it was novel for half of the animals and familiar for the others. Moreover, the scarf appeared slowly for half of the lambs and rapidly for the other half (around 20 cm.s⁻¹). Thus, in a first group the object was familiar and appeared slowly (“control” treatment); in a second group, the object was familiar and appeared rapidly (“sudden” treatment); in a third group, the object was novel for the first test session and appeared slowly (“novel” treatment); in a fourth group, the object was novel for the first test session and appeared rapidly (“sudden and novel” treatment). After the first test session, the lambs were daily re-exposed to the same stimulus during three consecutive sessions.

Autonomic blockade. After the fourth test session, the following drugs (all from Sigma-Aldrich,) were administered to obtain a complete autonomic blockade in order to evaluate the intrinsic heart rate: atenolol, a beta-1 selective adrenergic receptor antagonist (0.8 mg/kg body weight), and 2.5 minutes later, atropine sulphate, a muscarinic receptor competitive antagonist (0.2 mg/kg). Drug efficiency and

correct dosage had been checked during a previous experiment on INRA401 lambs (Després, Boissy, Désiré, Le Neindre, & Veissier, 2003).

Measures

Behaviour and ears postures. From the video recordings taken during habituation sessions and the four test sessions, the behaviour and ears postures of the lambs were later encoded on a computer using Observer Video Pro (version 4.0.21, Noldus Information Technology, The Netherlands).

Lambs were observed from the 30 seconds before to the 30 seconds after the appearance of the object. The behavioural states observed were: looking at the zone of appearance of the object and standing immobile. Startle responses (wide-spread muscle contraction) were recorded as events. The physical activity during time windows of 10 seconds for the 30 seconds before and after the appearance of the object was expressed as the percentage of time where the lambs were not standing immobile.

Ear postures of lambs included ears pricked forward (the internal faces of both pinnas fully visible when the animal was face on, with the ears tensed), ears stretched backward (both ears nearly or completely invisible when the animal was face on and tense when looking at the animal from above), ears supple (both ears in the same position, not tensed and with part of the internal face of each pinna visible when the animal was face on), ears asymmetric (both ears in different positions).

Cardiac activity. The ECGs were analyzed with the Heart Rate Variability (HRV) extension of the Chart Software. The following time-domain indices were calculated: the mean of beat-to-beat intervals (mean RR) and the standard deviation of the differences between adjacent beat-to-beat intervals (Root of the Mean Square of Successive beat-to-beat Differences: RMSSD). Higher RMSSD reflects higher activity of the parasympathetic branch (Després et al., 2003; Berntson, Bigger, Eckberg, Grossman, Kaufmann, Malik, Nagaraja, Porges, Saul, Stone, & Molen, 1997; Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology, 1996). In addition, vagal sympathetic effect (VSE) was obtained by dividing meanRR by the intrinsic beat-to-beat interval (i.e. meanRR during complete autonomic blockade; Goldberger, 1999). When the parasympathetic and sympathetic effects are perfectly balanced, VSE equals one. VSE is greater than one when the parasympathetic tone predominates and less than one when the sympathetic tone predominates (Goldberger, 1999). These indices were calculated on time windows of 10 seconds during the 30 seconds before and after the appearance of the object for the four test sessions.

Statistical analysis

Statistical analyses were carried out using the SAS statistical package (version 8.1, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). In all cases, if the condition of homogeneity of variance could not be assumed, data were log transformed. Statistical significance was set at the 5% level and tendency at the 10% level.

The behavioural states, the percentage of physical activity and the cardiac measures were analyzed as repeated measures within the first test session and across test sessions 1 to 4. The data were analyzed with a mixed model of ANOVA for repeated measures with a random effect for lambs. An unstructured model was used for the covariance structure. In analyses within the first test session, data taken before and after the appearance of the object on time windows of 10 seconds for cardiac activity and percentage of physical activity, and on time windows of 30 seconds for behavioural states were taken as the repetition factor (respectively, 6 and 2 levels). In analyses across sessions 1 to 4, data taken during the 10 seconds windows just after the appearance of the object during each of the four sessions were taken as the repetition factor (4 levels) with the values during the last habituation session taken as a covariate. The fixed effect of the repetition factor (time or session), suddenness (2 levels) and novelty (2 levels) and their interactions were assessed. Heart rate can depend on physical activity. Hence, to assess the effect of factors on non-motor meanRR, the meanRR was also analyzed with a model including the physical activity as a covarying variable. In all cases, post-hoc comparisons were done with Least Squares Means Differences (LSD). The differences in the number of lambs that showed a startle response were tested with a Fischer's exact test.

RESULTS

Five out of the thirty-two lambs still moved backward when the object appeared after the eleventh habituation session and were excluded from further analyses. During habituation, animals that were later subjected to the different treatments did not show any differences in any of the measures (data not shown).

Behaviour

During the first test session, the lambs spent more time looking at the object when it was novel or when it appeared rapidly and even longer when the object was novel and appeared rapidly (Figure 2a). The time looking at the novel object decreased from the first (when it was novel) to the next sessions. This decrease was more marked when the novel object appeared rapidly. Nevertheless, during sessions 2 and 4, lambs of the sudden and novel treatment still looked at the object for longer or tended to look at it for longer than controls. During session 3, the lambs of the novel treatment looked at it for shorter than lambs of the other treatments (Figure 2b).

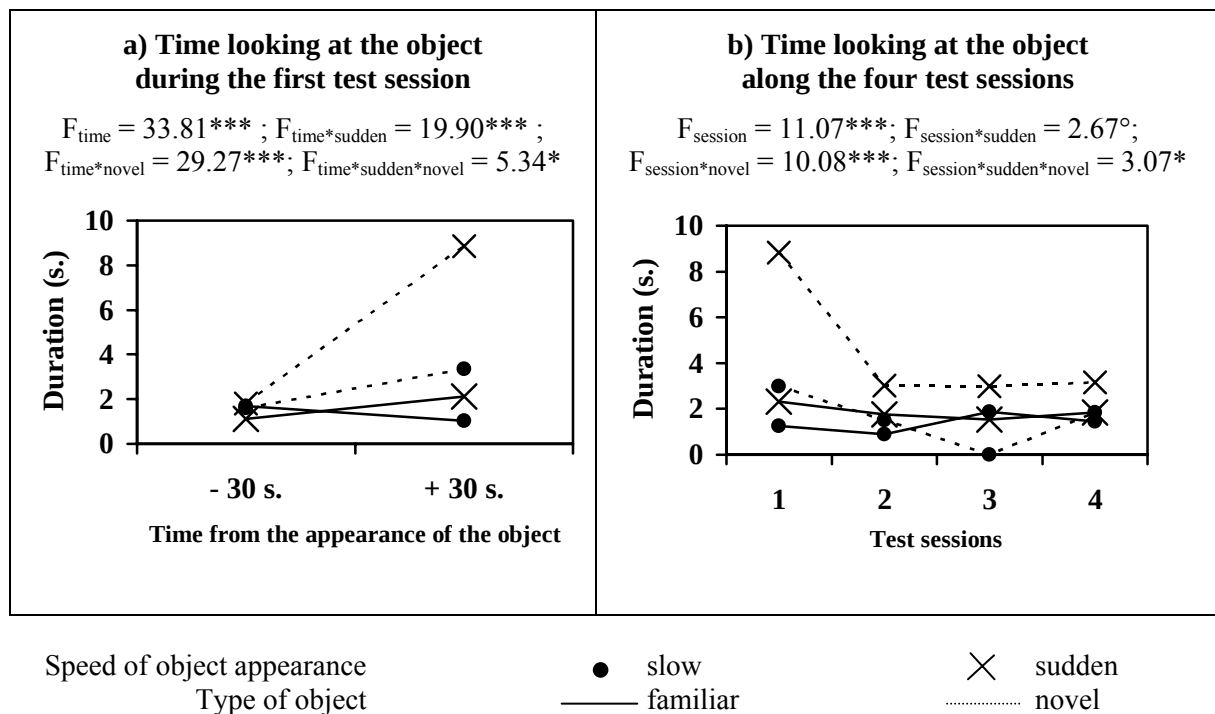


Figure 2: Time spent by lambs looking at the zone of appearance of the object: a) before and after the appearance of the object during the first test session, b) during 30 seconds after the appearance of the object along the four test sessions. The object was a scarf for all lambs but it was familiar to one half and unfamiliar to the other (novel effect). The object appeared slowly or rapidly (sudden effect). Mean time (in seconds) was calculated for the 30 seconds before and the 30 seconds after the appearance of the object ($^{\circ}p < 0.10$, $^*p < 0.05$, $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$).

During all test sessions, only lambs exposed to the rapid presentation of the object (sudden and sudden and novel treatments) displayed startle responses (Table 1).

Table 1: Startle response – number of lambs which showed a startle response following the appearance of the stimulating object during the four test sessions. Values with different letters in the same row differ at $p \leq 0.05$. (ns: no significant difference, $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$)

Test sessions	Familiar		Novel		Fischer exact test	
	Slow (n=6)	Rapid (n=7)	Slow (n=7)	Rapid (n=7)	Sudden effect	Novel effect
1	0 a	5 b	0 a	3 ab	**	ns
2	0 a	3 ab	0 a	4 b	**	ns
3	0 a	2 ab	0 a	5 b	**	ns
4	0 a	5 b	0 a	6 b	***	ns

In the first test session, physical activity increased during the 10 seconds after the appearance of the object either when it appeared rapidly or when it was novel (Figure 3a). Along the test sessions, physical activity decreased in lambs in the sudden and in the novel treatments (Figure 3b).

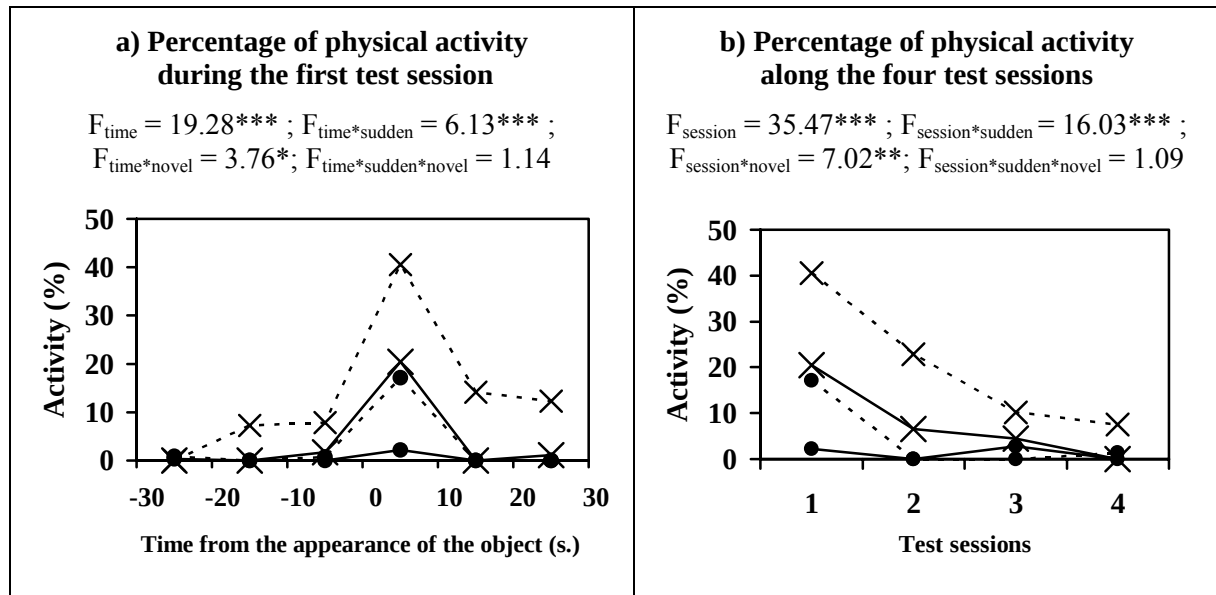


Figure 3: Mean values of physical activity (%): a) before and after the appearance of the object during the first test session, b) during 10 seconds after the appearance of the object along the four test sessions. The object was a scarf for all lambs but it was familiar to one half and unfamiliar to the other (novel effect). The object appeared slowly or rapidly (sudden effect). The physical activity was calculated for time windows of 10 seconds for the 30 seconds before and the 30 seconds after the appearance of the object ($^{\circ}p < 0.10$, $^{*}p < 0.05$, $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$).

Ears postures

On the first test session, the lambs spent more time with the ears pricked forward and less time with the ears in the supple posture after the appearance of the object when it was novel (Figures 4a and 4b). On the following test sessions, the time spent with the ears pricked forward decreased and the time with the ears in the supple posture increased in lambs for which the object was novel (Figures 5a and 5b). From the second to the fourth test session, no differences in the time spent with the ears pricked forward or supple were observed between treatments.

The time spent with the ears in the asymmetric posture increased after the appearance of the object ($F_{\text{time}} = 8.52$, $p \leq 0.01$) with no variation due to suddenness ($F_{\text{time}*\text{sudden}} = 0.50$, $p \geq 0.1$) or novelty ($F_{\text{time}*\text{novel}} = 1.22$; $p \geq 0.1$) or their interaction ($F_{\text{time}*\text{sudden}*\text{novel}} = 1.93$, $p \geq 0.1$). On the following test sessions, no variations were observed ($F_{\text{session}} = 2.17$, $F_{\text{session}*\text{sudden}} = 1.87$, $F_{\text{session}*\text{novel}} = 0.26$ and $F_{\text{session}*\text{sudden}*\text{novel}} = 1.11$; $p \geq 0.1$).

The stretched backward posture was very rare and did not vary with time or treatment (data not shown).

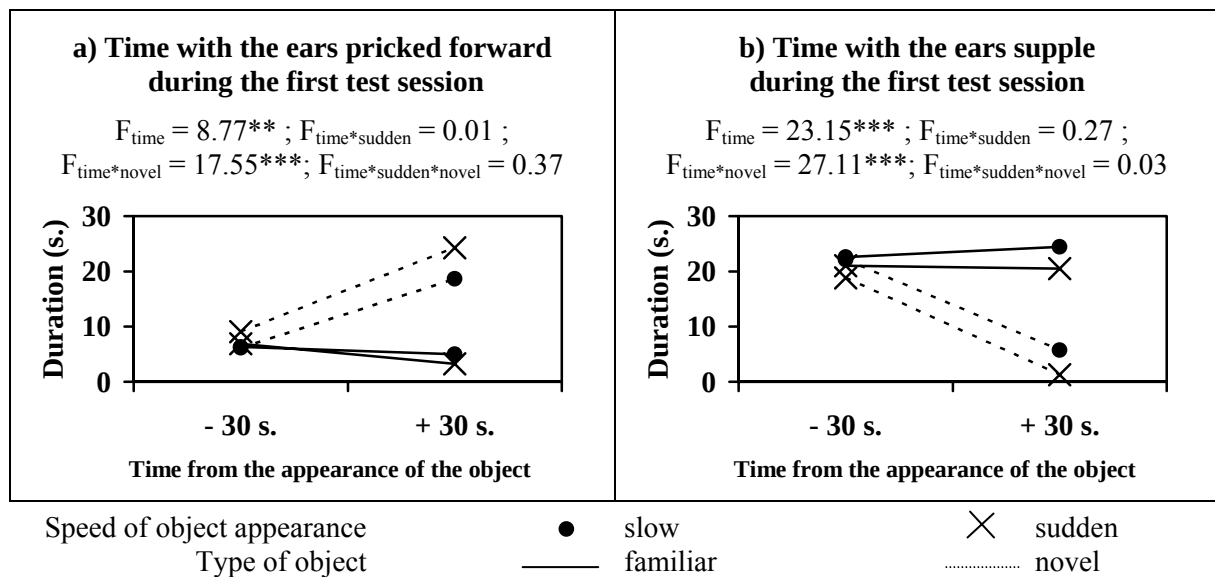


Figure 4: Ears postures of lambs before and after the appearance of the object during the first test session: a) pricked forward, b) supple. The object was a scarf for all lambs but it was familiar to one half and unfamiliar to the other (novel effect). The object appeared slowly or rapidly (sudden effect). Mean time (in seconds) spent in the two different ears postures were calculated for the 30 seconds before and the 30 seconds after the appearance of the object ($^{\circ}p < 0.10$, $*p < 0.05$, $**p < 0.01$, $***p < 0.001$).

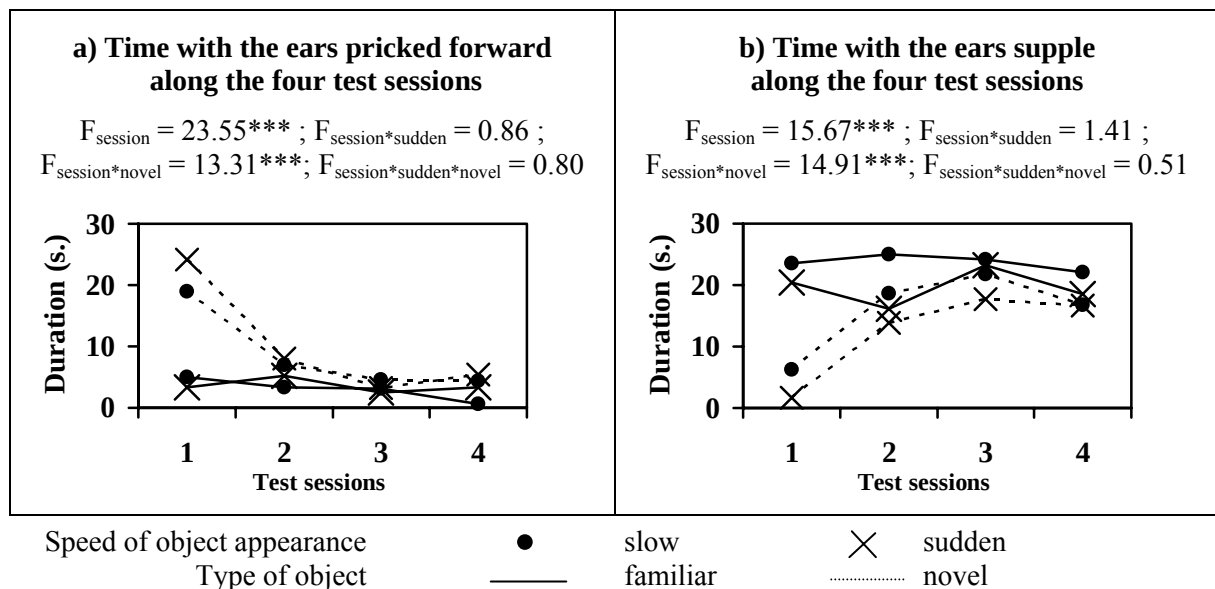


Figure 5: Evolution of the time spent by lambs in the different ears postures after the appearance of the object along the four test sessions: a) pricked forward, b) supple. The object was a scarf for all lambs but it was familiar to one half and unfamiliar to the other since the first test session (novel effect). The object appeared slowly or rapidly (sudden effect). Mean times (in seconds) spent in the two different ear postures were calculated for the 30 seconds after the appearance of the object ($^{\circ}p < 0.10$, $*p < 0.05$, $**p < 0.01$, $***p < 0.001$).

Cardiac activity

On the first test session, MeanRR and VSE decreased after the rapid appearance of the object and this decrease was more marked when the object was also novel (Figures 6a and 6b). MeanRR returned to initial levels after 10 seconds whereas VSE remained lower than initial levels in the lambs of the sudden and novel treatment in the intervals 10 to 20 and 20 to 30 seconds (respectively, $t = 1.81$, $p \leq 0.01$ and $t = 3.07$, $p \leq 0.01$). Compared to the first test session, meanRR and VSE were increased in the lambs of sudden and sudden and novel treatments (respectively, $F_{\text{session*sudden}} = 3.29$, $p \leq 0.05$ and 2.43 , $p \leq 0.1$) but they were still lower than for lambs of control and novel treatments (respectively, meanRR: LSD = 2.84, 3.42 and 3.08, $p \leq 0.01$; VSE: LSD = 2.91, 3.48 and 3.21, $p \leq 0.01$).

During the first test session, meanRR variations tended to be partly explained by physical activity ($F_{\text{activity}} = 3.82$, $p \leq 0.1$). Nevertheless, predicted non-motor meanRR varied between treatments ($F_{\text{time*sudden}} = 8.08$, $p \leq 0.001$; $F_{\text{time*novel}} = 3.20$, $p \leq 0.05$) and their interactions ($F_{\text{time*sudden*novel}} = 2.96$, $p \leq 0.05$), with the same shape as reported for meanRR. Similarly, on the following test sessions, meanRR variations were partly explained by physical activity ($F_{\text{activity}} = 10.19$, $p \leq 0.001$) as well as by treatments ($F_{\text{session*sudden}} = 3.09$, $p \leq 0.05$) with the same shape as reported for meanRR.

RMSSD increased along the first test session (Figure 6c). A tendency for time*sudden and time*novel interactions were observed but without a general slope along the time. From session 1 to 4, no variations of RMSSD were observed ($F_{\text{session}} = 1.79$, $F_{\text{session*sudden}} = 1.25$, $F_{\text{session*novel}} = 2.28$ and $F_{\text{session*sudden*novel}} = 0.51$; $p \geq 0.1$).

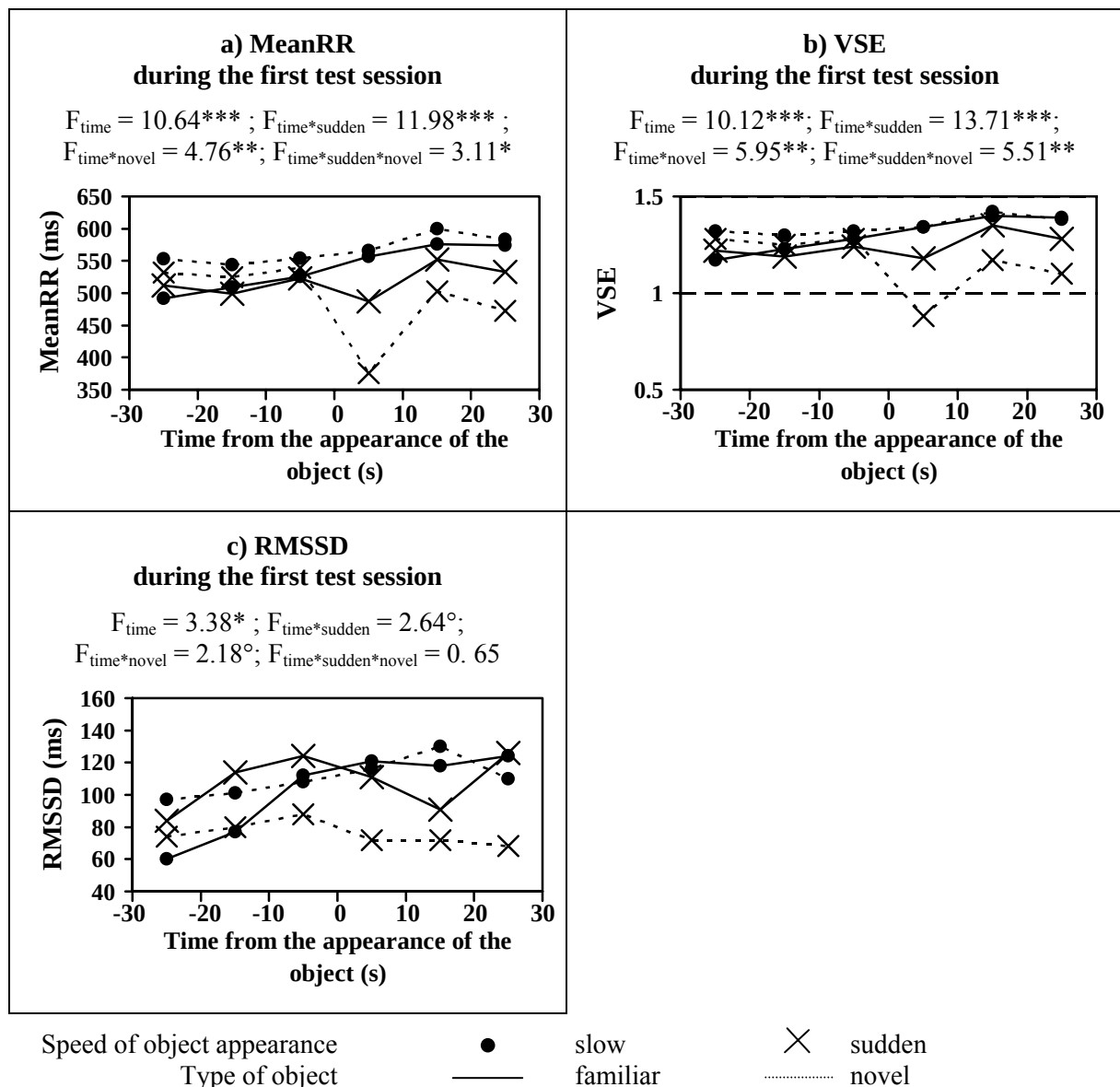


Figure 6: Cardiac activity of lambs before and after the appearance of the object during the first test session: a) Mean beat-to-beat intervals (meanRR), b) Vagal Sympathetic Effect (VSE) and c) Root of the Mean Square of Successive beat-to-beat Differences (RMSSD). The object was a scarf for all lambs but it was familiar to one half and unfamiliar to the other (novel effect). The object appeared slowly or rapidly (sudden effect). The three cardiac measures were calculated on time windows of 10 seconds for the 30 seconds before and the 30 seconds after the appearance of the object ($^{\circ}p < 0.10$, $^{*}p < 0.05$, $^{**}p < 0.01$, $^{***}p < 0.001$).

DISCUSSION

The main points that emerge from our study are that 1) suddenness and novelty trigger specific behavioural and physiological responses; and 2) the combination of suddenness and novelty enhances some of these responses.

Some behavioural and/or physiological responses were clearly linked to suddenness or novelty. During the first test session, for instance, startle responses were only observed in lambs exposed to the rapid appearance of the object irrespective of whether it was familiar or novel. Moreover, startle responses were observed in the next three test sessions whereas the object was no longer novel for any of the lambs. In a previous experiment (Désiré et al., in press), we already observed in lambs this response in reaction to the rapid appearance of a novel object. The present results confirm that the startle response depends on the suddenness and not the novelty of an event. This is in full accordance with observations in humans (Graham, 1979). Hence, startle can be considered as a response to suddenness. Startle response has been observed in a wide-range of species (Davis, 1984). This is considered primarily as an interruption system which may secondarily facilitate changes in behaviour to cope with the event such as escape or aggression if the characteristics of the event require it (Graham, 1979).

A transient increase of heart rate (i.e. a decrease of meanRR) was also observed immediately after the rapid appearance of the familiar or novel object. Likewise, this increase of heart rate following the rapid appearance of the object was still observed in the three next test sessions whether the object had initially been novel or not. Such an increase in heart rate was never observed when the object appeared slowly. Thus, heart rate increase is triggered by suddenness. However sheep as other species are known to have higher heart rate when walking than when standing eating (Baldock, Sibly, & Penning, 1988). Since lambs also increased their physical activity when exposed to the rapid appearance of the object, increased heart rate could thus be due to the increased physical activity and not to the psychological significance of the event. Nevertheless, physical activity was also increased by a novel object appearing slowly which had no effect on heart rate. Moreover, when physical activity was used as a covariate in heart rate analysis, the cardiac increase in lambs exposed to the rapid appearance of the object was still significant. This confirms our previous finding (Désiré et al., Accepted) that a startle response triggered by a sudden event is concomitant to a transient increase of heart rate. This is in full accordance with what is observed in humans (Graham, 1979) and in rats (Quigley & Berntson, 1990).

Like meanRR, VSE also decreased following the rapid appearance of the object. Moreover, the increase of VSE was still observed on the next three test sessions. Thus, the increase heart rate which is specific to suddenness is the result of a shift toward the sympathetic branch that could be a result of a decreased parasympathetic activity. However, RMSSD - which reflects vagal activity - did not vary. Thus, the shift is probably not due to a decreased parasympathetic activity, but to an increase in sympathetic activity. A similar increase in heart rate due to sympathetic activation in the absence of a decrease of parasympathetic activity has been reported in rats exposed to an abrupt acoustic stimulus of high intensity (Quigley & Berntson, 1990). This study confirms our previous findings that

suddenness induces in lambs, as in other mammals, a startle response concomitant to an increase of heart rate probably due to an increase of the sympathetic tone.

The time spent in the asymmetric ear posture increased following the appearance of the object irrespective of its suddenness or novelty. Thus, this posture may be triggered by any event and is probably the behavioural response to a change in the close environment of the lamb. By contrast, exposure to a novel object - appearing rapidly or not - increased the time spent by lambs with their ears in the pricked forward posture and decreased the time they spent with the ears in the supple posture. Moreover, these effects disappeared on the following test sessions. It could be compared to the “erection of the ears” that Darwin (1872/1998) thought to be observed in “all animals which have the power of freely moving their ears, when they are startled, or when they closely observe any object (...)”. Nevertheless, at least in lambs, this ears posture seems to result from the novelty of an event and is not linked to a startle response. The lambs exposed to a novel object spent also more time looking at the object. This response is not triggered by a sole rapid event. Moreover, the lambs exposed to a novel object during the first test session decreased the time spent looking at it in the following test sessions which confirms the specificity of this response to novelty. The pricked forward posture and time looking at the object are two behaviours which can help animals to gather information about the event. This is in accordance with the literature on the orientation response (Graham, 1979) which is said to be triggered by any event which convey information. Nevertheless, it contradicts part of the literature on orientation reflex which report heart rate deceleration in various mammals exposed to mild intensity event (Graham, 1979; Berntson, Boysen, & Cacioppo, 1992). But in these experiments, heart rate response following the event was compared to the basal value recorded before the event occurred. Novelty of the event per se was not varied. Barry (1990) proposed that, heart rate deceleration was triggered by any stimuli either novel or not and was the physiological marker of a stimulus register. In our experiment, asymmetric posture would be the behavioural marker of the stimulus register since its duration increased after any object. Barry (1990) also proposed that respiratory pause and galvanic skin response would be the physiological marker of novelty and orientation response. Such physiological responses were not recorded in our experiment because subtle changes of respiration pattern can generally not be detected in freely moving animals and the eccrine glands involved in the galvanic skin response have not been clearly identified in sheep (Lyne & Hollis, 1968). It may be that other physiological responses could be induced by novelty of the stimulating event. Thus, it would be premature to conclude that novel event do not induce any physiological responses in lambs.

As it was hypothesized, some responses were increased by the combination of suddenness and novelty. This is the case for cardiac increase resulting from suddenness and enhanced by novelty. Moreover, this synergic effect of novelty on the heart rate increase due to suddenness was not explained by physical activity. In the same manner, the decrease of VSE due to suddenness was

enhanced by the novelty of the object with a VSE lower than one. It confirms the earlier proposal that, a startle response specifically triggered by sudden event functions as an interrupt system to facilitate appropriate responses to a given situation. Hence, suddenness may facilitate the detection of novelty and in return, novelty may enhance responses triggered by suddenness. In the same way, the increase in time looking at the object - which was triggered by novelty - was enhanced when the object appeared rapidly. Nevertheless, lambs exposed to a novel and rapid object in the first test session still spent more time to look at it in the second and third test sessions than lambs exposed to the novel and slow object. Thus, suddenness enhanced orientation towards a novel event and slowed down habituation.

Our results are in accordance with the hypothesis that some responses are linked to suddenness and some others to novelty, and that more originally the combination of these two checks modulates some of their specific responses. As would be assumed from the sequentiality of appraisal in Scherer's model (Scherer, 1987), the effects induced by a combination of suddenness and novelty were not cumulative, but synergic. It is not possible to know if the two evaluation checks were successively considered or implied a re-appraisal. Nevertheless, if the sequential organisation postulated in Scherer's model is exact, namely suddenness is evaluated before novelty, then enhancement of the orientation response to a novel event which appear suddenly may be explained by an appraisal followed by a re-appraisal. The absence of cumulative effects has already been observed on facial expressions (Kaiser & Wehrle, 2001) although their results support the notion of a sequential processing. Since the combination of the checks triggered synergic rather than cumulative effects, it seems difficult to predict accurately the responses to a combination of checks from the knowledge of the specific responses triggered by each one. It outlines the need to study emotional processes without reducing or neglecting the complexity of the evaluation process. Further studies on such specific and synergic effects of checks that may be used to evaluate a situation should help to provide a more comprehensive account of the complexity of the animals' world and of their emotional processes. The study of emotions in animals can profit from an appraisal-based approach, and our study gives some evidence that appraisal theory can also profit from studies in animals.

ACKNOWLEDGMENTS

This research was supported by Conseil Régional d'Auvergne and INRA. We thank the staff at the Experimental Farm for their care and maintenance of the lambs and their assistance during the tests: J. Teuma, B. Mallet, P. Amblard and H. Tournadre. We thank S. Andanson and A. Dionnet for their assistance during the tests and the analyses. The contributions of J.-P. Chaise and J. Ferreira for the improvement of the stimuli were greatly appreciated.

LITERATURE CITED

- Baldock, N.M., Sibly, R.M., & Penning, P.D. (1988). Behaviour and seasonal variation in heart rate in domestic sheep, *Ovis aries*. *Animal Behaviour*, 36, 35-43.
- Barry, R.J. (1990). The orienting response: stimulus factors and response measures. *The Pavlovian Journal of Biological Science*, 25, 93-103.
- Berntson, G.G., Bigger, J.T.Jr., Eckberg, D.L., Grossman, P., Kaufmann, P.G., Malik, M., Nagaraja, H.N., Porges, S.W., Saul, J.P., Stone, P.H., & Molen, M.W. van der (1997). Heart rate variability: origins, methods, and interpretive caveats. *Psychophysiology*, 34, 623-648.
- Berntson, G.G., Boysen, S.T., & Cacioppo, J.T. (1992). Cardiac orienting and defensive responses: potential origins in autonomic space. In: B.A. Campbell, H. Hayne, & R. Richardson (Eds.), *Attention and information processing in infants and adults. Perspectives from human and animal research* (pp. 163-200). Hillsdale, NJ, USA: Lawrence Erlbaum Associates.
- Cabanac, M. (1999). Emotion and phylogeny. *Journal of Consciousness Studies*, 6, 176-190.
- Dantzer, R. (2002). Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science*, 80, E1-E9.
- Darwin, C. (1998). *L'expression des émotions chez l'homme et l'animal*. Paris: Ministère de l'Education nationale, de la Recherche et de la Technologie, Comité des travaux historiques et scientifiques. (Original work published 1872.)
- Davis, M. (1984). The mammalian startle response. In: R.C. Eaton (Ed.), *Neural mechanisms of startle behavior* (pp. 287-351). New York: Plenum Press.
- Désiré, L., Boissy, A., & Veissier, I. (2002). Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes*, 60, 165-180.
- Després, G., Boissy, A., Désiré, L., Le Neindre, P., & Veissier, I. (2003). Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2, 615-619.
- Désiré, L., Veissier, I., Després, G., & Boissy, A. (Accepted). On the way to assess emotion in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology*.
- Ellsworth, P.C. (1991). Some implications of cognitive appraisal theories of emotion. In: K.T. Strongman (Ed.), *International Review of Studies on Emotion*, Vol. 1 (pp. 143-160). Chichester: Wiley.
- Frijda, N.H. (1987). Emotion, cognitive structure, and action tendency. *Cognition and Emotion*, 1, 115-143.

- Goldberger, J.J. (1999). Sympathovagal balance: how should we measure it? *American Journal of Physiology*, 276, H1273-H1280.
- Graham, F.K. (1979). Distinguishing among orienting, defensive, and startle reflexes. In: H.D. Kimmel, E.H. van Olst, & J.F. Orlebeke (Eds.), *The orienting reflex in humans* (pp. 137-167). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- Johnstone, T., Reekum, C. van, & Scherer, K.R. (2001). Vocal expression correlates of appraisal processes. In: K.R. Scherer, A. Schorr, & T. Johnstone (Eds.), *Appraisal processes in emotion: theory, methods, research* (pp. 271-284). New York: Oxford University Press.
- Kaiser, S., & Wehrle, T. (2001). Facial expressions as indicators of appraisal processes. In: K.R. Scherer, A. Schorr, & T. Johnstone (Eds.), *Appraisal processes in emotion: theory, methods, research* (pp. 285-300). New York: Oxford University Press.
- Lindberg, A.C. (2001). Group life. In: L.J. Keeling & H.W. Gonyou (Eds.), *Social behaviour in farm animals* (pp. 37-58). Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Lyne, A.G., & Hollis, D.E. (1968). The skin of the sheep: a comparison of body regions. *Australian Journal of Biological Sciences*, 21, 499-527.
- Plutchik, R. (1984). Emotions: a general psychoevolutionary theory. In: K.R. Scherer & P. Ekman (Eds.), *Approaches to emotion* (pp. 197-219). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Quigley, K.S., & Berntson, G.G. (1990). Autonomic origins of cardiac responses to nonsignal stimuli in the rat. *Behavioral Neuroscience*, 104, 751-762.
- Scherer, K.R. (1987). Toward a dynamic theory of emotion: the component process model of affective states. *Geneva Studies in Emotion and Communication*, 1, 1-98.
- Scherer, K.R. (1999). Appraisal theory. In: T. Dalgleish & M. Power (Eds.), *Handbook of Cognition and Emotion* (pp. 637-663). Chichester: Wiley.
- Scherer, K.R. (2001). Appraisal considered as a process of multi-level sequential checking. In: K.R. Scherer, A. Schorr, & T. Johnstone (Eds.), *Appraisal processes in emotion: Theory, Methods, Research* (pp. 92-120). New York and Oxford: Oxford University Press.
- Task Force of the European Society of Cardiology and the North American Society of Pacing and Electrophysiology (1996). Heart Rate Variability: Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Circulation*, 93, 1043-1065.

DISCUSSION GENERALE

Se préoccuper du bien-être des animaux d'élevage suppose de reconnaître ces animaux comme des êtres sensibles doués d'émotions (Dawkins, 1990). Cependant, les travaux visant à étudier le bien-être des animaux d'élevage se sont intéressés plus aux conséquences liées au bien-être qu'aux réelles capacités émotionnelles des animaux. Autrement dit, les divers indicateurs physiologiques et comportementaux qui sont couramment utilisés pour évaluer le bien-être, n'ont jamais été reliés à de quelconques états émotionnels tant positifs que négatifs. Par ailleurs, lorsque les études font explicitement référence aux états émotionnels, elles le font *a posteriori* en considérant que l'évitement de l'animal envers un événement sollicitant tel qu'un prédateur traduit l'existence d'une émotion négative (pour revue, voir Boissy, 1998), alors qu'au contraire l'approche d'un autre événement sollicitant est interprété comme l'expression d'une émotion positive, comme par exemple chez le porc qui a appris à presser un panneau pour obtenir une récompense alimentaire (Dantzer, 1976).

Une émotion est classiquement définie selon trois composantes : la composante subjective, la composante comportementale et la composante physiologique. L'expérience subjective est difficilement accessible chez l'animal à la différence de l'approche chez l'Homme qui est capable d'exprimer verbalement son vécu émotionnel. Aussi, l'approche éthologique classique s'est toujours refusée d'aborder l'étude des émotions chez les animaux, considérée comme scientifiquement incorrecte. Cependant, même dans le cadre des études sur l'Homme, le rapport verbal ne constitue qu'une mesure indirecte du vécu émotionnel et il est impossible de vérifier que les réponses fournies par les sujets reflètent véritablement leur ressenti. De plus, alors qu'ils n'ont pas encore accès au langage, les nouveau-nés humains n'ont jamais été considérés incapables de ressentir des émotions. Aussi, tout un courant de pensée s'est développé en psychologie des émotions pour tenter de s'affranchir du langage dans la compréhension des processus émotionnels chez l'Homme en recherchant des éléments observables (Scherer, 1999). L'approche novatrice réalisée dans cette thèse s'inspire de ces théories dites de l'évaluation, ou « appraisal theories », afin de proposer une étude objective des émotions chez l'animal en relation avec ses capacités cognitives.

Les théories de l'évaluation considèrent que l'émotion résulte de l'évaluation faite par l'individu de la situation à laquelle il est confronté. En plus de l'expérience subjective, du comportement et de la physiologie, une quatrième composante est alors identifiée pour définir le processus émotionnel : la cognition. Dans un premier temps, ces théories ont identifié *a posteriori* les critères d'évaluations impliqués, *via* des questionnaires sur la perception de la situation par l'individu. Par la suite, les théoriciens ont cherché à identifier les critères d'évaluations impliqués au moyen d'une approche comportementale en manipulant la situation expérimentale elle-même (pour une revue, voir Scherer, 1999). L'identification des critères ne se fait plus *a posteriori* mais bien *a priori*. Toutefois, les rapports verbaux sont toujours utilisés pour vérifier l'induction d'une émotion. Ce n'est que récemment que l'on s'est intéressé aux modifications comportementales et physiologiques induites par le processus d'évaluation (Scherer, 1999). Ainsi, l'expérience émotionnelle, ou composante subjective

des émotions, peut être inférée à partir non seulement des réponses comportementales et physiologiques concomitantes observées mais également en tenant compte de la composante évaluative dont la mise en jeu dépend des caractéristiques de la situation déclenchante. Le fait de s'affranchir de l'utilisation du langage permet d'envisager de transposer cette approche à l'animal pour proposer une étude objective des émotions. La thèse que j'ai engagée, consiste à déterminer les critères d'évaluation accessibles aux ovins et à identifier les profils de réponses comportementale et physiologique spécifiques à chacun de ces critères. La généralisation de cette démarche à l'ensemble des espèces d'élevage devrait permettre de décrire les capacités émotionnelles des animaux en fonction de leurs capacités cognitives, lesquelles peuvent varier d'une espèce à l'autre et selon l'âge des animaux. Ce n'est qu'au prix de cet effort conceptuel et d'une rigueur méthodologique que, d'une part, l'étude des émotions chez l'animal pourra acquérir une reconnaissance scientifique et que, d'autre part, une véritable approche comparative du bien-être animal pourra être engagée.

A partir de nos différents résultats, je souhaite analyser ici quels sont les critères d'évaluation réellement accessibles aux agneaux et quels sont ceux qui induisent véritablement une réponse émotionnelle. Tout d'abord, j'envisagerai les raisons pouvant expliquer les difficultés d'accès par les agneaux à certains critères. Puis, je tenterai d'expliquer l'absence de réponse émotionnelle suite à l'évaluation de critères qui leur sont pourtant accessibles. J'aborderai ensuite l'existence d'interactions entre critères qui constitue une étape indispensable pour parvenir à définir les émotions modales chez l'animal, telles que la peur, la colère, la tristesse, ou encore la joie. Au terme de cette discussion, je proposerai des aménagements du cadre conceptuel pour favoriser le développement d'une approche objective du bien-être animal en élevage. En guise de conclusion, j'aborderai les différentes voies possibles de recherche pour poursuivre l'étude des émotions chez les animaux et je m'interrogerai sur la possible contribution de ce type de travaux à l'étude des états affectifs chez l'Homme.

Je tiens à souligner que si notre approche développée chez l'agneau s'appuie effectivement sur la théorie de l'évaluation de Scherer (1987), notre objectif n'a jamais été de transposer tel quelle cette théorie à notre modèle animal mais plutôt d'organiser un travail expérimental selon un cadre conceptuel qui a le mérite de décomposer des phénomènes émotionnels complexes en un nombre limité de processus élémentaires de traitement de l'information et distincts les uns des autres. Le modèle des « Processus Composants » défini par Scherer a été retenu pour deux principales raisons :

- Les critères d'évaluation à l'origine du processus émotionnel, qui sont clairement différenciés, facilitent l'élaboration de situations expérimentales visant à manipuler spécifiquement l'évaluation cognitive censée réalisée par l'individu exposé à ces situations.
- Les prédictions sur les réponses comportementales et physiologiques induites par les différents critères d'évaluation nous ont guidé dans le choix des mesures physiologiques et comportementales.

1. Les critères d'évaluations accessibles chez l'agneau et leur implication dans les émotions

Les capacités d'évaluation des agneaux ont été étudiées au travers des trois premières étapes de l'évaluation postulées par Scherer (Scherer, 2001) : 1) l'évaluation de la signification de l'événement, 2) celle de son implication par rapport aux buts et aux besoins de l'animal, et 3) l'évaluation de la possibilité ou non de maîtrise de l'événement par l'animal (« coping »). Chacune de ces trois étapes comprenant plusieurs critères d'évaluation, seuls certains critères d'évaluation ont été considérés pour une étape donnée. A chaque fois, le critère étudié était considéré comme accessible aux agneaux si deux niveaux opposés du critère induisaient des réponses comportementales et/ou physiologiques distinctes. Cependant, que le critère étudié soit accessible d'un point de vue cognitif ne signifie pas pour autant son implication dans les processus émotionnels. Aussi, un critère ne pouvait être considéré comme signifiant pour le déclenchement d'un processus émotionnel qu'à la condition que les expressions comportementales et physiologiques qui sont observées consécutivement à l'événement déclenchant, soient transitoires et couplées entre elles.

La capacité des agneaux à évaluer la signification d'un événement a été abordée au travers du critère de nouveauté. Les trois sous-critères impliqués successivement dans l'évaluation de la nouveauté, à savoir la soudaineté, la non-familiarité et l'imprévisibilité ont été étudiés indépendamment les uns des autres (cf. Chapitre 2). L'apparition soudaine d'un objet induit à la fois une réponse de sursaut et une accélération fugace de la fréquence cardiaque, probablement due à une augmentation de l'activité de la branche sympathique du système nerveux autonome. Ces réponses ont été retrouvées dans une expérience ultérieure (cf. Chapitre 4). Quant à la présence d'un objet non-familier dans un environnement connu, elle induit une réponse d'orientation vers cet objet ainsi qu'une augmentation de la variabilité de la fréquence cardiaque. Cette augmentation traduit une augmentation de l'activité de la branche parasympathique du SNA. Puisqu'aucune modification de la fréquence cardiaque n'est observée, il est probable que cette augmentation du tonus parasympathique ait probablement été contrecarrée par une augmentation simultanée du tonus sympathique. Cependant, si la réponse d'orientation face à un objet non-familier a bien été retrouvée dans une seconde expérience (cf. Chapitre 4), l'augmentation de la variabilité de la fréquence cardiaque n'a pas été confirmée. Une telle divergence dans les résultats pourrait s'expliquer par une différence dans le mode de présentation de l'objet et plus précisément par la distance initiale entre l'agneau et l'objet présenté. Dans la première expérience, l'objet nouveau était présent dès le début du test : c'est à l'ouverture de l'accès à la zone de test que les animaux pouvaient percevoir l'objet alors qu'ils en étaient distants d'environ 2 mètres. De ce fait, ils n'avaient pas à engager une action pour s'éloigner de l'objet. C'est ce que nous avons observé puisque les animaux exposés à un objet non-familier ont été beaucoup plus lents à entrer dans la zone de test. Dans la deuxième expérience, l'objet nouveau apparaissait juste derrière l'auge dans laquelle les animaux étaient en train de s'alimenter soit à environ 20 centimètres de la tête de l'animal. Dans ce cas, un comportement actif était impératif pour augmenter la distance avec

l'objet. Effectivement, suite à l'apparition de l'objet nouveau, l'activité locomotrice a augmenté chez ces animaux. Par conséquent, bien que dans les deux expériences l'objet était non-familier, le mode de présentation, à proximité ou à distance de l'animal, a eu une influence directe sur l'implication motrice des animaux. Dans les deux cas, la présence de l'objet a pu induire une diminution de la fréquence cardiaque qui caractérise une prévalence du tonus parasympathique. Cependant, c'est seulement dans la deuxième expérience, lorsqu'il était nécessaire pour les animaux d'engager une activité locomotrice pour augmenter la distance avec l'objet sollicitant, que cette activité a augmenté la fréquence cardiaque sous-tendue par une prévalence du tonus orthosympathique. Il est donc possible que, dans le cas de la deuxième expérience, du fait de l'activité locomotrice requise, il n'y ait pas eu augmentation de l'activité de la branche parasympathique. Mise à part cette divergence que l'on peut expliquer, la soudaineté et la non-familiarité sont donc des critères d'évaluation accessibles à des agneaux et qui induiraient bien une réponse émotionnelle. Quant au troisième sous-critère, l'imprévisibilité d'un événement, il a été étudié au travers de l'accès à une nourriture appétante à des moments variés de la journée. Nos résultats montrent que le caractère imprévisible tend à induire une augmentation de l'activité locomotrice pendant la période d'incertitude précédant l'accès ou non à la nourriture. Par contre, aucune modification concomitante de l'activité cardiaque n'est observée. La capacité pour les agneaux d'évaluer un événement selon son caractère prévisible ou non n'est donc pas clairement établie.

L'étude de la capacité des agneaux à évaluer l'implication d'un événement extérieur par rapport à leurs propres buts et besoins a été réalisée au travers du critère de correspondance aux attentes (cf. Chapitre 3). Cette évaluation repose sur la possibilité pour l'individu, suite à une exposition répétée à une situation donnée, d'une part de construire des attentes par rapport à celle-ci et d'autre part de percevoir la moindre discordance entre la situation attendue et celle offerte. Le paradigme de « contraste successif » (Flaherty, 1996a), dont Crespi (1942) a été l'un des premiers utilisateurs, a été retenu. Après avoir été entraînés à parcourir un couloir pour obtenir une quantité donnée d'aliment, les agneaux diminuent leur vitesse de déplacement suite à une diminution de la quantité de récompense en-deçà de la vitesse de déplacement observée chez des agneaux ayant toujours reçu ce faible niveau de récompense. De même, leur fréquence cardiaque est plus faible que celle observée chez des agneaux ayant toujours reçu ce faible niveau de récompense. Néanmoins, cette modulation de la vitesse de déplacement et de la fréquence cardiaque n'est pas immédiate puisqu'elle n'apparaît qu'à partir de la sixième mise en situation. Ces réponses démontrent que les agneaux ont bien construit des attentes mais qu'ils ne réagissent à la discordance entre leurs attentes et la situation réelle qu'après plusieurs séances consécutives. Malgré cette inertie des réponses, la modification concomitante des réponses comportementale et cardiaque traduit bien une réponse émotionnelle. Dans le cas des agneaux qui reçoivent une quantité plus importante de nourriture par rapport à leur expérience préalable, la diminution immédiate de leur vitesse de déplacement laisse penser que les animaux ont

perçu la modification de la quantité d'aliment. Par contre, cette réponse va à l'encontre de l'accroissement de la vitesse qui a été observé chez le rat suite à l'augmentation de la récompense (Crespi, 1942). Le fait que les agneaux aient également réduit leur vitesse d'ingestion suite à l'augmentation de la quantité de nourriture laisse penser qu'ils sont moins motivés pour obtenir une nouvelle récompense dans le cas de passages successifs, probablement en raison de l'encombrement accru du rumen. Même si les agneaux ont perçu l'augmentation de la récompense, il est difficile dans ce cas de conclure qu'ils aient construit des attentes. De plus, même s'ils ont construit des attentes, aucune réponse émotionnelle consécutive à la modification de la situation n'a été observée. Par conséquent, notre étude montre que les agneaux sont capables de construire des attentes, au moins dans le cas d'une récompense conséquente, et qu'ils peuvent être effectivement perturbés lorsque la situation présente perd de sa valeur par rapport à leurs attentes.

L'étude de l'aptitude des agneaux à évaluer la situation sollicitante selon la possibilité de la maîtriser ou non a été abordée au travers du critère de contrôle (cf. Chapitre 3). Cette évaluation repose sur la possibilité pour l'individu de percevoir qu'il est capable d'agir ou non sur la situation sollicitante. Le paradigme que nous avons utilisé, est le classique « yoked-design » qui consiste à tester les animaux par paire mais chacun dans des enclos distincts, sachant qu'un seul des deux individus contrôle la distribution d'un événement positif (récompense) ou l'interruption d'un stimulus négatif (punition) pour les deux individus simultanément. Ainsi, les deux individus reçoivent la même quantité de récompense ou de punition et selon le même rythme de distribution, mais dans un cas l'événement (apparition d'une récompense ou disparition d'une punition) est contrôlable et dans l'autre cas il est incontrôlable. Dans notre étude, les agneaux ont appris facilement à effectuer un comportement donné (visiter un trou avec la tête) pour obtenir la distribution d'une quantité de nourriture appétante. Le fait qu'ils aient exprimé le comportement récompensé plus fréquemment que les autres, confirme qu'ils ont perçu la possibilité de contrôler la distribution de nourriture. Par contre, les réponses observées chez les animaux dont ce comportement de visite du trou n'avait aucun lien avec la distribution de nourriture, ne permettent pas de conclure qu'ils aient perçu l'absence de contrôle. L'augmentation de l'activité locomotrice chez ces derniers pourrait simplement s'expliquer par l'effet de superstition observé par Skinner (1948) chez des pigeons recevant des récompenses à intervalles réguliers. En effet, des pigeons placés dans une telle situation développent des comportements conditionnés (dits superstitieux) autour de la distribution de la récompense. Dans nos conditions, la tâche à accomplir pour obtenir une dose d'aliment était facile à accomplir, et le fait que les agneaux ayant acquis le contrôle réalisaient cette tâche immédiatement après l'ingestion de la dose précédente s'est traduit par une certaine régularité temporelle dans la distribution des doses. Les agneaux « yoked » auraient ainsi pu associer le fait d'engager un déplacement à la distribution de la nourriture délivrée régulièrement et donc percevoir en quelque sorte la situation comme contrôlable. Quoiqu'il en soit, dans les deux cas, l'absence de réponses comportementales et physiologiques concomitantes suggèrent que ces deux

situations n'ont pas induit d'émotions particulières. Cependant, les agneaux du troisième groupe qui ont été soumis à la dissociation entre le comportement initialement récompensé et la distribution alimentaire, ont modifié leur comportement en test. Une augmentation de la fréquence du comportement appris (visite du trou) a tout d'abord été observée immédiatement après l'arrêt de récompense du comportement appris. Un tel accroissement de la fréquence de visites peut s'expliquer par un contrôle du comportement selon un type stimulus-réponse (Toates, 1998), c'est-à-dire que dès que l'animal est placé dans le contexte qui joue le rôle de stimulus (ici l'enclos de test), il déclenche le comportement précédemment récompensé quelle que soit l'issue. Néanmoins, dès la deuxième séance les agneaux ont diminué la fréquence du comportement initialement récompensé. Selon Toates (1998), si la dissociation entre le comportement initialement récompensé et la distribution de la récompense perdure, l'individu revient à un contrôle du comportement selon un type cognitif qui lui permet d'adapter son comportement à la situation changeante en réalisant une extinction du comportement initialement récompensé. Ce résultat suggère que les agneaux ont bien perçu qu'ils avaient perdu le contrôle de la distribution de nourriture. Cependant, contrairement à notre hypothèse, aucune modification de l'activité cardiaque n'a été relevée. Par conséquent, bien que les agneaux semblent percevoir, d'une part, la possibilité de contrôler et, d'autre part, la perte de contrôle de la distribution alimentaire, il ne semble pas que cela ait induit de réponse émotionnelle.

Cette étude chez les Ovins des trois premières étapes d'évaluation d'un événement sollicitant, à savoir la signification de l'événement pour l'animal, l'implication de cet événement par rapport à ses besoins et ses possibilités de s'ajuster à cet événement, s'est librement inspirée du modèle théorique basé sur l'analyse des déterminants cognitifs des processus émotionnels. Notre approche expérimentale a permis d'isoler des critères d'évaluation qui sont accessibles aux agneaux, et d'aborder leurs rôles respectifs dans la différenciation des émotions. Ainsi, nous avons montré que les agneaux évaluent la nouveauté d'un événement essentiellement au travers de son caractère soudain et non-familier alors que l'aspect imprévisible d'un événement sollicitant ne semble pas avoir été perçu par nos animaux. De plus, les réponses comportementales et physiologiques concomitantes suggèrent que ces évaluations induisent un vécu émotionnel particulier. Nos résultats montrent également que les agneaux élaborent des attentes et sont sensibles à la non-correspondance de la situation par rapport à leurs attentes, dans le cas d'une diminution de récompense mais pas dans le cas d'une augmentation. Là encore, les réponses comportementales et physiologiques consécutives à la diminution du niveau de récompense, bien que survenant tardivement, suggèrent qu'un tel processus d'évaluation peut induire une émotion. Finalement, nous avons montré que les agneaux perçoivent également le contrôle et la perte de contrôle d'un événement positif. Néanmoins, l'absence de réponse physiologique laisse penser que ce critère, au moins lorsqu'il s'agit de contrôler un événement positif, n'induirait pas d'émotion particulière.

2. Pourquoi certains critères d'évaluation ne semblent-ils pas signifiants pour les agneaux et/ou pourquoi ne provoquent-ils pas de réponses émotionnelles ?

Le critère d'imprévisibilité n'a pas été perçu par les agneaux dans nos conditions expérimentales. Quant aux critères de non-correspondance aux attentes, lorsque la récompense est augmentée par rapport à l'expérience préalable, et d'incontrôlabilité, lorsque le contrôle est impossible ou perdu, ils ne semblent pas induire de réponses émotionnelles bien qu'ils aient été perçus par les agneaux. Différentes hypothèses peuvent être avancées pour expliquer l'absence d'effet. Les agneaux utilisés dans nos études peuvent tout simplement ne pas avoir les capacités cognitives suffisantes pour leur permettre d'évaluer le critère en question. Il est également possible que la situation expérimentale mise en oeuvre n'ait pas permis à l'animal de percevoir le critère recherché. Enfin, l'absence de réponse émotionnelle mesurable, malgré le fait que les animaux aient perçu le critère d'évaluation, peut s'expliquer soit parce qu'ils n'ont pas pu exprimer des réponses comportementales et/ou physiologiques du fait de la situation expérimentale, soit parce que nos moyens de mesure ne sont pas assez sensibles.

2.1. Limites des capacités de traitement de l'information de l'animal

La séquence de critères d'évaluation postulée par Scherer (2001) repose, entre autres, sur les caractéristiques de développement de l'individu d'un point de vue phylogénique et ontogénique. Ainsi, au fur et à mesure que l'on avance le long de l'échelle évolutive et que le développement de l'individu s'effectue, un plus grand nombre de critères serait accessible et le traitement pour chaque critère serait plus complexe. Ceci implique que les individus appartenant à des espèces à des niveaux inférieurs de l'échelle évolutive et/ou les très jeunes individus ne pourraient accéder qu'à très peu de critères et au travers de traitements de l'information peu élaborés.

La perception de la prévisibilité suppose que l'individu fasse des liens « probalistiques » entre des événements précis et donc qu'il soit capable de faire des associations entre différents événements et de mémoriser ces associations. L'impossibilité pour les agneaux de prédire l'accès à une zone d'alimentation s'expliquerait alors par une incapacité à effectuer certains de ces traitements d'information. Du fait de la répétition régulière de certains événements récurrents en élevage, tels que des bruits ou la distribution de la nourriture, les animaux seraient en mesure de prévoir ces événements. Dans le paradigme mis en place dans notre étude, nous avons considéré que les animaux étaient en mesure de prévoir l'accès à la nourriture et ce uniquement du point de vue temporel. Concrètement, les animaux devaient associer l'introduction dans une pièce à un moment déterminé de la journée avec l'accès imminent à la récompense. La perception du temps par les animaux et encore plus par les animaux d'élevage est peu étudiée (pour revue, voir Nicol, 1996). A notre connaissance, il n'existe pas de travaux chez le mouton portant sur cette aptitude et nos résultats laissent penser que les agneaux ne l'ont pas. En situation d'élevage, il est possible que la distribution de nourriture soit

associée à des événements précurseurs tels que des stimuli visuels ou sonores utilisés alors comme signaux. Par conséquent, nous avons surajouté un signal visuel dans la pièce à chaque fois que l'animal allait avoir accès à la zone de récompense dans le but de permettre aux animaux de développer un apprentissage associatif. Le signal surajouté consistait en une plaque rectangulaire de plastique blanc. Or, Kendrick (1996) a observé à partir de tests d'association entre un stimulus visuel et une récompense alimentaire que les brebis sont plus lentes à apprendre cette association lorsque le stimulus est un symbole que lorsqu'il s'agit d'une photo d'une brebis de la même espèce : il a fallu pour parvenir à apprendre l'association 4 sessions de 20 essais chacune avec un symbole alors que seule une session de 20 essais a suffi avec une photo de congénère. Du fait de la plus grande difficulté à associer des signaux abstraits à une récompense, il est probable que les 12 essais auxquels ont été soumis nos agneaux n'aient pas été suffisants pour leur permettre d'associer le stimulus visuel à l'accès à la zone de récompense. Kendrick (1992) a également mis en évidence que les cellules neuronales, impliquées dans la reconnaissance visuelle de la nourriture, pouvaient être conditionnées à répondre à un stimulus visuel associé à la nourriture. Cependant, la rétention de l'information au niveau neuronal ne dépasserait pas une heure. Ceci suggère que, en plus d'avoir des difficultés à effectuer des associations entre un stimulus abstrait et la distribution de nourriture, les agneaux ont eu également des difficultés à mémoriser ce type d'association en raison de l'espacement trop important entre les séances de rappel (une fois par 24 heures) qui excède leur capacité potentielle. Il semble donc que l'incapacité de prédire, telle que nous l'avons observée chez nos agneaux, puisse s'expliquer au moins en partie par la complexité du paradigme mis en jeu peu adapté aux limites de traitement de l'information des agneaux. Cependant, même si à notre connaissance cela n'a pas été clairement quantifié, les agneaux sont capables de faire de telles associations en élevage mais cela doit probablement nécessiter une exposition plus répétée à la situation (Dumont et Gordon, 2003).

2.2. Importance du signifiant des paradigmes pour l'animal

Chez l'Homme, l'étude des critères d'évaluation peut se faire tout simplement au travers des consignes indiquées par l'expérimentateur. Par exemple, l'expérimentateur peut manipuler les attentes du sujet en lui décrivant le déroulement de la situation à laquelle il va être confronté et en le soumettant en fait à une situation différente. De plus, l'expérimentateur peut s'assurer que le sujet a bien perçu la situation, telle que l'expérimentateur le voulait, en l'interrogeant à la fin de la séance de test. Chez l'animal, il est indispensable de passer par une période d'apprentissage afin que l'animal se construise lui-même une représentation de la situation sans pour autant être certain qu'il a construit la représentation souhaitée par l'expérimentateur. Plusieurs interférences ont pu empêcher l'animal de percevoir justement le critère souhaité. Dans un premier temps, nous envisagerons l'impact de la similitude des contextes entre le paradigme étudié et les expériences antérieures de l'animal. Dans un deuxième temps, nous verrons comment les caractéristiques de la situation utilisée peuvent restreindre les possibilités de moduler les réponses comportementales des animaux.

2.2.1. Similitude entre le paradigme expérimental et l'expérience antérieure

Dans le cas de l'étude de l'imprévisibilité, l'expérience antérieure que les animaux avaient eue avec le dispositif a pu biaiser leur manière de se représenter la situation expérimentale et les empêcher de percevoir le critère recherché. En effet, les agneaux avaient été précédemment exposés au même dispositif pour étudier les critères de soudaineté et de non-familiarité. Lors de ces précédents tests, l'entrée dans le dispositif avec le manipulateur se faisait une seule fois par jour et elle était toujours suivie de l'accès à la zone de nourriture. Il est donc probable que les animaux aient construit une association forte entre l'entrée dans le dispositif et l'accès systématique à la nourriture avant que ne débute le paradigme pour étudier l'imprévisibilité. Or, dans ce dernier paradigme, les modalités d'accès à la nourriture étaient différentes puisque l'agneau était introduit dans le dispositif trois fois par jour à raison d'une seule introduction suivie de l'accès à l'aliment. La probabilité que l'animal accède à la nourriture une fois placé dans le dispositif est ainsi passée de 1 à 1/3 pour l'ensemble des animaux. Il est probable que le passage du caractère systématique de l'accès à la récompense à un niveau d'incertitude a empêché les agneaux du groupe « prévisible » de percevoir que l'accès à la nourriture pouvait être signalé par le moment de la journée (matin, début ou fin d'après midi) ou par la présence d'un signal visuel surajouté. De plus, il est connu que lorsque des animaux ont appris une première association entre un stimulus et une récompense, il est très difficile de leur faire associer dans le même contexte un deuxième stimulus à cette même récompense (effet de « overshadowing » : Dickinson, 1980). Les agneaux ont pu conserver l'association entre « entrée dans le dispositif » et « accès systématique à la nourriture » et ne pas acquérir l'association entre « présence du signal visuel » et « accès à la nourriture » du fait de la trop grande similitude des contextes entre les expériences préalables et le paradigme étudié.

2.2.2. Effet plafond sur les expressions comportementales

L'étude de la capacité des agneaux à construire des attentes montre qu'ils perçoivent les changements de quantité de nourriture. Dans la situation expérimentale retenue, dite de « contraste successif », la construction d'attentes est mise en évidence au travers des changements de vitesse de déplacement des animaux pour rejoindre la zone de récompense suite à une modification de la quantité de nourriture délivrée. Comparés aux agneaux ayant toujours reçu un faible niveau de récompense, les animaux sont censés rejoindre moins vite la zone de récompense à la suite d'une diminution de la quantité de récompense (contraste successif négatif). Au contraire, comparés aux agneaux ayant toujours reçu un niveau élevé de récompense, les animaux sont censés rejoindre plus vite la zone de récompense à la suite de l'augmentation de la quantité de récompense (contraste successif positif). Les modifications de réponses, que nous avons relevées dans le cas de la diminution de la récompense, suggèrent que les agneaux sont effectivement capables de construire des attentes. Toutefois, les agneaux ne semblent pas avoir réagi à une augmentation de la récompense. Flaherty (1996b) souligne qu'il est souvent plus

difficile de mettre en évidence un contraste successif positif qu'un contraste négatif en raison d'un effet plafond sur la vitesse de déplacement, effet lié aux limites des capacités physiques des animaux. En effet, il est plus facile de diminuer sa vitesse de déplacement que de l'augmenter lorsqu'on a déjà atteint sa vitesse maximale de déplacement. Pour faire en sorte que les animaux ne soient pas au maximum de leur capacité avant le changement de récompense, il est possible d'utiliser un parcours très long ou de mettre en œuvre un délai de récompense. Dans notre étude, nous avons utilisé un couloir en U afin de ralentir le déplacement des animaux. L'instauration d'un délai entre le moment où l'animal arrive dans la zone de récompense et la distribution de la récompense n'avait pas été retenue car, les agneaux étant très sensibles à l'isolement d'avec leurs congénères, il nous semblait difficile de leur faire apprendre à parcourir un trajet pour se retrouver seul dans une zone qui dans un premier temps ne leur apportait aucune récompense. L'instauration d'un délai pourrait néanmoins être envisagée dans une prochaine expérience afin de s'assurer que les agneaux sont aussi capables d'un contraste successif positif.

2.3. Limite des outils de mesure des expressions physiologiques et comportementales

La capacité des agneaux à percevoir les critères étudiés est inférée de l'observation des réponses comportementales et/ ou physiologiques qui sont censées varier selon le niveau du critère recherché. De plus, l'induction d'expériences émotionnelles est déduite de la mise en évidence de réponses comportementales et physiologiques concomitantes. Cependant, l'absence d'observation de modifications comportementales et/ou physiologiques ne permet pas de rejeter définitivement la capacité des agneaux à évaluer la situation selon le critère étudié, ni d'affirmer que le critère en question ne participe pas au déclenchement d'une émotion. En effet, il est possible que nos moyens de mesure n'aient pas permis de déceler des expressions comportementales ou physiologiques relativement subtiles.

L'étude des émotions chez l'homme repose sur diverses mesures psychophysiologiques non invasives (activité cardiaque, activité respiratoire, réponse électrodermale, électromyographie, voir Stern et al., 2001). Cependant, tous ces outils de mesure exigent de la part du sujet un niveau de contribution élevé qui est difficilement envisageable d'espérer avec des modèles animaux (cf. Chapitre 1). En outre, les mesures psychophysiologiques sur animal vigilant restent encore peu développées. Au cours de mon travail de thèse, seules les mesures de l'activité cardiaque et de sa variabilité ont pu être validées et utilisées en routine. Or, il est probable que des critères d'évaluation différents induisent des expressions physiologiques différentes dont la seule mesure de l'activité cardiaque ne peut rendre compte. L'exploration chez l'Homme des événements physiologiques qui sont impliqués dans la réponse d'orientation illustre parfaitement notre propos. La réponse d'orientation a été longtemps considérée comme un système unitaire impliquant la variation simultanée de différents indicateurs physiologiques, tels que la réponse électrodermale, l'activité cardiaque, l'activité électrique cérébrale,

l'activité respiratoire et le volume sanguin périphérique ou céphalique. Cette vision unitaire de la réponse d'orientation postulait à tort que la modification d'un paramètre de l'événement responsable de la réponse d'orientation devait avoir une répercussion sur l'ensemble des indicateurs physiologiques. Cependant, Barry (1982) a montré que les indicateurs physiologiques ne variaient pas tous de la même façon selon la caractéristique de l'événement qui était modifiée. Selon cet auteur, la réponse électrodermale serait le seul marqueur physiologique de la réponse d'orientation puisqu'elle est la seule à varier quelle que soit la caractéristique de l'événement. Les autres indicateurs physiologiques seraient liés à une caractéristique précise de l'événement provoquant la réponse d'orientation. Ainsi, une décélération cardiaque et une augmentation du volume sanguin céphalique seraient induites par la perception d'un quelconque changement dans l'environnement. Une diminution du volume sanguin périphérique serait déclenchée par la soudaineté du changement. Une pause respiratoire et une modification de l'activité électrique cérébrale seraient la conséquence de la perception de la non-familiarité du changement. Enfin, une accélération cardiaque serait concomitante à la mise en jeu d'une activité motrice. Nous insistons sur ce modèle proposé par Barry (1982) uniquement pour souligner la complémentarité des mesures physiologiques et donc la nécessité de mesurer différents paramètres physiologiques pour appréhender la spécificité du traitement évaluatif réalisé. Si ce modèle est valide, la mesure uniquement des modifications de l'activité cardiaque ne devrait se révéler efficace que dans la mesure où l'individu serait confronté à une modification du contexte (bradycardie) et engagerait une activité motrice (tachycardie). Rapporté à nos expériences, l'apparition d'un objet, présenté soudainement ou pas, devrait avoir provoqué une décélération cardiaque en raison de la perception d'un changement (cf. Chapitre 2). Néanmoins, la réponse comportementale (sursaut) spécifique de la perception d'un événement soudain pourrait avoir sollicité le système de perception de l'activité motrice à l'origine de l'accélération cardiaque observée. La différence de réponse cardiaque trouvée entre les deux traitements (présentation rapide versus lent d'un objet) ne serait alors pas directement liée à l'effet de la soudaineté sur l'activité cardiaque mais serait la conséquence d'une activation locomotrice différente. S'il s'avère que la modification du volume sanguin périphérique est une réponse physiologique spécifique de la soudaineté, la mesure de la température cutanée pourrait alors en être une mesure indirecte. De même dans le cas du test de nouveauté, la principale différence d'effet physiologique entre les deux traitements (présentation d'un objet non-familier versus familier) aurait dû porter sur la respiration avec la présence d'une pause respiratoire chez les agneaux exposés à l'objet non-familier. Cependant, actuellement nous ne disposons pas des moyens techniques nécessaires pour effectuer des mesures aussi fines de l'activité respiratoire du fait de l'interférence avec l'activité locomotrice des animaux (cf. Chapitre 1).

Le développement de nouvelles mesures physiologiques non invasives semble donc primordial si l'on veut se donner les moyens d'identifier de manière objective les critères d'évaluation accessibles aux animaux d'élevage et par voie de conséquence les émotions induites. C'est le cas en particulier de la

mesure du volume sanguin via la mesure de la température cutanée et de la mesure de l'activité respiratoire. Il est actuellement difficile de concevoir d'utiliser les mesures de la réponse électrodermale et de l'activité électrique cérébrale chez des animaux vigils et donc mobiles.

L'étude des expressions faciales représente l'autre approche largement employée dans l'étude des émotions chez l'Homme, notamment au travers des études sur l'universalité des expressions émotionnelles (Ekman, 1999). Bien que Darwin (1872/1998) ait basé sa phylogénie des émotions sur les expressions faciales et posturales des animaux, il est intéressant de noter que cette approche a été développée chez les primates et très peu chez les autres animaux. Paradoxalement, l'étude des expressions faciales des animaux a été souvent envisagée dans la communication animale en faisant abstraction des possibles émotions véhiculées et concerne avant tout des postures de la tête et du corps (par exemple pour l'étude des postures chez les bovins lors d'interactions agonistiques ou sexuelles voir Schloeth, 1958 et Bouissou et al., 2001). Bien que les expressions faciales des animaux d'élevage soient peu perceptibles, il est possible que certaines positions d'oreilles aient une signification précise. Il est d'ailleurs intéressant de noter que les muscles à l'origine du froncement et de la rétraction des sourcils chez l'Homme seraient les mêmes que ceux qui sont impliqués dans les mouvements d'oreilles chez l'animal (Fridlund, 1994c). Ainsi, la rétraction des oreilles chez l'animal serait l'équivalent de la rétraction des sourcils chez l'Homme. Notre étude des postures d'oreilles chez les agneaux montre que des postures seraient propres à certains critères. Nous avons en effet observé que la posture « oreilles dressées » est spécifique de la nouveauté (cf. Chapitre 4). Or, chez l'Homme, il a été postulé que le froncement des sourcils était le marqueur de la nouveauté (Wehrle et al., 2000). Ceci est en accord avec la proposition de Fridlund (1994c) de l'origine évolutive commune entre les muscles impliqués dans les mouvements des sourcils chez l'Homme et ceux impliqués dans les mouvements des oreilles chez l'animal. Les oreilles ne sont pas le seul élément pouvant participer à l'expression émotionnelle chez les agneaux. L'étude des postures pourrait se poursuivre en intégrant des postures de tête et de queue. Les mouvements rapides de la queue chez l'agneau lors de la tétée (Lynch et al., 1992) pourraient laisser penser que ceux-ci sont impliqués dans l'agrément ou encore l'atteinte des buts.

Même si ces postures d'oreilles participent à l'expérience émotionnelle de l'individu, il est néanmoins possible qu'elles puissent également avoir valeur de signal social et être influencées par le contexte social. Bien que nos observations se soient déroulées en l'absence de congénère, il est possible que nous n'ayons pas pu complètement soustraire l'animal testé de son environnement social. Chez l'Homme, les expressions des sujets sont accentuées s'ils savent que d'autres sujets sont confrontés à la même tâche qu'eux dans une pièce adjacente (Fridlund, 1994a). Bien qu'il soit encore difficile d'être certain que les ovins ont des représentations abstraites de leurs congénères, il faut rappeler que les agneaux étaient testés à proximité de l'enclos d'élevage où leurs congénères étaient maintenus. Or, chez les espèces macrosomatiques comme les ovins ou les bovins, la seule perception de l'odeur des

congénères est suffisante pour maintenir un contexte social (Boissy et al., 1998). Dans ce cas, l'observation des postures est peut être liée non seulement à l'expérience émotionnelle mais également au contexte social.

En conclusion, l'incapacité des agneaux à effectuer certains traitements de l'information peut expliquer qu'ils n'ont pas répondu à certains critères d'évaluation. C'est ce qui a été avancé dans le cas du critère de prévisibilité. Néanmoins, le fait que ce critère soit accessible chez de nombreuses espèces laisse penser que c'est plutôt la situation expérimentale qui n'a pas permis à nos agneaux de percevoir ce critère. Nous avons également vu que la situation expérimentale pouvait avoir empêché les agneaux d'exprimer des réponses comportementales ayant pu traduire leur perception du critère. Enfin, comme nous venons de le voir, il est possible que les agneaux aient exprimé des réponses comportementales et physiologiques spécifiques qui n'ont pas pu être mesurées du fait du nombre limité d'outils de mesure dont nous disposons actuellement.

3. Interaction entre critères d'évaluation

Chez l'Homme, bien qu'un seul critère d'évaluation puisse déclencher à lui seul une émotion, les émotions modales résultent le plus souvent de l'interaction entre plusieurs critères. Scherer (2001) propose des combinaisons de critères spécifiques à chaque émotion modale. Par exemple, la colère et la peur seraient induites par des événements qui dans les deux cas auraient le même degré de pertinence et empêcheraient l'individu d'atteindre ses propres buts. La seule différence viendrait du fait que dans un cas l'individu percevrait qu'il a les moyens d'agir sur l'événement (colère) alors que dans l'autre cas, il percevrait qu'il n'a pas les moyens d'agir sur l'événement (peur). L'identification des critères accessibles aux animaux d'élevage n'est donc pas suffisante pour estimer leur répertoire émotionnel. Il est nécessaire de développer des paradigmes qui combinent plusieurs critères d'évaluation et d'observer les éventuelles modulations comportementales et physiologiques induites.

L'étude des critères d'évaluation accessibles aux agneaux en étant à ses débuts, les différents critères d'évaluation qui leur sont accessibles ne sont donc que très succinctement identifiés. Les combinaisons de critères qui pouvaient être étudiées, étaient restreintes. Dans notre thèse, une première combinaison de critères a été étudiée en s'intéressant à la soudaineté et la nouveauté. Ces critères ont été retenus car il a été montré que les agneaux étaient capables de percevoir ces critères, et que ceux-ci induisaient bien des réponses émotionnelles distinctes (cf. Chapitre 2). L'étude de la combinaison entre ces deux critères (cf. Chapitre 4) devait permettre de clarifier les effets d'interactions pouvant exister entre ces critères et surtout d'aborder l'étude des combinaisons de critères à partir d'un paradigme simple. L'interaction de la combinaison des critères a été clairement démontrée. L'accélération cardiaque induite par l'événement soudain est d'autant plus forte que l'événement est nouveau. De même, la réponse d'orientation induite par la nouveauté est d'autant plus forte que l'événement apparaît soudainement. Il est à noter que l'effet synergique n'a pas été observé

sur toutes les réponses puisque les agneaux en présence d'un objet nouveau restent autant de temps dans la posture « oreilles dressées » que cet objet apparaisse rapidement ou non.

La présence d'effets synergiques lors de la combinaison de critères souligne l'importance d'étudier à la fois les réponses spécifiques à chacun des critères mais aussi la modulation des réponses suite à l'interaction entre critères. En effet, si la combinaison de critères entraînait des effets additifs, les réponses induites par une combinaison de différents critères pourraient alors être déduites des réponses spécifiques à chacun des critères. Puisque dans notre étude nous observons des effets synergiques, il est plus difficile de déduire ces effets de la seule connaissance des réponses spécifiques à chaque critère considéré isolément des autres. De plus, ces effets synergiques n'ont pas été observés sur l'ensemble des réponses spécifiques à chacun des critères. Cette première étude des interactions entre critères souligne que l'identification des émotions ne peut se faire qu'en observant les modifications comportementales et physiologiques induites par des combinaisons particulières de critères d'évaluation. Dans ce travail, la combinaison entre soudaineté et non-familiarité ne constitue pas une des combinaisons de critères qui ont été identifiées chez l'Homme comme « signatures » d'émotions modales (Scherer, 2001). A l'avenir, le choix des combinaisons de critères à explorer devra s'inspirer de ces combinaisons si l'on veut se donner les moyens de décrire expérimentalement le répertoire émotionnel des agneaux.

Chez l'agneau, la possibilité de contrôler un événement désagréable peut se faire tout simplement en se maintenant à distance de cet événement. Ainsi, le fait de confronter un animal à un stimulus désagréable voire aversif l'empêchant d'atteindre ces buts dans un environnement plus ou moins grand qui lui permet ou au contraire l'empêche de s'éloigner de cet événement, pourrait induire chez cet animal une perception d'un niveau de contrôle complètement différent. Si cela induit des réponses physiologiques et comportementales différentes, il est probable que les expériences émotionnelles induites par ces deux situations diffèrent. Ainsi, la poursuite de l'étude de combinaison entre différents critères, que nous n'avons fait qu'effleurer au cours de mon travail de thèse, permettra de mieux intégrer l'importance du contexte situationnel dans lequel l'événement sollicitant est présenté et qui participe à l'élaboration de la représentation que l'animal se fait de l'événement.

4. Adaptation du cadre conceptuel pour la poursuite de l'exploration des émotions dans le contexte du bien-être animal en élevage

Bien que l'exploration des émotions chez l'animal nécessite d'identifier de nouvelles combinaisons de critères, il est d'ores et déjà possible de confirmer que les agneaux sont capables d'exprimer des réponses émotionnelles, c'est-à-dire que certaines situations définies selon des critères simples d'évaluation induisent des réponses comportementales et physiologiques transitoires et couplées. Parmi les critères d'évaluation étudiés, la soudaineté, la non-familiarité et la non-correspondance aux attentes, tout du moins dans le cas d'une diminution de la valence de la situation, induisent des

réponses émotionnelles. Par contre, nos conditions expérimentales n'ont pas permis de mettre en évidence l'implication dans le déclenchement d'émotions des critères d'imprévisibilité, de contrôle et de non-correspondance aux attentes lorsque la valence de la situation est augmentée.

L'absence de réponses émotionnelles au regard des critères de non-correspondance aux attentes et de contrôle relevée au cours de notre thèse pourrait s'expliquer au moins en partie par le manque d'intérêt que nos animaux ont porté aux situations expérimentales mises en œuvre. L'émotion induite serait d'autant plus forte que l'individu perçoit la situation comme très signifiante à l'issue d'une première étape d'évaluation. L'intérêt que porte l'individu à la situation dépend de sa nouveauté (définie par la soudaineté, la non-familiarité, et l'imprévisibilité), de son agrément et de sa pertinence par rapport aux buts et besoins de l'individu. Si à l'issue de cette évaluation primaire, la situation n'est pas perçue comme signifiante car aucun de ces critères n'est retenu, il est probable que l'évaluation secondaire qui se base sur des critères plus élaborés - à savoir l'implication de la situation par rapport aux buts et besoins de l'individu et le potentiel de maîtrise que peut exercer l'individu sur la situation - ne sera pas engagée. Pour préciser notre pensée, reprenons les critères d'évaluation étudiés dans ce travail et qui se sont avérés être accessibles aux agneaux. Dans le cas de la soudaineté et de la non-familiarité, ces critères sont bien impliqués dans l'évaluation primaire qui va stimuler l'intérêt des animaux pour la situation. De plus, les situations perturbaient les animaux dans leur tentative de satisfaire un comportement alimentaire soit déjà engagé (cas de la soudaineté) ou soit préalablement associé à la zone de test (cas de l'étude de la non-familiarité). Alors que l'intérêt qu'ont porté les animaux pour la situation était déjà stimulé par la nouveauté, il s'est trouvé exacerbé par la mise en jeu du critère de pertinence par rapport aux buts. Ainsi, ce serait parce que la situation a un intérêt significatif pour l'individu, que nous avons pu induire des réponses émotionnelles. Par contre, pour étudier l'effet des critères de correspondance aux attentes et de contrôle, nous nous sommes volontairement affranchis des critères précédents dans le but d'isoler les critères les uns des autres. Or, du fait de l'absence de nouveauté et de pertinence de la situation, nos animaux ont peut-être évalué la situation comme peu signifiante à l'issue de la première étape d'évaluation primaire. Par conséquent, même si les animaux ont perçu la non-correspondance aux attentes et l'absence ou la perte de contrôle, le manque d'intérêt pour la situation n'aurait pas permis de contraindre les animaux.

La faible implication du critère d'agrément qui participe à l'élaboration pour l'individu de la pertinence de la situation, a pu également contribuer à atténuer les résultats dans nos expériences sur les agneaux. En effet, l'utilisation d'une récompense a été volontairement préférée à celle d'une punition afin de se rapprocher des conditions habituelles d'élevage. Or, il est connu que les événements aversifs ont un pouvoir d'implication plus fort que les événements jugés plutôt agréables. En outre, toutes nos expériences ont été effectuées dans un contexte alimentaire normal sans privation préalable, ni restriction alimentaire, et dans un contexte social appauvri puisque les animaux étaient testés individuellement. Ces choix délibérés d'utiliser une récompense plutôt qu'une punition, de ne

pas maintenir les animaux en deçà de leurs besoins physiologiques et d'avoir évacué l'aspect social ont pu également limiter le caractère signifiant de nos conditions expérimentales et par conséquent réduire la charge émotionnelle que les critères étudiés étaient supposés induire. Par conséquent, pour concevoir de nouveaux paradigmes, il semble impératif de mieux prendre en compte les critères d'agrément et de pertinence par rapport aux buts et besoins afin de rendre la situation expérimentale plus motivante auprès de l'animal testé.

4.1. *Prise en compte de l'agrément de la situation*

Dans la majorité des cas, les études sur l'animal qui ont montré un effet délétère de la présentation imprévisible ou incontrôlable d'un événement, ont été effectuées à partir d'événements aversifs, voire nociceptifs. Le caractère désagréable de l'événement accentue la motivation de l'individu puisqu'il menace son intégrité. L'utilisation de stimuli aversifs aurait peut-être permis de montrer que les critères de non-correspondance aux attentes et d'incontrôlabilité sont effectivement capables de moduler la réponse émotionnelle chez l'agneau. Néanmoins, il faut rappeler que l'objectif finalisé de notre travail est de proposer une méthode permettant d'identifier le répertoire des animaux d'élevage afin d'améliorer leur bien-être. Les conditions expérimentales retenues ne peuvent donc pas être éloignées des conditions habituelles en élevage. Pour cette raison, l'utilisation de stimuli aversifs dans le but d'accentuer la pertinence de la situation expérimentale pour l'animal n'apparaît pas comme adaptée à la question du réel bien-être en élevage.

Dans le cas d'un stimulus appétant et donc censé être agréable, la pertinence de l'événement pour l'individu n'est pas forcément marquée puisque l'enjeu n'est pas aussi crucial pour sa survie. En effet, dans le cas d'un aliment appétant, même si l'animal ne reçoit pas la quantité prévue ou ne peut pas contrôler la distribution de l'aliment, le fait qu'il n'en soit pas privé par ailleurs le rend plus tolérant. De ce fait, même si la non-correspondance aux attentes ou l'incontrôlabilité d'un événement peuvent être perçues par l'individu, ces critères ne sont pas forcément à l'origine d'une émotion dans le cas où la situation n'est pas vraiment pertinente pour celui-ci. Dans le cas de l'utilisation d'un stimulus appétant, il est probablement nécessaire de jouer sur la pertinence de la situation en modulant la hiérarchisation des buts des animaux.

4.2. *Prise en compte de la pertinence de la situation par rapport aux buts de l'animal*

4.2.1. *Pertinence d'une récompense alimentaire*

La pertinence de la situation est dépendante de la hiérarchie contemporaine des motivations de l'individu. Chez l'Homme, l'obtention d'une récompense pécuniaire est un des moyens fréquemment utilisé pour manipuler la hiérarchie des buts de l'individu et augmenter la pertinence de la situation afin de la rendre plus chargée émotionnellement (Reekum, 2000). Chez les animaux, la modulation de la hiérarchie des buts dans une situation où l'individu est confronté à un événement appétant suppose

de placer les animaux dans une situation où la motivation alimentaire prime. La restriction alimentaire est un des moyens pouvant être utilisé. D'ailleurs, les rares études qui montrent des effets délétères de l'absence de contrôle sur la distribution de nourriture, ont été réalisées avec des animaux subissant au préalable, et durant toute la période d'expérimentation, une forte restriction alimentaire (Tazi et al., 1987). L'utilisation de la restriction dans les études de non-correspondance aux attentes a été suggérée comme un des moyens de faciliter l'apparition d'un contraste positif mais les différentes études n'ont pas toutes réussi à montrer son efficacité (pour revue, voir Flaherty, 1996b).

Dans nos conditions expérimentales, l'utilisation de stimuli appétants à la suite d'une forte privation alimentaire aurait peut-être permis de montrer que les critères de non-correspondance aux attentes et de contrôlabilité sont effectivement capables de moduler la réponse émotionnelle chez l'agneau. Néanmoins, comme il l'a été dit, les conditions expérimentales retenues ne peuvent pas être éloignées des conditions auxquelles les animaux sont soumis en élevage du fait de notre objectif finalisé d'amélioration du bien-être en élevage. La privation alimentaire dans le but d'accentuer la pertinence de la situation expérimentale pour l'animal n'apparaît donc pas non plus comme une stratégie adaptée à la question du bien-être en élevage.

4.2.2. Pertinence d'une récompense d'origine sociale

Si nos situations expérimentales ont été conçues pour ne pas être trop éloignées des situations d'élevage, elles n'intègrent malheureusement pas la dimension sociale qui est pourtant une des caractéristiques essentielles chez les animaux d'élevage (Boissy et al., 2001). En particulier, les ovins présentent une très forte cohésion sociale (Fisher et Matthews, 2001) ce qui suppose une très grande motivation sociale. Généralement, l'isolement social est connu pour être un événement très aversif et probablement à connotation émotionnelle puisqu'il induit à la fois une activation comportementale telle que l'augmentation de la fréquence des vocalisations (Price et Thos, 1980) et une activation physiologique telle que l'élévation du cortisol sanguin et de la sécrétion de noradrénaline (Parrott, 1990) ou encore l'augmentation de la fréquence cardiaque (Cockram et al., 1994). Lors de nos conditions expérimentales, les agneaux avaient été au préalable entraînés quotidiennement à la procédure de test afin de minimiser l'effet de l'isolement. L'absence de vocalisations montre effectivement que les agneaux étaient habitués aux conditions d'isolement en situation. Cependant, il est probable que la motivation pour réintégrer le groupe social soit demeurée très forte, tout particulièrement lors de l'ajout de l'événement censé orienter l'évaluation vers le critère étudié. Par conséquent, une récompense sociale pourrait être aussi pertinente voire plus pour les agneaux qu'une récompense alimentaire. Cette prévalence de la composante sociale chez les ovins a d'ailleurs été soulignée dans les travaux de Kendrick (1996) qui rapporte une plus grande facilité des moutons à effectuer des apprentissages impliquant des stimuli sociaux.

Puisque les tests impliquent de toute façon de séparer les agneaux de leurs congénères afin de mieux contrôler les événements à l'origine des réponses observées, il serait possible d'utiliser la réintégration dans le groupe social comme la récompense afin de rendre la situation plus pertinente et donc motivante pour l'animal. Dans le cas du critère de contrôle, la possibilité de contrôler l'ouverture d'une porte permettant à l'animal d'interagir avec ses congénères pendant une durée déterminée devrait être tout particulièrement signifiante pour des animaux grégaires testés individuellement. L'étude du critère de correspondance aux attentes nécessite de faire varier le niveau de récompense. Or, des tests de conflit entre les motivations sociale et alimentaire ont montré qu'un agneau accepte de s'éloigner de ses congénères pour atteindre un site alimentaire de meilleure qualité uniquement s'il est accompagné par des congénères (Dumont et Boissy, 2000). S'alimenter en présence de congénère peut donc être perçu comme une récompense plus importante que la simple présence d'un aliment. L'étude du critère de correspondance aux attentes pourrait être approfondie en faisant varier la récompense sociale. Dans un premier temps, des agneaux sont entraînés à traverser un corridor pour accéder soit à une récompense à la fois alimentaire et sociale (présence de congénères dans un enclos adjacent à la zone d'alimentation), soit uniquement à une récompense alimentaire. Dans un deuxième temps, les récompenses sont inversées pour la moitié des agneaux de chaque traitement. Si la présence de congénères est perçue comme une récompense très pertinente par rapport à ses buts, l'agneau ayant la possibilité de manger en présence de congénères, contrairement à son expérience préalable, devrait rejoindre la zone d'alimentation plus vite que ceux ayant toujours été entraînés à s'alimenter en présence de congénères. Néanmoins, ces situations devront être élaborées avec précaution car, comme nous l'avons signalé en introduction, il est difficile de maîtriser l'effet de l'influence des congénères sur la représentation que l'individu a de la situation à laquelle il est confronté.

En conclusion, l'émotion ne pouvant être induite que si l'événement auquel est confronté l'individu, est suffisamment motivant, il est nécessaire de placer les animaux dans des situations qui leur sont hautement significatives si l'on veut se donner les moyens d'explorer leur répertoire émotionnelle. De par notre volonté de ne pas se retrouver dans des conditions extrêmes, un certain nombre de nos situations expérimentales n'aurait donc pas suffisamment eu de pouvoir motivant auprès des agneaux. Cela expliquerait au moins en partie notre difficulté à mettre en évidence l'implication des critères de non-correspondance aux attentes (dans le cas de l'augmentation de la récompense) et d'incontrôlabilité dans la genèse des réponses émotionnelles des agneaux.

5. Perspectives

Tout au long de ce travail, j'ai cherché à montrer que l'approche cognitive des émotions développée initialement chez l'Homme pouvait inspirer une approche originale pour étudier objectivement les états affectifs chez l'animal. Nos travaux ont permis d'identifier des critères d'évaluation qui sont à la fois accessibles aux agneaux et susceptibles d'induire des réponses émotionnelles. Cependant, des

doutes subsistent quant à la pertinence de certains critères pour les agneaux. Comme nous l'avons discuté, l'absence de réponse des agneaux à certains critères peut provenir d'une réelle incapacité des agneaux à accéder à des niveaux plus élaborés du traitement de l'information. Néanmoins, la complexité de leur comportement social suggère fortement que les agneaux disposent de capacités cognitives qui devraient leur permettre d'utiliser ces critères d'évaluation. En outre, nous avons rapporté en introduction une série d'analogies des réponses et des circuits neuronaux entre les l'Homme et les autres animaux qui justifie d'approfondir notre démarche visant à explorer les états affectifs chez l'animal. Enfin, l'existence d'une composante subjective chez les animaux est d'autant mieux acceptée que les sciences cognitives attribuent à l'animal des facultés de représentation mentale de son environnement physique et social. Autrement dit, il est reconnu à l'animal la capacité d'acquérir, à partir de ses propres actions et des conséquences de ses actions, une connaissance de son environnement et d'y attribuer une valeur affective. Cette connaissance est à la base de la mémoire déclarative (Dickinson, 1980) : c'est la mémorisation de cette connaissance qui permet à l'individu d'avoir des attentes lors de situations ultérieures.

Cependant, il est probable que certaines des situations expérimentales que nous avons mises en œuvre et les mesures effectuées n'aient pas été suffisamment adaptées à notre modèle animal. Par conséquent, avant de statuer sur l'incapacité des animaux à utiliser certains critères d'évaluation ou sur l'absence de réponses émotionnelles induites par des critères démontrés comme étant accessibles, il est indispensable d'explorer de nouvelles voies en développant des situations expérimentales qui tiennent compte des différents biais méthodologiques soulevés au cours de cette discussion. Le décodage des émotions passe en effet par la connaissance du monde propre de l'animal, c'est-à-dire par la connaissance des investissements qu'il a réalisés et des buts qui motivent ses actions. L'émotion se caractérise par une synchronisation temporaire des composantes comportementale et physiologique face à un événement sollicitant. Comme nous l'avons rappelé, les variables physiologiques et comportementales impliquées peuvent être très différentes selon le critère d'évaluation impliqué. Ceci nécessite de disposer d'un panel varié de mesures physiologiques et comportementales. La mise au point de nouveaux outils de mesure non invasifs doit être poursuivie afin de disposer d'une gamme plus importante de paramètres tant physiologiques que comportementaux. En ce qui concerne les paramètres physiologiques, les efforts ultérieurs devraient porter sur la validation de l'outil de mesure de la température cutanée comme mesure indirecte du volume sanguin périphérique. Fort de son exploitation en psychophysiologie humaine, la mesure de la réponse électrodermale devrait être un outil très pertinent pour notre approche mais cette mesure semble encore difficile à envisager chez les ovins vigils. En ce qui concerne les indices comportementaux, nos premières analyses montrent que l'étude des postures d'oreilles semble prometteuse pour tenter de développer un langage postural. Cette étude des postures fines pourrait alors être poursuivie en intégrant les postures de tête (haute ou

basse) et aussi de la queue, à l'image des postures qui ont été rapportées comme significantes dans les relations de dominance-soumission.

Comme le postulent les théories cognitives des émotions, l'identification des émotions modales nécessite d'étudier des situations expérimentales définies de telle sorte qu'elles forcent la combinaison entre plusieurs critères. Des combinaisons de critères d'évaluation responsables de la différenciation des émotions modales ont été suggérées chez l'Homme (Scherer, 2001). Afin de poursuivre notre travail préliminaire sur l'étude des combinaisons, il serait impératif de s'inspirer de ce raisonnement pour construire des situations combinant plusieurs critères et de voir si des animaux placés dans de telles situations présentent des réponses comportementales et physiologiques concomitantes en faveur de l'induction d'une réponse émotionnelle.

Avec le développement des dernières techniques d'imagerie cérébrale et d'électroencéphalographie, la neuropsychologie des émotions est en plein essor (Damasio, 2001 ; Davidson, 1993). L'utilisation de ces techniques chez les animaux d'élevage, surtout dans le cas des techniques d'imageries, nécessite une importante mise au point mais il est possible d'imaginer à moyen terme que l'approche cognitive des émotions développée chez l'animal pourra intégrer des mesures de l'activité cérébrale. Si ces travaux permettent de montrer que les circuits cérébraux activés chez les animaux d'élevage sont similaires à ceux activés chez l'Homme placé dans des situations identiques du point de vue des évaluations impliquées, l'hypothèse de l'existence d'expériences émotionnelles chez les animaux d'élevage sera fortement renforcée. Toutefois, cette approche nécessite que les théories de l'évaluation chez l'Homme intègrent également cette démarche ce qui n'est pas encore le cas à notre connaissance. Par ailleurs, la mise en œuvre de ces études d'imagerie devrait permettre d'explorer un aspect controversé de la théorie cognitive défendue par Scherer que nous n'avons pas pu intégrer dans notre démarche jusqu'à présent. Les différents critères sont censés être évalués dans un ordre séquentiel. Si cet ordre séquentiel est linéaire, alors on peut imaginer que lorsque l'un des premiers critères n'est plus évalué, les autres ne le sont pas non plus. L'hypothèse d'une séquence structurelle (autrement dit, les différentes évaluations impliqueraient des structures nerveuses systématiquement distinctes) devra être abordée. Cet ordre séquentiel peut être également temporel, autrement dit plusieurs voies de traitement seraient activées en parallèle et offriraient des données complémentaires. Par conséquent, les études d'imagerie devraient être requises pour donner des pistes préalables à cette hypothèse de séquence temporelle (Scherer, 1993).

A terme, l'identification du répertoire émotionnelle des animaux d'élevage doit permettre de préciser l'état de bien-être des différentes espèces d'animaux d'élevage. Notre travail s'est limité à développer l'approche cognitive chez une seule espèce d'animaux, à un seul sexe et à un seul stade de développement dans le but de limiter la variabilité individuelle. L'identification du répertoire émotionnelle de l'ensemble des animaux d'élevage ne peut se faire qu'en développant cette approche chez les différentes espèces d'élevage et ce à différents âges au travers d'études longitudinales. Le

cadre conceptuel que nous avons élaboré à partir des théories de l'évaluation doit permettre de faciliter une relative cohérence dans les méthodes d'investigation entre les équipes de recherche, cette harmonisation étant indispensable pour tenter de développer une approche comparative des processus émotionnels. Bien sûr, l'utilisation d'autres approches pourrait être envisagée.

Chez l'homme, l'expérience émotionnelle peut être modulée par le contexte social. Les espèces d'élevage présentent une forte grégarité qui est à l'origine de fortes réactions comportementales (vocalisations, agitation motrice) lors de la mise en isolement temporaire. Il est donc probable que le contexte social ait une grande influence sur l'expérience émotionnelle. D'ailleurs ces réactions diminuent fortement lors de la mise en présence de congénères (Boissy et Le Neindre, 1997 ; Porter et al., 1995), mais elles varient aussi en fonction du degré de familiarité et des relations particulières développées entre les différents individus au sein du groupe social (Boissy et Dumont, 2002). En outre, de tels effets ne se limitent pas aux relations intra-spécifiques. L'homme, partenaire incontournable des animaux d'élevage, développe également des relations avec eux. Même si cela reste à confirmer, il est possible que les ovins intègrent également l'Homme dans leur monde social. Dans ce cas, la modulation des réponses émotionnelles en présence de l'Homme devra aussi être envisagée (Boivin et al., 2000). Quel que soit le type de partenaires, les réactions comportementales et physiologiques induites par la disparition du partenaire et apaisées par son retour permettent d'inférer la représentation mentale que l'animal se fait de son partenaire (Estep et Hetts, 1992). Une meilleure connaissance du répertoire émotionnel des animaux en élevage nécessite donc de préciser l'influence du contexte social. La possibilité de créer expérimentalement les liens sociaux chez les animaux en élevage permet d'émettre des hypothèses *a priori* sur les réponses de l'animal vis-à-vis de son partenaire. Les animaux sont élevés en allaitement artificiel ou sous la mère de façon à contrôler l'environnement social intra-spécifique et humain. Ainsi, vis-à-vis de partenaires dont la valeur affective est connue (attachement mère-jeune ou jeune-jeune, attraction pour un homme ayant alimenté artificiellement les animaux), il est possible de mieux caractériser les émotions ressenties par l'animal en présence ou en l'absence de ces différents partenaires. Ceci peut se faire en observant les réponses d'animaux à des situations identifiées comme inductrice de réponses émotionnelles en présence de stimuli sociaux concrets tels que des congénères dans un enclos adjacent ou bien un prédateur. On peut aussi imaginer de moduler le contexte social en utilisant des stimuli visuels ou olfactifs caractéristiques de l'espèce. Cette approche des émotions à partir du tissu social devrait permettre l'application du modèle théorique d'évaluation à des situations concrètes d'élevage (bouleversement sociaux, attachement ou séparation du partenaire, transport,...) qui sont susceptibles d'influencer à court terme mais également à long terme l'expression des émotions des animaux. Il s'agira alors d'étudier les conséquences de l'accumulation d'événements jugés contraignants ou au contraire plaisants pour l'animal sur la modification ultérieure de ses capacités émotionnelles. De plus, l'étude des émotions dans le contexte social devra permettre d'aborder la dernière étape d'évaluation

postulé chez l'Homme à savoir l'évaluation de compatibilité avec les standards. Cette évaluation concerne l'implication de l'événement par rapport aux attentes du groupe social auquel appartient l'individu et par rapport à l'image de soi de l'individu. L'existence de hiérarchies et de modulations des réponses en fonction du degré de familiarité suggèrent l'implication du critère d'attentes social du groupe dans le processus émotionnel (Veissier et al., 1998). Par contre, il est plus difficile d'imaginer que l'animal d'élevage ait une représentation de soi et que ce critère intervienne dans le processus émotionnel.

Finalement, l'émotion peut non seulement avoir un rôle de feedback pour l'individu mais aussi un rôle de communication. La capacité des animaux à percevoir une réponse émotionnelle chez des congénères pourrait se faire *via* la présentation de postures d'individus ayant été enregistrés dans des situations inductrices de réponses émotionnelles telles que celles qui ont été élaborées au cours de notre travail. Les ovins étant capables de discriminer entre des faces d'animaux familiers (Kendrick et al., 1996), il serait intéressant de voir s'ils sont aussi capables de discriminer entre des postures différentes d'un même animal et s'ils présentent des réponses comportementales et physiologiques laissant supposer l'existence d'un vécu émotionnel. De plus, si ces postures induisent effectivement une réponse émotionnelle chez des congénères, cela validera le fait qu'elle traduise bien l'expérience émotionnelle de l'individu qui l'exprime. Des travaux sur l'influence du contexte social sur l'émotivité des animaux et sur la possibilité d'une transmission des émotions existent déjà (Boissy et al., 1998 ; Boissy et Veissier, 1999). Cependant, des mesures concomitantes des réponses comportementales et physiologiques n'ont pas été effectuées. Or comme nous l'avons vu au travers de notre travail, la simple observation de modifications comportementales n'est pas suffisante pour conclure sur l'existence de réponses émotionnelles. De même, les travaux de Kendrick (1996) avec des présentations d'images d'aliments ou de faces d'animaux familiers ou non ont été développés dans le but de mesurer les capacités de discrimination des ovins et non pas dans le but de mesurer l'effet sur les réponses émotionnelles. Nous disposons donc chez les animaux d'élevage d'un ensemble de paradigmes qui pourraient nous aider à préciser la modulation de l'expérience émotionnelle chez les animaux d'élevage s'ils étaient repensés au travers du cadre conceptuel développé dans notre thèse.

Ce travail a montré en quoi l'approche cognitive des émotions développée chez l'Homme pouvait être adaptée à l'étude des émotions chez l'animal. En retour, les travaux développés chez l'animal peuvent aider à l'émergence d'une « science de l'émotion » qui nécessite, comme l'a proposé Kappas (2002), un programme de recherche multidisciplinaire. En effet, chez l'animal nous n'avons pas le choix de nous affranchir de l'utilisation des rapports verbaux dans l'identification des critères d'évaluation impliqués dans le processus émotionnel. Chez l'Homme, l'utilisation de rapports verbaux reste le principal outil d'identification de ces critères. Les situations expérimentales élaborées chez l'animal pourraient inspirer le développement d'une approche comportementale déconnectée du langage chez l'Homme. L'identification en parallèle chez l'Homme et l'animal des régions cérébrales impliquées

dans les critères d'évaluation pourrait accélérer la compréhension des processus émotionnels et permettre éventuellement de préciser ce qui fait la spécificité des expériences émotionnelles des différentes espèces animales et de l'Homme.

Cette nouvelle stratégie de recherche engagée avec mon travail de thèse vise à apporter un nouveau regard sur le bien-être de l'animal en élevage au travers d'une analyse objective et rigoureuse de ses états émotionnels. Concrètement, il s'est agi de mettre en relation d'un côté des situations déclenchantes, définies selon des caractéristiques simples, et de l'autre des modifications comportementales et physiologiques de l'animal. Ce travail s'est référé à une approche développée récemment en psychologie cognitive et selon laquelle l'émotion naît d'un processus évaluatif que l'individu engage systématiquement en réaction à une situation déclenchante et qu'il oriente en fonction de ses besoins ou buts et des caractéristiques environnementales lui permettant ou non de satisfaire ses besoins. Le résultat de cette évaluation déterminerait la nature même de l'émotion (peur, colère, surprise, plaisir...). Rapportée aux animaux, notre thèse a consisté à définir une situation déclenchante en fonction de son caractère soudain, non-familier, imprévisible, de sa concordance avec les attentes de l'animal et de la possibilité qu'elle offre à celui-ci de contrôler l'événement sollicitant. A terme, la poursuite de notre travail doit faciliter l'identification de manière objective du vécu émotionnel des animaux en élevage. Il sera alors possible de mettre en place une approche comparative des capacités émotionnelles entre différentes espèces d'animaux d'élevage et pouvant avoir des capacités cognitives d'évaluation différentes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Andreassi, J. L., 2000a. Blood pressure, blood volume, and behavior. Dans J. L. Andreassi (Ed.), *Psychophysiology: Human Behavior and Physiological Response (4th. Edition)*. pp 301-329. Mahwah, New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates.
2. Andreassi, J. L., 2000b. Electrodermal activity (EDA) and behavior. Dans J. L. Andreassi (Ed.), *Psychophysiology: Human Behavior and Physiological Response (4th. Edition)*. pp 191-217. Mahwah, New Jersey, Lawrence Erlbaum Associates.
3. Barry, R. J., 1982. Novelty and significance effects in the fractionation of phasic OR measures: a synthesis with traditional OR theory. *Psychophysiology*, 19, 28-35.
4. Barry, R. J., 1990. The orienting response: stimulus factors and response measures. *The Pavlovian Journal of Biological Science*, 25, 93-103.
5. Berntson, G. G., Bigger, J. T. J., Eckberg, D. L., Grossman, P., Kaufmann, P. G., Malik, M., Nagaraja, H. N., Porges, S. W., Saul, J. P., Stone, P. H., et Molen, M. W. v. d., 1997. Heart rate variability: origins, methods, and interpretive caveats. *Psychophysiology*, 34, 623-648.
6. Berntson, G. G., Boysen, S. T., et Cacioppo, J. T., 1992. Cardiac orienting and defensive responses: potential origins in autonomic space. Dans B. A. Campbell, H. Hayne, et R. Richardson (Eds.), *Attention and Information Processing in Infants and Adults. Perspectives from Human and Animal Research*. pp 163-200. Hillsdale, NJ, USA, Lawrence Erlbaum Associates.
7. Boissy, A., 1998. Fear and fearfulness in determining behavior. Dans T. Grandin (Ed.), *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. pp 67-111. New York, USA, Academic Press.
8. Boissy, A., et Bouissou, M.-F., 1995. Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science*, 46, 17-31.
9. Boissy, A., et Dumont, B., 2002. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science*, 79, 233-245.
10. Boissy, A., et Le Neindre, P., 1997. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology & Behavior*, 61, 693-699.
11. Boissy, A., Nowak, R., Orgeur, P., et Veissier, I., 2001. Les liens sociaux chez les ruminants d'élevage: limites et moyens d'action pour favoriser l'intégration de l'animal dans son milieu. *INRA Productions Animales*, 14, 79-90.
12. Boissy, A., Terlouw, E. M. C., et Le Neindre, P., 1998. Presence of cues from stressed conspecifics increases reactivity to aversive events in cattle: evidence for the existence of alarm substances in urine. *Physiology & Behavior*, 63, 489-95.
13. Boissy, A., et Veissier, I., 1999. Influences du contexte social sur le comportement des animaux en élevage. Dans INRA (Ed.), *L'homme et l'Animal: un Débat de Société*. pp 113-127.
14. Boiten, F. A., Frijda, N. H., et Wientjes, C. J. E., 1994. Emotions and respiratory patterns: review and critical analysis. *International Journal of Psychophysiology*, 17, 103-128.
15. Boivin, X., Tournadre, H., et Le Neindre, P., 2000. Hand-feeding and gentling influence early-weaned lambs' attachment responses to their stockperson. *Journal of Animal Science*, 78, 879-

884.

16. Bouissou, M. F., Boissy, A., Le Neindre, P., et Veissier, I., 2001. The social behaviour of cattle. Dans L. J. Keeling et H. W. Gonyou (Eds.), *Social Behaviour in Farm Animals*. pp 113-145. Wallingford, UK, CABI Publishing.
17. Broom, D. M., 1986. Indicators of poor welfare. *British Veterinary Journal*, 142, 524-526.
18. Cannon, W. B., 1927. The James-Lange theory of emotions: a critical examination and an alternation. *American Journal of Psychology*, 39, 106-124.
19. Carroll, B. J., Feinberg, M., Greden, J. F., Tarika, J. , Albala, A. A., Haskett, R. F., James, N., Kronfol, Z., Lohr, N., Steiner, M., De Vigne, J. P., et Young, E., 1981. A specific laboratory test for the diagnosis of melancholia. Standardization, validation and clinical utility. *Archives of General Psychiatry*, 38, 15-22.
20. Cockram, M. S., Ranson, M., Imlah, P., Goddard, P. J., Burrells, C., et Harkiss, G. D., 1994. The behavioural, endocrine and immune responses of sheep to isolation. *Animal Production*, 58, 389-399.
21. Council of Europe, 1976. European Convention for the protection of animals kept for farming purposes. *European Treaty Series*, 87.
22. Crespi, L. P., 1942. Quantitative variation of incentive and performance in the white rat. *American Journal of Psychology*, 15, 467-517.
23. Damasio, A. R., 2001. *L'Erreur de Descartes*. Paris, Odile Jacob.
24. Dantzer, R., 1976. Effects of diazepam on performance of pigs in a progressive ratio schedule. *Physiology & Behavior*, 17, 161-163.
25. Dantzer, R., 1994. *Les Emotions*. Presses Universitaires de France.
26. Dantzer, R., 2001. Comment les recherches sur la biologie du bien-être animal se sont-elles construites? Dans F. Burgat et R. Dantzer (Eds.), *Les Animaux d'Elevage ont-ils Droit au Bien-Etre?* Paris, Editions INRA.
27. Dantzer, R., et Mormède, P., 1979. *Le Stress en Elevage Intensif*. Paris, Masson.
28. Darwin, C., 1998. *L'Expression des Emotions chez l'Homme et l'Animal*. Paris, Ministère de l'Education nationale, de la Recherche et de la Technologie, Comité des travaux historiques et scientifiques.
29. Davidson, R. J., 1993. The neuropsychology of emotion and affective style. Dans M. Lewis et J. M. Haviland (Eds.), *Handbook of Emotions*. pp 143-154. New York, NY, USA, The Guilford Press.
30. Dawkins, M. S., 1990. From an animal's point of view: motivation, fitness, and animal welfare. *Behavioral and Brain Sciences*, 13, 1-61.
31. Dawkins, M. S., 2001. Who needs consciousness? *Animal Welfare*, 10, S19-S29 .
32. Dickinson, A., 1980. *Contemporary Animal Learning Theory*. Cambridge, Cambridge University Press.
33. Dumont, B., et Boissy, A., 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between

- p>feeding and social motivations.
- Behavioural Processes*
- , 49, 131-138.
34. Dumont, B., & Gordon, I. J., 2003. Diet selection and intake within sites and across landscapes. In Mannetje, L. 't, Ramirez-Avilés, L., Sandoval-Castro, C. A., et Ku-Vera, J. C. (Eds.) Dans *Proceedings of the Sixth International Symposium on the Nutrition of Herbivores*. Mérida, Yucatan, México, Universidad Autonoma de Yucatan.
 35. Duncan, I. J. H., et Petherick, J. C., 1991. The implications of cognitive processes for animal welfare. *Journal of Animal Science*, 69, 5017-5022.
 36. Ekman, P., et Friesen, W. V., 1978 . *Facial Action Coding System: a Technique for the Measurement of Facial Movement*. Palo Alto, CA, Consulting Psychologists Press.
 37. Ekman, P., 1992. An argument for basic emotions. *Cognition and Emotion*, 6, 169-200.
 38. Ekman, P., 1999. Basic emotions. Dans T. Dalgleish et M. Power (Eds.), *Handbook of Cognition and Emotion*. pp 45-60. Chichester, John Wiley & Sons.
 39. Ellsworth, P. C., 1991. Some implications of cognitive appraisal theories of emotion. Dans K. T. Strongman (Ed.), *International Review of Studies on Emotion, Vol. 1*. pp 143-160. Chichester, Wiley.
 40. Estep, D. Q. , et Hetts, S., 1992. Interactions, relationships and bonds: the conceptual basis for scientist-animal relations. Dans H. Davis et D. Balfour (Eds.), *The Inevitable Bond: Examining Scientist-Animal Interactions*. pp 6-26. Cambridge, U.K., Cambridge University Press.
 41. Fisher, A., et Matthews, L., 2001. The social behaviour of sheep. Dans L. J. Keeling et H. W. Gonyou (Eds.), *Social Behaviour in Farm Animals*. pp 211-245. Wallingford, UK, CAB International.
 42. Flaherty, C. F., 1982. Incentive contrast: a review of behavioral changes following shifts in reward. *Animal Learning & Behavior*, 10, 409-440.
 43. Flaherty, C. F., 1996a. Brief history of reward magnitude research. Dans C. F. Flaherty (Ed.), *Incentive Relativity*. pp 5-18. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
 44. Flaherty, C. F., 1996b. Successive contrast: procedures and parameters. Dans C. F. Flaherty (Ed.), *Incentive Relativity*. pp 19-53. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
 45. Fowler, M. E., 1999. Llama and alpaca behaviour: a clue to illness detection. *Journal of Camel Practice and Research*, 6, 135-152.
 46. Fridlund, A. J., 1994a. Emotions versus behavioral ecology views of facial expression: the state of the evidence. Dans A. J. Fridlund (Ed.), *Human Facial Expression: an Evolutionary View*. pp 140-186. San Diego, US, Academic Press.
 47. Fridlund, A. J., 1994b. Emotions versus behavioral ecology views of facial expression: theory and concepts. In A. J. Fridlund (Ed.), *Human Facial Expression: an Evolutionary View*. pp 123-139. San Diego, US, Academic Press.
 48. Fridlund, A. J., 1994c. Facial expression and the methods of contemporary evolutionary research. In A. J. Fridlund (Ed.), *Human Facial Expression: an Evolutionary View*. pp 28-54. San Diego, US, Academic Press.
 49. Frijda, N. H., 1987. Emotion, cognitive structure, and action tendency. *Cognition and*

- Emotion*, 1, 115-143.
50. Gray, J. A., 1987. *The Psychology of Fear and Stress*. Cambridge, Cambridge University Press.
 51. Gray, J. A., 1990. Brain systems that mediate both emotion and cognition. *Cognition and Emotion*, 4, 269-288.
 52. Hughes, B. O., 1976. Behaviour as an index of welfare. Dans *Proceedings of the Fifth European Poultry Conference*, Malta, 1005-1018.
 53. Izard, C. E., 1992. Basic emotions, relations among emotions and emotion-cognition relations. *Psychological Review*, 99, 561-565.
 54. James, W., 1884. What is an emotion? *Mind*, 9, 188-205.
 55. Johnson, H. D., et Vanjonack, J., 1976. Symposium: Stress and health of the dairy cow. Effects of environmental and other stressors on blood hormone patterns in lactating animals. *Journal of Dairy Science*, 59, 1603-1617.
 56. Johnstone, T., Reekum, C. v., et Scherer, K. R., 2001. Vocal expression correlates of appraisal processes. Dans K. R. Scherer, A. Schorr, et T. Johnstone (Eds.), *Appraisal Processes in Emotion: Theory, Methods, Research*. pp 271-284. New York, Oxford University Press.
 57. Jong, I. C. de., Sgoifo, A., Lambooi, E., Korte, S. M., Blokhuis, H. J., et Koolhaas, J. M., 2000. Effects of social stress on heart rate and heart rate variability in growing pigs. *Canadian Journal of Animal Science*, 80, 273-280 .
 58. Kaiser, S., et Wehrle, T., 2001. Facial expressions as indicators of appraisal processes. Dans K. R. Scherer, A. Schorr, et T. Johnstone (Eds.), *Appraisal Processes in Emotion: Theory, Methods, Research*. pp 285-300. New York, Oxford University Press.
 59. Kappas, A., 2002. The science of emotion as a multidisciplinary research paradigm. *Behavioural Processes*, 60, 85-98.
 60. Kendrick, K. M., 1992. Cognition. Dans C. Phillips et D. Piggins (Eds.), *Farm Animals and the Environment*. pp 209-231. Wallingford, CAB International.
 61. Kendrick, K. M., Atkins, K., Hinton, M. R., Heavens, P., et Keverne, B., 1996. Ares faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. *Behavioural Processes*, 38, 19-35.
 62. Lazarus, R. S., 1991. Progress on a cognitive-motivational-relational theory of emotion. *American Psychologist*, 46, 819-834.
 63. LeDoux, J. E., 1996. *The Emotional Brain*. New York, Simon and Schuster.
 64. Lynch, J. J., Hinch, G. N., et Adams, D. B., 1992. Behaviour of the lamb. Dans J. J. Lynch, G. N. Hinch, et D. B. Adams (Eds.), *The Behaviour of Sheep: Biological Principles and Implications for Production*. pp 153-177. Wallingford, Oxon, CAB International.
 65. Lyne, A. G., et Hollis, D. E., 1968. The skin of the sheep: a comparison of body regions. *Australian Journal of Biological Sciences*, 21, 499-527.
 66. Marler, P., 1984. Animal communication: affect or cognition? Dans K. R. Scherer et P. Ekman (Eds.), *Approaches to Emotion*. pp 345-365. Hillsdale, NJ, Erlbaum.

67. Mason, J. W., 1971. A re-evaluation of the concept of "non-specificity" in stress theory. *Journal of Psychiatric Research*, 8, 323-333.
68. Meunier-Salaun, M. C., Vantrimpont, M. N., Raab, A., et Dantzer, R., 1987. Effect of floor area restriction upon performance, behavior and physiology of growing-finishing pigs. *Journal of Animal Science*, 64, 1371-1377.
69. Modell, S., Lauer, C. J., Schreiber, W., Huber, J., Krieg, J. C., et Holsboer, F., 1998. Hormonal response pattern in the combined DEX-CRH test is stable over time in subjects at high family risk for affective disorders. *Neuropsychopharmacology*, 18, 253-262.
70. Mohr, E., Langbein, J., et Nurnberg, G., 2002. Heart rate variability. A noninvasive approach to measure stress in calves and cows. *Physiology & Behavior*, 75, 251-9.
71. Nicol, C. J., 1996. Farm animal cognition. *Animal Science*, 62, 375-391.
72. O'Toole, S. M., Chiapelli, F., et Rubin, R. T., 1998. Plasma neopterin in major depression: relationship to basal stimulated pituitary-adrenal cortical axis function. *Psychiatry Research*, 79, 21-29.
73. Panksepp, J., 1982. Toward a general psychobiological theory of emotions. *The Behavioral and Brain Sciences*, 5, 407-467.
74. Parrott, R. F., 1990. Physiological responses to isolation in sheep. Dans R. Zayan et R. Dantzer (Eds.), *Social Stress in Domestic Animals*. pp 212-226. Dordrecht, Netherlands, Kluwer Academic Publishers.
75. Pecchinenda, A., 2001. The psychophysiology of appraisals. Dans K. R. Scherer, A. Schorr, et T. Johnstone (Eds.), *Appraisal Processes in Emotion: Theory, Methods, Research*. pp 301-315. New York, Oxford University Press.
76. Porges, S. W., 1995. Cardiac vagal tone: a physiological index of stress. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 19, 225-233.
77. Porter, R. H., Nowak, R., et Orgeur, P., 1995. Influence of a conspecific agemate on distress bleating by lambs. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, 239-244.
78. Price, E. O. , et Thos, J., 1980. Behavioral responses to short-term isolation in sheep and goats. *Applied Animal Ethology*, 6, 331-339.
79. Reekum, C. van, 2000. Levels of processing in appraisal: evidence from computer game generated emotions. Thèse de Psychologie n° 289, Université de Genève.
80. Roseman, I. J., et Smith, C. A., 2001. Appraisal theory: Overview, assumptions, varieties, controversies. Dans K. R. Scherer, A. Schorr, et T. Johnstone (Eds.), *Appraisal Processes in Emotion: Theory, Methods, Research*. pp 3-19. New York, Oxford University Press.
81. Russell, J. A., 1980. A circumplex model of affect. *Journal of Personality and Social Psychology*, 39, 1161-1178.
82. Schachter, S., et Singer, J. E., 1962. Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychological Review*, 69, 379-399.
83. Scherer, K. R., 1987. Toward a dynamic theory of emotion: the component process model of affective states. *Geneva Studies in Emotion and Communication*, 1, 1-98.

84. Scherer, K. R., 1992. What does facial expression express? Dans K. T. Strongman (Ed.), *International Review of Studies on Emotion*. pp 139-165. Chichester, John Wiley & Sons.
85. Scherer, K. R., 1993. Neuroscience projections to current debates in emotion psychology. *Cognition and Emotion*, 7, 1-41.
86. Scherer, K. R., 1994a. Affect Bursts. Dans S. H. M. v. Goozen, N. E. v. d. Poll, et J. A. Sergeant (Eds.), *Emotions: Essays on Emotion Theory*. pp 161-193. Hillsdale, NJ, Erlbaum.
87. Scherer, K. R., 1994b. Toward a concept of "Modal Emotions". Dans P. Ekman et R. J. Davidson (Eds.), *The Nature of Emotion: Fundamental Questions*. pp 25-31. New York, Oxford University Press.
88. Scherer, K. R., 1999. Appraisal theory. Dans T. Dalgleish et M. Power (Eds.), *Handbook of Cognition and Emotion*. pp 637-663. Chichester, Wiley.
89. Scherer, K. R., 2000. Psychological models of emotion. Dans J. Borod (Ed.), *The Neuropsychology of Emotion*. pp 137-162. Oxford/New York, Oxford University Press.
90. Scherer, K. R., 2001. Appraisal considered as a process of multi-level sequential checking. Dans K. R. Scherer, A. Schorr, et T. Johnstone (Eds.), *Appraisal Processes in Emotion: Theory, Methods, Research*. pp 92-120. New York and Oxford, Oxford University Press.
91. Schloeth, R., 1958. Cycle annuel et comportement social du taureau de Camargue. *Mammalia*, 22, 121-137.
92. Sgoifo, A., de Boer, S. F., Westenbroek, C., Maes, F. W., Beldhuis, H., Suzuki, T., et Koolhaas, J. M., 1997. Incidence of arrhythmias and heart rate variability in wild-type rats exposed to social stress. *American Journal of Physiology*, 273, H1754-H1760.
93. Skinner, B., 1948. "Superstition" in the pigeon. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 168-172.
94. Stern, R. M. , Ray, W. J., et Quigley, K. S., 2001. *Psychophysiological Recording*. Oxford, Oxford University Press.
95. Tazi, A., Dantzer, R., et Le Moal, M., 1987. Prediction and control of food rewards modulate endogenous pain inhibitory systems. *Behavioural Brain Research*, 23, 197-204.
96. Toates, F., 1998. The interaction of cognitive and stimulus-response processes in the control of behaviour. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22, 59-83.
97. Tomkins, S. S., 1984. Affect theory. Dans K. R. Scherer et P. Ekman (Eds.), *Approaches to emotion*. pp 163-196. Hillsdale, NJ, Erlbaum.
98. Veissier, I. , Boissy, A., Capdeville, J., et Sarignac, C., 2000. Le bien-être des animaux d'élevage : comment peut-on le définir et l'évaluer ? *Le Point Vétérinaire*, 31, 117-124.
99. Veissier, I. , Boissy, A., De Passillé, A. M. B., Rushen, J., Reenen, C. G. v., Roussel, S., Andanson, S., et Pradel, P., 2001. Calves' responses to repeated social regrouping and relocation. *Journal of Animal Science*, 79, 2580-2593.
100. Veissier, I., Boissy, A., Nowak, R., Orgeur, P., et Poindron, P., 1998. Ontogeny of social awareness in domestic herbivores. *Applied Animal Behaviour Science*, 57, 233-245.
101. Visser, E. K., Reenen, C. G. v., Werf, J. T. v. d., Schilder, M. B., Knaap, J. H., Barneveld, A.,

- et Blokhuis, H. J., 2002. Heart rate and heart rate variability during a novel object test and a handling test in young horses. *Physiology & Behavior*, 76, 289-96.
102. Wehrle, T., Kaiser, S., Schmidt, S., et Scherer, K. R., 2000. Studying the dynamics of emotional expression using synthesized facial muscle movements. *Journal of Personality and Social Psychology*, 78, 105-119.

LISTE DES PUBLICATIONS

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

Porter, R. H., Désiré, L., Bon, R., et Orgeur, P., 2001. The role of familiarity in the development of social recognition by lambs. *Behaviour*, 138, 207-219.

Désiré, L., Boissy, A., et Veissier, I., 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes*, 60, 165-180.

Boissy, A., Désiré, L., et Veissier, I., 2003. Pourquoi l'éthologie appliquée doit s'intéresser aux états mentaux des animaux? Dans C. Baudoin (Ed.), *L'Ethologie Appliquée Aujourd'hui*, pp 33-44. Levallois-Perret, Editions ED .

Després, G., Boissy, A., Désiré, L., Le Neindre, P., et Veissier, I., 2003. Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2, 615-619.

Désiré, L., Veissier, I., Després, G., et Boissy, A. On the way to assess emotion in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology*. Accepted

Désiré, L., Veissier, I., et Boissy, A. Do the discrepancy from expectations and the uncontrollability of an appetitive event induce emotional responses in lambs? *Journal of Experimental Psychology : Animal Behavior Processes*. Submitted

Désiré, L., Veissier, I., Després, G., Delval, E., Toporenko, G., et Boissy, A. Appraisal process in sheep: synergic effect of suddenness and novelty on cardiac and behavioural responses. *Emotion*. Submitted

COMMUNICATIONS A DES CONGRES SCIENTIFIQUES

Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I., et Després, G., 2002. A cognitive approach to emotions: are the responses to suddenness and novelty different? *36th International Congress of the International Society for Applied Ethology*, 6-10 Août 2002, Wageningen (Pays-Bas), p. 139

Veissier, I., Boissy, A., et Désiré, L., 2002. Assessing welfare: how can we get access to the mental world of animals? *36th International Congress of the International Society for Applied Ethology*, 6-10 Août 2002, Wageningen (Pays-Bas), p. 33-34

Désiré, L., Toporenko, G., Delval, E., Vimal, T., Després, G., Veissier, I., et Boissy, A. 2002. The effect of suddenness and novelty on psychophysiological parameters in sheep. *4th International Conference on Methods and Techniques in Behavioral Research*, 27-30 Août 2002, Amsterdam, (Pays-Bas), p. 54-55

Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I., et Després, G., 2003. Déterminants cognitifs de l'émotion chez l'ovin (*Ovis aries*). *Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal*, 6-8 Avril 2003, Tours (France), p. 17

Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I., et Després, G., 2003. Novelty enhances the emotional response triggered by suddenness. *37th International Congress of the International Society for Applied Ethology*, 24-28 Juin 2003, Abano Terme (Italie), p. 66

RESUME Etude des processus cognitifs impliqués dans la différenciation des émotions chez l'agneau (*Ovis aries*)

Se préoccuper du bien-être des animaux en élevage suppose de leur reconnaître le statut d'êtres sensibles doués d'émotions. Néanmoins, l'étude des états affectifs chez l'animal est mal acceptée par la communauté scientifique. Dans le but de développer une étude objective des émotions chez l'animal, nous proposons un cadre conceptuel inspiré des théories développées récemment en psychologie cognitive. Le vécu émotionnel est inféré à la fois de l'évaluation faite par l'individu de la situation à laquelle il est confronté, et des réponses comportementales et physiologiques concomitantes à cette évaluation. Nous avons développé une approche sur les ovins qui consiste 1) à identifier les critères d'évaluation accessibles aux agneaux et à isoler des réponses spécifiques à chacun de ces critères, puis 2) à explorer la modulation de ces réponses selon des combinaisons de critères pour tenter de comprendre la différenciation des émotions.

Nous avons montré que les agneaux évaluent chaque événement auquel ils sont confrontés selon son caractère soudain et non-familier, selon l'écart de correspondance entre cet événement et leurs propres attentes, et selon le degré de contrôle qu'ils peuvent exercer sur l'événement. Certains critères induisent des réponses physiologiques et comportementales concomitantes caractérisant une réponse émotionnelle. C'est le cas de la soudaineté, de la non-familiarité et de la non-correspondance aux attentes. Le caractère prévisible ou non d'un événement ne semble pas avoir été perçu par les agneaux. Nous avons également montré que la combinaison des critères de soudaineté et de non-familiarité avait un effet synergique sur les réponses émotionnelles. L'étude des capacités d'évaluation des animaux permet donc de mieux décrypter leurs émotions. Il est nécessaire d'identifier les combinaisons de critères d'évaluation qui induisent des modifications spécifiques sur le couplage comportemental et physiologique.

MOTS-CLES : bien-être animal, émotion, cognition, comportement, activité cardiaque, ovins

ABSTRACT Appraisal dimensions of the emotional process in lambs (*Ovis aries*)

Animal welfare relies on the assumption that animals do feel emotions. Nevertheless, the study of mental states in animals remains a controversial issue in research. In order to progress on the study of emotions in animals, we suggest a framework based on the appraisal theories developed in cognitive psychology. An emotion can be best predicted on the basis of the individual's subjective evaluation of a situation and his concomitant physiological and behavioural responses. We applied this approach in lambs in the following way: 1) to identify the range of evaluation criteria used by animals and of the specific responses triggered by these criteria, and 2) to study the animals' responses to a combination of criteria in order to understand the differentiation of emotions.

We demonstrated that lambs evaluate an external event according to its suddenness, its unfamiliarity, its discrepancy from their expectations, and its controllability. Some evaluation criteria triggered concomitant physiological and behavioural responses in favour of an emotional response in lambs. That was observed for suddenness, unfamiliarity and discrepancy from expectations. The unpredictability of the event was probably not evaluated by lambs. Finally, combination of suddenness and unfamiliarity resulted in synergic effect on the emotional responses. That emphasises the need to study the responses to combinations of criteria to predict emotions. Therefore, a better knowing of the cognitive abilities of the animals will help to understand what their feelings are about.

KEYWORDS : animal welfare, emotion, cognition, behaviour, cardiac activity, sheep

DISCIPLINE: Ethologie cognitive

EQUIPE D'ACCUEIL: Equipe Adaptation et Comportements Sociaux, Unité de Recherches sur les Herbivores, Centre INRA de Clermont-Ferrand Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle
