



Open Archive TOULOUSE Archive Ouverte (OATAO)

OATAO is an open access repository that collects the work of Toulouse researchers and makes it freely available over the web where possible.

This is an author-deposited version published in : [http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints ID : 19332](http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints/19332)

To cite this version :

Morisset, Anaïs. *Efficacité de sélections divergentes précoces pour des comportements sociaux et analyse des réponses corrélées chez le mouton*. Thèse d'exercice, Médecine vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse – ENVT, 2017, 133 p.

Any correspondance concerning this service should be sent to the repository administrator: staff-oatao@inp-toulouse.fr.

EFFICACITE DE SELECTIONS DIVERGENTES PRECOCES POUR DES COMPORTEMENTS SOCIAUX ET ANALYSE DES REponses CORRELEES CHEZ LE MOUTON

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

MORISSET, Anaïs
Née, le 28/05/1991 à MEUDON (92)

Directeur de thèse : M. Alain DUCOS

JURY

PRESIDENT :
M. Patrick CALVAS

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSEESSEURS :
M. Alain DUCOS
M. Gilles FOUCRAS

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE
Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRE INVITE :
M. Dominique HAZARD

Chargé de Recherches à l'INRA (UMR GENPHYSE)

Ministère de l'Agriculture de l'Agroalimentaire et de la Forêt
ECOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE

Directrice : Madame Isabelle CHMITELIN

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. AUTEFAGE André, *Pathologie chirurgicale*
- Mme CLAUW Martine, *Pharmacie-Toxicologie*
- M. CONCORDET Didier, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
- M. DELVERDIER Maxence, *Anatomie Pathologique*
- M. ENJALBERT Francis, *Alimentation*
- M. FRANC Michel, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
- M. MILON Alain, *Microbiologie moléculaire*
- M. PETIT Claude, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. SCHELCHER François, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 1° CLASSE

- M. BERTAGNOLI Stéphane, *Pathologie infectieuse*
- M. BERTHELOT Xavier, *Pathologie de la Reproduction*
- M. BOUSQUET-MELOU Alain, *Physiologie et Thérapeutique*
- Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, *Pathologie de la Reproduction*
- M. DUCOS Alain, *Zootchnie*
- M. FOUCRAS Gilles, *Pathologie des ruminants*
- Mme GAYRARD-TROY Véronique, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
- Mme HAGEN-PICARD, Nicole, *Pathologie de la reproduction*
- M. JACQUIET Philippe, *Parasitologie et Maladies Parasitaires*
- M. LEFEBVRE Hervé, *Physiologie et Thérapeutique*
- M. LIGNEREUX Yves, *Anatomie*
- M. MEYER Gilles, *Pathologie des ruminants*
- M. PICALET Dominique, *Pathologie infectieuse*
- M. SANS Pierre, *Productions animales*
- Mme TRUMEL Catherine, *Biologie Médicale Animale et Comparée*

PROFESSEURS 2° CLASSE

- M. BAILLY Jean-Denis, *Hygiène et Industrie des aliments*
- Mme BOURGES-ABELLA Nathalie, *Histologie, Anatomie pathologique*
- M. BRUGERE Hubert, *Hygiène et Industrie des aliments d'Origine animale*
- Mme CADIARGUES Marie-Christine, *Dermatologie Vétérinaire*
- M. GUERRE Philippe, *Pharmacie et Toxicologie*
- M. GUERIN Jean-Luc, *Aviculture et pathologie aviaire*
- Mme LACROUX Caroline, *Anatomie Pathologique, animaux d'élevage*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

Mme **MICHAUD Françoise**, *Professeur d'Anglais*
M **SEVERAC Benoît**, *Professeur d'Anglais*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
Mme **PRYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
Mme **DANIELS Hélène**, *Microbiologie-Pathologie infectieuse*
Mme **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction (en disponibilité)*
Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
Mme **PRADIER Sophie**, *Médecine interne des équidés*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales (ruminants)*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie*
Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

Mme **COSTES Laura**, *Hygiène et industrie des aliments*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des Equidés*
Mme **SABY-CHABAN Claire**, *Gestion de la santé des troupeaux bovins*

REMERCIEMENTS AU JURY

A Monsieur le Professeur Patrick CALVAS, Président du jury.

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse Pour m'avoir fait l'honneur d'accepter la présidence de ce jury de thèse, Hommages respectueux.

A Monsieur le Professeur Alain DUCOS Directeur de la Thèse.

Professeur de Génétique à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse.

Qui a éveillé ma curiosité et mon intérêt pour la génétique. Pour son aide dans le choix d'un sujet attrayant et original. Pour sa grande disponibilité, son investissement et son attention minutieuse à la correction de ma thèse.

Qu'il trouve ici le témoignage de ma gratitude et de mon profond respect.

A Monsieur le Professeur Gilles FOUCRAS, Assesseur.

Professeur de Pathologie des ruminants à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse.

Pour avoir accepté d'être assesseur de ma thèse, pour votre réactivité.

Sincère reconnaissance.

A Monsieur Dominique HAZARD, membre invité.

Chargé de recherche à l'INRA (UMR GENPHYSE)

Pour m'avoir permis de prendre mes repères dans le monde de la génétique, pour m'avoir fournie des données récoltées depuis plusieurs années par l'INRA pour mes analyses, pour son encadrement patient et attentif. Cette thèse n'aurait pas été possible sans lui.

Pour cela, ma plus sincère reconnaissance.

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES	5
TABLE DES ILLUSTRATIONS	9
TABLE DES TABLEAUX	10
INTRODUCTION	11
PARTIE I : COMPORTEMENTS SOCIAUX	13
<i>I- Exploration du comportement</i>	13
1- <i>Utilisation des sens</i>	14
1.1- <i>La vision</i>	14
1.2- <i>L'olfaction</i>	15
1.3- <i>L'ouïe</i>	17
2- <i>Répertoire comportemental des ruminants</i>	18
2.1- <i>Actes</i>	18
2.2- <i>Expressions faciales</i>	19
2.3- <i>Vocalisations</i>	20
<i>II- Relations entre congénères</i>	22
1- <i>Comportement social des ruminants domestiques</i>	22
1.1- <i>Structure sociale</i>	22
1.2- <i>Hiérarchie sociale</i>	23
1.2.1- <i>Associations préférentielles</i>	23
1.2.2- <i>Dominance</i>	24
1.2.3- <i>Hiérarchie de guidage</i>	25
2- <i>Intérêt pour l'apprentissage et usage pour la conduite d'élevage</i>	26
2.1- <i>Intérêt des relations sociales</i>	26
2.1.1- <i>Tolérance de fortes densités</i>	26
2.1.2- <i>Modulation de l'activité des animaux</i>	27
a) <i>Choix du lieu de pâture</i>	28
b) <i>Comportement alimentaire</i>	29
c) <i>Autres activités</i>	30
2.2- <i>Prise en compte des relations sociales dans la conduite d'élevage</i>	30

2.2.1-	Conduite d'élevage et établissement des relations entre congénères	30
2.2.2-	Le sevrage, une période clef	32
III-	Relation mère-jeune	33
1-	<i>Développement du comportement maternel</i>	<i>33</i>
1.1-	<i>Activation du comportement maternel et période sensible</i>	<i>33</i>
1.2-	<i>Etablissement d'un lien mère-jeune et sélectivité maternelle</i>	<i>36</i>
1.2.1	- Rôle de l'olfaction.....	37
a)	Attraction pour le liquide amniotique.....	37
b)	Reconnaissance spécifique entre la mère et le jeune	38
1.2.2-	Rôle de la vision	39
1.2.3-	Rôle de l'ouïe	40
2-	<i>Impact sur le jeune</i>	<i>41</i>
2.1-	Attachement du jeune à sa mère	41
2.2-	Comportement maternel et survie du jeune.....	41
2.3-	Apprentissages précoces.....	44
IV-	Relation avec l'homme	45
1-	<i>Caractéristiques de la relation homme-animal</i>	<i>46</i>
1.1-	Contacts positifs et négatifs.....	46
1.1.1-	Contacts négatifs	46
1.1.2-	Contacts positifs	46
1.2-	Périodes sensibles.....	48
a)	Le jeune âge.....	48
b)	Le sevrage.....	49
c)	La mise-bas.....	50
1.3-	Environnement social	50
2.	<i>Conséquences de cette relation</i>	<i>51</i>
2.1-	Modifications physiologiques	51
2.2-	Paramètres de production	52
2.3-	Facilité du travail de l'éleveur.....	53
V-	Facteurs de variation du comportement	54
1-	<i>Facteurs de variation non génétiques</i>	<i>54</i>
1.1-	Âge.....	54
1.2-	Sexe.....	55
1.3-	Conditions d'élevage.....	56

2-	<i>Facteurs de variation génétiques</i>	57
2.1-	<i>Variabilité entre races</i>	57
2.1.1-	Variation de la réactivité émotionnelle	57
2.1.2-	Variation des comportements sociaux	59
2.1.3-	Variation du comportement maternel	59
2.1.4-	Variation de la réactivité à l'Homme	60
2.2-	<i>Variabilité intra-race</i>	61
2.2.1-	Héritabilités des caractères	61
2.2.2-	Expériences de sélection.....	64
2.2.3-	Corrélations entre caractères	65
2.2.4-	Déterminisme génétique des caractères.....	68
a)	Approche gène-candidat : illustrations	69
b)	Approche QTL : illustrations.....	70
PARTIE 2 : ETUDE DE LIGNEES DIVERGENTES POUR LE COMPORTEMENT		73
I-	<i>Introduction</i>	73
II-	<i>Matériel et méthode</i>	74
1-	<i>Animaux et conduite</i>	74
2-	<i>Dispositifs expérimentaux</i>	77
2.1-	Test du couloir au sevrage	78
2.2-	Test du manège au sevrage	80
2.3-	Test du couloir à la mise bas.....	81
2.4-	Test d'approche-suivi à la mise-bas.....	82
2.5-	Autres caractères mesurés	84
2.6-	Mise en forme des données	84
3-	<i>Mise en place des sélections divergentes</i>	86
4-	<i>Effet de la sélection</i>	89
4.1	– <i>Efficacité et effets directs des sélections divergentes</i>	89
4.2-	<i>Effets phénotypiques indirects de la sélection</i>	90
III-	<i>Résultats</i>	91
1-	<i>Evaluation génétique de la réactivité sociale et de la réactivité à l'homme</i>	91
2-	<i>Efficacité de la sélection</i>	93
2.1-	<i>Effets directs des sélections divergentes</i>	93
2.2-	<i>Efficacité des sélections divergentes</i>	94
3-	<i>Effets indirects des sélections divergentes</i>	98

3.1-	Réponses comportementales des agneaux au sevrage.....	98
3.2-	Performances zootechniques des agneaux.....	101
3.2.1-	Croissance des agneaux.....	101
3.2.2-	Mortalité des agneaux.....	101
3.3-	Réponses comportementales des brebis à la mise-bas et survie de la portée	102
3.3.1-	Comportement maternel de brebis à la mise-bas	102
3.3.2-	Taux de survie de la portée	104
3.4 –	Sur la prolificité et fertilité	105
4-	Discussion	106
1-	<i>Sélections divergentes</i>	106
2.1-	<i>Sélection génétique pour la réactivité sociale</i>	106
2.2-	<i>Sélection génétique pour la réactivité à l'homme</i>	108
2-	<i>Effets indirects de la sélection sur d'autres caractères</i>	109
	CONCLUSION	112
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	113

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Flehmen de mouton	15
Figure 2 : position des oreilles par rapport au plan frontal (Boissy et al. 2011).....	19
Figure 3 : face de mouton calme/ stressé (Tate et al. 2006)	20
Figure 4: Evolution des concentrations plasmatiques de différentes hormones autour de la parturition et les réponses maternelles associées(Nowak et al. 2000).....	35
Figure 5 : relation entre le score maternel et la survie des agneaux jusqu'au sevrage (LW/LB) (O'connor et al. 1985)	43
Figure 6 : Consommation d'un aliment par des agneaux après le sevrage. (Dumont, Boissy 1999) d'après (Thorhallsdottir, Provenza, Balph 1990a).....	44
Figure 7 : réactions à un test de manipulation de génisses Aubrac ayant reçu un contact positif au sevrage ou 6 semaines après le sevrage.(Boivin, Le Neindre, Chupin 1992)	49
Figure 8 : Unité expérimentale de La Fage, image satellite	75
Figure 9 : case individuelle de mise-bas.....	76
Figure 10 : schéma du dispositif du couloir. Source : D.Hazard	79
Figure 11 : photo du dispositif du couloir. Source : D.Hazard	79
Figure 12 : test du manège. Source : A.Boissy	80
Figure 13 : test d'approche-suivi. Source : D.Hazard	82
Figure 14: principe de la sélection divergente. Source : D.Hazard	87
Figure 15 : évolutions génétiques de la réactivité sociale pour les 4 lignées	92
Figure 16 : évolutions génétiques de la réactivité à l'homme pour les 4 lignées	93
Figure 17 : mortalité cumulée des agneaux entre 0 et 95 jours	102

TABLE DES TABLEAUX

Tableau 1: Effectif des agneaux testés pour leur réactivité comportementale au sevrage au domaine de la Fage en fonction de l'année, de la génération et du sexe	77
Tableau 2 : Effectif des agneaux testés pour leur réactivité comportementale au sevrage au domaine de la sapinière.....	77
Tableau 3 : grille de mesure du test d'approche-suivi	83
Tableau 4 : liste des variables transformées	85
Tableau 5 : composantes de la variance des caractères sélectionnés	91
Tableau 6 : résultats de l'analyse de variance (modèle [2]) pour les variables synthétiques social et reacthomme	94
Tableau 7 : efficacité de la sélection des lignées réactivité sociale	96
Tableau 8 : efficacité de la sélection des lignées réactivité à l'homme	97
Tableau 9 : résultats des analyses de variance (modèles [3]) pour les de variables de comportement au sevrage.....	99
Tableau 10: résultats des analyses de variance (modèle [3]) pour la croissance	101
Tableau 11 : résultats des analyses de variance (modèle [4]) pour le comportement maternel.....	103
Tableau 12 : résultats de l'analyse de variance (modèle [4]) pour le taux de survie par portée	105
Tableau 13 : Proliféricité et fertilité par lignée.....	105

INTRODUCTION

Les pratiques d'élevage ont évolué ces dernières années avec, globalement, une augmentation du nombre d'animaux et une réduction de la main d'œuvre par élevage (Hemsworth 2003). Cela modifie les rapports qui s'établissent entre les animaux d'une part et entre l'homme et l'animal d'autre part.

Dans les systèmes de production dits « intensifs », souvent « hors-sol » (porcs, volailles, ruminants laitiers dans une moindre mesure), il y a une augmentation de la promiscuité entre animaux (densités importantes dans les bâtiments) qui peut entraîner un stress social et des conflits. Il y a également une baisse du contact éleveur-animal consécutive à la mécanisation/robotisation de certaines phases d'élevage. Les animaux sont moins familiarisés à la présence humaine ce qui cause un stress lors des interventions. Ce stress nuit à leur bien-être, à leur productivité et au travail de l'éleveur (Rushen et al 1999).

Dans d'autres systèmes d'élevage plus extensifs (ou en voie d'extensification), comme certaines productions ovines allaitantes par exemple, il y a également une baisse de rapports entre l'homme et l'animal avec une familiarisation plus faible. Ceci provoque une réduction de la surveillance et les animaux doivent alors faire preuve d'autonomie comportementale puisque l'homme intervient peu. Il faut donc des aptitudes maternelles adéquates pour permettre la survie et la croissance des nouveau-nés ainsi qu'une bonne intégration dans le troupeau car les liens sociaux sont importants dans l'apprentissage comme nous le verrons plus loin.

La prise en compte des comportements sociaux des animaux est nécessaire pour concevoir des pratiques d'élevage raisonnées mais aussi pour garantir le bien-être animal qui est une question importante pour les consommateurs actuels. En effet une définition scientifique du bien-être est « la capacité de l'animal à bien gérer physiologiquement, comportementalement, cognitivement et émotionnellement son environnement physiologique et social, incluant son expérience subjective de ses conditions » (Sejian et al. 2011). De façon plus simple, cela correspond à l'harmonie entre un individu et son environnement. Dans les productions modernes il est donc primordial que les animaux s'adaptent à leur entourage pour maintenir leur santé et leur production. Or nous verrons que l'existence de relations sociales au sein d'un troupeau permet cette adaptation.

En élevage, les caractéristiques comportementales recherchées sont :

- une bonne sociabilité des jeunes pour faciliter les apprentissages et l'intégration dans l'environnement.
- des aptitudes maternelles favorables à la survie de la progéniture.
- une faible réactivité à l'homme pour améliorer le travail de l'éleveur et diminuer le stress des manipulations.

La génétique est l'un des leviers d'action mobilisables pour disposer d'animaux réunissant de telles caractéristiques. Les programmes de sélection se sont longtemps focalisés sur les caractères de production et cela a entraîné une augmentation des désordres comportementaux (Rauw et al. 1998). Aujourd'hui, la prise en compte de caractères fonctionnels, comme les comportements visant à améliorer l'intégration de l'animal dans son milieu, est une priorité de plus en plus fortement exprimée des milieux professionnels.

Nous passerons en revue dans une première partie bibliographique les différents comportements sociaux présents chez les animaux, en se concentrant particulièrement sur les animaux de rente. Nous verrons dans un premier temps les outils qui sont à notre disposition pour explorer le comportement puis nous nous concentrerons sur les diverses relations qui peuvent s'établir au cours de la vie d'un animal : avec ses congénères, avec sa mère et avec l'homme. Pour finir nous verrons les facteurs de variations du comportement à prendre en compte.

Dans une deuxième partie nous étudierons l'efficacité de la sélection de lignées divergentes pour analyser la variabilité et le déterminisme génétique de caractères de comportement social et de réactivité à l'homme chez la brebis ainsi que l'effet de cette sélection sur d'autres caractères.

PARTIE I : COMPORTEMENTS SOCIAUX

De nombreuses espèces de mammifères vivent en groupe et les ongulés en font partie. En effet ils peuvent vivre en troupeau tout au long de leur vie et établir des relations stables entre congénères. Parmi eux, les espèces domestiques constituent un modèle intéressant pour aborder les comportements sociaux puisqu'elles permettent une facilité d'expérimentation et une maîtrise de l'environnement social (Bouissou et Andrieu 1978). L'organisation des espèces domestiques repose sur des relations de dominance et d'affinités qui permettent une tolérance des densités élevées et la résolution des conflits qui en découlent (Bouissou et Boissy 2005).

Au cours de sa vie l'animal va d'abord établir un lien privilégié avec sa mère puis en grandissant avec ses congénères. Un lien peut également être établi avec l'Homme en élevage.

I- Exploration du comportement

Les attentes de la société en termes de bien-être des animaux d'élevage se sont renforcées au cours des deux dernières décennies. Ainsi la protection des animaux d'élevage est devenue une préoccupation importante pour le citoyen et c'est un facteur intervenant de plus en plus dans l'achat des produits issus des animaux (Boissy et al. 2002).

Le bien-être se définit comme l'absence de souffrance et d'émotions négatives telles que la peur, la douleur ou la frustration (Dawkins 1983). Il repose sur le postulat que les animaux sont des « êtres sensibles doués d'émotions », ce qui est représenté depuis 2005 par l'article L214-1 du code rural dans lequel un animal est reconnu comme un « être vivant doué de sensibilité ». Il est donc impératif de chercher à réduire, chez les animaux d'élevage, les émotions négatives qui sont jugées inutiles et néfastes au bien-être de l'animal ainsi qu'à sa productivité.

Pour évaluer les émotions négatives ressenties par les animaux il est important de constituer un répertoire de leurs émotions. Cependant l'absence de langage rend difficile la mesure de ces émotions de façon directe. Il faut donc faire appel à des méthodes indirectes.

Pour cela on va essayer de mettre en relation les caractéristiques d'une situation avec les réponses comportementale et physiologique de l'animal (Boissy 2005).

Il est tout d'abord important de comprendre comment les animaux utilisent leurs sens pour appréhender leur environnement car on veut savoir ce qu'ils perçoivent dans une situation proposée. Il faut ensuite déterminer quelles réactions comportementales ils vont adopter face à une situation donnée pour relier un acte, une posture ou une vocalisation à une émotion.

On peut également s'aider de mesures physiologiques pour affiner la compréhension de l'émotion en jeu. Par exemple, la fréquence cardiaque et sa variabilité ou encore la concentration plasmatique en cortisol correspondent aux réponses physiologiques du système nerveux autonome (SNA) et de l'axe adrénocortical qui influencent la façon dont l'animal va réagir à certaines situations comme une situation de stress. Ces systèmes sont appelés les « axes du stress », leur activation transitoire coïncide avec le déclenchement émotionnel d'une activité (Boissy et al. 2007).

Ces mesures permettent de quantifier l'émotion mais pas de la caractériser entièrement, c'est pourquoi elles sont toujours associées aux mesures comportementales.

1- Utilisation des sens

1.1- La vision

Le 1^{er} sens utilisé par les animaux est la vue car elle leur permet d'obtenir des informations importantes sur leur environnement. Les ongulés ont une vision large qui pourrait être une adaptation à l'état de proie (Kendrick et al. 1995). Parmi eux, les moutons ont une très bonne vue grâce à un angle d'environ 48° entre l'axe optique et la ligne médiane. Ils ont donc une vision large pour le champ monoculaire et un champ binoculaire d'environ 60° (Hutson et Grandin 2014). Cela leur permet de scanner l'horizon constamment avec leur vision monoculaire, sans avoir à bouger la tête ou les yeux, et ainsi repérer d'éventuels prédateurs (Piggins et Phillips 1996). Il a également été montré qu'ils sont capables de distinguer les couleurs (Gilbert et Arave 1986).

La vision sert en partie pour distinguer les signaux faciaux et corporels de l'entourage de l'animal. C'est le sens le plus important chez les mouton pour la reconnaissance des individus qui l'entourent. Par exemple une brebis a du mal à reconnaître son agneau s'il est dissimulé par un voile (Shillito Walser 1978). Les moutons utilisent les signaux faciaux pour identifier les individus de façon très précise. En effet ils sont capables de différencier la face d'un homme de celle d'un mouton, celles de moutons de races différentes et la face d'un mâle de celle d'une femelle de la même race (Kendrick et al. 1995). Ils vont jusqu'à discriminer des faces qui ne diffèrent que de 10% (Tate et al. 2006). Cela intervient dans la reconnaissance mère-jeune et joue un rôle dans leurs relations sociales puisqu'ils peuvent faire la différence entre un individu familier ou non (Kendrick et al. 1996) et retenir la face d'un congénère jusqu'à deux années (Kendrick et al. 2001).

Les moutons utilisent également les caractéristiques faciales pour partager une information émotionnelle comme le stress ou l'anxiété. Ainsi, si on leur présente des photos d'émotions contraires d'un homme et d'un mouton, ils vont avoir tendance à se diriger dans 80% des cas vers le mouton calme et l'homme souriant (Tate et al. 2006).

1.2- L'olfaction

Les ruminants domestiques possèdent deux types de systèmes olfactifs (Keller et Lévy 2012) :

- les bulbes olfactifs (système principal) qui permettent la détection des odeurs volatiles.
- l'organe voméro-nasal (système secondaire) qui permet la détection des odeurs non volatiles. Une attitude particulière, le flehmen (figure 1), permet à l'animal de mettre directement en contact les odeurs avec son organe voméro-nasal.



Figure 1 : Flehmen de mouton

Pour beaucoup de mammifères l'olfaction est importante dans plusieurs aspects de la vie (Mora-Medina et al. 2016) :

- l'attraction sexuelle
- le lien mère-jeune : comme nous le verrons plus tard l'établissement du comportement maternel repose, en grande partie, sur le liquide amniotique qui couvre le jeune et une destruction du système olfactif principal entraîne une absence d'attraction de ce liquide chez la brebis (Lévy et al. 1983). Ceci n'est pas le cas lorsqu'on rompt l'innervation de l'organe voméro-nasal (Lévy et al. 1995). De plus l'odorat est utile à la mère pour l'acceptation (Poindron et al. 1980) et l'établissement d'un lien sélectif avec son petit (Romeyer et al. 1994) chez la chèvre et le mouton.
- l'exploration de l'environnement
- la détection d'un danger : par exemple chez les génisses la présence d'odeurs d'urine de congénères stressés, de sang ou de fèces de chien entraîne un changement du comportement locomoteur (Terlouw et al.1998). De même chez les moutons les excréments de chien sont très répulsifs associés à la nourriture (Arnould et Signoret 1993) et les bovins et ovins vont passer moins de temps à se nourrir dans un endroit contaminé par une odeur de fèces de prédateurs (Pfister et al. 1990).

Elle donne également des informations sur le sexe, l'âge et les caractéristiques sociales d'un autre animal et permet donc la reconnaissance réciproque (Ligout et al. 2004). Ces informations sont relayées par des phéromones détectées par les bulbes olfactifs ainsi que par l'organe voméro-nasal (Mora-Medina et al. 2016). La mémoire de certains signaux olfactifs, comme ceux associés au lien maternel, impliquent des changements fonctionnels et structurels du bulbe olfactif sous contrôle de la noradrénaline (Mora-Medina et al. 2016) ce qui permettrait la suppression du comportement aversif envers les individus concernés (Mora-Medina et al. 2016).

1.3- L'ouïe

Les mammifères ont une structure interne de l'oreille très élaborée pour la détection des sons et leur capacité à les analyser est excellente (Fay et Popper 2000). Ils sont sensibles à la fois au niveau et à la fréquence des sons (Ames et Arehart 1972).

Si on prend l'exemple des moutons, ils sont capables d'entendre des sons de fréquences comprises entre 125 et 42000 Hz (par comparaison l'intervalle pour l'homme est de 31-17600Hz). Ils sont donc aptes à entendre des sons à plus hautes fréquences que les humains, ce qui serait dû à leur tête plus petite. Ils ont également une très bonne sensibilité auditive (-6db) (Heffner 1998).

Les signaux acoustiques sont utilisés dans plusieurs contextes (Fichtel et Manser 2010) :

- la défense territoriale,
- la reproduction,
- les interactions mère-jeune : un agneau âgé de 48h est capable de reconnaître les caractéristiques des bêlements à basse fréquence (bêlements bas) de sa mère et cette reconnaissance est importante pour l'établissement d'un lien avec elle (Sèbe et al. 2010),
- la régulation des interactions sociales : Par exemple un agneau est capable de discriminer un congénère familial d'un non familial uniquement en écoutant ses vocalisations (Ligout et al. 2004),
- les mouvements de groupe.

Comme nous l'avons vu pour l'olfaction, les vocalisations donnent des informations de base sur celui qui les émet comme l'identité, l'âge, le sexe et le statut émotionnel (Fichtel et Manser 2010).

2- *Répertoire comportemental des ruminants*

2.1- *Actes*

On peut observer des actes agonistiques, qui correspondent à l'agression et à la soumission et des actes non agonistiques.

Dans les actes agressifs, on retrouve :

- les menaces, pour lesquelles il n'y a pas forcément de contact physique
- les coups et les combats, qui sont rares et limités aux premières rencontres

Les actes de soumissions sont l'évitement et la fuite.

Les actes non agonistiques regroupent les comportements de monte, le flairage, le léchage, les frottements, etc. Ces actes de «toiletage » mutuel interviennent dans les relations d'affinité.

On peut également mettre en évidence certains actes qui révèlent la peur chez un animal confronté à un stimulus particulier. Par exemple chez les ovins : la latence pour manger en présence de ce stimulus, l'immobilisation, l'augmentation de la défécation, une activité locomotrice plus importante, des tentatives pour s'échapper,...etc. Ces actes peuvent varier en fonction de l'individu, de la race ou du stimulus qui provoque la peur (Romeyer et Bouissou 1992).

D'autres actes montrent un niveau de peur moindre, comme lorsque le mouton passe beaucoup de temps à manger, ou qu'il renifle l'auge ou même le stimulus en question (Romeyer et Bouissou 1992).

Ces actions permettent d'avoir une information sur l'intensité de la réaction (Boissy et al. 2002) mais peuvent induire en erreur quant à leur signification en termes d'émotions animales.

2.2- Expressions faciales

Les ruminants domestiques ont peu de muscles faciaux superficiels et ne semblent pas avoir un grand éventail d'expressions faciales. Par conséquent, chez le mouton, les clefs de l'expression faciale sont la position des oreilles et l'apparence des yeux (Tate et al. 2006).

Un changement fréquent de position des oreilles est associé à une situation induisant un état émotionnel négatif, tandis qu'une grande proportion de positions passives des oreilles est associée à une situation induisant un état émotionnel positif (Reefmann et al. 2009). Il est possible d'affiner l'analyse de la position des oreilles en déterminant quatre positions associées à des états émotionnels définis (figure 2) (Boissy et al. 2011) :

- oreilles horizontales : stade neutre
- oreilles pointées vers l'arrière : situation non familière, non plaisante et non contrôlable. On pourrait relier cette position à la peur.
- oreilles dressées : situation négative mais contrôlable. On pourrait l'associer à la colère.
- oreilles asymétriques : situation soudaine. Cela évoque la surprise.

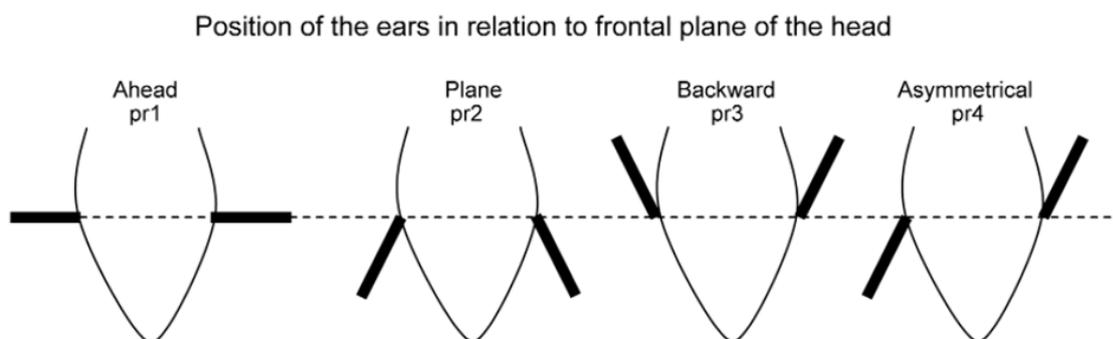


Figure 2 : Position des oreilles par rapport au plan frontal (Boissy et al. 2011).

On a également pu déterminer des signaux faciaux reliés au stress chez le mouton (figure 3) : agrandissement des yeux, pupilles dilatées, sclère visible, narines dilatées, oreilles aplaties. Les plus grands changements étant la dilatation des pupilles et l'augmentation de la sclère visible (Tate et al. 2006).



Figure 3 : face de mouton calme/ stressé (Tate et al. 2006)

Chez la vache le pourcentage de sclère visible a également montré une bonne sensibilité comme indicateur de la peur (Sandem et al. 2004).

2.3- Vocalisations

Tous les mammifères herbivores grégaires utilisent les vocalisations pour communiquer. Ces vocalisations donnent des informations sur l'âge, le sexe, le statut de dominance, le statut de reproduction et reflètent le statut biologique de l'animal et son interaction avec l'environnement. Si on apprend à analyser cette information correctement, cela peut donc nous aider à comprendre l'état physiologique et psychologique de l'animal (Watts et Stookey 2000).

L'étude de Kiley (1972) a permis d'identifier 6 types de vocalisations chez les bovins, contre 12 pour les porcs. Ces vocalisations ne paraissent pas spécifiques de la situation mais plutôt du degré d'excitation. Elles semblent intervenir la plupart du temps dans des situations de frustration et de stress pour l'animal (Kiley 1972). On peut cependant distinguer deux types de vocalisations en fonction de la situation chez le porc : les vocalisations graves, comme les grognements, semblent utilisées pour maintenir le contact social, tandis que les vocalisations aiguës, longues et fortes, semblent reliées à un état d'excitation ou de stress (Schrader et Todt 1998).

Les moutons utilisent moins de vocalisations que d'autres animaux à cause de leur statut de proie. Cependant les vocalisations augmentent autour de la parturition et on distingue alors deux types de bêlements dans la relation mère-jeune (Dwyer et al. 1998) :

- les bêlements bas : vocalisations calmes, émises avec la bouche fermée. Ils seraient impliqués dans l'établissement du lien mère-jeune
- les bêlements hauts : appels forts, émis avec la bouche ouverte. Ils seraient plutôt utilisés lors de stress.

En ce qui concerne leurs rôles, les vocalisations sont d'abord importantes dans la relation mère-jeune. Elles permettent la reconnaissance de la mère par le jeune. Cela a été montré notamment chez les ovins (Shillito Walser et al 1982), chez les porcins (Puppe et al. 2003) et chez les bovins (Barfield et al. 1994). Il faut 2 jours à l'agneau pour reconnaître la voix de sa mère (Sèbe et al. 2010) alors que des veaux de 3 à 5 jours montrent déjà une préférence pour celle-ci (Barfield et al. 1994). Des grognements typiques permettent aussi à la truie d'attirer les porcelets pour la tétée (Castren et al. 1989).

Il a aussi été montré chez le porc que les vocalisations interviennent en cas de douleur, notamment pour les porcelets qui émettent plus de vocalisations de hautes fréquences lors de la castration (Weary et al. 1998).

Les vocalisations du porcelet donnent également une information sur ses besoins. Par exemple un porcelet qui a faim va émettre des appels de plus hautes fréquences et plus longs (Weary et Fraser 1995). C'est aussi le cas pour un porcelet qui a froid (Weary et al. 1997).

Pour finir, on a pu montrer chez les bovins que les vocalisations sont un indicateur de stress notamment lors d'une contrainte et d'un marquage au fer (Watts et Stookey 1999).

II- Relations entre congénères

1- Comportement social des ruminants domestiques

1.1- Structure sociale

Beaucoup d'ongulés sont grégaires, c'est-à-dire qu'ils ont une tendance instinctive qui les pousse à se rassembler et à adopter un même comportement. Il a d'ailleurs été mis en évidence chez le mouton la présence d'une synchronisation des activités (nourriture, rumination, repos) qui n'est pas aléatoire (Rook et Penning 1991) et une forte attraction exercée par les autres membres du troupeau (Michelena et al. 2005a). Cet attrait pour les congénères a été montré chez de nombreuses espèces, notamment par des tests d'isolement social. Par exemple, chez les bovins, un isolement social entraîne un stress important visualisé par des mesures comportementales (agitation, vocalisations) et physiologiques (fréquence cardiaque, concentration plasmatique en cortisol) (Boissy et Le Neindre 1997). De même, chez les moutons, l'isolement social est suffisant pour induire un stress caractérisé par une augmentation de la concentration plasmatique en cortisol, le nombre de vocalisations, des piétinements et des marches en cercle (Guesdon et al. 2012).

Ce comportement rend difficile l'intégration d'un nouvel animal dans un groupe déjà formé, et quand deux groupes différents sont mis en contact, la fusion est longue (Winfield et al. 1981). Une expérience a par exemple montré qu'il fallait 3 semaines pour que deux groupes de moutons de même sexe, âge et race fusionnent. Si les groupes sont de races différentes la fusion s'opère alors rarement (Arnold et Pahl 1974).

Les ruminants domestiques sont souvent observés dans des groupes non mixtes en dehors de la saison sexuelle. Cela pourrait s'expliquer par une préférence des individus pour les membres du même sexe (Michelena et al. 2005a) mais aussi par une incompatibilité comportementale, puisque les mâles et les femelles présentent des niveaux d'activité et des palettes comportementales différentes ainsi que des dissemblances de morphologie et de développement (Bon et Campan 1996).

A l'intérieur d'un même troupeau, il peut y avoir formation de sous-groupes, et donc dispersion, mais cela dépend des espèces et des races. Par exemple, les Mérinos forment peu de sous-groupes, tandis que les Dorset Horn en forment beaucoup (Arnold et al. 1981).

1.2- *Hiérarchie sociale*

1.2.1- Associations préférentielles

Les animaux qui ont été élevés ensemble établissent des relations préférentielles. Elles se traduisent, chez les bovins notamment, par une moindre agressivité, une plus forte proportion d'interactions non agonistes, une association spatiale lors de l'alimentation ou du repos et une tolérance mutuelle lors de compétitions (Bouissou et Andrieu 1978).

Ces associations sont fréquentes et s'établissent dès le jeune âge. Il a été montré que, chez les veaux, elles se forment avant 3,5 ans (Raussi et al. 2010). De plus, ces relations sont d'autant plus fortes que les animaux ont été mis en contact jeunes. En effet, des génisses regroupées dès l'âge de 6 mois présentent plus d'affinité que si elles sont regroupées plus tard et moins que celles qui sont regroupées depuis la naissance (Bouissou et Andrieu 1978).

Elles s'établissent préférentiellement entre individus du même âge et du même sexe chez le mouton (Arnold et al. 1981) et les agneaux issus d'une même portée montrent des préférences marquées pour leur frère ou sœur (Kiełtyka-Kurc et Górecki 2015). Cependant, cela ne semble pas lié à la proximité génétique puisque, chez le veau, le même attachement est observé que les jumeaux soient monozygotes ou dizygotes (Ewbank 1967) ainsi que chez des jumeaux de races différentes (créés par transplantation embryonnaire) (Shillito Walser et al. 1981). C'est probablement la mère qui joue un rôle dans ces relations d'affinité, en freinant le développement de liens avec les congénères des autres portées, puisqu'elles diminuent une fois que les agneaux sont sevrés (Ligou et Porter 2004). Les jeunes sont alors proches dans le jeu, le pâturage, le repos. Cela présente un avantage en cas de conflit et cette relation peut durer plusieurs années.

Les associations les plus fortes sont retrouvées entre mâles de plus de 2 ans chez le mouton et s'accompagnent d'une tendance à éviter les vieilles femelles. Les femelles, elles, ont tendance à s'associer entre elles (Arnold et al. 1981).

1.2.2- Dominance

La dominance a d'abord été décrite comme un contexte agonistique où le comportement d'un individu consiste à menacer ou battre un autre individu qui reste passif ou tente de s'enfuir (Scott 1956). Elle peut aussi être définie par le fait que, pour chaque paire d'animaux, un individu peut inhiber le comportement de l'autre. L'ordre de dominance au sein d'un groupe est alors la somme de toutes ces relations d'inhibition (Beilharz et Zeeb 1982).

La hiérarchie s'établit lors de la puberté ou de l'introduction d'un nouvel animal au sein d'un groupe. Elle se fait très rapidement et peut avoir lieu sans combat et même sans contact physique entre les animaux. Ces relations sont ensuite très stables (Bouissou et al. 1974). L'expérience sociale joue un rôle lors de la création de ces relations puisque le nombre de combats diminue dès la 2^{ème} rencontre, tandis que la menace et les fuites augmentent (Bouissou et al. 1975). Ainsi, les animaux apprennent comment réagir au gré de leurs rencontres et cela donne lieu à des interactions moins violentes.

Différents facteurs entrent en ligne de compte pour l'établissement de la dominance chez le mouton : l'âge, la corpulence, le poids et la taille des cornes (Górecki Marcin et Dziwińska 2014). Chez les bovins on observe une dominance matriarcale : les mères et les grand-mères dominant leur progéniture (Stricklin 1983).

Cette hiérarchie était surtout utilisée pour la reproduction. Les mâles dominants écartaient les dominés des femelles en chaleur mais cela n'est plus applicable aux conditions actuelles d'élevage. Elle sert également pour l'accès au confort chez le mouton. Par exemple, en cas de forte chaleur, il y a corrélation positive entre les animaux dominants et ceux qui passent le plus de temps à l'ombre (Sherwin et Johnson 1987). De même, les individus dominants ont plus accès aux endroits agréables pour se reposer (Górecki Marcin et Dziwińska 2014).

Plus globalement, les relations hiérarchiques qui s'instaurent au sein d'un groupe permettent, à l'équilibre, de diminuer le niveau global d'agression.

Chez le mouton il est difficile de déterminer une structure de dominance à cause de la faible fréquence d'interactions agonistiques observées. Pour l'apprécier on peut néanmoins utiliser la compétition pour la nourriture après une période de privation. Le comportement de blocage est alors le premier indicateur de dominance (Erhard et al. 2004).

1.2.3- Hiérarchie de guidage

Les animaux sociaux ont des « leaders » qui répondent plus rapidement à un stimulus extérieur que les autres et influencent le comportement du troupeau. Il n'y a pas un seul mouton qui guide mais plusieurs, qui sont toujours dans le groupe de tête (Squires et Daws 1975). Une définition proposée est qu'un « leader » est un individu qui est constamment celui qui initie les mouvements de groupes spontanés, longue distance, vers un nouveau site de nourriture (Dumont et al. 2005).

Le « leadership » était historiquement considéré comme une attitude passive, car positivement corrélé avec le temps passé seul et négativement avec la fréquence à rejoindre d'autres moutons (Arnold 1977). Mais on a désormais des preuves qu'un individu est capable de recruter intentionnellement d'autres individus (comportement actif). En effet, chez le mouton, on peut remarquer une augmentation de l'activité des individus 30 minutes avant un départ comme une augmentation des mouvements de tête, des piétinements, etc. Ces changements d'attitudes permettent de prédire le nombre de participants au mouvement (Ramseyer et al. 2009).

On a également cherché un rapport entre le « leadership » et la dominance. Une étude sur des moutons a montré une forte corrélation entre la position dans le mouvement du troupeau et la dominance sociale (Squires et Daws 1975). Cependant, d'autres études ont suggéré qu'il n'était pas nécessaire d'avoir un statut spécial comme celui de dominant pour assumer le rôle de « leader » (Dumont et al. 2005) et que chez les espèces grégaires, comme le mouton, n'importe quel individu s'éloignant du groupe peut entraîner un mouvement collectif (Pillot et al. 2010).

D'autres facteurs entrent en compte dans le nombre de participants à un mouvement comme la distribution spatiale et les relations d'affinités de l'initiateur du mouvement (Ramseyer et al. 2009).

2- *Intérêt pour l'apprentissage et usage pour la conduite d'élevage*

Les liens d'affinités permettent une baisse de l'agressivité et de ses conséquences sur les animaux dominés, ainsi qu'une augmentation de la tolérance dans les situations de compétition. Un renforcement de ces liens en aménageant la conduite de troupeau permet donc l'adaptation de l'animal aux conditions d'élevage à moindre coût (Boissy et al. 2001).

De plus, on a pu constater que les interactions entre individus dépendent du mode d'élevage : les vaches en stabulation présentent majoritairement des interactions agonistiques tandis que les vaches au pâturage montrent plus de comportements non agonistiques (Bouissou et Boissy 2005). Il est donc important d'agir sur les conditions d'élevage pour favoriser le bien-être animal.

2.1- *Intérêt des relations sociales*

2.1.1- Tolérance de fortes densités

On a pu remarquer que l'augmentation des réactions agonistiques est corrélée positivement à la baisse de l'espace disponible (Kondo et al. 1989). Cela peut s'expliquer par le fait que les phénomènes de dominance ne peuvent alors plus jouer leur rôle. Or, certains systèmes d'élevage intensifs imposent aux animaux de fortes densités qui ne leur permettent pas de garder suffisamment de distance entre eux, ce qui est donc susceptible de constituer une entrave au bien-être. Dans les groupes de très grandes tailles (« feedlots » aux États-Unis et en Australie par exemple) les animaux peuvent avoir des problèmes pour mémoriser l'identité de leurs congénères et cela empêche la hiérarchie de dominance de se mettre en place. Il y a par conséquent une augmentation des agressions (Bouissou et Boissy 2005).

Chez les bovins la qualité de vie des dominés peut être affectée car ils ne peuvent plus se tenir à l'écart des dominants : on peut alors observer un état de stress permanent chez ces animaux. De plus, lors de compétition forte, il y a corrélation entre le temps d'alimentation et le rang social qui entraîne une réduction du temps d'alimentation des animaux dominés. Ces derniers ont alors une réduction de leur croissance et de leur productivité (Bouissou et Boissy 2005).

Les fortes densités causent également des troubles du comportement puisque, pour les génisses, l'augmentation de la densité entraîne l'augmentation du nombre de comportements anormaux, comme la succion mutuelle, qui peuvent entraîner des problèmes d'ordre sanitaire (Bouissou et Boissy 2005).

Chez le mouton l'augmentation de la taille du groupe modifie également le comportement : on observe une baisse de la synchronisation des activités de repos et d'alimentation (Jørgensen et al. 2009).

Il est possible de contrer cet effet négatif de la surdensité en adaptant les conditions d'élevage. Entre autres, des séparations au niveau de la tête au moment de l'alimentation réduisent l'effet négatif de la dominance, et la vache dominée voit alors augmenter son temps d'alimentation (Bouissou et Boissy 2005). De même l'élevage en grands groupes de moutons ne pose pas de problème tant qu'ils peuvent tous avoir accès à la nourriture et à un coin de repos confortable (Jørgensen 2010).

On peut également utiliser les relations d'affinité pour obtenir une cohésion du groupe et une augmentation de la tolérance dans les situations de conflits (Boissy et al. 2001). Par exemple une génisse ne parvient à s'alimenter à proximité de dominantes que s'il existe de fortes relations d'affinités entre elles (Boissy et al. 2001). Semblablement, les jeunes bovins en engraissement supportent mieux les fortes densités quand ils ont des liens d'affinité.

De façon générale, il est important de favoriser l'accès à différents partenaires dans le jeune âge pour développer le répertoire comportemental, mais aussi de constituer et maintenir un « noyau social » pour réduire les interactions agressives et éviter les écarts de quantité ingérée et de production à l'intérieur d'un lot (Boissy et al. 2001).

2.1.2- Modulation de l'activité des animaux

Les relations d'affinité participent à l'adaptation de l'animal à son milieu car ses partenaires sociaux influencent sa réponse aux éléments qui l'entourent (Boissy et al. 2001).

a) Choix du lieu de pâture

On a pu remarquer que le lieu de pâture et le choix de la nourriture sont affectés par la distance entre les congénères et un lieu de nourriture attractive (Dumont et Boissy 2000).

Cela peut s'expliquer, premièrement, par le comportement social général des espèces grégaires qui influence le choix d'une parcelle pour pâturer. Les moutons ont une préférence pour les plus grandes parcelles et cela s'explique en grande partie par la motivation à rester en groupes (Sibbald et al. 2008). De même, dans des environnements hétérogènes, si les parcelles de végétation sont éparpillées, la motivation sociale entre en conflit avec celle de se nourrir. Les moutons préfèrent alors rester en groupe que de se déplacer seuls vers les parcelles de nourriture (Sibbald et Hooper 2004). On a également observé que l'augmentation de la fragmentation de la nourriture favorite peut augmenter la proportion de temps passé à se nourrir de végétation moins appréciée car la pression sociale garde les moutons groupés (Dumont et Boissy 2000).

Les relations d'affinité peuvent aussi influencer le lieu de pâture. En effet, en fonction de la cohésion qui existe entre les individus, ceux-ci vont tenir compte soit de leurs préférences alimentaires, soit de leurs affinités. Ainsi pour un groupe ayant une forte cohésion, les individus vont rester groupés malgré leurs préférences individuelles contrairement à un groupe nouvellement formé où les moutons vont se séparer selon leurs préférences (Scott et al 1995). De la même façon, un mouton seul accepte de quitter le groupe pour aller vers un site de nourriture préférentielle uniquement s'il est accompagné par un ou plusieurs congénères (Dumont et Boissy 2000), et ce d'autant plus qu'ils sont liés par des relations d'affinité (Boissy et Dumont 2002).

Enfin, le lieu de pâture est influencé par les expériences de l'animal durant son jeune âge. Ainsi, des bovins adultes pâturent sur les mêmes zones que celles qu'ils exploitaient quand ils étaient jeunes avec leur mère. Cependant, les congénères peuvent également influencer son lieu de vie et ainsi atténuer l'influence maternelle (Howery et al. 1998) .

Ces dynamiques de pâturage sont importantes à comprendre pour connaître la distribution des animaux qui broutent et assurer la durabilité des pâtures hétérogènes (Dumont et al. 2002).

b) Comportement alimentaire

Les relations d'affinité influencent également le comportement alimentaire. En effet l'apprentissage par l'observation est la base pour la préférence et l'évitement alimentaire. L'olfaction, la vision et l'audition jouent un rôle dans l'apprentissage de ce comportement, mais aucun de ces sens n'est indispensable puisqu'ils peuvent se substituer l'un à l'autre (Chapple et al. 1987).

La préférence alimentaire est d'abord transmise au jeune par la mère qui est son premier modèle (Dumont et Boissy 1999) comme nous le verrons dans le III.2.3.

Cette transmission se poursuit par les interactions avec les congénères dont l'influence dépend des liens d'affinités existants. Par exemple des vaches qui sont naïves par rapport à une plante mangent moins de celle-ci quand elles sont seules que quand elles sont avec des vaches habituées à la manger. De plus, des vaches qui ont été conditionnées pour avoir une aversion pour cette plante augmentent progressivement leur consommation de celle-ci quand elles sont en présence de vaches habituées (Ralphs et al. 1994). La même chose a été montrée chez le mouton, mais on a pu voir que l'augmentation de la consommation de la plante aversive, au contact de congénères la mangeant, est lente lorsqu'une nourriture alternative est proposée alors qu'elle est rapide s'il n'y a rien d'autre (Thorhallsdottir et al. 1990a).

Plus l'animal est jeune, plus il est influençable. Des agneaux de 6 semaines sont plus influencés par leur mère dans le choix de leur nourriture que des agneaux de 12 semaines (Mirza et Provenza 1990). De même, une expérience d'aversion pour un aliment a montré que les agneaux sont plus affectés par les influences sociales que les brebis adultes (Thorhallsdottir et al. 1990a).

La transmission sociale des préférences alimentaires est importante car elle permet aux jeunes animaux, ou aux animaux nouvellement introduits dans un milieu, d'exploiter efficacement ce milieu qu'ils découvrent (Dumont et Boissy 1999). Elle peut également se révéler utile en gestion d'élevage puisque quelques individus entraînés à éviter les plantes toxiques (rhododendron, redoul, if, etc) pourraient le transmettre à tout le troupeau.

c) Autres activités

Ces relations d'affinité facilitent également l'apprentissage de nouveaux comportements. Par exemple, des génisses observant une congénère utilisant un dispositif pour obtenir de la nourriture s'intéressent plus à l'objet en question et apprennent plus facilement la tâche que des génisses sans démonstration (Veissier 1993).

Elles peuvent aussi faciliter la manipulation des animaux : la vue d'une photo d'un individu familier, chez un mouton soumis à un isolement social, baisse les indices des stress comportementaux (activité, vocalisations) et physiologiques (fréquence cardiaque, concentrations en cortisol et adrénaline) (da Costa et al. 2004). Cela permet donc à l'animal de répondre correctement et plus rapidement à un stimulus de l'environnement (Boissy et Le Neindre 1990; Grignard et al. 2000). Cette observation peut trouver une application pour réduire le stress et donc améliorer le bien-être animal et la productivité en adaptant les pratiques d'élevage.

Cela a également des aspects négatifs puisque les génisses sont capables de percevoir le stress chez une congénère et d'être par conséquent plus craintives. Cela est en partie transmis par des signaux olfactifs dans les urines (Boissy et al. 1998).

2.2- *Prise en compte des relations sociales dans la conduite d'élevage*

Une conduite plus respectueuse des besoins sociaux et une action sur les périodes de transitions sociales permettent une meilleure adaptation des animaux et une amélioration du bien-être (Boissy et al. 2001).

2.2.1- Conduite d'élevage et établissement des relations entre congénères

Le mode d'élevage influence l'établissement de relations entre congénères. En effet, on a vu précédemment que ces relations s'établissaient plutôt entre jeunes de même portée et que cette préférence était influencée par la mère.

En élevage, les jeunes sont souvent séparés de leur mère à un âge précoce pour être élevés avec des congénères de même âge et même sexe (sevrage). Cela cause un appauvrissement des expériences sociales et peut entraîner une altération des comportements social et sexuel à l'âge adulte.

Par exemple, les bovins séparés de leur mère à la naissance présentent une plus grande agressivité lorsqu'ils sont adultes (Le Neindre et Sourd 1984). Chez les ovins, le manque d'exposition des béliers à des individus femelles pendant le développement précoce peut inhiber l'expression d'un comportement sexuel (Price et al. 1994), alors qu'une expérience hétérosexuelle avant la puberté assure le développement d'une activité sexuelle efficace dès le 1^{er} rapport (Casteilla et al. 1987). Chez les béliers ne montrant pas d'intérêt pour les femelles en œstrus, une orientation de leur comportement sexuel vers les mâles a été décrite (Zenchak et al. 1981) qui entraîne une baisse de l'efficacité sexuelle (Price et al. 1994). Par ailleurs, plus les jeunes mâles sont séparés tôt de leur mère, plus les jeux sexuels sont exacerbés (Orgeur et Signoret 1984). Cela n'entraîne cependant pas de conséquences sur leur libido si des contacts hétérosexuels sont possibles pendant la phase pré-pubère (Orgeur et al. 1984). La présence de femelles pendant le jeune âge favorise donc l'éveil des jeunes mâles vers des partenaires de l'autre sexe.

L'impossibilité d'établir des relations d'affinité peut être néfaste pour le bien-être animal. Par exemple, des réallotements successifs induisent un état de stress chronique qui a pour conséquence une hyperréactivité à la nouveauté chez les veaux (Boissy et al. 2001). Chez les broutards mélangés au début de la période de production pour obtenir des lots homogènes, on a remarqué une augmentation des réactions agonistiques, une baisse de la synchronisation des activités ainsi que l'installation d'un stress chronique (augmentation de l'activité des tyrosine-hydroxylases et de la synthèse de catécholamines) sans pour autant obtenir de réelle homogénéité des carcasses entre les différents groupes (Mounier et al. 2005).

Les réallotements peuvent également avoir des conséquences en termes de production puisque, chez la vache laitière, ils entraînent une baisse de production de lait transitoire dans les jours qui suivent (Hasegawa et al. 1997).

L'isolement social entraîne, quant à lui, une augmentation de réactivité face à la nouveauté ainsi que des comportements oraux non nutritifs (Veissier et al. 1997). On a vu précédemment que, même à l'âge adulte, une séparation des congénères entraîne un stress important. Les éleveurs peuvent alors être exposés à un accident lorsqu'ils tentent de séparer un individu de son groupe (Bouissou et Boissy 2005).

Il est donc nécessaire de prendre en considération le mode de conduite du groupe dans le jeune âge pour faciliter l'intégration des animaux aux conditions d'élevage ultérieures (Boissy et al. 2001).

2.2.2- Le sevrage, une période clef

La relation préférentielle mère-jeune s'estompe avec le temps mais peut se maintenir même quand le jeune cesse de téter (Rowell 1991). Par exemple un veau conserve une relation privilégiée avec sa mère, s'il est laissé avec elle, même lorsqu'elle a un nouveau veau (Veissier et al. 1990).

Le sevrage tardif entraîne un bouleversement du mode de vie, que ce soit au niveau environnemental ou au niveau social (rupture du lien mère-jeune, réallotement avec des congénères souvent étrangers, changement d'élevage,...) (Boissy et al. 2001). Cela suscite des fortes réactions de stress. Il est cependant possible de réduire ce stress : ainsi, si les agneaux sont totalement séparés de leurs mères ils bêlent moins que si les échanges visuels et auditifs restent possibles (Orgeur et al. 1999). Contrairement à ce que l'on pourrait penser en termes de bien-être animal, le sevrage brutal ne présente pas de désavantage par rapport à un sevrage progressif avec séparation journalière (Orgeur et al. 1998).

Le sevrage provoque une réorganisation des relations sociales avec un resserrement des liens entre jeunes partenaires au sevrage. Par exemple, des jumeaux voient une augmentation de leurs contacts (Shillito Walser et Williams 1986) et passent plus de temps ensemble par rapport au temps passé avec leur mère (Shillito walser et al. 1983) . La distance entre les animaux sevrés diminue, il y a synchronisation de leurs activités et augmentation de la fréquence des interactions non agressives (Veissier et Le Neindre 1989).

Il y a donc une inversion des préférences sociales aux dépens de la mère, et l'expérience sociale est prépondérante. Il faut un environnement social adéquat pour que de nouveaux liens sociaux puissent compenser la perte du partenaire privilégié (Boissy et al. 2001).

Une même plasticité comportementale s'applique à l'homme (Boivin et al. 1992). Cela peut donc constituer une période intéressante pour permettre une meilleure familiarisation des animaux.

Il y a également un changement de réactivité émotionnelle chez les jeunes ruminants sevrés :

- Immédiatement après le sevrage, les veaux réagissent plus à la contention en cage et à un événement anxigène que les veaux sevrés depuis plus d'un mois (Veissier et al. 1989).
- Ils apprennent plus vite à parcourir un trajet récompensé dans un labyrinthe.

La réactivité des animaux ainsi que la capacité d'apprentissage sont alors transitoirement augmentées (Veissier et al. 1989).

Autour de la période de sevrage, les animaux sont plus modulables, c'est donc un moyen pour l'éleveur de préparer ses animaux aux conditions auxquelles ils seront soumis ultérieurement (Boissy et al. 2001).

III- Relation mère-jeune

La capacité à élever les jeunes est l'élément primordial pour le succès reproductif chez les animaux. En effet l'énergie nécessaire à la lactation et aux soins du jeune représente un investissement très important. De plus un comportement maternel adapté est indispensable pour la survie du nouveau-né car la mère est la principale source de nourriture au début de sa vie (Poindron et al. 2007).

Tous les mammifères ne naissent pas avec le même degré de maturité, le comportement de la mère doit donc être adapté au degré de développement de son petit à la naissance (Mora-Medina et al. 2016; Poindron et al. 2007). Les moutons, comme une majorité d'ongulés, sont une espèce précoce, c'est à dire qu'ils ont une petite portée de jeunes complètement développés, qui sont capables de suivre leur mère très peu de temps après leur naissance et qui tètent dans l'heure (Nowak et al. 2000). Chez ces espèces précoces, la mère établit généralement une relation exclusive avec sa progéniture : elle s'occupe uniquement d'elle en rejetant les autres jeunes.

1- Développement du comportement maternel

1.1- Activation du comportement maternel et période sensible

Chez les ovins, l'activation de la motivation maternelle est totalement contrôlée par les événements physiologiques qui accompagnent la parturition. Il y a donc une synchronie entre la naissance du nouveau-né et l'état de réceptivité maternelle maximal (Poindron et al. 2007).

Deux facteurs principaux agissent en synergie pour permettre la manifestation du comportement maternel : un facteur hormonal, l'œstradiol et un facteur physique, la stimulation cervico-vaginale (SVC) provoquée par l'expulsion du fœtus (Poindron et al. 2007).

Il a été montré que la SVC induit rapidement le déclenchement du léchage et l'acceptation à la mamelle de l'agneau. Elle influence également l'attraction pour le liquide amniotique à la parturition et réduit les comportements agressifs (Poindron et al. 1988). Ainsi des brebis privées de stimulation génitale par une péridurale, présentent un comportement maternel perturbé. De même, si on procède à une SVC chez une brebis post-partum, cela permet la formation d'un nouveau lien avec un agneau étranger, alors qu'elle a déjà établi une relation sélective avec son propre agneau (Poindron et al. 1988).

L'expulsion du fœtus permet la libération d'ocytocine périphérique ce qui permet de renforcer les contractions et de libérer de l'ocytocine au niveau cérébral. On peut ainsi voir une augmentation de la concentration plasmatique en ocytocine au moment de la parturition (figure 4). Or, l'ocytocine induit le comportement maternel comme le léchage et le toilettage des agneaux (Mora-Medina et al. 2016). Elle serait également impliquée dans la capacité à reconnaître un individu rencontré précédemment (Winslow et Insel 2004), et cette capacité est essentielle dans l'établissement de liens sociaux durables comme nous le verrons plus tard (III-1.2).

La sécrétion d'œstradiol par le placenta augmente chez la brebis en fin de gestation jusqu'à être maximale dans les dernières 24h comme on peut le voir sur la figure 4 (Poindron et al. 2007). L'action de l'œstradiol dépend de l'expérience maternelle précédente (Poindron et al. 1988).

Ces deux hormones prises séparément sont peu efficaces comme l'ont montré les expériences de Kendrick et Keverne (1991). En effet après un traitement de 48h d'œstrogènes sur des brebis ayant subi une ovariectomie, aucun comportement maternel n'a été observé. Lorsqu'on y ajoute 5min de SVC mécanique, les multipares montrent des réponses maternelles positives (bêlements bas, léchage,...) et une réduction de l'agressivité envers les agneaux présentés. Les nullipares, elles, ne montrent qu'une baisse de l'agressivité. De même une SVC non précédée d'œstrogènes n'induit pas de comportement maternel.

On peut expliquer cette synergie par le fait que la sécrétion d'œstradiol prépare le système nerveux à répondre de manière optimale à la SVC, entre autres en facilitant la synthèse intracérébrale d'ocytocine et de ses récepteurs (Kendrick 2000).

D'autres paramètres physiologiques participent à l'activation du comportement maternel comme la baisse de concentration périphérique en progestérone (figure 4) ou les opiacés qui facilitent la SVC (Kendrick 2000).

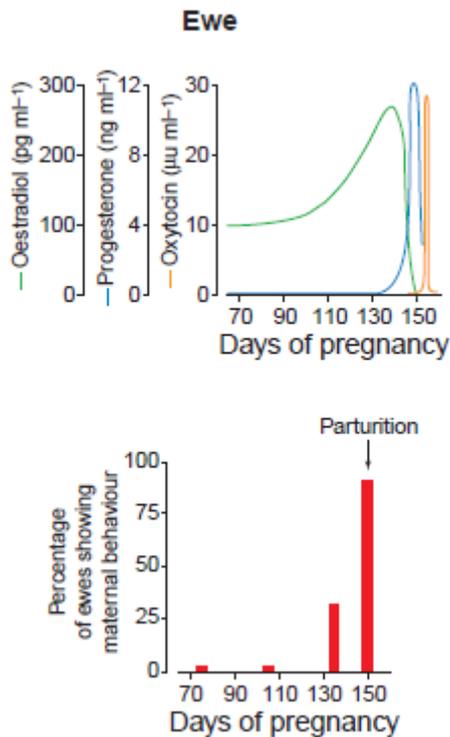


Figure 4: Evolution des concentrations plasmatiques de différentes hormones autour de la parturition et les réponses maternelles associées (Nowak et al. 2000)

Le maintien de la motivation maternelle pour les agneaux va ensuite dépendre de la possibilité ou non de la mère d'interagir avec son nouveau-né. Si on empêche la brebis d'avoir des contacts avec son agneau immédiatement après sa naissance, la motivation maternelle décroît très rapidement. En effet, 24h après la parturition, plus de 3/4 des mères séparées de leurs agneaux ne sont plus capables de présenter un comportement maternel quand on les remet en présence de leurs jeunes (Poindron et al. 2007). On parle alors de période sensible parce que les effets de la séparation sont moins marqués si elle plus tardive (Keller et al. 2005).

Cependant, on observe tout de même une perte du comportement maternel si la durée de la séparation dure 36h ou 48h, même chez des brebis qui ont été en contact avec leur jeune pendant les quatre premières heures (Keller et al. 2003).

Donc l'expérience acquise par la mère en interagissant avec son nouveau-né pendant ces premières heures est indispensable pour la prolongation dans le temps du comportement maternel (Poindron et al. 2007).

1.2- Etablissement d'un lien mère-jeune et sélectivité maternelle

Chez certains animaux, comme le mouton, les parents favorisent la reconnaissance de leur progéniture pour assurer leur survie, cela s'appelle la sélectivité maternelle (Mora-Medina et al. 2016).

A la parturition, les brebis ont tendance à s'isoler du troupeau et cela est bénéfique pour l'établissement du lien mère-jeune (Val-Laillet et Nowak 2006). Cela facilite la reconnaissance mutuelle et l'accès rapide à la mamelle. Or la reconnaissance entre une brebis et son agneau est un élément clef de la survie de l'agneau (Mora-Medina et al. 2016).

La période sensible pour l'établissement d'un lien mère-jeune se situe dans les quatre premières heures après la parturition. Après ces quatre heures (ou moins), la mère devient maternellement sélective : elle n'accepte que son propre agneau à la tétée et rejette les agneaux étrangers (Ramirez Martinez et al. 2011). Cette période sensible représente le passage d'un contrôle de type neuroendocrinien à un contrôle neurosensoriel. C'est une phase de réceptivité particulière aux informations sensorielles venant du nouveau-né (Poindron et al. 2007). L'agneau, quant à lui, développe une préférence pour sa mère en moins d'un jour (Nowak et al. 1987). Celle-ci est régulée par l'acceptation de sa mère et le rejet des autres brebis (Terrazas et al. 2002).

On observe, de façon générale, que l'intérêt de la brebis pour son agneau est plus fort immédiatement après la parturition et décline avec l'âge du jeune alors que c'est le contraire pour l'agneau (Maldonado et al. 2015).

L'établissement d'un lien mère-jeune et la sélectivité maternelle reposent sur l'utilisation des différents sens, dont nous allons maintenant examiner les rôles respectifs.

1.2.1 - Rôle de l'olfaction

Comme nous avons pu le voir dans la partie I.1.2, l'olfaction joue un rôle important dans plusieurs aspects de la vie des animaux (attraction sexuelle, orientation,...) et notamment dans l'établissement du lien mère-jeune.

a) Attraction pour le liquide amniotique

Le premier facteur qui implique l'utilisation de l'odorat est l'attraction pour le liquide amniotique. Chez le mouton le liquide amniotique est très attractif pour les brebis dans une courte période autour de la parturition. En effet immédiatement après la parturition, les brebis deviennent fortement attirées par celui-ci et cette attraction persiste jusqu'à 4h (Lévy et Poindron 1987). Cela semble être reliée majoritairement à des informations olfactives puisque les brebis auxquelles on a retiré l'odorat avec du sulfate de zinc ne montrent pas d'attraction pour le liquide amniotique (Lévy et al. 1983). Chez des femelles primipares on observera même un rejet de l'agneau si le liquide amniotique a été retiré par lavage (Lévy et Poindron 1987). Cela est moins marqué mais il reste important chez les brebis multipares pour l'établissement de la réponse maternelle (Poindron et al. 2010).

D'autre part, une mère peut accepter un agneau étranger dans les 4h après la parturition s'il est imprégné de liquide amniotique, ce qui montre que ce n'est pas l'origine qui compte mais le fait qu'il contienne des substances chimiques attractives (Poindron et al. 1980). Cependant 30% des mères sont capables d'être sélectives dès que le nouveau-né est expulsé, indiquant que le liquide amniotique contiendrait aussi des informations olfactives individuelles (Keller et al. 2003).

Cet attrait olfactif facilite le début des contacts avec le nouveau-né, son léchage et son acceptation (Poindron et al. 2007).

b) Reconnaissance spécifique entre la mère et le jeune.

La communication chimique est particulièrement importante dans le lien mère-jeune et, chez de nombreux mammifères, on observe que la mère répond à l'odeur de son nouveau-né (Mora-Medina et al. 2016). En effet après la naissance, il y a une augmentation du nombre de cellules mitrales (cellules principales des bulbes olfactifs) qui répondent à l'odeur de l'agneau (Kendrick et al. 1992).

Ainsi la période sensible représente une phase d'apprentissage olfactive pour la brebis qui mémorise la signature de son agneau en 60 à 120 minutes. La mère acceptera ou non d'allaiter son petit en fonction de la reconnaissance de cette odeur (Poindron et al. 2007). Cette signature olfactive semble provenir du pelage de l'agneau et plus spécifiquement de la région anale qui est une zone particulièrement attractive puisque la mère la lèche plus qu'aucune autre partie du corps (Vázquez et al. 2015).

Une étude chez le mouton a montré que ce sont les bulbes olfactifs, et non l'organe voméro-nasal, qui sont impliqués dans l'établissement du comportement maternel. En effet lorsque le nerf voméro-nasal est sectionné avant la parturition cela ne perturbe pas le comportement maternel, tandis qu'une anosmie (destruction de la muqueuse nasale par du sulfate de zinc) entraîne une perturbation du comportement maternel chez les primipares. L'anosmie empêche également la sélectivité chez toutes les brebis (Lévy et al. 1995).

On a vu précédemment que les brebis sont capables de reconnaître leur propre agneau et de rejeter un agneau étranger dans les 4h post-partum. Cependant, chez le mouton on a montré que l'olfaction n'est plus efficace à plus de 0,25m (Alexander 1978). La mère utilise alors des indices acoustiques ou visuels pour reconnaître ses agneaux. Ainsi, des mères anosmiques sont incapables de différencier leur agneau d'un étranger à proximité mais peuvent le faire à distance en utilisant la vue et l'audition (Ferreira et al. 2000).

Pour l'agneau, l'odorat ne semble pas important pour reconnaître sa mère dans les 24h suivant sa naissance. En effet, un agneau privé de son odorat par anesthésie local des narines est toujours capable de différencier sa mère d'une autre brebis (Nowak 1991).

1.2.2- Rôle de la vision

Nous avons pu voir dans la partie I.1.1 que les moutons sont capables de distinguer les faces d'un homme et d'un mouton, de moutons de deux races différentes, et d'un mâle et d'une femelle de même race (Kendrick et al. 1995). Kendrick et al (1996) ont également montré qu'une brebis est capable de faire la discrimination entre une photo de son agneau et d'un agneau étranger trois semaines après la naissance.

La reconnaissance visuelle joue plus particulièrement un rôle à distance. En effet, quand une brebis est trop éloignée pour utiliser des indices olfactifs (séparation pas une barrière), elle passe tout de même plus de temps près de son agneau dans un test de choix que près d'un agneau étranger : cela pourrait impliquer qu'elle utilise des indices visuels ou acoustiques. Ce comportement est présent dès 8h post-partum (Terrazas et al. 1999).

L'utilisation de la vision a été étudiée par Shillito Walser (1978) qui a montré que lorsque les agneaux sont cachés derrière un voile, seules 50 % des brebis parviennent à retrouver leur portée dans un test de choix avec trois portées à 16m de distance. Or 100% des brebis faisaient le bon choix quand ce voile était absent.

L'expérience maternelle joue un rôle dans la reconnaissance visuelle puisqu'une brebis multipare montre une préférence pour son agneau dans un test de choix dès 6h post-partum tandis que pour une primipare il faut 24h de contact mère-jeune pour qu'une préférence soit visible dans le même test (Keller et al. 2003). De même, les conditions environnementales ont leur importance car, dans un test de choix à distance, 87% de brebis élevées en extérieur (1 brebis/500m², mélange de primipares et multipares) reconnaissent leur agneau, contre 64% pour des brebis élevées en intérieur (1 brebis/2m², uniquement des multipares). Cela peut s'expliquer par la limitation de la possibilité de s'isoler à la parturition et les désordres causés par les hautes densités qui peuvent influencer l'établissement du lien mère-jeune. On peut aussi penser qu'en conditions intensives, les animaux n'ont pas besoin d'utiliser la reconnaissance à distance et développent donc plus la reconnaissance olfactive que la reconnaissance visuelle ou auditive (Poindron et Schmidt 1985).

Chez l'agneau, la vision est bien développée dès une semaine et les nouveau-nés sont capables de reconnaître leur mère uniquement grâce à des indices visuels (Alexander et Shillito Walser 1978). Au début, les agneaux s'orientent vers leur mère en se basant sur des indices qui ne sont pas forcément individuels, mais, au fur et à mesure, ils comptent sur une représentation plus complète et individuelle de leur mère (Terrazas et al. 2002). Ainsi les agneaux sont capables de reconnaître leur mère à distance dès 3 jours d'âge (Nowak 1991). L'environnement joue également un rôle pour l'agneau dans la reconnaissance à distance étant donné que 95% des agneaux élevés en plein air reconnaissent leur mère dans un test de choix contre 72% des agneaux élevés à l'intérieur. Les hypothèses explicatives sont les mêmes que celles évoquées plus haut pour les brebis (Poindron et Schmidt 1985).

1.2.3- Rôle de l'ouïe

Comme nous avons pu le voir dans la partie I.2.3, les vocalisations sont importantes dans la relation mère-jeune. Il a été montré que, chez les ruminants domestiques, la communication vocale entre la mère et le jeune permet des soins préférentiels et régule précocement cette relation (Mora-Medina et al. 2016). En effet la mère et le nouveau-né montrent un pic d'activité vocale dans les 3h suivant la naissance (Sèbe et al. 2007). Les brebis commencent à vocaliser 3h avant la parturition, en utilisant surtout des bêlements hauts, mais le pic d'activité vocale se situe dans les 3h qui suivent la naissance et se compose en majorité de bêlements bas (Sèbe et al. 2007). Il est communément accepté que les bêlements bas sont une expression du comportement maternel et ont un effet apaisant sur les agneaux (Sèbe et al. 2007). Les nombreux bêlements bas émis après la naissance serviraient à orienter le nouveau-né vers la mère et à fournir des indices pour la reconnaissance future (Mora-Medina et al. 2016).

La brebis est capable de faire la différence entre son agneau et un agneau étranger en se basant uniquement sur des indices vocaux seulement 24h après la mise-bas. L'agneau, quant à lui, peut faire de même avec sa mère à partir de 48h post mise-bas (Sèbe et al. 2007).

2- *Impact sur le jeune*

2.1- Attachement du jeune à sa mère

Comme nous l'avons vu précédemment, l'agneau est capable de reconnaître sa mère et cela lui permet d'établir une relation privilégiée avec elle, ce dès 12-24h après la naissance (III-1.2).

Les soins que la brebis va apporter au nouveau-né vont stimuler la préférence de ce dernier pour sa mère. Par exemple le contact thermo-tactile et la tétée agissent comme renforcements positifs pour l'agneau (Poindron et al. 2007). Ainsi, des agneaux privés de tétée dans les heures qui suivent la naissance, n'expriment pas de préférence pour leur mère à un jour (Nowak et al. 1997). Cependant, si on substitue la tétée par une ingestion de colostrum on observe la mise en place d'une relation mère-jeune (Nowak et al. 2001). Les composants du colostrum semblent donc essentiels pour l'établissement du lien préférentiel avec la mère. Toutefois, la simple succion, même sans composante nutritives, est aussi renforçatrice (Val-Laillet et al. 2006).

La capacité de l'agneau à reconnaître sa mère 12h après la naissance est très importante car elle est liée positivement à sa survie en période néonatale (Poindron et al. 2007).

2.2- Comportement maternel et survie du jeune

La période néonatale est l'étape la plus critique pour les mammifères et il est très difficile pour un nouveau-né de survivre sans les soins apportés par sa mère, en l'absence d'intervention humaine (Nowak et al. 2000).

Les premières fonctions de la mère sont de donner un abri, une source d'alimentation et une protection immunologique au nouveau-né. Dans certains cas elle doit aussi le protéger contre les prédateurs et les congénères (Nowak et Poindron 2006; Nowak et al. 2000). Il est ainsi important que le lien mère-jeune se développe le plus vite possible.

Chez les moutons cela commence par la tendance des brebis à s'éloigner du troupeau au moment de la parturition. En effet, même dans des conditions de production intensives, les brebis vont choisir de s'isoler si elles en ont la possibilité. Dans des conditions extensives le phénomène d'isolement est facilité, même si on ne peut pas clairement savoir si la brebis a choisi de s'isoler ou si le troupeau l'a mise à l'écart (Nowak et Poindron 2006). Cet isolement favorise l'établissement du lien mère-jeune comme nous l'avons vu précédemment (III.1.2) et protège l'agneau des nuisances dues aux congénères (Nowak et al. 2000).

Un des comportements les plus importants de la mère est le toilettage du jeune. Cela semble être initié par l'attraction exercée par le liquide amniotique, et commence avec l'ingestion des enveloppes fœtales puis continue par un léchage du corps de l'agneau. Il débute par la tête, probablement car l'agneau pourrait suffoquer à cause des enveloppes fœtales, puis s'étend sur tout le corps avec une insistance particulière sur la région anale comme nous l'avons vu précédemment (III-1.2.1.b) (Mora-Medina et al. 2016). Ce comportement permet la stimulation de la respiration et du tonus musculaire, la réduction des pertes de chaleur grâce au séchage, le retrait des odeurs de naissance qui pourrait attirer les prédateurs, l'apprentissage de l'odeur de l'agneau par la mère et ainsi la création d'un lien mère-jeune (Alexander 1988).

La tétée est indispensable pour le nouveau-né puisqu'elle permet l'ingestion du colostrum qui est une source d'énergie, mais aussi d'immunoglobulines qui vont permettre une immunité passive (Mora-Medina et al. 2016). Le comportement de tétée est induit principalement par des informations thermo-tactiles : les agneaux répondent préférentiellement à la chaleur, la douceur et des surfaces non laineuses. En complément, la cire produite par les glandes inguinales et les enveloppes fœtales agissent en combinaison avec les stimulations tactiles pour activer la tétée. De plus quand l'agneau s'approche des mamelles, la brebis adopte une posture facilitant la tétée : le dos voûté et les postérieurs écartés (Nowak et al. 2000).

Il a été montré que le comportement maternel était directement relié à la survie de l'agneau. En effet, une étude de O'connor et al. (1985) réalisée sur 1146 brebis de 6 génotypes différents, a calculé un score de comportement maternel (MBS) se basant sur la réponse d'une brebis à la manipulation et le marquage de son agneau par un homme. Elle a ensuite montré qu'il y avait une augmentation de la survie associée à un meilleur MBS et cet effet est d'autant plus marqué que la taille de la portée augmente (figure 5).

De plus le MBS s'est révélé significatif pour la survie des agneaux par analyse de variance. Cependant le score de 1 (mauvais comportement maternel) est le seul qui était statistiquement différent des autres scores. Cette relation a été retrouvée plus récemment par Madani et al. (2013) qui ont montré que la mortalité des agneaux baisse quand le MBS augmente chez la brebis de race Ouled Djellal.

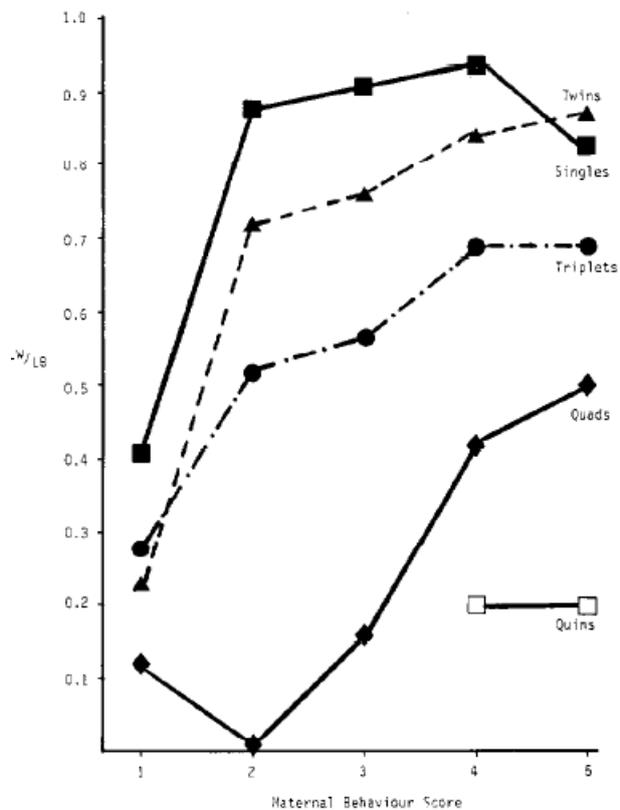


Figure 5 : relation entre le score maternel et la survie des agneaux jusqu'au sevrage (LW/LB) (O'Connor et al. 1985)

2.3- Apprentissages précoces

La préférence alimentaire est d'abord transmise au jeune par la mère qui est son premier modèle (Dumont et Boissy 1999). Un agneau qui mange un aliment nouveau avec sa mère consomme deux fois plus de cet aliment après le sevrage qu'un agneau l'ayant consommé avec une brebis étrangère (ce dernier le consommant deux fois plus qu'un agneau l'ayant découvert seul) comme nous pouvons le voir sur la figure 6 (Dumont et Boissy 1999; Thorhallsdottir et al. 1990b). De même, le choix préférentiel d'un type de plante dure plus longtemps si les agneaux y ont été exposés avec leur mère (Nolte et al. 1990).

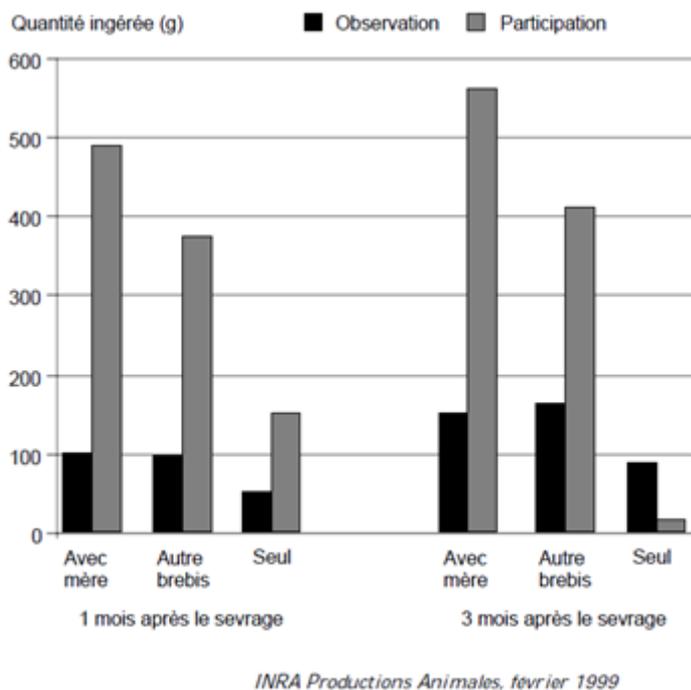


Figure 6 : Consommation d'un aliment par des agneaux après le sevrage. (Dumont et Boissy 1999) d'après (Thorhallsdottir et al. 1990b)

Le rôle de la mère est aussi important dans le cas d'aversion alimentaire puisque les agneaux qui ont observé leur mère manger et éviter un aliment en mangent moins après le sevrage que ceux qui y ont été exposés seuls (Thorhallsdottir et al. 1990a; Mirza et Provenza 1994).

Pour apprendre, les agneaux ne font pas qu'observer mais participent aussi. Ainsi, les interactions sont utiles dans ce procédé, car si la brebis est séparée des agneaux par une vitre elle perd son rôle de modèle (Thorhallsdottir et al. 1990a).

La mère joue également un rôle notable dans le développement de relations sociales par l'agneau avec ses frères et sœurs comme avec des congénères du même âge. En effet d'après une expérience de Ligout et Porter (2004), des jumeaux élevés avec leur mère sont aptes à discriminer leur frère alors qu'ils en sont incapables s'ils sont élevés artificiellement ensemble. Ils sont par contre incapables de distinguer un individu avec lequel ils ont été régulièrement en contact sans leur mère alors que les agneaux élevés artificiellement peuvent le faire. De même Napolitano et al. (2003) ont montré que des agneaux élevés par leur mère sont incompetents pour discriminer un congénère familial d'un non familial, contrairement à un agneau élevé artificiellement. La proximité avec la mère semble affecter le développement de toute autre relation durable au jeune âge. En effet, elle affecte aussi négativement la réponse à la présence humaine (Boivin et al. 2002). Au sevrage il y a rupture du lien préférentiel avec la mère, ce qui favorise la préférence sociale pour les congénères.

IV- Relation avec l'homme

La domestication peut être définie comme «un processus par lequel une population d'animaux devient adaptée à l'homme et à un environnement captif par des changements génétiques sur plusieurs générations et par une interaction développement/environnement se reproduisant à chaque génération» (Price 1984). Pourtant, après des générations de sélection, l'exposition à l'homme peut rester un des évènements stressants pour les animaux d'élevage (Waiblinger et al. 2006).

Cela pourrait s'expliquer par des changements dans les méthodes d'élevage, notamment la progression de la mécanisation associée à l'augmentation du nombre d'animaux par troupeau et la réduction de la main d'œuvre. Cela entraîne une baisse du temps de contacts positifs entre les animaux et l'homme. De plus, il y a une progression de l'élevage de plein air dans lequel les animaux sont moins exposés à la présence de l'homme (Boivin et al. 2003). Ainsi dans de nombreuses exploitations, les contacts avec l'éleveur se limitent aux pratiques neutres voire désagréables pour les animaux (Rushen et al. 1999a).

1- *Caractéristiques de la relation homme-animal*

1.1- Contacts positifs et négatifs

1.1.1- Contacts négatifs

De nombreuses études ont montré que la peur de l'homme par les animaux peut être due à l'association de l'homme à des événements désagréables (Rushen et al. 1999a). En effet, de nombreuses pratiques d'élevage sont douloureuses, à l'exemple de l'identification (pose des boucles d'identification) (Schwartzkopf-Genswein et al. 1997), de la castration (Fell et al. 1986; Shutt et al. 1988), de l'écornage, de la caudectomie... (Stafford et al. 2002). Parfois la simple capture et contention est perçue de façon très négative par l'animal (Schwartzkopf-Genswein et al. 1997).

L'homme peut également exprimer des comportements négatifs envers les animaux comme les cris, les coups de bâton ou de pied ainsi que l'utilisation de la pile électrique ou de la fourche. Ces comportements sont aversifs pour les animaux (Boivin et al. 2003). Par exemple une vache qui a le choix entre un couloir avec un homme qui crie et un couloir vide va montrer une préférence pour ce dernier, de même pour l'utilisation d'une pique (Pajor et al. 2003). Diverses études ont également montré que l'électro-immobilisation est très désagréable pour les moutons comparée à d'autres techniques comme le couloir de contention (Rushen 1986).

1.1.2- Contacts positifs

Au contraire, certains contacts humains peuvent être satisfaisants pour l'animal et diminuer la peur de l'homme (Markowitz et al. 1998; Lensink et al. 2000). Ainsi, des veaux croisés zébu manipulés avec douceur à plusieurs reprises à 1-2 mois sont moins réactifs à la présence humaine que d'autres qui n'ont pas été manipulés (Becker et Lobato 1997). On retrouve le même phénomène chez le mouton puisque des moutons Mérinos manipulés en douceur tous les jours pendant 5 semaines ont une distance de fuite et une fréquence cardiaque en présence d'un homme inférieures à celles d'individus non manipulés précédemment (Hargreaves et Hutson 1990).

La manipulation douce, précoce et répétée des animaux par l'homme diminue la fréquence des comportements agressifs vis-à-vis de l'homme : des veaux élevés sous la mère ayant été manipulés à la naissance, à 6 semaines, au sevrage ou après le sevrage montrent une absence de comportements agressifs quand ils sont manipulés plus tard (Boivin et al. 1992).

Cependant une perception positive de ces contacts par l'animal reste à démontrer car, selon certaines études, l'acceptation du contact avec l'homme (pour des interactions « positives » comme le brossage ou la caresse) semblent être plus le résultat d'une certaine habitude que d'un réel renforcement positif (Boivin et al. 1998).

L'association de ces contacts avec un renforcement alimentaire augmente la motivation des animaux à interagir avec l'homme (Boivin et al. 2000). En effet il a été montré sur des jeunes veaux, enlevés de leur mère après la naissance, que le fait d'être nourris par un homme à une plus grande répercussion sur leur réponse à l'homme qu'un simple contact physique agréable (Jago et al. 1999). De même, la récompense alimentaire permet de faciliter la manipulation des moutons (Hutson 1985).

Certains résultats suggèrent un possible attachement des animaux à leur soigneur. Ainsi des agneaux en allaitement artificiel qui sont caressés et nourris au seau par un animalier pendant les quatre premières semaines réagissent fortement et durablement à l'apparition et à la disparition de cet homme (Boivin et al. 2000).

Un autre facteur qui est important dans le contact avec l'homme est la prédictibilité et la contrôlabilité par l'animal. En réalité les animaux reçoivent en alternance des contacts positifs et négatifs de la part des hommes au cours de leur vie. Ainsi, un traitement avec une alternance de choses agréables et désagréables (ratio de respectivement 5 pour 1) induit le même stress chronique et la même peur de l'homme qu'un traitement uniquement désagréable (Hemsworth et al. 1987). Quelques contacts négatifs suffisent donc à provoquer une peur de l'homme, surtout s'ils sont imprévisibles (Boivin et al. 2003).

1.2- Périodes sensibles

Il semblerait que les animaux soient plus marqués par la présence de l'homme à certaines périodes (Boivin et al. 1992). D'après Bateson (1979), une période sensible est « une période de forte réorganisation, quand l'animal est plus facilement déstabilisé par une privation ou une agression de l'environnement ». Trois périodes sensibles ont été décrites chez les animaux d'élevage : le jeune âge, le sevrage et la mise-bas (boivin et al. 2003).

a) Le jeune âge

La manipulation pendant les premiers jours de vie est particulièrement efficace pour la familiarisation à l'homme. En effet une étude sur 40 veaux a montré une latence à interagir avec un homme étranger inférieure, pour le groupe ayant été manipulé et nourri par un homme entre 0 et 4 jours, par rapport à un groupe contrôle. Cette différence n'a pas été retrouvée pour le groupe manipulé et nourri par l'homme entre 11 et 14 jours (Krohn et al. 2001). De même, pour un groupe d'agneaux dont le traitement consiste à être manipulés et nourris avec du lait, la meilleure affinité pour l'homme a été retrouvée chez le groupe traité entre 1 et 3 jours après la naissance (Markowitz et al. 1998).

Cependant, l'effet durable de la manipulation est discutable. Boissy et Bouissou (1988) ont montré que seule une manipulation prolongée durant le jeune âge affecte réellement les relations homme-animal : des génisses Holstein manipulées entre 0 et 3 mois ne montrent pas de différence dans leur réaction à l'homme à 15 mois par rapport à des génisses non manipulées. Au contraire, on observe une différence de réactivité à l'homme entre des génisses manipulées ou non par l'homme entre 0 et 9 mois. On a également observé une réduction du comportement d'évitement lorsque les veaux ont été manipulés affectueusement dans leur jeune âge mais l'évitement augmente avec le temps passé depuis les caresses (Sato et al. 1984).

Il faudrait potentiellement renforcer les contacts régulièrement pour que la réaction positive des animaux à l'homme se maintienne (Boivin et al. 2003).

b) Le sevrage

Le sevrage pourrait également influencer la réaction de l'animal à l'homme si ce dernier est présent à ce moment-là. Boivin et al (1992) ont montré que des manipulations positives au sevrage sont plus efficaces et durables que si elles sont effectuées 6 semaines après. Ainsi on peut voir sur la figure 7 que des génisses manipulées au sevrage sont plus nombreuses à pouvoir être touchées et à manger dans la main de l'animalier, durant un test de manipulation, que celles qui ont été manipulées 1,5 mois après le sevrage.

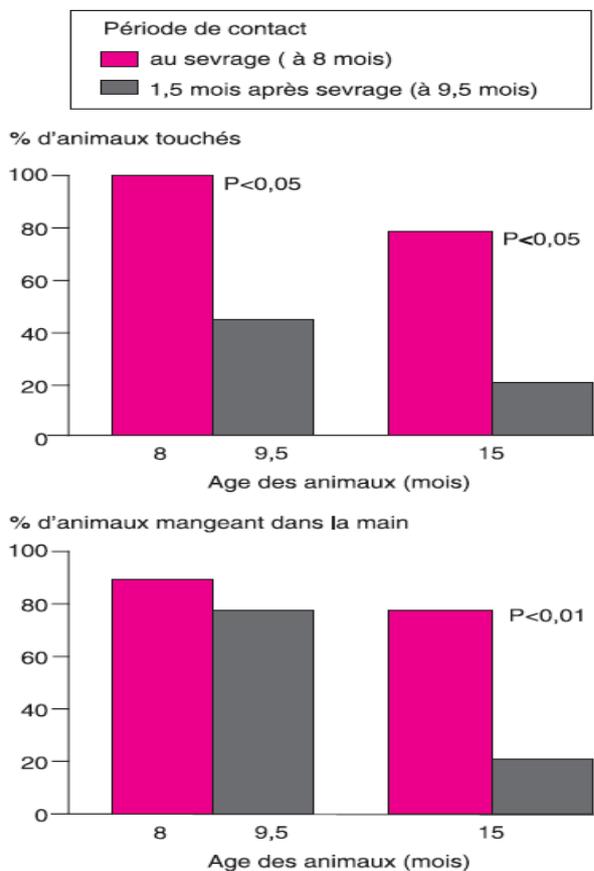


Figure 7 : réactions à un test de manipulation de génisses Aubrac ayant reçu un contact positif au sevrage ou 6 semaines après le sevrage.(Boivin et al. 1992)

La même tendance a été retrouvée par Boivin et Braastad (1996) chez les chèvres : la manipulation au sevrage a plus d'effet sur la réaction future à l'homme que lorsqu'elle est effectuée après le sevrage.

c) La mise-bas

La mise-bas peut également correspondre à la définition d'une période sensible précédemment établie. Hemsworth et al (1987; 1989) ont montré que des vaches manipulées à la parturition sont moins réactives à l'homme (moins de sursauts, coups de pieds,...), pendant la lactation, que des vaches qui n'ont pas été manipulées.

Cela semble plus difficilement applicable aux vaches allaitantes du fait de leur agressivité autour de la période de vêlage (Boivin et al. 2003).

L'utilisation des périodes sensibles pour favoriser l'établissement d'une relation homme-animal peut permettre d'améliorer efficacement voire durablement les relations de l'animal d'élevage avec l'animalier. Cependant, l'effet à long terme reste à préciser (boivin et al. 2003).

1.3- Environnement social

Nous avons pu voir que certains animaux d'élevage sont très sociaux. Il serait donc intéressant de voir l'effet de l'environnement social d'un animal sur l'établissement d'une relation avec l'homme (Boivin et al. 2003).

Tout d'abord la mère joue un rôle important : les jeunes élevés sous la mère sont plus peureux vis-à-vis de l'homme que ceux élevés en allaitement artificiel (Boivin et al. 2003; Krohn et al. 1999). Par exemple, des agneaux élevés artificiellement et manipulés avec douceur régulièrement sont plus motivés pour interagir avec l'homme, même après seulement quelques jours de contact, que des agneaux élevés avec leur mère et ayant reçu le même traitement (Boivin et al. 2001). La simple proximité de la mère avec son agneau affecte le développement d'une relation avec l'homme, même si la mère est derrière une grille et que l'agneau est nourri de façon artificielle (Boivin et al. 2002). Le même résultat a été trouvé chez des veaux Holstein : la relation avec la mère empêche la socialisation avec l'homme mais celle-ci est possible une fois que le veau est séparé de sa mère (Krohn et al. 2003).

Les partenaires sociaux peuvent également influencer la réponse à l'homme. Des chevreaux considérés comme peureux, accompagnés d'adultes montrant un comportement de peur envers l'homme, ont une concentration plasmatique en corticostéroïdes supérieure à un groupe contrôle. Cela n'est pas retrouvé pour les agneaux « courageux » (Lyons et al. 1988).

2. Conséquences de cette relation

2.1- Modifications physiologiques

La peur de l'homme peut avoir des conséquences au niveau physiologique. Ainsi la fréquence cardiaque de vaches laitières est augmentée en présence d'un animalier au comportement désagréable ou peu familier (Knierim et Waran 1993; Rushen et al. 1999). De même, des veaux dont l'éleveur s'est comporté de façon positive, ont une fréquence cardiaque inférieure pendant le chargement et le déchargement d'un camion, à ceux dont l'éleveur a montré plus de comportements négatifs (Lensink et al. 2001).

Cela influe aussi sur les concentrations en corticoïdes. Des porcs ayant subi un traitement désagréable par l'homme ont des plus hautes concentrations plasmatiques en cortisol, même en dehors de la présence de l'homme, que des porcs ayant reçu un traitement agréable. Cela traduit un état de stress chronique (Hemsworth et al. 1987). Semblablement, des poules peu habituées à l'homme ont des concentrations en corticostérone supérieures, après manipulation, à celles qui ont reçu plus de contacts (Barnett et al. 1994). Il y a même une augmentation de la taille du cortex des surrénales chez des porcs ayant reçu un traitement aversif (choc électrique si l'homme n'est pas évité) pendant 10 semaines (Gonyou et al. 1986).

Le système immunitaire peut aussi être impacté lors de stress chronique. Ainsi, des poules ayant eu peu de contacts avec l'homme, présentent une moins bonne immunité cellulaire après un test d'approche, que des poules ayant eu plus de contacts humains (Barnett et al. 1994).

2.2- Paramètres de production

Ces modifications physiologiques peuvent avoir des conséquences sur la production des animaux d'élevage.

Plusieurs études ont notamment cherché un lien entre la peur de l'homme et la production laitière. Par exemple, Rushen et al (1999) ont montré que la présence d'un animalier désagréable peut baisser la production de lait des vaches. Une étude sur 30 fermes laitières familiales a également mis en évidence une production laitière inférieure dans les exploitations où les animaliers ont une attitude négative envers les vaches et emploient des interactions neutres plutôt que positives au moment de la lactation (Waiblinger et al. 2002). Une autre étude sur 31 exploitations laitières commerciales a montré que certaines variables de comportements, liées à la peur de l'homme, étaient modérément à hautement corrélées à la production et la composition du lait. De plus la peur de l'homme expliquait 19% de la variation de production de lait entre exploitations (Breuer et al. 2000). Cette baisse de production laitière peut être reliée à des paramètres physiologiques. Ainsi, Knierim et Waran (1993) ont trouvé qu'un animalier associé à la plus haute fréquence cardiaque chez des vaches est également celui associé à la plus faible production laitière.

On peut aussi observer des conséquences de la relation homme-animal sur les productions de viande. Premièrement, cela peut avoir un effet sur la productivité des animaux : des poulets de chair venant de fermes où les animaux évitent l'homme, ont des efficacités alimentaires plus faibles que ceux venant de fermes où les poulets sont plus familiers à l'homme (Hemsworth et al. 1994). On retrouve le même phénomène chez le porc : des animaux ayant expérimenté un traitement agréable par l'homme (caresses), ont des meilleurs taux de croissance et efficacité alimentaire que ceux ayant subi un traitement désagréable (Hemsworth et Barnett 1991). De plus, cela peut avoir une influence sur la qualité de la viande. En effet, des veaux venant d'une unité où l'éleveur montre une majorité de comportements positifs envers les animaux, ont une viande plus pâle, avec un pH et une humidité inférieurs à ceux de veaux d'une unité où l'éleveur montre une majorité de comportements négatifs (Lensink et al. 2001). Des animaux réactifs à l'homme ont, en outre, une viande présentant plus de contusions et moins tendre (Fordyce et al. 1988; Voisinet et al. 1997).

La peur de l'homme peut aussi impacter la reproduction. En effet, une étude sur 66 fermes laitières commerciales a révélé une corrélation significative et positive entre le pourcentage de vaches approchant l'homme à moins de 3m dans un test standard et le taux de réussite à la première insémination (Hemsworth et al. 2000). Une autre étude sur les porcs a montré qu'une manipulation désagréable entraîne une moins bonne fécondité au 2^{ème} œstrus des truies, accouplées avec des verrats inexpérimentés, que celle des truies qui ont eu une manipulation agréable, dans les mêmes conditions. Les verrats, quant à eux, ont des testicules plus petits s'ils sont manipulés de façon désagréable (Hemsworth et al. 1986).

2.3- Facilité du travail de l'éleveur

Du point de vue de l'éleveur, des animaux peureux vis-à-vis de l'homme sont souvent plus difficiles à manipuler et à diriger (Waiblinger et al. 2006). Il paraît donc intéressant d'habituer les animaux à des contacts positifs puisque nous avons vu que cela permet, entre autres, de supprimer les comportements agressifs (Boivin et al. 1992) et les tentatives de fuite (Becker et Lobato 1997) lorsqu'un homme est présent.

Par exemple, des bovins en allaitement artificiel, nourris deux fois par jour par un animalier, sont plus rapidement triés et restreints dans un coin que des animaux au pâturage ou en stalles libres, ayant donc moins de contact avec l'homme (Boivin et al. 1992).

Ainsi, le comportement positif de l'animalier pendant la période d'élevage permet de diminuer la réponse émotionnelle des veaux à la manipulation et au transport et donc de réduire les incidents lors de ces activités, ainsi que le temps qu'elles nécessitent. Ces animaux demandent également moins d'efforts pour être chargés et déchargés, facilitant par conséquent le travail des éleveurs (Lensink et al. 2001). Cela est aussi efficace pour les actes vétérinaires (palpation rectale, insémination) : les réactions de stress (coups de pieds, agitation) peuvent être réduites par une manipulation positive antérieure et/ou par un contact doux pendant la procédure. Cela diminue le risque d'incidents et le temps nécessaire à cet acte (Waiblinger et al. 2004).

V- Facteurs de variation du comportement

Nous avons vu que l'évolution des pratiques d'élevage impose aux animaux de plus grandes capacités d'adaptation aux conditions d'élevage. Cela permet d'améliorer leur bien-être et de limiter les conséquences négatives de la baisse de surveillance et d'assistance de l'éleveur dans les moments délicats comme la mise-bas (Boissy et al. 2002).

Différentes stratégies peuvent être envisagées pour limiter l'inconfort de l'animal. Premièrement, on peut agir sur le milieu d'élevage en le rendant moins contraignant. Deuxièmement, on peut préparer l'animal aux événements potentiellement anxiogènes (voir chapitre IV) mais cela demande une main d'œuvre importante, ce qui va à l'encontre des pratiques actuelles. Pour finir, on peut envisager une sélection des animaux en se basant sur leur comportement (Boissy et al. 2002). Pour cela il faut étudier les facteurs de variation du comportement et en particulier mieux comprendre sa composante génétique.

1- Facteurs de variation non génétiques

1.1- Âge

L'âge est un facteur de variation du comportement bien connu et documenté. De façon générale, les jeunes brebis sont plus émotives que les vieilles et montrent de plus hauts scores pour les critères de tempérament lorsqu'elles sont confrontées à des situations susceptibles d'induire la peur comme l'isolement social ou un effet de surprise (Torres-Hernandez et Hohenboken 1979; Viérin et Bouissou 2003). Un effet de l'âge sur le tempérament a également été retrouvé sur des races bovines brésiliennes lors de la pesée, on observe une diminution du score de comportement avec l'âge (Piovezan et al. 2013).

Il joue aussi un rôle sur le rang de dominance. Les individus plus vieux vont être dominants par rapport aux jeunes chez les bovins (Takanishi et al. 2015; Sartori et Mantovani 2010). Il existe d'autres facteurs qui influent sur les relations de dominance, ils sont décrits dans la partie II-1.2.2.

L'âge semble par ailleurs exercer une certaine influence sur le comportement maternel. Les vieilles brebis montrent en moyenne plus d'intérêt pour leur progéniture que les jeunes brebis (von Borstel et al. 2011). Mais c'est surtout l'expérience acquise par la répétition des mises-bas qui va influencer la mise en place et le délai d'apparition post-mise-bas du comportement maternel. Ce délai est plus court pour les multipares (Poindron et al. 2007). Ainsi, on peut observer des perturbations du comportement maternel chez les brebis primipares, alors que c'est moins le cas pour les multipares (Poindron et al. 1984).

On peut également constater un effet de l'âge sur la réactivité à l'homme. On observe une baisse des réactions de retrait des moutons en présence d'un homme entre le sevrage et 12 mois (Lankin 1997). De même, le nombre de vocalisations de mâles et femelles Mérinos, isolés avec un homme, baisse entre 6 et 20 mois, tandis que l'activité locomotrice reste la même. Cela pourrait être attribué au fait que les jeunes animaux sont peu accoutumés à la présence humaines et donc plus réactifs. De plus, le nombre de bêlements semblerait permettre une meilleure discrimination pour les agneaux que l'activité locomotrice (Kilgour 1998).

1.2- Sexe

L'effet du sexe sur le tempérament ne fait pas consensus selon les études. Certaines études, réalisées dans des situations potentiellement anxiogènes, ont montré que les femelles sont plus actives que les mâles et s'approchent moins de l'homme lors des tests. Ceci a été montré chez les ovins (Boissy et al. 2005; Viérin et Bouissou 2003) comme chez les bovins (Gauly et al. 2001). D'autres études n'ont pas montré d'effet significatif du sexe sur des mesures comportementales telles que les vocalisations, les mouvements, la tension, l'exploration et la posture des oreilles lors de la pesée ou encore la vitesse de fuite à la sortie de la balance (Tamioso et al. 2015). Par exemple, Vandenhede et Bouissou (1993) ont observé que les mâles Romanov et Ile de France adultes sont moins peureux que les femelles lorsqu'ils sont isolés ou exposés à un effet de surprise. Cependant, en présence de l'homme, on retrouve la même différence mâle/femelle chez les moutons Ile de France mais pas chez les Romanov.

On a également pu observer des différences entre les sexes pour les comportements sociaux spécifiques. Par exemple, pour les ovins, l'attraction pour les congénères est plus forte chez les femelles que chez les mâles, mais les femelles évitent plus l'homme (Boissy et al. 2005).

1.3- *Conditions d'élevage*

Les conditions d'élevage peuvent également influencer le tempérament.

Par exemple, dans certaines races ovines, comme la Romanov (Romeyer et Bouissou 1992), les individus élevés sous la mère sont plus peureux que ceux élevés artificiellement. Les auteurs n'ont pas avancé d'hypothèses pour expliquer cela. On a également observé plus d'interactions agonistiques chez des génisses élevées sous la mère que chez des génisses élevées artificiellement. Il est possible que l'élevage en groupe (sous la mère) soit responsable de plus d'interactions agonistiques que pour les animaux élevés seuls (élevage artificiel) (Le Neindre et Sourd 1984). En race Salers, les génisses élevées sous la mère sont même dominantes par rapport à celles élevées artificiellement. Cela pourrait être en partie dû à des différences physiques, comme le poids ou la hauteur au garrot, qui influencent la hiérarchie sociale. En effet il est difficile d'élever des veaux Salers en isolement et ils sont donc physiquement désavantagés par rapport aux veaux élevés sous la mère (Le Neindre et Sourd 1984).

D'autre part, on a pu voir dans certaines études que les moutons élevés en conditions intensives ont une réactivité augmentée à l'isolement social et à l'homme (Hazard et al. 2016), et les brebis montrent de moins bons soins maternels (Dwyer et Lawrence 2005). A l'inverse, des veaux Salers et Limousins élevés en bâtiments sans leur mère sont plus faciles à manipuler (test d'isolement social et de restriction dans un coin) que des veaux élevés en plein air avec leur mère (Boivin et al. 1994). Les veaux élevés sans leur mère sont plus en contact avec l'homme durant leur jeunesse, et nous avons vu précédemment (chapitre IV) que cela rend les animaux moins peureux et plus faciles à manipuler.

Certains auteurs ont également montré un effet de la sous-nutrition. Tout d'abord, une sous-nutrition, même modérée, d'une brebis pendant sa gestation détériore l'attachement entre la brebis et son jeune. En effet, cela affecte l'expression du comportement maternel à la parturition : les brebis en sous-nutrition passent moins de temps à lécher leur agneau et sont plus agressives envers celui-ci (Dwyer et al. 2003). Cela a également une influence sur l'agneau puisqu'on observe une augmentation de la réactivité émotionnelle chez les moutons dont la mère a souffert de sous-nutrition durant la période prénatale (Erhard et al. 2004).

Cependant, d'autres études ont montré que les conditions d'élevage et l'environnement précoce de l'animal (taille de portée, type d'élevage, ferme d'origine) n'avaient pas d'effet significatif sur les caractères de comportement (locomotion, vocalisations et proximité dans un test de conflit entre l'attraction vers des congénères et l'évitement de l'homme) (Wolf et al. 2008).

2- Facteurs de variation génétiques

2.1- Variabilité entre races

Les variations de comportement entre races ont été beaucoup étudiées et peuvent laisser présager une influence de la génétique sur le comportement.

2.1.1- Variation de la réactivité émotionnelle

De façon générale, on peut observer des différences entre races concernant la réactivité émotionnelle. Rappelons ici que la réactivité émotionnelle (ou tempérament) est définie par Boissy et al (2002) comme la propension d'un individu à être effrayé de la même manière par une variété d'événements potentiellement anxiogènes.

Plusieurs tests peuvent être utilisés pour mettre en évidence les différences de tempérament. Premièrement, le test open-field a permis de montrer que les brebis de race Romanov sont plus réactives à l'isolement social que les Mérinos (éliminent plus, mangent moins) (Le Neindre et al. 1993). Avec le même test, les vaches Frisonne ont une fréquence cardiaque plus élevée que les Salers (Le Neindre 1989).

On peut également utiliser la réaction à la nouveauté et à la soudaineté. Ceci a permis de montrer que les vaches Herens sont moins réactives que les Brune des Alpes : elles ont une augmentation moindre de la concentration sanguine en cortisol après un effet de surprise (Plusquellec et Bouissou 2001).

La réactivité peut être testée lors d'opérations couramment effectuées en élevage : les races bovines brésiliennes Caracu et Nellore sont moins réactives lors de la pesée que les races Guzerat et Gyr (Piovezan et al. 2013). De même, Gauly et al (2001) ont montré que la race Simmental est plus difficile à manipuler, lors d'une contention dans un coin, que la race German Angus .

Certains auteurs utilisent des combinaisons de plusieurs tests. Par exemple, des agneaux ont été soumis, individuellement et successivement, à 3 tests en bâtiment : nouveauté, contact humain et isolement social. Il en est ressorti que les brebis Romanov sont plus passives que les Lacaune ou les Berrichon du cher. En effet les brebis Romanov émettent plus de bêlements bas et de postures de vigilance qui sont un indicateur d'inhibition comportementale due à un inconfort mental. Au contraire, les Berrichon du Cher vont être actives, émettre des bêlements hauts, tenter de fuir et ont une plus grande activité locomotrice (Boissy et al. 2005). Les brebis Ile de France sont quant à elles moins réactives (moins de bêlements hauts, d'immobilisations, de distance avec le stimulus inquiétant,...) que les Romanov lors de tests comprenant un isolement social, un effet de surprise et la présence humaine (Viérin et Bouissou 2003; Romeyer et Bouissou 1992). Il y a donc différentes façons d'exprimer l'anxiété chez les moutons. Par exemples les Romanov sont passives mais semblent pourtant stressées puisqu'elles éliminent beaucoup et mangent peu lorsqu'elles sont isolées. Au contraire les Berrichon du cher sont plus actives lorsqu'elles sont dans une situation inconfortable. Il faut donc varier les mesures pour tenter d'accéder à la réactivité comportementale.

Des études ont également été réalisées sur des animaux issus de croisements. Chez le mouton, les brebis croisées Romney x Finnsheep ont des plus hauts scores pour les critères de réactivité (mobilité, vocalisation,...) lorsqu'elles sont exposées à un chien ou isolées que les croisées North country cheviot x Dorser (Torres-Hernandez et Hohenboken 1979).

2.1.2- Variation des comportements sociaux

Des différences de comportements sociaux ont aussi été observées.

Premièrement, on retrouve des différences entre races pour la hiérarchie sociale. Par exemple, les génisses Salers sont plus hautes dans la hiérarchie que les génisses Holstein (Le Neindre et Sourd 1984) et sont engagées dans plus d'interactions agonistiques (Le Neindre 1989). De même, les vaches de race Angus sont dominantes par rapport aux Hereford lorsqu'elles sont placées dans un même troupeau (Stricklin 1983). Les vaches Hérens, quant à elles, sont dominantes sur les Brune des Alpes dans 100% des associations qui ont été testées. Cela est associé à une moindre agressivité dans un groupe non perturbé et à une meilleure tolérance à la compétition alimentaire (Plusquellec et Bouissou 2001), ce qui est cohérent avec ce que nous avons vu au chapitre II.1.2.2 puisque les relations hiérarchiques baissent le niveau global d'agression.

Il existe également des différences entre races pour l'attraction sociale. Lors d'un test de conflit entre l'attraction des congénères et la présence d'un homme, on peut voir que les agneaux Berrichon du Cher ont une plus forte attraction sociale que les Lacaune (Boissy et al. 2005). De même, les vaches Hérens sont moins motivées socialement que les Brune des Alpes : elles ont moins de volonté à traverser une barrière électrique pour rejoindre leurs congénères et passent moins de temps près de cette barrière. Elles montrent également de plus grandes distances sociales au pâturage (Plusquellec et Bouissou 2001). De la même façon, les femelles Salers semblent plus sociables que les Holstein car elles montrent plus d'interactions non agonistiques lors de l'observation au pâturage (Le Neindre 1989).

2.1.3- Variation du comportement maternel

On retrouve également des différences entre races pour le comportement maternel.

Chez les bovins, les vaches Salers (race allaitante) sont plus sélectives et prodiguent plus de soins à leurs agneaux que les vaches Holstein (race laitière), même lorsqu'elles sont élevées dans des conditions identiques. Il a été suggéré que la sélection pour une forte production laitière s'est accompagnée de moins bonnes aptitudes maternelles tandis que les races allaitantes ont conservé un bon comportement maternel (Boissy et al. 2002).

Il y a aussi des différences entre races chez les ovins. En effet, lors de la séparation d'une brebis avec ses agneaux, 12 à 24h après la naissance, il existe des différences entre cinq races allemandes de moutons pour le nombre de vocalisations pendant la séparation. Il n'y a par contre pas de différences entre les races pour le comportement après la réunification (von Borstel et al. 2011). On a aussi observé que les brebis Romanov et Préalpes passent plus de temps à lécher leur nouveau-né que les Ile de France ou les Lacaune (Poindron et al. 1984), et que les brebis Blackface émettent plus de bêlements bas et font plus de toilettage de leur jeune que les Suffolk (Dwyer et Lawrence 1998).

Concernant les animaux issus de croisements, les brebis de race Merinos et Romney prennent moins soins de leurs agneaux que les brebis issues de croisements entre ces deux races (Whateley et al. 1974).

2.1.4- Variation de la réactivité à l'Homme

On peut observer une différence entre races pour la tolérance à l'homme.

Lors d'un test de conflit (entre l'attraction sociale et la présence d'un homme), les brebis Romane, et dans une moindre mesure les brebis croisées Berrichon du Cher x Romanov ou Lacaune x Romanov, évitent plus le contact humain quand elles sont restreintes que les brebis Lacaune et Berrichon du Cher x Lacaune. Lors d'un test d'approche d'un homme, les brebis Romanes ont une plus grande distance de fuite que les Lacaune et les croisées Berrichon du Cher (Boissy et al. 2005). De même, lors de tests incluant l'isolement social et la présence d'un homme, les brebis Romanov sont plus réactives que les brebis Merinos (éliminent plus, mangent moins et évitent plus l'homme) (Le Neindre et al. 1993). De la même façon, chez les bovins, on observe une différence pour la distance de fuite en présence d'un homme (au pâturage) entre différentes races. Plus précisément, les vaches de races laitières ont une distance de fuite inférieure à celles de races bouchères (Murphey et al. 1981). D'après les auteurs, cela serait la conséquence d'une potentielle sélection des vaches laitières pour leur facilité à être traitées mais aussi de conditions d'élevage différentes dans lesquelles les vaches laitières sont manipulées plus fréquemment par l'homme dès leur plus jeune âge. Les vaches Hérens, quant à elles, sont moins faciles à manipuler que les Brune des Alpes (Plusquellec et Bouissou 2001).

Ces différences entre races semblent témoigner d'une composante génétique dans l'expression des différents comportements. Cependant ces différences pourraient également être attribuées à des différences dans l'environnement maternel. Il faut donc mieux comprendre les mécanismes génétiques sous-jacents en procédant à des études intra-race.

2.2- *Variabilité intra-race*

Le processus de domestication correspond à l'adaptation génétique des animaux aux contraintes imposées par l'Homme. Ainsi, les animaux domestiques présentent des caractéristiques physiques et comportementales qui leur permettent de s'adapter à l'environnement de l'élevage, comme une faible réactivité vis-à-vis de l'homme, une facilité à être manipulés et une moindre réactivité émotionnelle au stress (Price 1984; Boissy et al. 2002; Mormède 2005). Ces caractères répondent rapidement à la sélection (Belyaev 1979), mais il reste une très large variabilité inter-individuelle dans les populations d'animaux domestiques (Mormède 2005), notamment chez les ovins (Lankin 1997). Cela est en parti du à l'intensification de la sélection pour des caractères de production qui a mis de côté la sélection de critères comportementaux (Jensen et al. 2008).

2.2.1- Héritabilités des caractères

L'héritabilité est la part des différences de performances observées pour un caractère qui s'explique par des différences de valeurs génétiques additives entre les animaux d'une population. C'est un indicateur de l'efficacité avec laquelle on pourra sélectionner ce caractère (Falconer 1989). Il est donc important de s'intéresser aux héritabilités et à la variabilité génétique des différents caractères comportementaux d'intérêt avant d'envisager une sélection. Ces études ne sont pas toujours évidentes chez les animaux de production car les évaluations comportementales s'appuient sur des dispositifs généralement extrêmement lourds à mettre en œuvre, ce qui limite nécessairement le nombre d'individus contrôlés et par conséquent le nombre de mesures disponibles. Cela est particulièrement problématique lorsqu'on souhaite faire des estimations de paramètres génétiques.

Chez le mouton certaines études ont trouvé des héritabilités peu élevées à moyennes pour la réactivité. Par exemple, Tamioso et al (2015) ont évalué la réactivité de 188 agneaux croisés Ile de France x Texel dans deux situations : la pesée et la sortie de la balance. Ils ont alors trouvé des valeurs d'héritabilité comprises entre 0,16 (vitesse de fuite) et 0,27 (tension), mais ces estimations étaient peu précises en raison du nombre d'animaux étudiés relativement faible. D'autres études ont montré des héritabilités moyennes à élevées comme par exemple Wolf et al (2008) qui ont étudié le comportement de 762 brebis exposées à une situation de conflit (attirait pour des congénères visible et tentative d'éviter l'homme). Ils ont obtenu des héritabilités allant de 0,13 (latence à bêler) à 0,39 (nombre de bêlements). De même Boissy et al (2005) ont évalué la réactivité sociale et à l'homme ainsi que l'activité locomotrice de 1347 agneaux sevrés exposés à trois tests impliquant la nouveauté, le contact humain et l'isolement social. Les héritabilités variaient entre 0,14 (tentative de fuite) et 0,48 (bêlements hauts) avec une héritabilité de 0,34 pour la locomotion. Hazard et al (2016) ont, quant à eux, étudié le comportement de 934 agneaux lors de 4 tests standardisés combinant l'isolement social, l'exposition à l'homme ou à la manipulation, le confinement et la nouveauté. Ils ont trouvé des héritabilités hautes pour les vocalisations (0,43-0,50) et moyennes pour la locomotion et le comportement de vigilance (respectivement 0,29 et 0,21).

Chez les bovins, Gauly et al (2001) ont étudié la réactivité de 206 German Angus et 249 Simmental lors de test de confinement dans un coin à 2 et 3 semaines post-sevrage. Ils ont obtenu des héritabilités de 0 à 0,61 chez les races German Angus et de 0 à 0,59 chez la race Simmental, avec les chiffres les plus élevés pour les scores de comportement. Cependant, la encore les effectifs sont très faibles.

L'héritabilité de la dominance a également été étudiée chez les bovins. Sartori et Mantovani (2010) ont évalué l'aptitude au combat des vaches lors de combats annuels pour déterminer les plus dominantes. Ils ont trouvé des héritabilités faibles comprises entre 0,078 et 0,098. Une étude semblable de Mantovani et al (2007) avait trouvé des héritabilités comprises entre 0,163 et 0,373. Une étude sur les vaches Holstein a permis d'obtenir une héritabilité de 0,4 pour la dominance (Beilharz et al 1966) mais l'effectif était trop faible pour être réellement représentatif (60 paires de vaches Holstein).

Le comportement de picage chez la volaille a été beaucoup étudié. Kjaer et Sorensen (1997) ont observé 193 volailles White Leghorn à 6, 38 et 69 semaines, par l'intermédiaire d'un enregistrement vidéo, et ont noté toutes les interactions impliquant le bec. Ils ont obtenu des héritabilités allant de 0,05 à 0,35, avec les valeurs les plus fortes obtenues à 69 semaines par rapport à 6 et 38 semaines (Kjaer and Sorensen, 1997). De même, Rodenburg et al (2003) ont étudié le comportement de picage de 630 volailles issues d'un croisement entre des lignées à haut et faible niveaux de picage. Ils ont trouvé des héritabilités pour le picage léger de 0,15 à 0,30 à 30 semaines alors qu'elles étaient de 0,12 à 0,13 à 6 semaines. L'héritabilité de ce comportement semble donc augmenter avec l'âge des volailles. Les auteurs expliquent cela par le fait que la motivation des jeunes à retrouver leurs pairs est plus forte que pour les adultes car ils sont plus vulnérables et craignent donc plus les prédateurs.

Pour finir, l'héritabilité du comportement maternel a également été étudiée. Chez le mouton O'connor et al (1985) ont établi un score de comportement maternel (MBS) en fonction de la réponse de la brebis à la manipulation de ses agneaux. En utilisant ce score sur 847 brebis, Lambe et al (2001) ont estimé l'héritabilité du score maternel à 0,13. Une autre étude sur 2000 moutons a utilisé ce score et a obtenu une héritabilité estimée de 0,39 (Lennon et al. 2009). Chez le porc, Løvendahl et al (2005) ont obtenu des héritabilités faibles pour le comportement maternel (0,08) sur 1076 truies en observant leur réaction corporelle lorsque leurs porcelets sont manipulés. Des héritabilités faibles ont également été retrouvées par Grandinson et al (2003) pour le comportement maternel chez la truie (0,01 à 0,08). Ils ont étudié la réaction de la truie aux cris de ses porcelets à un jour post-partum ainsi que sa réaction à leur manipulation et son évitement ou son agression de l'animalier qui les manipule à 4 jours post-partum.

D'après ce que nous venons de passer en revue, les héritabilités moyennes estimées et le haut niveau de variations génétiques observées permettent d'envisager une sélection sur certains traits comportementaux.

2.2.2- Expériences de sélection

Plusieurs expériences de sélection pour des caractères comportementaux ont été réalisées dans différentes espèces. Ces travaux ont pour objectif d'acquérir des connaissances sur les mécanismes génétiques impliqués dans le caractère étudié ainsi, et d'évaluer les changements que cela entraîne pour d'autres caractères physiologiques ou comportementaux (réponses corrélées) (Jensen et al. 2008).

Par exemple, des renards argentés ont été sélectionnés pendant 20 ans sur leur capacité à être apprivoisés (Belyaev 1979). Ils ont été évalués à 2 et 4 mois pour leur réaction à un homme. Les renards qui évitaient le moins l'homme étaient sélectionnés. Les individus de la lignée contrôle (non sélectionnés) ont continué à exprimer un caractère « sauvage » tandis que ceux de la lignée sélectionnée recherchaient activement le contact humain et remuaient leur queue à l'approche d'un homme.

Une autre sélection a été réalisée chez les visons pour leur réactivité à l'homme (Hansen 1996). Dans ces travaux, trois lignées ont été constituées : une lignée « confiante » (approche de l'homme), une lignée « peureuse » (évitement de l'homme) et une lignée « contrôle » (pas de sélection). Après 10 générations de sélection, il y avait 5% d'animaux considérés comme peureux dans la lignée « confiante », 40% dans la lignée contrôle et 95% dans la lignée « peureuse » (Malmkvist et Hansen 2001).

Une sélection divergente pour un faible ou fort niveau de picage (nombre d'accès de picage durant une session de 3h d'observation) a également été conduite chez le poulet (Kjaer et al. 2001; Su et al. 2005). Après 3 (Kjaer et al. 2001) puis 4 (Su et al. 2005) générations de sélection, on a pu observer des différences significatives pour le comportement de picage et la qualité du plumage entre les lignées à faible et fort niveau de picage.

Chez le mouton, Beausoleil et al. (2012) ont sélectionné phénotypiquement les animaux en fonction de leur réponse comportementale à l'isolement (mouvements et vocalisations) et à la présence de l'homme (activité locomotrice) dans un test open-field. Ils ont alors créé deux lignées divergentes avec les moutons très actifs (activité locomotrice intense en présence de l'homme et beaucoup de mouvements et de vocalisation à l'isolement) et peu actifs (faible activité locomotrice en présence de l'homme et peu de mouvements et de vocalisation à l'isolement). Ensuite, les animaux extrêmes des deux lignées ont été soumis à une confrontation à l'homme. Contrairement à ce qui était attendu, les moutons de la lignée très active se sont révélés moins peureux (concentration en cortisol moindre, plus d'approche de l'homme) que ceux de la lignée peu active (Beausoleil et al. 2008). Il semble donc que la peur d'un certain stimulus réduit le comportement actif. Pour un mouton, la locomotion et les vocalisations fortes augmentent le risque de détection par un prédateur, cela peut donc paraître dangereux d'exprimer ces comportements en présence d'un homme. Cette hypothèse permettrait d'expliquer pourquoi les moutons les plus peureux sont également les moins actifs (Beausoleil et al. 2008)

2.2.3- Corrélations entre caractères

Il est tout d'abord important de connaître les corrélations entre les critères de comportement animal et les critères de productivité classiquement sélectionnés, pour être en mesure de prédire les conséquences de la sélection passée sur l'évolution des comportements, ou pour quantifier l'impact de l'introduction de nouveaux critères de comportement au sein des objectifs de sélection (Wolf, McBride et al. 2008).

Pour les races Simmental et German Angus le gain moyen quotidien (GMQ) est négativement corrélé au score de comportement (Gauly et al. 2001). Ainsi, les animaux peu dociles (score de comportement élevé) sont également peu productifs (GMQ faible), et réciproquement. Chez les ovins on a également pu montrer que la sélection pour un tempérament calme s'accompagne d'une augmentation de la vitesse de croissance (Gavojdian et al. 2015). D'autre part, une étude chez le mouton a montré que la sélection pour le tempérament (test open-field au sevrage avec un conflit entre la proximité des congénères et la présence d'un homme et test d'isolement) affecte le comportement des femelles pendant la période de reproduction et pendant les premiers stades de gestation, ainsi que la survie des jeunes agneaux. En effet, les brebis au tempérament calme ont un meilleur taux d'ovulation que les brebis nerveuses. Elles ont plus de gestations multiples et plus de jumeaux (Blache et Bickell 2010).

Chez les volailles, Su et al (2006) ont montré que les poules de la lignée à faible niveau de picage ont des œufs plus lourds et une meilleure efficacité alimentaire que celles de la lignée à fort niveau de picage.

La relation globalement favorable entre le tempérament et les paramètres de production nous montre donc qu'une sélection sur le comportement ne va pas dégrader les paramètres de production, et vice versa.

La connaissance des corrélations entre les différents paramètres comportementaux évalués permet également de choisir des paramètres pertinents lors de la sélection. Il a été montré chez les ovins que les mesures comportementales « vocalisations » et « proximité à l'homme » sont génétiquement et environnementalement non corrélées. Ce sont donc des mesures indépendantes et reflétant un état émotionnel différent (Wolf et al. 2008). De même, il y a peu de corrélations génétiques entre les bêlements hauts et bas chez le mouton, ce qui suggère qu'ils sont indépendants génétiquement (Hazard et al. 2016). A l'inverse « vocalisation » et « locomotion » sont modérément corrélées, ce qui pourrait laisser penser qu'il y a des similarités dans les mécanismes génétiques qui contrôlent ces caractères (Wolf et al. 2008). Cependant cela reste à confirmer puisqu'une autre étude (Hazard et al. 2016) n'a obtenu que de faibles corrélations entre les vocalisations et la locomotion.

D'autre part, chez les bovins la distance de fuite et le score comportemental sont négativement corrélés. Cela peut s'expliquer par le fait que chez le bovin la peur s'exprime plutôt par une inhibition de mouvement (Piovezan et al. 2013).

Des réponses corrélées peuvent également apparaître lors d'expériences de sélection. Ainsi, l'expérience de domestication des renards argentés précédemment citée (chapitre V-2.2.1)(Belyaev 1979) a montré de nombreuses réponses corrélées à la sélection pour la docilité. Les auteurs de ces travaux ont pu observer des changements morphologiques (position de la queue, couleur de la fourrure, forme des oreilles), des changements dans la reproduction (désaisonnement) et une plus grande quantité de sérotonine. Il y a également eu des réponses corrélées lors de la sélection des visons pour leur réactivité à l'homme. En effet les visons sélectionnés généralisent leurs réactions de peur à différents tests (contact avec d'autres visons, nouveau objet, nouvelle nourriture, etc...) (Malmkvist et Hansen 2002).

Des réponses indirectes à la sélection ont également été observées pour différents caractères de reproduction, comme la précocité sexuelle (les visons « confiants » peuvent être mis à la reproduction plus tôt que les visons « peureux ») (Malmkvist et al. 1997) ou certaines concentrations hormonales (les visons « peureux » ont des plus forte concentrations sanguines en cortisol et des plus faibles sécrétion d'ACTH que les visons « confiants », en réponse à une capture) (Malmkvist et al. 2003).

Les corrélations peuvent aussi être recherchées pour pouvoir sélectionner sur un caractère qui permet d'en favoriser un autre qui est plus difficile et/ou coûteux et/ou long à mesurer. Par exemple, en sélectionnant les animaux sur un bon comportement maternel on espère une meilleure survie de leur progéniture (Les héritabilités estimées pour la survie des nouveau-nés sont plus faibles que celles estimées pour le comportement maternel). Ainsi, une étude sur les porcs a montré une corrélation de -0,24 entre la réaction des truies aux cris de leurs porcelets et la mortalité des porcelets nés vivants ainsi qu'une corrélation de 0,37 entre l'évitement d'un homme par la truie lorsqu'il manipule ses porcelets et la mortalité des porcelets (Grandinson et al. 2003).

Cela permet également une sélection précoce des jeunes en prévision de leur comportement futur. Ainsi, une corrélation de -0,65 a été trouvée chez les poules pondeuses entre le niveau d'activité en openfield du jeune et le comportement de picage à l'âge adulte. Il serait donc possible de prévoir ce comportement en mesurant le niveau d'activité des jeunes poules (Rodenburg et al. 2004). De même, le comportement agressif du porc adulte est corrélé au comportement lorsqu'il est manipulé pour être pesé à 10 semaines. En effet, les porcs agressifs sont ceux qui sont actifs lors des pesées (D'Eath et al. 2009). Cela constitue donc un atout pour prévoir et sélectionner contre le comportement agressif.

2.2.4- Déterminisme génétique des caractères

Maintenant que nous avons vu que des facteurs génétiques sont impliqués dans les variations individuelles de comportements sociaux, intéressons-nous aux gènes impliqués dans ces variations génétiques.

Une première stratégie pour les identifier consiste à explorer les gènes dont la (les) fonction(s), décrite(s) dans la littérature, est (sont) cohérente(s) avec ce que l'on connaît des caractères que nous étudions. C'est l'approche « gène candidat » (du gène au caractère). Elle suppose des connaissances sur les mécanismes biologiques qui sont impliqués dans les différents comportements sociaux rencontrés. Or, ces mécanismes sont assez peu connus à l'heure actuelle.

La deuxième approche, qui est la plus utilisée pour l'étude génétique des caractères de comportement, est la recherche pangénomique de QTL (Quantitative Trait Loci ; du caractère au(x) gène(s)). Elle consiste à rechercher des associations, intra-familles (analyse de liaison ; linkage analysis, ou LA en anglais) et/ou à l'échelle de la population (analyse d'association ; linkage disequilibrium, ou LD en anglais) entre la variation du caractère que l'on étudie et des polymorphismes moléculaires (microsatellites, SNP). Cela permet de détecter une (ou des) région(s) génomique(s) qui explique(nt) une partie de la variation du caractère, régions dans lesquelles on peut ensuite essayer d'identifier le gène « causal ». Dans la plupart des cas, quelques QTL sont détectés et chaque QTL explique une faible part de la variance génétique totale du caractère étudié.

a) Approche gène-candidat : illustrations

La prolactine est une hormone impliquée dans différentes activités endocriniennes notamment dans l'induction du comportement maternel. Elle agit en se fixant sur différents récepteurs spécifiques, dont le récepteur codé par le gène PRLP. Des études chez la souris ont montré l'implication de ce récepteur dans l'induction du comportement maternel (Lucas et al. 1998).

Wang et al (2015) ont donc étudié l'association entre des mutations de ce gène (chromosome 17 chez le mouton) et le comportement maternel chez 81 brebis. Ils ont donc amplifié l'exon 10 du gène PRLP par PCR à l'aide de 4 primers. Ils n'ont observé un polymorphisme que pour un des primers et on alors obtenu trois génotypes : AA, AB et BB, BB étant le génotype prédominant. Ils ont également observé les brebis et leurs agneaux pendant 72h post-mise-bas en enregistrant 4 comportements : l'acceptation à la mamelle et à la tétée, le léchage de l'agneau par la brebis, les coups donnés par la mère à son agneau et le rejet à la tétée. Ils ont alors pu mettre en évidence que les brebis du génotype AA lèchent plus leur agneau que les BB qui les lèchent plus que les AB. Concernant les coups de pieds, les brebis BB en donnent plus que les AA et les AB. Pour finir, les brebis AA acceptent plus leur agneau à la tétée que les AB qui les acceptent plus que les BB. Aucune différence significative n'a été observée pour le rejet à la tétée. Selon cette étude il semble donc que l'allèle A soit favorable pour le comportement maternel contrairement à l'allèle B.

Chez les poules, Xu et al (2010) ont mis en évidence une association entre la fréquence de couvaision et les variations du gène DRD2 qui code pour un récepteur dopaminergique. Il a été montré que la dopamine agit sur la sécrétion de prolactine en la stimulant via le récepteur DRD1 et en l'inhibant via le récepteur DRD2 (Xu et al. 2010).

Pour le comportement de picage, une des hypothèses éthologiques propose que cela correspond à un désordre résultant d'un comportement d'exploration redirigé (Flisikowski et al. 2009). Or des variations du gène DRD4 (codant pour un récepteur dopaminergique) ont été associées avec le comportement d'exploration chez différentes espèces de mammifères (Bailey et al. 2007; Hejjas et al. 2007; Fidler et al. 2007). C'est donc un gène candidat intéressant pour le comportement de picage. Flisikowski et al (2009) ont alors mis en évidence que deux variations de ce gène sont très fortement associées au picage chez 140 volailles.

Chez le porc, Muráni et al (2010) ont étudié l'association entre les réactions de stress et d'agressivité chez le porc et des marqueurs de 10 gènes reliés à l'axe hypothalamo-pituitaire-surrénalien. Pour cela ils ont utilisé des mesures physiologiques (concentration en cortisol, créatine kinase, glucose et lactate dans le plasma) et comportementales (score de lésions) chez des porcs au moment du réallotement à l'abattoir. Ils ont alors mis en évidence que le gène NR3C1, qui code pour un récepteur aux glucocorticoïdes, et le gène AVPR1B, qui code pour un récepteur à la vasopressine, sont fortement corrélés au comportement d'agression. Ce sont donc de potentiels gènes candidats pour étudier les réactions de stress chez le porc.

b) Approche QTL : illustrations

A l'heure actuelle, les travaux visant à cartographier les régions du génome impliquées dans la variation de caractères de comportement chez les animaux d'élevage ont fait l'objet de plusieurs publications. Quelques-unes sont détaillées ci-dessous.

Une étude a été réalisée par Gutierrez-Gil et al (2008) sur des bovins croisés Holstein x Charolais en utilisant deux tests de comportement : un test de distance de fuite par rapport à un homme et un test d'isolement social. Cela a permis d'identifier 29 QTL (significatifs à 5% au niveau du chromosome) distribués sur 17 chromosomes. Cinq étaient associés à la distance de fuite et les autres étaient associés au test de séparation (pas de QTL communs aux deux groupes de caractères). Le fait qu'il n'y ait pas de chevauchement entre le test de distance de fuite et de séparation sociale appuie le fait que les réponses de peurs dans différents contextes pourraient avoir des causes génétiques sous-jacentes différentes. Il y a plusieurs points communs entre cette étude et d'autres (Schmutz et al. 2001; Friedrich et al 2015; Hulsman Hanna et al. 2014). Des QTL sont notamment retrouvés sur le chromosome 29 et sur le chromosome 14 dans plusieurs de ces études. Différents gènes candidats ont été envisagés par les auteurs. Par exemple, des études chez l'homme ont permis de mettre en évidence des liens entre les récepteurs dopaminergiques 2 et 4 et le tempérament (Schmutz et al. 2001). Chez les bovins, le gène DRD4, qui code pour le récepteur dopaminergique 4, se situe sur le chromosome 29 (Glenske et al. 2011) mais sa position ne correspond pas aux régions trouvées par Friedrich et al (2015). Le gène DRD2, qui code pour le récepteur dopaminergique 2, se situe sur le chromosome 15, chromosome sur lequel Schmutz et al (2001) ont localisé un QTL.

Le gène PRLR, dont nous avons parlé précédemment (V-2.2.4-b) pourrait également être un gène candidat intéressant. Il se situe sur le chromosome 20, dans la même région qu'un QTL trouvé par Gutierrez-Gil et al (2008).

Une étude de Hazard et al. (2014) a également été réalisée chez les ovins pour la réactivité à l'isolement social et à l'homme sur 934 agneaux. Au sevrage, ces animaux ont été soumis à quatre tests impliquant l'isolement social, l'exposition à l'homme, le confinement et la nouveauté. Différentes données ont été collectées comme les vocalisations, la locomotion, le comportement de vigilance, la distance de fuite et la concentration sanguine en cortisol en réponse à la manipulation. De nombreux QTL ont été identifiés, dont 5 principaux sur les chromosomes 12, 16, 19, 21 et 23. Le QTL sur le chromosome 16 est associé aux bêlements hauts et les QTL des chromosomes 12 et 21 sont associés aux bêlements bas dans tous les tests. Ils ne semblent pas liés aux QTL associés à la locomotion, ce qui concorde avec la faible corrélation entre les vocalisations et la locomotion (0,2). De même ils ne sont pas liés aux QTL associés à l'approche d'un humain, ce qui est cohérent avec les résultats trouvés chez les bovins, étayant l'hypothèse de loci différents régissant les comportements sociaux et la réactivité à l'homme (Hazard et al. 2014). Une autre étude a été réalisée chez le mouton Bighorn (mouton sauvage, *Ovis canadensis*) par Poissant et al (2013), et a mis en évidence deux QTL pour la docilité et la hardiesse en réponse à la capture, respectivement sur les chromosomes 2 et 6, mais la comparaison avec l'étude précédente est difficile en raison de l'évolutions divergente entre cette espèce et le mouton domestique (*ovies aries*). Le QTL mis en évidence sur le chromosome 16 par Hazard et al (2016), coïncide avec un QTL trouvé chez les bovins sur le chromosome 20 (Gutierrez-Gil et al. 2008). Plusieurs gènes se trouvent près de cette région comme le gène NR3 qui code pour une protéine qui agit sur la clairance de récepteurs à certains peptides du cerveau. D'autres gènes candidats se trouvent près ou dans le QTL trouvé sur le chromosome 21, comme le gène CHRM1 (récepteur cholinergique muscarinique) qui jouerait un rôle dans la locomotion, la cognition et le développement du système nerveux. Le QTL sur le chromosome 19 est, quant à lui, proche du gène OXTR codant pour un récepteur à l'ocytocine qui est associé aux comportements social et maternel.

Chez les volailles, des QTL ont été recherchés pour expliquer le comportement de picage. Buitenhuis et al. (2003) ont évalué ce comportement à 6 et 30 semaines sur 630 poules pondeuses provenant d'un croisement entre deux lignées commerciales qui diffèrent pour leur tendance au picage. Ils ont également évalué la concentration en corticostérone des poules restreintes physiquement à 32 semaines. Des QTL pour le picage léger ont été mis en évidence sur le chromosome 10 à 6 semaines et sur les chromosomes 1 et 2 à 30 semaines. Cela laisse supposer que le picage léger est régulé par différents QTL en fonction de l'âge. Ce comportement observé au jeune âge ne serait donc pas prédictif de celui de l'adulte. En ce qui concerne le picage sévère, ils ont trouvé un QTL sur le chromosome 2. Pour la concentration en corticostérone en réponse à une restriction physique, un QTL a été retrouvé sur le chromosome 18. Une autre étude de Biscarini et al (2010) a évalué la condition du plumage de 662 poules pour étudier la susceptibilité de subir du picage (effet génétique direct) et d'être responsable de picage (effet génétique indirect évalué par la condition du plumage des congénères). Ils ont cartographié 11 QTL pour l'effet direct et 81 pour l'effet indirect dont un sur le chromosome 4 dans la zone du gène HTR2C qui code pour un récepteur à la sérotonine dont le rôle dans le picage a déjà été montré (Buitenhuis et al. 2006).

Concernant le comportement maternel, Michenet et al (2016) ont recherché des QTL à partir de données collectées sur 1236 bovins de race Blonde d'Aquitaine et 1084 bovins de race Limousine en créant un score se basant sur l'intensité du comportement protecteur de la vache envers son veau dans les quelques heures après la parturition. Ils ont trouvé deux QTL chez la Blonde d'Aquitaine sur les chromosomes 6 et 26. A proximité du QTL du chromosome 6, on trouve deux gènes d'intérêt, NPY1R et NPY5R, qui ont été reliés au stress et à l'anxiété (Longo et al. 2014) et au comportement maternel (Muroi, Ishii 2015) chez la souris. Dans la zone du QTL du chromosome 26 il y a également un gène candidat, ADRA2, qui code pour un récepteur adrénérgique qui a été relié à différents traits de comportement chez la souris (Schmidt et Weinshenker 2014). Chez les vaches de race Limousine, un QTL a été trouvé sur le chromosome 3 mais aucun gène candidat n'a été identifié à proximité.

A la lumière de ces quelques résultats publiés, on peut considérer que les caractères de comportement ont un déterminisme assez strictement polygénique, sans locus à effet majeur (Hazard et al. 2014).

PARTIE 2 : ETUDE DE LIGNEES DIVERGENTES POUR LE COMPORTEMENT

I- Introduction

L'évolution des pratiques d'élevage nécessite des animaux plus autonomes au niveau comportemental. En effet on observe une augmentation du nombre d'animaux, associée à une réduction de la main d'œuvre, ce qui diminue les contacts entre l'éleveur et ses animaux. De même la diversification des systèmes de production, avec une extensification dans certaines exploitations réduit les interactions animal/éleveur. Le mouton est connu pour être une espèce grégaire et peu tolérante à l'homme. Il serait donc avantageux de s'intéresser à sa réactivité sociale et sa réactivité à l'homme pour améliorer la cohésion sociale, le comportement maternel, la survie des agneaux, l'apprentissage, et donc le bien-être de l'animal mais aussi pour optimiser le travail de l'éleveur.

Nous avons vu au chapitre V de la partie I que la variabilité génétique et les héritabilités estimées pour les comportements sociaux chez le mouton étaient suffisantes pour envisager une sélection génétique (Hazard et al. 2014). Il existe quelques lignées divergentes pour le comportement chez les animaux d'élevage. Par exemple Agnvall et Jensen (2016) ont sélectionné des coqs sauvages (*Gallus gallus*) sur cinq générations pour leur réactivité à l'homme. Chez le lapin, Daniewski et Jezierski (2003) ont créé deux lignées divergentes pour la faible et forte activité locomotrice dans un test open-field. Beausoleil et al. (2008a) ont, quant à eux, créé deux lignées chez le mouton : MA (très actifs et vocaux) et LA (peu actifs et vocaux), basées sur leur réponse à la présence de l'homme et à l'isolement social.

Il est donc a priori possible et intéressant de sélectionner les moutons sur des critères de comportement.

Le premier objectif de notre étude est d'évaluer l'efficacité de sélections divergentes réalisées à l'INRA depuis 2010 pour le comportement social et la réactivité à l'homme chez la brebis. Elle a également pour but d'évaluer les effets indirects de cette sélection sur d'autres caractères tels que des comportements au sevrage autres que ceux sélectionnés, le comportement maternel à la mise-bas, la prolificité et la fertilité des brebis sélectionnées la croissance et la mortalité avant le sevrage.

D'éventuelles réponses indirectes à la sélection seront en effet importantes à considérer dans la perspective d'une inclusion de critères de comportement social et/ou réactivité à l'Homme dans les objectifs de sélection de populations ovines commerciales.

II- Matériel et méthode

1- Animaux et conduite

Les animaux étudiés sont des moutons de race Romane (ex INRA401), issue d'un croisement ancestral entre les races Romanov et Berrichon du Cher (Ricordeau et al. 1992). Ils sont élevés dans les domaines expérimentaux de La Fage (Roquefort sur Souzou, France) et de La Sapinière (Osmoy, France), qui présentent des structures d'élevage très contrastées.

Au total, en 7 ans, 1689 agneaux ont été testés pour leur réactivité comportementale au sevrage à la Fage (voir tableau 1) et 743 à la Sapinière (voir tableau 2). Ils sont issus de 37 pères par insémination artificielle et lutte naturelle.

L'unité expérimentale de la Fage (figure 8) est située sur le Causse du Larzac. Elle dispose d'un troupeau de 350 brebis élevées en plein air intégral tout au long de l'année sur un parcours de 280 ha divisé en parcs (d'environ 15 ha). Le pâturage s'effectue majoritairement sur des parcs natifs (non fertilisés) et il y a un passage sur des parcs fertilisés au printemps. L'herbe pâturée couvre 68% des besoins annuels de production et d'entretien, le reste étant couvert par des apports de foin, d'ensilage d'herbe et de concentrés en hiver (Molenat et al. 2005).

Dans ce système d'élevage, l'homme passe quotidiennement dans les parcs, de la mise-bas au sevrage, pour la surveillance des animaux (repérage de prédateurs et de brebis ou d'agneaux malades ou morts), et l'apport de nourriture (concentrés pour les agneaux) et d'eau.

Le taux de renouvellement du troupeau est de 30% par an. Les brebis disposent d'environ 150 m²/individu en période d'agnelage et jusqu'à 450 m²/individu après le sevrage. Les agneaux naissent au printemps et sont élevés en plein air.

Quelques heures après la mise-bas, chaque brebis est placée en case individuelle de mise-bas (figure 9) avec ses agneaux avant la pesée et l'identification, à l'aide de boucles auriculaires, des agneaux. Les brebis et les agneaux sont ensuite placés dans un parc collectif sous abri jusqu'au lendemain. Les agneaux sont maintenus sous la mère jusqu'au sevrage à 85 ± 4 jours d'âge. Après le sevrage, les agneaux reçoivent le minimum de contact avec l'homme jusqu'à la période des tests comportementaux, qui a lieu une dizaine de jours après le sevrage.



Figure 8 : Unité expérimentale de La Fage, image satellite

Quadrillage vert : parcours

F : parcs fertilisés



Figure 9 : case individuelle de mise-bas

L'unité expérimentale de la Sapinière (Bourges, Cher) est un élevage en bergerie. Le domaine se compose de 425 ha dont 140 ha dédiés aux cultures de céréales et 285 ha dédiés aux fourrages. Dans ce système d'élevage, l'homme passe quotidiennement dans la bergerie pour de la surveillance et de l'entretien. En dehors des périodes de pâturage, les brebis sont nourries mécaniquement à base d'ensilage d'herbe, de luzerne, de foin, de paille et de céréales selon un rationnement calculé en fonction de leur stade physiologique.

Le cheptel ovin compte 1650 brebis réparties en 6 races pures ou croisées. Le troupeau de Romane compte environ 900 brebis avec un taux de renouvellement de 25% par an. Les brebis disposent d'environ 0,6 m²/individu en période d'agnelage et d'environ 1,8 m²/individu après le sevrage.

Un mois et demi avant la mise-bas, des lots de 30 brebis sont constitués et rentrés en bergerie. Les agnelages des brebis romanes sont répartis essentiellement sur 2 des 3 périodes annuelles de mise-bas du domaine.

Tableau 1: Effectif des agneaux testés pour leur réactivité comportementale au sevrage au domaine de la Fage en fonction de l'année, de la génération et du sexe

Génération	Sexe	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Total
G0	femelles	189	143	124	57	33			546
G1	femelles			45	102	111	109	107	474
	mâles				70	129	130	110	439
G2	femelles					9	33	76	118
	mâles					15	38	59	112
Total		189	143	169	229	297	310	352	1689

Tableau 2: Effectif des agneaux testés pour leur réactivité comportementale au sevrage au domaine de la sapinière

Sexe	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Total
Mâles	132	140	136	129	124	82	743

2- Dispositifs expérimentaux

Au sevrage, les agneaux sont soumis individuellement à deux tests combinant l'attraction sociale, l'isolement et l'exposition à l'homme : le test du « couloir » et le test du « manège ». Ces tests sont adaptés des tests originaux développés par Boissy et al (Boissy et al. 2005). Ils ont lieu en intérieur et environ 30 animaux sont testés par jour. Le test du « couloir » est fait le matin est celui du « manège » l'après-midi.

A la mise-bas, les brebis sont également soumises individuellement à deux tests mettant en jeu la présence ou le retrait de la portée et le contact avec l'homme : le test d' « approche-suivi » (2h après la mise-bas) et le test du « couloir » (24h après la mise-bas).

2.1- *Test du couloir au sevrage*

Le test du couloir au sevrage a pour but d'évaluer la réactivité sociale (recherche active des congénères ou inhibition comportementale, détresse ou apaisement,...) face au retrait de congénères et le conflit entre l'attractivité des congénères et la réactivité à l'homme des animaux (tolérance ou non d'un homme immobile).

La veille des tests de comportements, les agneaux à tester sont séparés du troupeau, mis en lots et parqués dans le bâtiment de réalisation des tests. Ils ont accès en permanence à du foin, des concentrés et de l'eau, sauf pendant les tests, et à la fin de la journée ils retournent au pâturage.

Le dispositif est constitué d'un couloir (2m x 7 m) clos par des panneaux pleins de 2 m de haut et divisé en sept zones virtuelles (figures 10 et 11). Un groupe de trois congénères est placé derrière une grille, à l'extrémité opposée à l'entrée de l'animal testé dans le couloir. Les congénères utilisés comme stimuli social pendant le test du couloir sont choisis au hasard parmi le troupeau d'agneaux expérimentaux, et peuvent être soit un mâle associé à deux femelles soit deux mâles associés à une femelle. Ces animaux ne sont pas testés.

L'épreuve se déroule en trois phases :

- Phase 1 (environ 15 secondes) : l'animal est amené à l'extrémité du dispositif, on démarre en ouvrant pour qu'il entre. C'est une phase d'initialisation, il n'y a donc pas de mesures pendant cette phase.
- Phase 2 (1 min) : on isole visuellement l'animal testé en obstruant la grille et on mesure sa réactivité comportementale.
- Phase 3 (1min) : On rétablit le contact visuel avec les congénères mais un homme se tient devant la grille, immobile. L'attraction pour les congénères en présence de l'homme est alors mesurée.

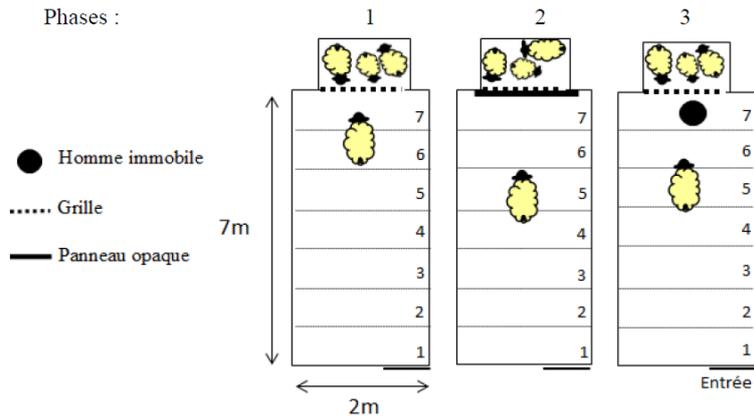


Figure 10 : schéma du dispositif du couloir. Source : D.Hazard



Figure 11 : photo du dispositif du couloir. Source : D.Hazard

De la saisie électronique en direct est réalisée pour l'enregistrement de la fréquence des vocalisations : bêlements hauts (**social2c_sev** pour la phase 2 et **social3c_sev** pour la phase 3) et bêlements bas (**belb2c_sev** pour la phase 2 et **belb3c_sev** pour la phase 3).

L'expérience est également filmée pour analyser le nombre de zones traversées (**zotrav2c_sev** et **zotrav3c_sev**), le temps passé en posture de vigilance (**vigil2c_sev** et **vigil3c_sev**) et le score de proximité dans la phase 3 calculé par pondération des temps passés dans les différentes zones virtuelles (**proxim3c_sev** = (temps en zone 1 * 0/6) + (temps en zone 2 * 1/6) + (temps en zone 3 * 2/6) + (temps en zone 4 * 3/6) + (temps en zone 5 * 4/6) + (temps en zone 6 * 5/6) + (temps en zone 7 * 6/6)).

2.2- Test du manège au sevrage

Le test du manège au sevrage a pour but d'évaluer les réactions comportementales en réponse à un isolement social et à la présence d'un homme en mouvement. Il consiste en un circuit rectangulaire de 4,5 m de largeur et de 7,5 m de longueur, clos par des barrières opaques de 1,2 m de hauteur. Six zones de 3 m de longueur, sont délimitées virtuellement (figure 12).

L'épreuve se déroule en deux phases :

- phase 1 (30 secondes) : l'animal se déplace librement dans le circuit et sa réactivité est mesurée.
- Phase 2 (1 minute) : un homme rentre dans le circuit et se déplace à vitesse constante (une zone est parcourue en 5 secondes) jusqu'à ce qu'il ait réalisé deux tours complets. Toutes les 5 secondes pendant une minute, les zones de localisation de l'animal et de l'homme sont enregistrées, permettant de calculer une distance de fuite de l'animal vis-à-vis de l'homme (**distmoy2m_sev**). De plus l'homme mobile enregistre avec un chronomètre le temps durant lequel il peut voir la tête de l'animal (temps de vue de l'homme par l'animal = **tpsvue2m_sev**), ce qui permet de discriminer les animaux suiveurs.

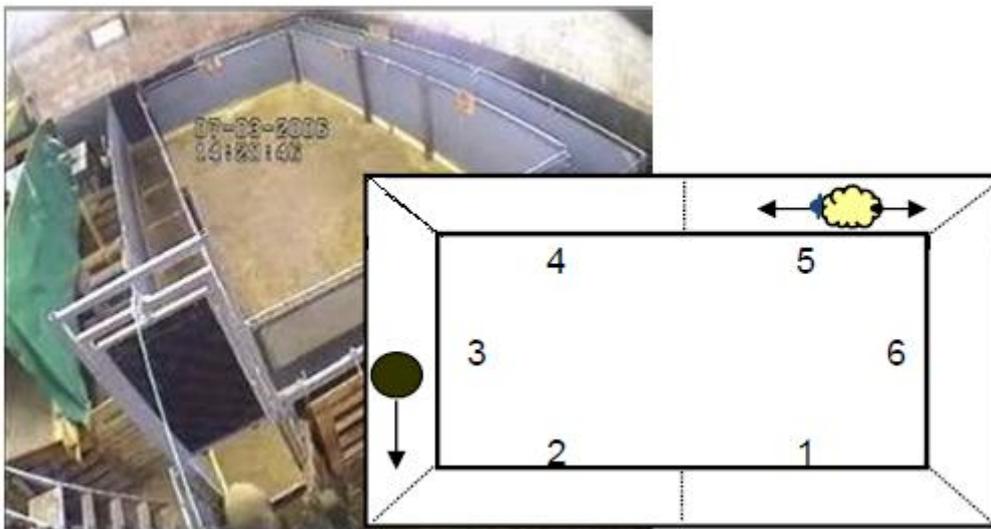


Figure 12 : test du manège. Source : A.Boissy

2.3- *Test du couloir à la mise bas*

Le test du couloir à la mise-bas a pour but d'évaluer la réactivité maternelle face au retrait de la portée et le conflit entre l'attractivité de la portée et la réactivité à l'homme des animaux (tolérance ou non d'un homme immobile).

Le dispositif est le même que celui utilisé au sevrage (voir II-2.1, figures 8 et 9). La portée est placée derrière une grille, à l'extrémité opposée à l'entrée du couloir, et l'animal testé est introduit par l'autre extrémité.

L'épreuve se déroule en trois phases :

- Phase 1 (environ 15 secondes) : la brebis est amenée à l'extrémité du dispositif, on démarre en ouvrant pour qu'il entre. C'est une phase d'initialisation, il n'y a pas de mesures pendant cette phase.
- Phase 2 (1 min) : on isole visuellement l'animal testé en obstruant la grille et on mesure sa réactivité comportementale.
- Phase 3 (1min) : On rétablit le contact visuel avec la portée mais un homme se tient devant la grille, immobile. L'attraction pour la portée en présence de l'homme est alors mesurée.

De la saisie électronique en direct est réalisée pour l'enregistrement de la fréquence des vocalisations : bêlements hauts (**social2c_mb** pour la phase 2 et **social3c_mb** pour la phase 3) et bêlements bas (**belb2c_mb** pour la phase 2 et **belb3c_mb** pour la phase 3).

L'expérience est également filmée pour analyser le nombre de zones traversées (**zotrav2c_mb** et **zotrav3c_mb**), le temps passé en posture de vigilance (**vigil2c_mb** et **vigil3c_mb**) et le score de proximité (**proxim2c_mb** **proxim3c_mb** avec $\text{proxim} = (\text{temps en zone 1} * 0/6) + (\text{temps en zone 2} * 1/6) + (\text{temps en zone 3} * 2/6) + (\text{temps en zone 4} * 3/6) + (\text{temps en zone 5} * 4/6) + (\text{temps en zone 6} * 5/6) + (\text{temps en zone 7} * 6/6)$).

2.4- Test d'approche-suivi à la mise-bas

Le test d'approche-suivi se déroule sur le site de la mise-bas, environ 1 à 2h après mise-bas.

Il se déroule en deux phases (figure 13) :

- Phase d'approche : l'homme se place à 15m du site de mise-bas. Il s'approche en marchant à allure constante pendant 15 secondes afin d'arriver à 2m environ du site de mise-bas.
- Phase de suivi : l'homme s'approche lentement du site de mise-bas, saisit les agneaux par les pattes et s'éloigne avec tous les agneaux de la portée dans la même direction que celle de la phase d'approche. On mesure la réactivité comportementale de la brebis dans les deux phases du test.

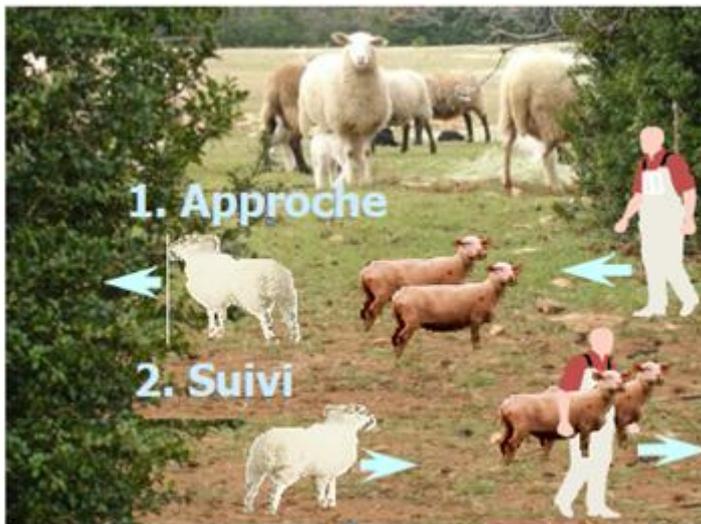


Figure 13 : test d'approche-suivi. Source : D.Hazard

La saisie et l'enregistrement des réponses comportementales s'effectuent à la fin de chaque phase de test sur un boîtier de saisie électronique. Une série de question est posée selon un ordre fixé et parfois selon un délai précis (déclenchement d'un chronomètre). Selon les questions, l'expérimentateur peut sélectionner une seule réponse parmi plusieurs déjà définies en les faisant défiler sur l'écran.

Les comportements évalués pendant la phase d'approche sont la distance mère-portée (**appro_distmp**, un score haut signifie que la brebis est proche de la portée), l'agressivité vis-à-vis de l'homme (**appro_agress**) et la réaction motrice (**appro_locom**, un score haut signifie que la brebis ne s'écarte pas de la portée).

Pendant la phase de suivi on évalue la réaction motrice (**suivi_locom**, un score haut signifie que la brebis suit l'homme et les agneaux) et le délai de contact mère-portée (**suivi_tpscontact**, un score haut signifie que le contact est immédiat). La construction de ces variables est présentée dans le tableau 3.

Tableau 3 : grille de mesure du test d'approche-suivi

Phase de test	Variable comportementale évaluée	Code de la réponse	classes
Approche	Distance mère-portée	1	+ de 6m
		2	2 à 6m
		3	0 à 2m
	Agressivité vis-à-vis de l'homme	1	Oui
		2	non
	Réaction motrice	1	S'écarte et ne revient pas eu bout de 60s
		2	S'écarte seule et revient avant 60s
		3	S'écarte avec au moins un agneau et revient avant 60s
		4	Va et vient autour de la portée
		5	Immobile ou approche vers l'homme
Suivi	Réaction motrice	1	S'écarte
		2	Reste sur place
		3	Suit difficilement (va et vient ou tourne autour de l'homme)
		4	Suit facilement
	Délai du contact mère-portée	1	Pas de contact dans les 90s
		2	Contact après le départ de l'homme
		3	Contact dans les 30s
		4	Contact immédiat (3s)

2.5- *Autres caractères mesurés*

Les agneaux testés pour le comportement ont été suivis pour leurs performances zootechniques, notamment avec des prises de poids régulières qui ont permis de calculer des gains moyens quotidiens (GMQ). Ces valeurs se retrouvent sous forme de variables notées **G0_30** (GMQ entre 0 et 30 jours), **G30_70** (GMQ entre 30 et 70 jours), **G70_120** (GMQ entre 70 et 120 jours, concernent les agnelles renouvellement)) et **G70_195** (GMQ entre 70 et 95 jours, concernent principalement les agneaux mâles).

Leur mortalité a également été surveillée de la naissance au sevrage et un taux de mortalité a pu être calculé pour les périodes 0-2 jours, 3-7 jours, 8-14 jours, 15-21 jours et 22-70 jours.

Les performances zootechniques des brebis ont aussi été étudiées, entre autres la fertilité (nombre de brebis qui ont mis bas / nombre de brebis mises à la reproduction), la prolificité (nombre total d'agneaux nés / nombre de portées) et le taux de survie de leur portée (nombre d'agneaux nés – nombre d'agneaux sevrés sous la mère, noté **tsp**).

2.6- *Mise en forme des données*

La déviation par rapport à la normalité des variables comportementales a été testée avec la procédure UNIVARIATE de SAS. Certaines variables ont alors été transformées pour minimiser la déviation, elles sont présentées dans le tableau 4.

Tableau 4 : liste des variables transformées

Nom de la variable	signification	Test	Phase du test	transformation
belh2c_sev	Fréquence de bêlements hauts	Couloir	2	Racine carré
belh3c_sev		sevrage	3	
belh1m_sev		Manège	1	
belb2c_sev	Fréquence de bêlements bas	Couloir	2	Log10
belb3c_sev		sevrage	3	
belb1m_sev		Manège	1	
belb2c_mb	Fréquence de bêlements bas	Couloir	2	Log10
belb3c_mb		Mise-bas	3	
vigil2c_mb	Temps passé en posture de vigilance	Couloir	2	Log10
vigil3c_mb		Mise-bas	3	

Pour la sélection génétique sur la réactivité sociale, on utilise une variable synthétique (**social**) construite par analyse en composante principale (ACP). Cette variable synthétique résulte d'une combinaison linéaire des caractères bêlements hauts pendant les phases 2 (**belh2c_sev**) et 3 (**belh3c_sev**) du test du couloir et pendant la phase 1 du test du manège (**belh1m_sev**). Cette variable synthétique, correspondant à la première composante de l'ACP, explique 74% et 75% de la variance des caractères observés dans les conditions expérimentales de la Fage et de La Sapinière, respectivement.

Pour la sélection génétique sur la réactivité à l'homme, la variable synthétique utilisée (**reacthomme**) est également construite par ACP. Cette variable résulte d'une combinaison linéaire des caractères distance de fuite (**distmoy2m_sev**) et durée de vue de l'animal par l'homme (**tpsvue2m_sev**) pendant la phase 2 du test du manège. Cette variable synthétique, correspondant à la première composante de l'ACP, explique 87,5% et 86% de la variance des caractères observés dans les conditions expérimentales de la Fage et de La Sapinière, respectivement.

3- Mise en place des sélections divergentes

A partir des tests comportementaux effectués au sevrage, des lignées divergentes pour la réactivité sociale (faible/forte motivation sociale) et pour la réactivité à l'homme (réactif/tolérant) ont été mises en place.

La sélection génétique se fait en plusieurs étapes :

- 1) Phénotypage du comportement (tests comportementaux au sevrage).
- 2) Reconstitution de la généalogie (pedigree connu sur plusieurs générations).
- 3) Estimation des valeurs génétiques additives (index) :

Les valeurs génétiques additives (index), sur lesquelles se basent les choix de reproducteurs, ont été estimées à l'aide de la méthodologie BLUP (best linear unbiased prediction) appliquée à un modèle animal (logiciel ASREML). Le modèle linéaire mixte suivant a été utilisé :

$$[1] X_{ijklmno} = \mu + \text{année_site}_i + \text{ana}_j + \text{sexe}_k + \text{âge_mère}_l + \text{mère}_{om} + \text{portée}_{on} + \text{animal}_o + e_{ijklmno}$$

Où $X_{ijklmno}$ est l'observation d'un agneau o de la portée n , de mère m d'âge l , de sexe k , avec un nombre d'agneaux nés et un nombre d'agneaux allaités j dans la portée n , au cours de l'année_site du test i .

μ est la moyenne globale de l'ensemble de données. Année_site est l'effet fixe qui est une combinaison de l'année et du site du test i (23 niveaux). Ana est l'effet fixe qui est une combinaison du nombre d'agneaux nés et du nombre d'agneaux allaités j de la portée (4 niveaux). Sexe est l'effet fixe du sexe k de l'agneau (2 niveaux). Age_mère est l'effet fixe de l'âge l de la mère (7 niveaux). Mère est l'effet aléatoire de l'environnement permanent maternel m de l'agneau o . Portée est l'effet aléatoire de l'environnement permanent de la portée n de l'agneau o . Animal est l'effet génétique additif aléatoire de l'agneau o . e est l'effet aléatoire résiduel.

Une indexation globale est réalisée en prenant en compte les mesures de comportement obtenues sur les domaines expérimentaux de la Fage et de La Sapinière. L'indexation prend également en compte les mesures de comportement connues chez les individus apparentés aux individus des sélections divergentes (i.e. 5 années de données antérieures). Les composantes

de la variance et les corrélations génétiques entre les caractères ont été calculées par analyse bi-variée.

- 4) Classement des animaux en fonction des valeurs génétiques estimées.
- 5) Choix des extrêmes (figure 14) : le critère de sélection utilisé pour le choix des reproducteurs de chaque nouvelle génération est la valeur génétique additive individuelle (index) pour les caractères (variables synthétique de réactivité sociale ou de réactivité à l'homme).

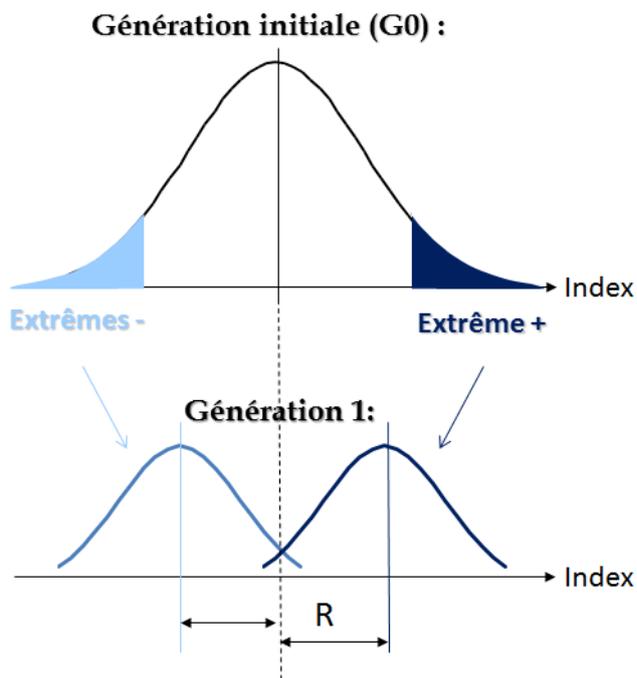


Figure 14: principe de la sélection divergente. Source : D.Hazard

R : réponse à la sélection

Les animaux extrêmes pour chaque caractère constituent quatre lignées distinctes (S+, S-, H+ et H-). Le principe général consiste à choisir des animaux extrêmes (+ ou -) pour un type de comportement (réactivité sociale ou à l'homme) mais de moyenne proche de la moyenne générale de la population pour l'autre comportement :

- S+ : animaux ayant une forte attraction sociale (intermédiaires pour la tolérance à l'homme)
- S- : animaux ayant une faible attraction sociale (intermédiaires pour la tolérance à l'homme)
- H+ : animaux tolérants à l'homme (intermédiaires pour la réactivité sociale)
- H- : animaux réactifs à l'homme (intermédiaires pour la réactivité sociale)

Chaque année, 80 agnelles sont élevées pour le renouvellement du troupeau (~30%). Ainsi, 20 agnelles les plus extrêmes sont choisies par lignée chaque année.

La reproduction s'effectue par des accouplements raisonnés (insémination artificielle ou monte naturelle) des femelles des lignées divergentes à la Fage avec des béliers extrêmes pour la réactivité sociale ou à l'homme (béliers venant de l'unité expérimentale de La Sapinière). Ces béliers sont sélectionnés sur des critères zootechniques et comportementaux (réactivité sociale et réactivité à l'homme). Huit béliers aux comportements extrêmes sont choisis par an en général, ce qui correspond à deux béliers par lignée.

L'évolution génétique des lignées pour les caractères sélectionnés (voir les résultats au chapitre II-1-3) est représentée par l'évolution des moyennes des valeurs génétiques estimées (index) des individus de chaque lignée à chaque génération.

4- Effet de la sélection

4.1 – Efficacité et effets directs des sélections divergentes

L'efficacité des sélections divergentes a été évaluée sur les caractères sélectionnés en calculant :

- la différentielle de sélection (S) : écart entre la moyenne des moindres carrés (ou moyenne corrigée) des parents sélectionnés et la moyenne corrigée de la population des candidats à la sélection. Elle constitue une indication de la pression de sélection appliquée.
- l'intensité de sélection (I) : différentielle de sélection exprimée en unité d'écart-type phénotypique.
- la réponse à la sélection (R) : écart entre la moyenne phénotypique de la génération parentale et celle des descendants issus des individus sélectionnés. Dans notre étude elle est exprimée en écart-types phénotypiques.
- l'héritabilité réalisée (h^2) : rapport R/S. Dans notre cas nous avons utilisé R/I car R est exprimée en écart-types phénotypiques.

L'effet des lignées sélectionnées lors de deux générations successives (G1 et G2) sur les caractères sélectionnés a été analysé avec une analyse de variance (procédure GLM sur SAS) selon le modèle :

$$[2] X_{ijklmn} = \mu + \text{année}_i + \text{sexe}_j + \text{ana}_k + \hat{\text{âge_mère}}_l + \text{lignée}_m + \text{génération}_n + \text{lignée}_m \text{génération}_n + e_{ijklmn}$$

Où X_{ijklmn} est la réponse comportementale sélectionnée (réactivité sociale ou à l'homme) d'un agneau testé l'année i , de sexe j , parmi un nombre d'agneaux nés et allaités k , dont l'âge de la mère est l , de lignée m et de génération n .

μ est la moyenne globale de l'ensemble des observations. Année est l'effet fixe de l'année i du test (7 niveaux). Sexe est l'effet fixe du sexe j de l'agneau (2 niveaux). Ana est l'effet fixe qui est une combinaison du nombre d'agneaux nés et du nombre d'agneaux allaités k de la portée (4 niveaux). Age_mère est l'effet fixe de l'âge l de la mère (7 niveaux). Lignée est l'effet fixe de la lignée m de l'agneau (4 niveaux). Génération est l'effet fixe de la génération n de l'agneau (3 niveaux). Lignée $_m$ Génération $_n$ est l'effet fixe de l'interaction entre la lignée m et la génération n . e est l'effet aléatoire résiduel.

D'autres interactions ont été testées mais elles n'étaient pas significatives.

4.2- Effets phénotypiques indirects de la sélection

Les effets phénotypiques indirects des lignées sélectionnées ont été testés chez les animaux de la première génération de sélection (G1) sur :

- Les caractères comportementaux des agneaux au sevrage autres que ceux utilisés pour les sélections divergentes (modèle d'analyse de variance [3])
- Les caractères zootechniques des agneaux : mortalité (test du Khi Deux) et croissance avant le sevrage (modèle d'analyse de variance [3])
- Les caractères comportementaux des brebis à la mise-bas (modèle d'analyse de variance [4])
- Les caractères zootechniques des brebis : fertilité et prolificité (test du Khi Deux), taux de survie de la portée (modèle d'analyse de variance [4]).

Les données discrètes de mortalité, fertilité et prolificité ont été analysées par un test du Khi Deux. Les autres caractères quantitatifs continus ont été analysés par analyse de variance (procédure GLM de SAS) selon les modèles suivants :

$$[3] X_{ijklm} = \mu + \text{année}_i + \text{sexe}_j + \text{ana}_k + \text{âge_mère}_l + \text{lignée}_m + e_{ijklm}$$

Où X_{ijklm} est l'observation (comportementale ou zootechnique) d'un agneau testé l'année i , de sexe j , parmi un nombre d'agneaux nés et allaités k , dont l'âge de la mère est l et de lignée m . μ est la moyenne globale de l'ensemble des observations. Année est l'effet fixe de l'année i du test (7 niveaux). Sexe est l'effet fixe du sexe j de l'agneau (2 niveaux). Ana est l'effet fixe qui est une combinaison du nombre d'agneaux nés et du nombre d'agneaux allaités k de la portée (4 niveaux). Age_mère est l'effet fixe de l'âge l de la mère (7 niveaux). Lignée est l'effet fixe de la lignée m de l'agneau (4 niveaux). e est l'effet aléatoire résiduel.

$$[4] X_{ijklm} = \mu + \text{année}_i + \text{rang_mb}_j + \text{taille_portée}_k + \text{âge}_l + \text{lignée}_m + e_{ijklm}$$

Où X_{ijklm} est l'observation (comportementale ou zootechnique) d'une brebis testée l'année i , de rang de mise bas j , de taille de portée k , d'âge l et de lignée m .

μ est la moyenne globale de l'ensemble des observations. Année est l'effet fixe de l'année i du test (3 niveaux). Rang_mb est l'effet fixe du rang de mise-bas j de la brebis (3 niveaux). Taille_portée est l'effet fixe de la taille de portée k de la brebis (4 niveaux). Age est l'effet fixe de l'âge l de la brebis (3 niveaux). Lignée est l'effet fixe de la lignée m de la brebis (4 niveaux). e est l'effet aléatoire résiduel.

Les interactions ont été testées pour ces deux modèles.

III- Résultats

1- Evaluation génétique de la réactivité sociale et de la réactivité à l'homme

L'évaluation génétique des animaux pour la réactivité sociale et de la réactivité à l'homme a été réalisée à l'aide du modèle [1] et a permis d'estimer les composantes de la variance phénotypique de ces caractères (« social » et « reacthomme », tableau 5).

Pour le caractère « Social », 49% de la variance phénotypique est expliquée par l'effet génétique additif (animal dans le tableau), 45% par l'effet aléatoire résiduel et 5% par l'environnement permanent de la portée. L'effet de l'environnement permanent maternel est négligeable.

Pour le caractère « reacthomme », 15% de la variance phénotypique est expliquée par l'effet génétique additif, 81% par l'effet aléatoire résiduel et 3% par l'environnement permanent de la portée. L'effet de l'environnement permanent maternel est négligeable.

L'héritabilité estimée correspond à la part de variance expliquée par la valeur génétique additive. On obtient donc une héritabilité estimée de 0,49 pour « social » et 0,15 pour « reacthomme ».

Tableau 5 : composantes de la variance des caractères sélectionnés

	Animal ¹	mère	portée	résiduelle
Social	0,49 ± 0,03	0,56*10 ⁻² ± 0,01	0,05 ± 0,02	0,45 ± 0,03
reacthomme	0,15 ± 0,02	0,95*10 ⁻² ± 0,02	0,03 ± 0,03	0,81 ± 0,03

¹ Pourcentage de variance phénotypique expliqué par chacun des effets aléatoires du modèle animal mixte [1].

La corrélation génétique entre les caractères sélectionnés « social » et « reacthomme » est de $0,32 \pm 0,07$

L'évolution génétique des lignées sélectionnées de façon divergente pour la réactivité sociale au cours de deux générations de sélection est présentée figure 15.

Pour la lignée S+, on observe une augmentation des index entre G0 et G1 et une diminution entre G1 et G2. Pour la lignée S-, on observe une diminution des index entre G0 et G1 puis une augmentation entre G1 et G2. Il y a peu d'évolution des index entre les générations pour les lignées H+ et H-.

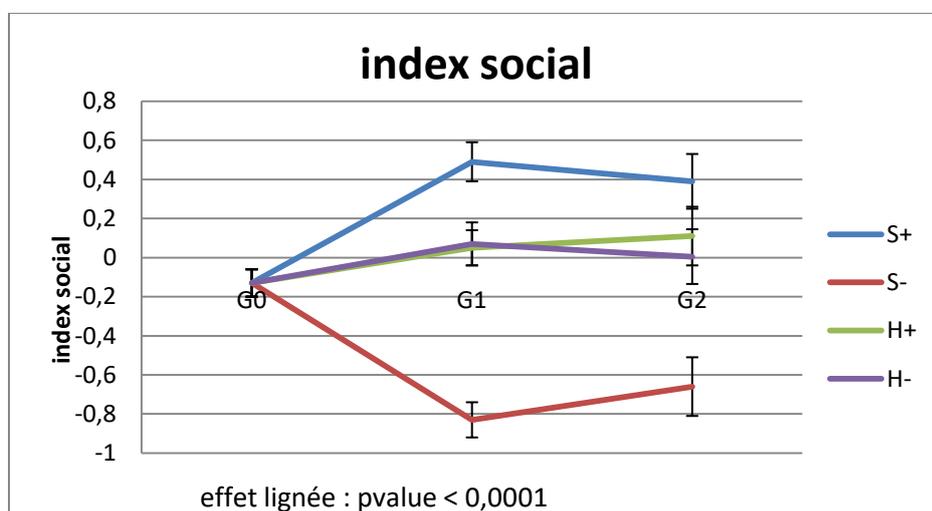


Figure 15 : évolutions génétiques de la réactivité sociale pour les 4 lignées

L'évolution génétique des lignées sélectionnées de façon divergente pour la réactivité à l'homme au cours de deux générations de sélection est présentée figure 16.

Pour la lignée H+, on observe une augmentation des index entre G0 et G1 puis une diminution entre G1 et G2. Pour les lignées H- et S-, on observe une diminution des index entre G0 et G1 puis entre G1 et G2. Il y a peu d'évolution des index entre les générations pour la lignée S+.

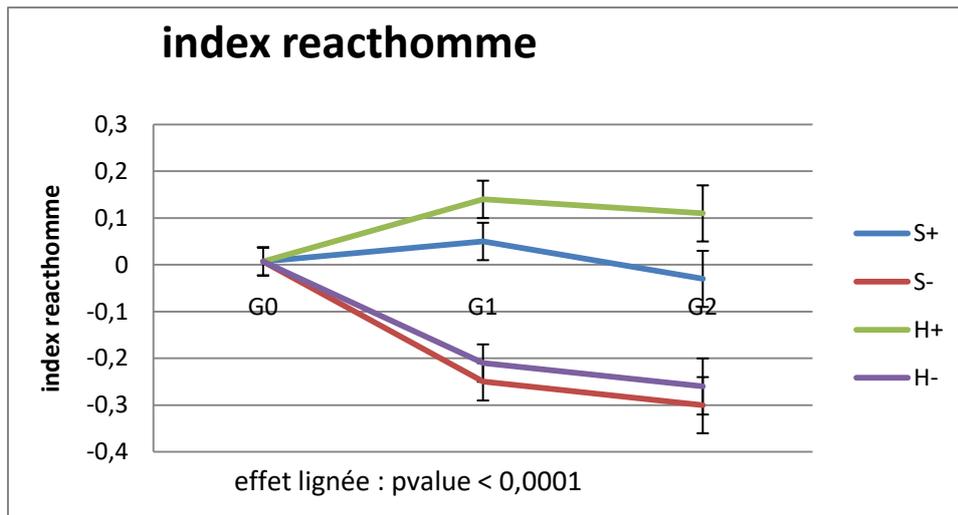


Figure 16 : évolutions génétiques de la réactivité à l'homme pour les 4 lignées

2- Efficacité de la sélection

2.1- Effets directs des sélections divergentes

Les statistiques descriptives pour les variables synthétiques « **social** » et « **reacthomme** » sont présentées dans le tableau 6.

L'effet de la lignée est significatif pour le caractère **social** et pour le caractère **reacthomme** mais l'effet génération n'est pas significatif pour ces caractères. L'effet de l'interaction lignée x génération est significatif pour les caractères social et reacthomme.

La moyenne de la population pour **social** est de 0,29. Les différences phénotypiques entre les lignées S+ et S- pour le caractère **social** sont significatives à la 1^{ère} et à la 2^{ème} génération de sélection. Les différences phénotypiques entre les lignées H+ et H- pour le caractère **social** ne sont pas significatives quelle que soit la génération.

La moyenne de la population pour **reacthomme** est de -0,04. Les différences phénotypiques entre les lignées H+ et H- pour le caractère **reacthomme** sont significatives à la 1^{ère} génération de sélection mais pas à la 2^{ème}. Les différences phénotypiques entre les lignées S+ et S- pour le caractère **reacthomme** sont significatives quelle que soit la génération.

Tableau 6 : résultats de l'analyse de variance (modèle [2]) pour les variables synthétiques **social** et **reacthomme**

		social	Reacthomme
	Moyenne brute	0,29	-0,04
	Ecart-type	1,48	1,31
	R ²	0,32	0,15
Effets	Lignée	***	***
	Génération	NS	NS
	Génération*lignée	***	***
G1	S+	1,26 ¹ ± 0,16 a	0,12 ± 0,15 a c
	S-	-0,51 ± 0,16 b	-0,31 ± 0,15 b
	H+	0,51 ± 0,15 c	0,25 ± 0,15 a
	H-	0,66 ± 0,15 c	-0,27 ± 0,15 b
G2	S+	1,24 ± 0,24 a	0,16 ± 0,23 a c
	S-	-0,57 ± 0,26 b	-0,36 ± 0,25 b
	H+	0,52 ± 0,28 c	-0,18 ± 0,27 a b
	H-	0,55 ± 0,22 c	-0,13 ± 0,21 b c

* : Pvalue ≤ 0,05 ; ** : Pvalue ≤ 0,01 ; *** : Pvalue ≤ 0,001 ; NS : non significatif

R² : coefficient de détermination

a-c : des lettres différentes signifient que les moyennes sont significativement différentes pour un même caractère, entre lignées et entre générations.

¹ : moyenne corrigée ± erreur standard

2.2- Efficacité des sélections divergentes

L'efficacité des sélections divergentes est présentée pour les lignées réactivité sociale et réactivité à l'homme dans les tableaux 7 et 8, respectivement.

Pour les lignées de réactivité sociale, l'intensité de sélection à la génération 0 (G0) est de 1,10 σ pour les S+ et -1,22 σ pour les S- (2,32 σ entre les deux lignées). A la génération 1 (G1), l'intensité de sélection est de 0,64 σ pour les S+ et -1,45 σ pour les S- (2,09 σ entre les deux lignées). Concernant la réponse à la sélection, pour la génération 1, elle est de 0,53 σ pour les S+ et de -0,67 σ pour les S- (1,2 σ entre les lignées). Pour la génération 2 (G2) elle est de 0,55 σ pour les S+ et -0,68 σ pour les S- (1,23 σ entre les lignées).

L'héritabilité réalisée à la génération 1 est de 0,48 pour les S+ et 0,55 pour les S-. L'héritabilité réalisée à la génération 2 est de 0,86 pour les S+ et 0,47 pour les S-.

Pour les lignées de réactivité à l'homme, l'intensité de sélection à la génération 0 est de 0,92 σ_p pour les H+ et -0,77 σ_p pour les H- (1,69 σ_p entre les deux lignées). A la génération 1, l'intensité de sélection est de 1,18 σ_p pour les H+ et -0,50 σ_p pour les H- (1,68 σ_p entre les lignées). Concernant la réponse à la sélection, pour la génération 1 elle est de 0,23 σ_p pour les H+ et -0,16 σ_p pour les H- (0,39 σ_p entre les lignées). Pour la génération 2 elle est de -0,04 σ_p pour les H+ et 0 σ_p pour les H- (0,04 σ_p entre les lignées). L'héritabilité réalisée à la génération 1 est de 0,25 pour les H+ et 0,21 pour les H-. L'héritabilité réalisée à la génération 2 est de 0,03 pour les H+ et 0 pour les H-.

Tableau 7 : efficacité de la sélection des lignées réactivité sociale

	Individus	lignée	N	Moyenne corrigée (erreur standard)	I	R (en unité d' σ)	h^2 réalisée
G0 ¹	Candidats	Tous	714	0,28 (0,14)			
	sélectionnés	S+	65	1,91 (0,20)	1,10		
		S-	79	-1,52 (0,19)	- 1,22		
G1	Descendants	Tous	921	0,48 (0,14)			
		S+	224	1,26 (0,16)		0,53	0,48
		S-	204	-0,51 (0,16)		-0,67	0,55
	sélectionnés	Tous	211	1,25 (0,28)			
		S+	63	2,20 (0,20)	0,64		
		S-	56	-0,89 (0,23)	- 1,45		
G2	Descendants	Tous	210	0,43 (0,19)			
		S+	62	1,24 (0,24)		0,55	0,86
		S-	43	-0,57 (0,26)		-0,68	0,47

¹ Génération 0, 1, 2

Tableau 8 : efficacité de la sélection des lignées réactivité à l'homme

	Individus	lignée	N	Moyenne corrigée (erreur standard)	I	R (en σ)	h ² réalisée
G0 ¹	Candidats	Tous	714	-0,31 (0,14)			
	sélectionnés	H+	80	0,89 (0,18)	0,92		
		H-	60	-1,32 (0,22)	- 0,77		
G1	Descendants	Tous	921	-0,055 (0,13)			
		H+	262	0,25 (0,15)		0,23	0,25
		H-	231	-0,27 (0,15)		-0,16	0,21
	sélectionnés	Tous	211	-0,35 (0,23)			
		H+	38	1,19 (0,56)	1,18		
		H-	54	-1,01 (0,23)	- 0,50		
G2	Descendants	Tous	210	-0,13 (0,18)			
		H+	62	-0,18 (0,27)		-0,04	0,03
		H-	43	-0,13 (0,21)		0	0

¹ Génération 0, 1, 2

3- Effets indirects des sélections divergentes

3.1- Réponses comportementales des agneaux au sevrage

Les effets indirects des sélections divergentes sur les comportements des agneaux au sevrage autres que les comportements sélectionnés et les performances zootechniques ont été analysés sur les animaux de la première génération. Les résultats des analyses de variance (modèle [3]) pour les variables de comportements au sevrage sont présentés dans le tableau 9.

Tableau 9 : résultats des analyses de variance (modèles [3]) pour les de variables de comportement au sevrage.

Variable	n	Effet ligné e	Moyenne corrigée (erreur standard)				Différences entre lignées					
			S+	S-	H+	H-	S+ /S-	H+ /H	S+ /H	S+ /H	S- /H	S- /H
							-		+		-	
belh2c_sev	901	***	3,96 (0,12)	2,74 (0,12)	3,50 (0,12)	3,53 (0,12)	** *	NS	** *	** *	** *	** *
belh3c_sev	901	***	2,35 (0,13)	1,02 (0,13)	1,67 (0,13)	1,89 (0,13)	** *	NS	** *	** *	** *	** *
belh1m_sev	913	***	2,32 (0,11)	1,03 (0,12)	1,82 (0,11)	1,87 (0,11)	** *	NS	** *	** *	** *	** *
belb1m_sev	913	*	0,21 (0,03)	0,28 (0,03)	0,23 (0,03)	0,22 (0,03)	**	NS	NS	NS	*	*
belb2c_sev	901	***	0,22 (0,03)	0,33 (0,03)	0,25 (0,03)	0,27 (0,03)	** *	NS	NS	NS	**	*
belb3c_sev	901	**	0,13 (0,03)	0,22 (0,03)	0,18 (0,03)	0,17 (0,03)	** *	NS	*	NS	NS	*
Zotrav1m_sev	913	***	6,35 (0,25)	6,02 (0,26)	5,26 (0,25)	6,31 (0,25)	NS	** *	** *	NS	** *	NS
Zotrav2c_sev	675	NS	21,90 (0,93)	19,27 (1,02)	20,21 (0,93)	21,18 (0,94)	*	NS	NS	NS	NS	NS
Zotrav3c_sev	675	***	5,45 (0,46)	5,42 (0,50)	4,25 (0,46)	7,02 (0,46)	NS	** *	*	**	*	**
Proxim3c_sev	675	**	25,01 (1,55)	18,61 (1,70)	23,00 (1,55)	22,48 (1,57)	** *	NS	NS	NS	*	*
vigil2c_sev	686	NS	18,84 (0,79)	20,09 (0,86)	20,87 (0,79)	18,85 (0,80)	NS	*	*	NS	NS	NS
vigil3c_sev	687	NS	9,43 (0,51)	9,45 (0,56)	9,65 (0,51)	9,11 (0,52)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
distmoy2m_sev	913	***	5,40 (0,12)	5,75 (0,12)	5,30 (0,12)	5,77 (0,12)	**	** *	NS	** *	** *	NS
tpsvue2m_sev	913	***	10,31 (0,68)	8,43 (0,71)	11,16 (0,68)	8,62 (0,69)	**	** *	NS	**	** *	NS

* : Pvalue $\leq 0,05$; ** : Pvalue $\leq 0,01$; *** : Pvalue $\leq 0,001$; Ns : non significatif

L'effet lignée est significatif pour les bêlements hauts et les bêlements bas quel que soit le test et la phase. Les individus S+ émettent plus de bêlements hauts, dans les phases 2 et 3 du test de réunion et dans la phase 1 du manège, que les individus S-, H+ et H-. Les individus S- émettent moins de bêlements hauts, dans les phases 2 et 3 du test de réunion et dans la phase 1 du manège, que les individus H+ et H-. Les individus S- émettent plus de bêlements bas, dans les phases 1 et 2 du test de réunion et dans la phase 1 du manège, que les individus S+. Les individus S- émettent plus de bêlements bas, dans les phases 2 du test de réunion et 1 du manège, que les individus H+ et H-. Dans la phase 3 du test de réunion, les individus S- émettent plus de bêlements bas que les individus H- et les individus H+ plus que S+.

L'effet lignée est significatif pour les zones traversées dans la phase 1 du manège et dans la phase 3 du couloir. Les individus H- traversent plus de zones dans la phase 1 du manège que les individus H+. Les individus S+ traversent plus de zones dans la phase 2 du test de réunion que les individus S-. Les individus H- traversent plus de zones dans la phase 3 du test de réunion que les individus H+, S+ et S-. Les individus S+ et S- en traversent plus que les individus H+.

L'effet lignée est significatif pour le score de proximité dans la phase 3 du couloir : les individus S- se tiennent moins proche de l'homme et de leurs congénères que les individus S+, H+ et H-.

Il est également significatif pour la distance de fuite et le temps de vu de l'animal par l'homme dans le manège. Les individus H- et S- ont une distance de fuite plus importante que les individus H+ et S+. Les individus H+ et S+ sont vus plus longtemps par l'homme que les individus H- et S-.

L'effet lignée n'est pas significatif pour le temps de vigilance, on observe cependant une tendance : les individus H+ sont en position de vigilance plus longtemps que les individus H- et S+.

3.2- Performances zootechniques des agneaux

3.2.1- Croissance des agneaux

Les résultats des analyses de variance (modèle [3]) pour les variables représentant la croissance des agneaux sont présentés dans le tableau 10.

Tableau 10: résultats des analyses de variance (modèle [3]) pour la croissance

Variable	n	Effet ligné e	Moyennes corrigées (erreur standard)				Différences entre lignées					
			S+	S-	H+	H-	S+ /S -	H+ /H-	S+/ H+	S+ / H-	S- /H+	S- /H-
G0_30	910	NS	279,42 (5,02)	274,46 (5,22)	276,17 (5,01)	272,24 (5,10)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
G30_70	910	*	229,87 (4,62)	227,77 (4,78)	234,29 (4,61)	222,74 (4,67)	NS	**	NS	NS	NS	NS
G70_120	314	NS	252,44 (9,98)	254,89 (10,3)	256,00 (9,43)	240,58 (10,8)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
G70_195	186	NS	96,50 (5,10)	99,81 (5,32)	99,96 (5,49)	102,57 (4,38)	NS	NS	NS	NS	NS	NS

* : Pvalue $\leq 0,05$; ** : Pvalue $\leq 0,01$; *** : Pvalue $\leq 0,001$; Ns : non significatif ;

L'effet lignée est significatif pour le GMQ entre 30 et 70 jours.

On observe peu de différence de croissance entre les différentes lignées. La seule différence significative est entre les lignées H+ et H- pour le GMQ entre 30 et 70 jours : les individus H+ ont un meilleur GMQ que les H- (+12g).

3.2.2- Mortalité des agneaux

La mortalité cumulée des agneaux entre 0 et 70 jours est présentée pour les quatre lignées sur la figure 17.

On observe de façon que dès 2 jours d'âge et jusqu'à 70 jours, les agneaux de la lignée S+ présentent une plus grande mortalité que les agneaux S-. De même les agneaux H- ont une plus grande mortalité entre 0 et 70 jours que les agneaux H+. L'écart n'est cependant pas significatif. On remarque également que la mortalité survient majoritairement entre 0 et 7 jours d'âge et dans cette période, l'augmentation de la mortalité est également plus importante chez les individus S+ et H-.

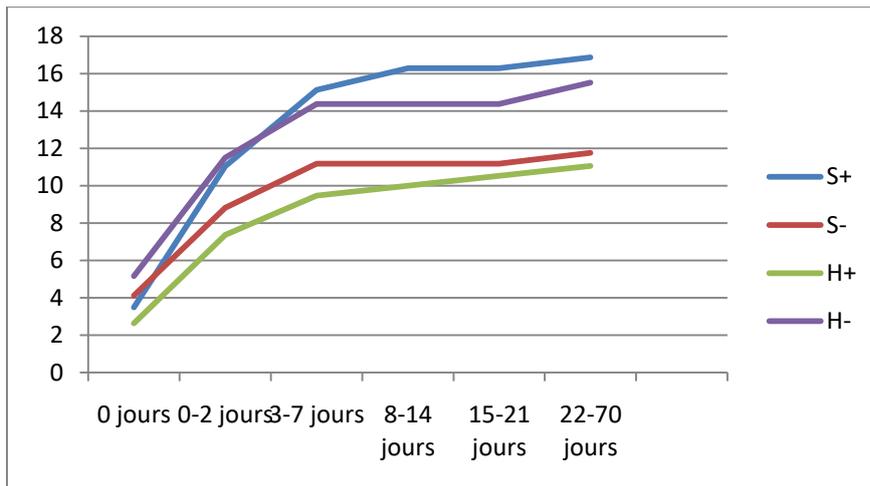


Figure 17 : mortalité cumulée des agneaux entre 0 et 95 jours

3.3- Réponses comportementales des brebis à la mise-bas et survie de la portée

3.3.1- Comportement maternel de brebis à la mise-bas

Les résultats des analyses de variance (modèle [4]) pour les variables de comportement maternel sont présentés dans le tableau 11.

Tableau 11 : résultats des analyses de variance (modèle [4]) pour le comportement maternel

Variable	n	Effet lignée	Moyennes corrigées (erreur standard)				Différences entre lignées					
			S+	S-	H+	H-	S+ / S-	H+ /H-	S+ / H+	S+ / H-	S- /H	S- /H-
belh2c_mb	141	***	18,03 (1,30)	11,32 (1,65)	14,16 (1,52)	17,08 (1,11)	***	NS	*	NS	NS	***
belh3c_mb	138	***	14,64 (1,20)	6,97 (1,51)	12,23 (1,43)	12,48 (1,02)	***	NS	NS	NS	**	***
belb2c_mb	141	***	0,04 (0,04)	0,22 (0,04)	0,06 (0,04)	0,07 (0,03)	***	NS	NS	NS	**	***
belb3c_mb	138	NS	0,17 (0,08)	0,41 (0,11)	0,23 (0,10)	0,20 (0,07)	*	NS	NS	NS	NS	NS
zotrav2c_mb	130	NS	1,50 (0,04)	1,40 (0,05)	1,37 (0,05)	1,44 (0,04)	NS	NS	*	NS	NS	NS
zotrav3c_mb	128	NS	0,91 (0,07)	0,75 (0,09)	0,86 (0,09)	0,80 (0,06)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Proxim2c_mb	130	NS	35,93 (2,31)	37,00 (2,96)	37,67 (2,78)	34,12 (1,96)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Proxim3c_mb	128	NS	40,11 (4,16)	31,45 (5,33)	39,70 (5,13)	32,92 (3,52)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
vigil2c_mb	138	NS	12,94 (1,69)	15,34 (2,13)	17,09 (1,96)	15,94 (1,44)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
vigil3c_mb	137	NS	7,38 (1,12)	7,82 (1,41)	6,49 (1,33)	8,72 (0,95)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Appro_distmp	129	*	3,17 (0,16)	3,00 (0,18)	2,87 (0,17)	2,80 (0,14)	NS	NS	NS	**	NS	NS
Appro_agress	129	**	1,60 (0,07)	1,83 (0,08)	1,87 (0,08)	1,76 (0,06)	**	NS	**	**	NS	NS
Appro_locom	129	**	4,55 (0,34)	3,35 (0,39)	4,23 (0,37)	3,88 (0,31)	**	NS	NS	NS	*	NS
Suivi_locom	112	NS	3,62 (0,22)	3,24 (0,26)	3,09 (0,23)	3,49 (0,20)	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Suivi_delaicont act	112	*	3,77 (0,14)	3,46 (0,17)	3,35 (0,15)	3,76 (0,13)	NS	**	**	NS	NS	NS

* : Pvalue <= 0,05 ; ** : Pvalue <= 0,01 ; *** : Pvalue <= 0,001 ; Ns : non significatif

L'effet lignée est significatif pour les bêlements hauts dans les phases 2 et 3 du couloir et pour les bêlements bas dans la phase 2 du couloir. Quels que soient le test et la phase, les individus S+ émettent plus de bêlements hauts que les individus S-. Les individus S- émettent moins de bêlements hauts que les individus H- dans la phase 2 du test de réunion et que les individus H+ et H- dans la phase 3 du test de réunion. Les individus S+ émettent plus de bêlements hauts, dans la phase 2 du test de réunion, que les individus H+. Quels que soient le test et la phase, les individus S- émettent plus de bêlements bas que les individus S+. Dans la phase 2 du test de réunion ils émettent plus de bêlement bas que H+ et H-.

L'effet lignée est significatif pour la distance mère-portée, l'agressivité et la locomotion à l'approche. Les individus S+ sont plus proches de leur portée que les individus H- dans la phase d'approche. Les individus S+ sont plus agressifs que les individus S-, H+ et H-. Les individus S+ s'écartent moins de la portée que les individus S-. Les individus S- s'écartent plus de la portée que les individus H+.

L'effet lignée est également significatif pour délai de contact au suivi : les individus H+ ont un contact moins rapide avec la portée que les individus H- et S+.

Il n'existe pas de différence significative entre les lignées pour le score de proximité, les zones traversées et la vigilance dans le test du couloir, ni pour la réaction motrice dans la phase de suivi du test d'approche-suivi.

3.3.2- Taux de survie de la portée

Les résultats de l'analyse de variance (modèle [4]) sur l'effet lignée pour le taux de survie par portée sont présentées dans le tableau 12.

Tableau 12 : résultats de l'analyse de variance (modèle [4]) pour le taux de survie par portée

Variable	n	Effet lignée	Moyennes corrigées (erreur standard)				Différences entre lignées					
			S+	S-	H+	H-	S+ /S-	H +/H-	S+ /H+	S+ /H-	S- /H+	S- /H-
tsp	129	*	0,61 (0,09)	0,82 (0,10)	0,76 (0,09)	0,75 (0,09)	**	N S	* +	* -	NS	NS

* : Pvalue $\leq 0,05$; ** : Pvalue $\leq 0,01$; *** : Pvalue $\leq 0,001$; Ns : non significatif ;
tsp : taux de survie par portée

L'effet lignée est significatif pour le taux de survie par portée : les individus S+ ont un moins bon taux de survie de leur portée que les individus S-, H+ et H-.

3.4 – Sur la prolificité et fertilité

La prolificité totale et la fertilité totale pour les quatre lignées sont présentées dans le tableau 13.

Il n'y a pas de différence significative entre les quatre lignées mais on peut tout de même noter une tendance : les individus S- et H+ ont une moins bonne fertilité que les S+ et H-.

Tableau 13 : Prolificité et fertilité par lignée

	S+	S-	H+	H-	Significativité (test chi2)
Prolificité	2,08	2,26	2,46	2,2	NS
fertilité	0,91	0,77	0,79	0,94	NS
effectif	54	35	28	64	

4- Discussion

Considérant la demande des milieux professionnels de l'intégration de caractères comportementaux dans les programmes de sélection des animaux d'élevage, notamment des ovins, cette étude vise à évaluer l'efficacité que l'on peut attendre d'une telle sélection. Peu d'études se sont intéressées à la sélection des comportements sociaux chez les ovins. Ce sont pourtant des animaux avantageux dans ce cadre car c'est une espèce fortement grégaire, avec un attachement social (entre congénères) très important (Michelena et al. 2005).

1- Sélections divergentes

2.1- Sélection génétique pour la réactivité sociale

La sélection pour la réactivité sociale est basée sur la fréquence des bêlements hauts, mesurée chez les agneaux placés en situation d'isolement social combiné ou pas à la présence d'un homme immobile. L'hypothèse formulée est que les ovins présentant une plus forte motivation sociale seront ceux plus actifs dans le test en réponse à la séparation sociale et qui exprimeront notamment plus de bêlements hauts. Cette hypothèse est confortée par une étude montrant que le comportement des bêlements hauts dans le test du couloir est un bon prédicateur de la sociabilité observée au pâturage (Ligout et al. 2011).

Le caractère des bêlements hauts présente à la fois une grande variabilité phénotypique et génétique. Différentes études ont montré des héritabilités hautes pour les bêlements hauts (0,39-0,53) (Boissy et al. 2005; Wolf et al. 2008; Hazard et al. 2016). La variabilité génétique de ce caractère varie entre 20 et 60% (coefficient de variation génétique) pour les mesures des bêlements réalisées dans le test du couloir. Les valeurs obtenues sur ces 2 critères (héritabilité et variabilité génétique) pour les bêlements hauts permettent d'envisager une sélection génétique sur ce caractère. Par ailleurs, ce caractère bêlement haut n'est pas soumis aux interactions génotype x environnement (Hazard et al. 2016). L'ensemble des éléments décrits ci-dessus ont conforté le choix des bêlements hauts comme caractère comportemental utilisé pour la sélection divergente sur la sociabilité entre congénères.

La sélection divergente pour la réactivité sociale, basée sur la fréquence des bêlements hauts, s'accompagne d'une augmentation des index pour ce caractère dans la lignée à forte réactivité sociale (S+) et d'une baisse des index dans la lignée à faible réactivité sociale (S-) à la première génération.

Cette augmentation est rapide dès la première génération, ce qui est le cas dans d'autres expériences de sélection divergente (Mills et Faure 1991; Hansen 1996; Zomeno et al 2013). Cependant d'autres études, comme celles analysant des lignées divergentes pour le picage chez les volailles, ne démontrent une différences entre lignées qu'après plusieurs générations (Kjaer, Sørensen, Su 2001; Su, Kjaer, Sørensen 2006). Cela peut s'expliquer par le fait que nous avons une forte intensité de sélection à la génération 0, associée à une héritabilité assez haute du caractère.

On observe également une progression dans les deux lignées (forte et faible réactivité sociale). On peut donc augmenter et diminuer l'expression de la réactivité sociale (fréquence des bêlements hauts en situation d'isolement social). Ce n'est pas toujours le cas, par exemple, Mills et Faure (1991) ont étudié des lignées divergentes pour l'immobilité tonique chez des cailles restreintes pas un homme sur 8 générations. Il était alors plus difficile de réduire la durée d'immobilité que de l'augmenter.

Dans notre expérience, l'héritabilité estimée était de 0,49 pour la réactivité sociale, ce qui est comparable aux précédentes études (Boissy et al. 2005; Wolf et al. 2008; Hazard et al. 2016). C'est également comparable aux héritabilités réalisées pour les lignées de forte et faible réactivité sociale à la première génération (respectivement 0,48 et 0,55). Notre sélection est donc conforme à ce que l'on pouvait attendre, cela est en partie dû à une bonne précision des valeurs génétiques estimées ($cd=0,6$) mais aussi à une forte intensité de sélection.

Les index et les phénotypes évoluent peu entre la première et la seconde génération de sélection. L'effectif d'animaux insuffisant mesuré à ce jour en seconde génération ne permet pas de conclure sur les variations de G1 à G2 et les différences observées en G2. Néanmoins la différence mesurée en G1 entre les lignées pour la réactivité sociale est maintenue en G2. Par ailleurs, dans une expérience de sélection divergente, il peut y avoir de grandes variations d'une génération à une autre comme on peut le voir pour la sélection des cailles pour l'immobilité tonique de Mills et Faure (1991). Cela peut être dû à des effets environnementaux ou à des différences dans le pouvoir de sélection. Il est donc nécessaire d'étudier plusieurs générations.

Un autre fait notable est que les lignées de réactivité sociale (S+ et S-) divergent également pour la réactivité à l'homme. Cela est contraire à l'objectif de sélection, dans lequel nous recherchions des lignées extrêmes pour la réactivité sociale mais moyennes pour la réactivité à l'homme. Cela peut s'expliquer par le fait que le critère de sélection de ces lignées inclue une composante de réactivité à l'homme. En effet, on prend en compte les bêlements hauts dans la phase 3 du couloir lorsqu'un homme immobile se tient devant les congénères. De plus il existe une corrélation faible mais positive entre les deux caractères dans cette étude ($0,32 \pm 0,07$) et dans la littérature (Wolf et al. 2008; Hazard et al. 2014).

2.2- *Sélection génétique pour la réactivité à l'homme*

La sélection pour la réactivité à l'homme est basée sur la distance de fuite et la durée de vue de l'animal par l'homme mesurées chez des agneaux placés en situation d'isolement social combiné à la présence d'un homme en mouvement. Cette étude se base sur l'hypothèse que la distance de fuite ainsi que la durée de vue de l'animal par l'homme sont des bons indicateurs de la réactivité des ovins à l'homme. C'est-à-dire que, lorsqu'on a une augmentation de la distance de fuite et une baisse de la durée de vue de l'animal par l'homme, on a également une augmentation de la réactivité à l'homme (Boissy et al. 2005). C'est une hypothèse intuitive, elle n'a pas été confirmée par une étude éthologique au pâturage. Le caractère de réactivité à l'homme présente à la fois une grande variabilité phénotypique et génétique, c'est un caractère transmissible entre générations, même si les héritabilités estimées sont plus faibles que pour la réactivité sociale (0,12-0,23) (Boissy et al. 2005; Wolf et al. 2008; Hazard et al. 2016). Pour finir, ce caractère est soumis aux interactions génotype x environnement mais reste néanmoins génétiquement fortement corrélé positivement entre environnements (Hazard et al. 2016).

La sélection divergente pour la réactivité à l'homme, basée sur la distance de fuite et la durée de vue de l'animal par l'homme, s'accompagne d'une augmentation des index, pour ce caractère, dans la lignée à faible réactivité à l'homme (H+) et d'une baisse des index dans la lignée à forte réactivité à l'homme (H-), à la première génération.

Nous avons observé, pour le caractère de réactivité à l'homme, des variations importantes entre les années sur les index et les phénotypes. L'effet le plus marqué est observé en 2016, avec une très forte diminution des index de la lignée tolérante à l'homme et une très forte augmentation des index de la lignée réactive à l'homme. Cet effet est d'autant plus important pour la génération 2 puisque 59 % des individus de cette génération ont été testés en 2016. Cela peut s'expliquer par l'héritabilité qui est moindre et par la faible précision d'estimation des valeurs génétiques ($cd=0,3$) qui en font un caractère plus influencé par les facteurs environnementaux présents dans cette année. D'autre part, le caractère est soumis un effet génétique x environnement donc les mâles choisis dans les autres unités étaient peut-être moins extrêmes à La Fage.

Dans cette étude l'héritabilité estimée était de 0,15 pour la réactivité à l'homme, ce qui est comparable aux précédentes études (Boissy et al. 2005; Wolf et al. 2008; Hazard et al. 2016). Les héritabilités réalisées pour les lignées de forte et faible réactivité à l'homme à la première génération sont légèrement supérieures (respectivement 0,25 et 0,21). Il est possible que cette plus faible héritabilité soit liée à la plus grande sensibilité aux variations environnementales du caractère réactivité à l'homme par rapport au caractère réactivité sociale (Hazard et al. 2016).

2- Effets indirects de la sélection sur d'autres caractères

Premièrement, on observe un effet de la sélection sur d'autres caractères comportementaux que ceux utilisés pour la sélection. En effet, les agneaux S- émettent plus de bêlements bas que les S+. On observe donc le contraire de ce que l'on voit pour les bêlements hauts. Cela est cohérents avec les résultats de Hazard et al (2014) qui ont obtenu une corrélation de -0,3 entre les bêlements hauts et les bêlements bas. De même, les individus S+ traversent plus de zones dans la phase 2 du test de réunion que les individus S- ce qui est en accord avec la corrélation de 0,2 entre les bêlements hauts et la locomotion observée par Hazard et al (2014).

Le lien entre la réactivité sociale au sevrage et le comportement maternel a également été confirmé par cette étude. En effet, les individus à forte réactivité sociale semblent avoir un plus fort attachement à leurs agneaux que les individus à faible réactivité sociale. Une précédente étude de Kilgour (1998) avait montré que des mesures de comportements dans un test « arena » pouvaient être prédictives des compétences maternelles de la mère.

Des analyses en cours sur les données obtenues à La Fage montrent des corrélations génétiques élevées entre les comportements de sociabilité envers les congénères au sevrage et les comportements d'attachement maternel de la mère envers sa portée à la mise-bas (données non publiées). Une sélection précoce (au sevrage) des individus présentant une forte réactivité sociale permettrait donc de favoriser un comportement maternel adéquat à la mise-bas et ainsi améliorer la survie des agneaux.

On observe cependant une mortalité des agneaux S+ supérieure à celle des agneaux S-. La même conclusion est faite avec la survie de la portée supérieure chez les mères S- comparée à celle des mères S+. Cela est contraire à l'hypothèse envisagée qui supposait un meilleur taux de survie des agneaux pour les mères à plus forte réactivité sociale dans notre étude compte tenu de leurs scores de comportement maternel plus hauts et qu'une augmentation de la survie était associée à un bon score de comportement maternel (O'Connor et al. 1985). La même relation favorable entre un score élevé de comportement maternel et un meilleur taux de survie des agneaux a été démontré dans les conditions expérimentales de la Fage avant la mise en place de la sélection divergente (données non publiées). Pour lever la contradiction entre le score élevé de comportement maternel et la mortalité élevée des agneaux des brebis S+, l'effectif de brebis G1 doit être augmenté car le nombre de brebis G1 phénotypé pour le comportement maternel reste faible (n~30/lignée).

D'autre part, nous avons exploré un possible effet de la toison. En effet une précédente étude (Allain et al. 2014) a montré une meilleure survie des agneaux avec une toison longue et lisse par rapport à ceux ayant une toison courte et frisée. Nous avons donc regardé la répartition des toisons dans les différentes lignées. Il y a autant d'agneaux à la toison lisse que frisée pour les lignées à forte réactivité sociale (S+), à faible réactivité à l'homme (H+) et à forte réactivité à l'homme (H-). Pour la lignée à faible réactivité sociale (S-) il y a environ 40% d'agneaux avec une toison frisée et courte et 60% avec une toison lisse et longue, ce qui pourrait expliquer en partie leur meilleure survie.

Concernant la mortalité des agneaux des lignées sélectionnées sur la réactivité à l'homme, les animaux tolérants à l'homme semblent avoir une meilleure survie. Ainsi les interventions humaines au moment de la mise-bas pour les manipulations d'élevage seraient moins défavorables dans la lignée tolérante à la présence de l'homme alors qu'elles pourraient détériorer la relation mère-jeune dans la lignée réactive à l'homme.

L'étude n'a pas montré de réel effet des lignées sur la croissance des agneaux. Ces résultats sont cohérents avec l'absence de relation génétique entre la réactivité sociale au sevrage et les caractères zootechniques obtenus dans les conditions expérimentales de la Fage (article en préparation). En revanche, Gavojdian et al (2015) ont mis en évidence une corrélation génétique entre le tempérament d'agneaux de race Dorper et leur taux de croissance avant et après le sevrage : les agneaux calmes ont des meilleurs taux de croissance.

De précédentes études ont montré que le score maternel des brebis est significatif pour la croissance des agneaux (O'connor et al. 1985). Cela n'a pas été retrouvé ici puisque les individus à forte réactivité sociale (S+) ont des scores maternels plus élevés que les individus à faible réactivité sociale (S-) et pourtant leurs agneaux n'ont pas une meilleure croissance.

Cette étude n'a pas montré d'effet indirect significatif des sélections divergentes sur la fertilité et la prolificité. Cela est cohérent avec les résultats de Gavojdian et al (2015) qui n'ont pas trouvé de corrélation génétique entre le comportement et les performances de reproduction chez les moutons Dorper. Nous souhaitons surtout vérifier que ce caractère n'était pas impacté par les sélections divergentes. La tendance observée est probablement plus liée à la performance de quelques béliers qu'à la tendance globale des femelles.

CONCLUSION

Cette étude a montré qu'il était possible de sélectionner efficacement les moutons sur leur réactivité sociale et sur leur réactivité à l'homme. Intégrer des critères comportementaux aux programmes de sélection semble être une piste intéressante pour permettre une meilleure intégration de l'animal de production dans son milieu et ainsi améliorer le bien-être animal ainsi que les conditions de travail de l'éleveur.

De plus la sélection sur des critères comportementaux ne semble pas entraîner des réponses corrélées négatives sur les paramètres de productions qui sont économiquement importants.

L'évaluation précoce du comportement des animaux semble être un bon prédicteur de leur comportement adulte ce qui permettrait une sélection dès le plus jeune âge.

La poursuite des sélections divergentes permettra d'avoir des effectifs plus exploitables pour la génération 2 et pour les suivantes et permettra de vérifier si la réponse à la sélection continue d'être satisfaisante. D'autres travaux en cours sur le comportement maternel permettront également de mieux comprendre les liens entre le comportement au sevrage et le comportement maternel. Il serait également intéressant de génotyper les animaux de ces sélections divergentes pour tenter de mettre en évidence des QTL expliquant une partie de la variation de ces caractères et ainsi essayer de mieux comprendre les mécanismes moléculaires sous-jacents.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGNVALL, B et JENSEN, P, 2016. Effects of Divergent Selection for Fear of Humans on Behaviour in Red Junglefowl. *Plos One*. 16 novembre 2016. Vol. 11, n° 11.
- ALEXANDER, G. et SHILLITO WALSER, E.E., 1978. Visual discrimination between ewes by lambs. *Applied Animal Ethology*. 1 mars 1978. Vol. 4, n° 1, pp. 81-85.
- ALEXANDER, G., 1978. Odour, and the recognition of lambs by Merino ewes. *Applied Animal Ethology*. 1 juin 1978. Vol. 4, n° 2, pp. 153-158.
- ALEXANDER, G, 1988. *What makes a good mother?: Components and comparative aspects of maternal behaviour in ungulates*. 1988.
- ALLAIN, D., FOULQUIÉ, D., AUTRAN, P., FRANCOIS, D. et BOUIX, J., 2014. Importance of birthcoat for lamb survival and growth in the Romane sheep breed extensively managed on rangelands. *Journal of Animal Science*. 2014. Vol. 92, n° 1, pp. 54-63.
- AMES, D et AREHART, L, 1972. Physiological response of lambs to auditory stimuli. *Journal of Animal Science*. 1972. Vol. 34, n° 6.
- ARNOLD, G. W. et PAHL, P. J., 1974. Some aspects of social behaviour in domestic sheep. *Animal Behaviour*. 1974. Vol. 22, n° 3, pp. 592-600.
- ARNOLD, G. W., WALLACE, S. R. et REA, W. A., 1981. Associations between individuals and home-range behaviour in natural flocks of three breeds of domestic sheep. *Applied Animal Ethology*. 1 juin 1981. Vol. 7, n° 3, pp. 239-257.
- ARNOLD, G. W., 1977. An analysis of spatial leadership in a small field in a small flock of sheep. *Applied Animal Ethology*. 1 septembre 1977. Vol. 3, n° 3, pp. 263-270.
- ARNOULD, C et SIGNORET, JP, 1993. Sheep food repellents: Efficacy of various products, habituation, and social facilitation. *Journal of Chemical Ecology*. 1993. Vol. 19, n° 2, pp. 225-236.
- BAILEY, J.N, BREIDENTHAL, S.E, JORGENSEN, M.J, MCCRACKEN, J.T et FAIRBANKS, L.A, 2007. The association of DRD4 and novelty seeking is found in a nonhuman primate model. *Psychiatric Genetics*. 2007. Vol. 17, n° 1, pp. 23-27.
- BARFIELD, C, TANG-MARTINEZ, Z et TRAINER, J, 1994. Domestic Calves (Bos taurus) Recognize their Own Mothers by Auditory Cues. *Ethology*. 1994. Vol. 97, n° 4, pp. 257-264.
- BARNETT, J.L., HEMSWORTH, P.H., HENNESSY, D.P., MCCALLUM, T.H. et NEWMAN, E.A., 1994. The effects of modifying the amount of human contact on behavioural, physiological and production responses of laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juillet 1994. Vol. 41, n° 1, pp. 87-100.
- BATESON, P, 1979. How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour*. mai 1979. Vol. 27, Part 2, pp. 470-486.
- BEAUSOLEIL, N J., BLACHE, D., STAFFORD, K., MELLOR, D. et NOBLE, A., 2008a. Exploring the basis of divergent selection for 'temperament' in domestic sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 2008. Vol. 109, n° 2-4, pp. 261-274.

- BEAUSOLEIL, N J., BLACHE, D., STAFFORD, K., MELLOR, D. et NOBLE, A., 2008b. Exploring the basis of divergent selection for 'temperament' in domestic sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 2008. Vol. 109, n° 2-4, pp. 261-274.
- BEAUSOLEIL, Ngaio J., BLACHE, Dominique, STAFFORD, Kevin J., MELLOR, David J. et NOBLE, Alasdair D. L., 2012. Selection for temperament in sheep: Domain-general and context-specific traits. *Applied Animal Behaviour Science*. 2012. Vol. 139, n° 1-2, pp. 74-85.
- BECKER, B.G et LOBATO, JF.P, 1997. Effect of gentle handling on the reactivity of zebu crossed calves to humans. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juin 1997. Vol. 53, n° 3, pp. 219-224.
- BEILHARZ, R. G. et ZEEB, K., 1982. Social dominance in dairy cattle. *Applied Animal Ethology*. 1 janvier 1982. Vol. 8, n° 1, pp. 79-97.
- BEILHARZ, R.G., BUTCHER, D.F. et FREEMAN, A.E., 1966. Social Dominance and Milk Production in Holsteins. *Journal of Dairy Science*. 1 juillet 1966. Vol. 49, n° 7, pp. 887-892.
- BELYAEV, D. K., 1979. Destabilizing selection as a factor in domestication. *Journal of Heredity*. 1 septembre 1979. Vol. 70, n° 5, pp. 301-308.
- BISCARINI, F., BOVENHUIS, H., VAN DER POEL, J., RODENBURG, T. B., JUNGRIUS, A. P. et VAN ARENDONK, J. A. M., 2010. Across-Line SNP Association Study for Direct and Associative Effects on Feather Damage in Laying Hens. *Behavior Genetics*. 1 septembre 2010. Vol. 40, n° 5, pp. 715-727.
- BLACHE, D et BICKELL, S.L, 2010. Temperament and reproductive biology: emotional reactivity and reproduction in sheep. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 2010. Vol. 39, pp. 401-408.
- BOISSY, A, AUBERT, A, DÉsirÉ, L, GREIVELDINGER, L, DELVAL, E et VEISSIER, I, 2011. Cognitive sciences to relate ear postures to emotions in sheep. *Animal Welfare*. 2011. N° 20, pp. 47-56.
- BOISSY, A et BOUISSOU, MF, 1988. Effects of early handling on heifers' subsequent reactivity to humans and to unfamiliar situations. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 août 1988. Vol. 20, n° 3, pp. 259-273.
- BOISSY, A., BOUIX, J., ORGEUR, P., POINDRON, P., BIBE, B. et LE NEINDRE, P., 2005. Genetic analysis of emotional reactivity in sheep: effects of the genotypes of the lambs and of their dams. *Genetics Selection Evolution*. juillet 2005. Vol. 37, n° 4, pp. 381-401.
- 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*. 2002. Vol. 79, n° 3, pp. 233-245.
- BOISSY, A, LE NEINDRE, P, GASTINEL, PL et BOUIX, J, 2002. Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *INRA productions animales*. décembre 2002. pp. 373-382.
- BOISSY, A et LE NEINDRE, P, 1990. Social influences on the reactivity of heifers: Implications for learning abilities in operant conditioning. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 janvier 1990. Vol. 25, n° 1, pp. 149-165.
- BOISSY, A et LE NEINDRE, P, 1997. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief peer separation and reunion in cattle. *Physiology & Behavior*. 1997. Vol. 61, n° 5, pp. 693-699.

BOISSY, A, NOWAK, R, ORGEUR, R 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*. 2001. Vol. 14, pp. 79-90.

BOISSY, A, TERLOUW, 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*. 1998. Vol. 63, n° 4, pp. 489-495.

BOISSY, A, 2005. *Émotions et cognition : une stratégie originale pour mesurer les émotions chez l'animal*.

BOISSY, Alain, MANTEUFFEL, Gerhard, JENSEN, Margit Bak, MOE, Randi Oppermann, SPRUIJT, Berry, KEELING, Linda J., WINCKLER, Christoph, FORKMAN, Björn, DIMITROV, Ivan, LANGBEIN, Jan, BAKKEN, Morten, VEISSIER, Isabelle et AUBERT, Arnaud, 2007. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior*. 2007. Vol. 92, n° 3, pp. 375-397.

BOIVIN, X, BOISSY, A, NOWAK, R, HENRY, C, TOURNADRE, H et LE NEINDRE, P, 2002. Maternal presence limits the effects of early bottle feeding and petting on lambs' socialisation to the stockperson. *Applied Animal Behaviour Science*. 28 juin 2002. Vol. 77, n° 4, pp. 311-328.

BOIVIN, X. et BRAASTAD, B.O., 1996. Effects of handling during temporary isolation after early weaning on goat kids' later response to humans. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juin 1996. Vol. 48, n° 1, pp. 61-71.

BOIVIN, X, GAREL, J.P, DURIER, C et LE NEINDRE, P, 1998. Is gentling by people rewarding for beef calves? *Applied Animal Behaviour Science*. 14 décembre 1998. Vol. 61, n° 1, pp. 1-12.

BOIVIN, X, LE NEINDRE, P, BOISSY, A, LENSINK, J, TRILLAT, G et VEISSIER, I, 2003. Eleveur et grand herbivores : une relation à entretenir. *INRA productions animales*. 2003. Vol. 16, pp. 101-115.

BOIVIN, X, LE NEINDRE, P, BOISSY, A, LENSINK, J, TRILLAT, G et VEISSIER, I, 2003. Eleveur et grand herbivores : une relation à entretenir. *INRA productions animales*. 2003. Vol. 16, pp. 101-115.

BOIVIN, X., LE NEINDRE, P. et CHUPIN, J. M., 1992. Establishment of cattle-human relationships. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 janvier 1992. Vol. 32, n° 4, pp. 325-335.

BOIVIN, X., LE NEINDRE, P., GAREL, J.P. et CHUPIN, J.M., 1994. Influence of breed and rearing management on cattle reactions during human handling. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 février 1994. Vol. 39, n° 2, pp. 115-122.

BOIVIN, X, NOWAK, R et GARCIA, A.T, 2001. The presence of the dam affects the efficiency of gentling and feeding on the early establishment of the stockperson-lamb relationship. *Applied Animal Behaviour Science*. 26 avril 2001. Vol. 72, n° 2, pp. 89-103.

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*. 2000. Vol. 78, n° 4, pp. 879-884.

BON, R et CAMPAN, R, 1996. Unexplained sexual segregation in polygamous ungulates: a defense of an ontogenetic approach. *Behavioural Processes*. 1 novembre 1996. Vol. 38, n° 2, pp. 131-154.

BOUISSOU, MF et ANDRIEU, S, 1978. Etablissement des relations préférentielles chez les bovins domestiques. *Behaviour*. 1978. Vol. 64, n° 1, pp. 148-157.

- BOUISSOU, MF et BOISSY, A, 2005. Le comportement social des bovins et ses conséquences en élevage. *INRA Productions Animales*. 2005. Vol. 18, pp. 87-99.
- BOUISSOU, MF, LAVENET, C et ORGEUR, P, 1974. établissement des relations de dominance-soumission chez les bovins domestiques. II. rapidité et mode d'établissement. *Annales de biologie animale, biochimie, biophysique*. 1974. Vol. 14, n° 4B, pp. 757-768.
- BOUISSOU, MF, LAVENET, C et ORGEUR, P, 1975. Etablissement des relations de dominance-soumission chez les bovins domestiques III. Effet de l'expérience sociale. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*. 1975. Vol. 38, n° 4, pp. 419-435.
- BREUER, K, HEMSWORTH, P.H, BARNETT, J.L, MATTHEWS, L.R et COLEMAN, G.J, 2000. Behavioural response to humans and the productivity of commercial dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*. mars 2000. Vol. 66, n° 4, pp. 273-288.
- BUITENHUIS, A. J., KJAER, J. B., LABOURIAU, R. et JUUL-MADSEN, H. R., 2006. Altered Circulating Levels of Serotonin and Immunological Changes in Laying Hens Divergently Selected for Feather Pecking Behavior. *Poultry Science*. 1 octobre 2006. Vol. 85, n° 10, pp. 1722-1728.
- BUITENHUIS, AJ, RODENBURG, TB, VAN HIERDEN, YM, SIWEK, M, CORNELISSEN, SJ, NIEUWLAND, MG, CROOIJMANS, RP, GROENEN, MA, KOENE, P, KORTE, SM, BOVENHUIS, H et VAN DER POEL, JJ, 2003. Mapping quantitative trait loci affecting feather pecking behavior and stress response in laying hens. *Poultry Science*. 1 août 2003. Vol. 82, n° 8, pp. 1215-1222.
- CASTEILLA, L., ORGEUR, P. et SIGNORET, J. P., 1987. Effects of rearing conditions on sexual performance in the ram: Practical use. *Applied Animal Behaviour Science*. 1987. Vol. 19, n° 1, pp. 111-118.
- CASTREN, H., ALGERS, B., JENSEN, P. et SALONIEMI, H., 1989. Suckling behaviour and milk consumption in newborn piglets as a response to sow grunting. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 octobre 1989. Vol. 24, n° 3, pp. 227-238.
- CHAPPLE, R. S., WODZICKA-TOMASZEWSKA, M et LYNCH, J. J., 1987. The learning behaviour of sheep when introduced to wheat. II. Social transmission of wheat feeding and the role of the senses. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 août 1987. Vol. 18, n° 2, pp. 163-172.
- DA COSTA, A, LEIGH, A, MAN, MS et KENDRICK, K, 2004. Face pictures reduce behavioural, autonomic, endocrine and neural indices of stress and fear in sheep. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2004. Vol. 271, n° 1552, pp. 2077-2084.
- DANIEWSKI, W et JEZIERSKI, T, 2003. Effectiveness of divergent selection for open-field activity in rabbits and correlated response for body weight and fertility. *Behavior Genetics*. 2003. Vol. 33, n° 3, pp. 337-345.
- DAWKINS, M, 1983. *La souffrance animale ou l'étude objective du bien-être animal*. point vétérinaire.
- D'EATH, R. B., ROEHE, R., TURNER, S. P., ISON, S. H., FARISH, M., JACK, M. C. et LAWRENCE, A. B., 2009. Genetics of animal temperament: aggressive behaviour at mixing is genetically associated with the response to handling in pigs. *Animal*. 2009. Vol. 3, n° 11, pp. 1544-1554.
- DUMONT, B., BOISSY, A., ACHARD, C., SIBBALD, A. M. et ERHARD, H. W., 2005. Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science*. 2005. Vol. 95, n° 1-2, pp. 55-66.

- DUMONT, B et BOISSY, A, 1999. Relations sociales et comportement alimentaire au pâturage. *INRA productions animales*. 1999. Vol. 12, n° 1, pp. 3-10.
- DUMONT, B. et BOISSY, A., 2000. Grazing behaviour of sheep in a situation of conflict between feeding and social motivations. *Behavioural Processes*. 2000. Vol. 49, n° 3, pp. 131-138.
- DUMONT, B, CARRÈRE, P et D' HOUR, P, 2002. Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. *animal research*. 2002. Vol. 51, n° 5, pp. 367-381.
- DWYER, C et LAWRENCE, A, 2005. A review of the behavioural and physiological adaptations of hill and lowland breeds of sheep that favour lamb survival. *Applied Animal Behaviour Science*. 2005. Vol. 92, n° 3, pp. 235-260.
- DWYER, C. M. et LAWRENCE, A. B., 1998. Variability in the expression of maternal behaviour in primiparous sheep: Effects of genotype and litter size. *Applied Animal Behaviour Science*. 1998. Vol. 58, n° 3-4, pp. 311-330.
- DWYER, C. M., MCLEAN, K. A., DEANS, L. A., CHIRNSIDE, J., CALVERT, S. K. et LAWRENCE, A. B., 1998. Vocalisations between mother and young in sheep: effects of breed and maternal experience. *Applied Animal Behaviour Science*. juin 1998. Vol. 58, n° 1-2, pp. 105-119.
- DWYER, C.M, LAWRENCE, A.B, BISHOP, S.C et LEWIS, M, 2003. Ewe-lamb bonding behaviours at birth are affected by maternal undernutrition in pregnancy. *British Journal of Nutrition*. 001/001 2003. Vol. 89, n° 1, pp. 123-136.
- ERHARD, H, FÀBREGA, E, STANWORTH, G et ELSTON, D, 2004. Assessing dominance in sheep in a competitive situation: level of motivation and test duration. *Applied Animal Behaviour Science*. 2004. Vol. 85, n° 3-4, pp. 277-292.
- EWBANK, R, 1967. Behavior of Twin Cattle. *Journal of Dairy Science*. 1 septembre 1967. Vol. 50, n° 9, pp. 1510-1512.
- FALCONER, D.S, 1989. Introduction to quantitative genetics. *Longman Scientific & Technical*. 1989. pp. 438.
- FAY, R et POPPER, A, 2000. Evolution of hearing in vertebrates: the inner ears and processing. *Hearing Research*. novembre 2000. Vol. 149, n° 1-2, pp. 1-10.
- FELL, L. R., WELLS, R. et SHUTT, D. A., 1986. Stress in calves castrated surgically or by the application of rubber rings. *Australian Veterinary Journal*. 1986. Vol. 63, n° 1, pp. 16-18.
- FERREIRA, G, TERRAZAS, A, POINDRON, P, NOWAK, R, ORGEUR, P et LÉVY, F, 2000. Learning of olfactory cues is not necessary for early lamb recognition by the mother. *Physiology & Behavior*. 2000. Vol. 69, n° 4-5, pp. 405-412.
- FICHTEL, C et MANSER, M, 2010. *Vocal communication in social groups*. Springer-Verlag Berlin.
- FIDLER, A.E, VAN OERS, K, DRENT, P.J, KUHN, S, MUELLER, J.C et KEMPENAERS, B, 2007. gene polymorphisms are associated with personality variation in a passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 22 juillet 2007. Vol. 274, n° 1619, pp. 1685.

FLISIKOWSKI, K., SCHWARZENBACHER, H., WYSOCKI, M., WEIGEND, S., PREISINGER, R., KJAER, J. B. et FRIES, R., 2009. Variation in neighbouring genes of the dopaminergic and serotonergic systems affects feather pecking behaviour of laying hens. *Animal Genetics*. 2009. Vol. 40, n° 2, pp. 192-199.

FORDYCE, G, WYTHES, JR, SHORTHOSE, WR, UNDERWOOD, DW et SHEPHERD, RK, 1988. Cattle temperaments in extensive beef herds in northern Queensland. 2. Effect of temperament on carcass and meat quality. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 1 décembre 1988. Vol. 28, n° 6, pp. 689-693.

FRIEDRICH, J., BRAND, B. et SCHWERIN, M., 2015. Genetics of cattle temperament and its impact on livestock production and breeding - a review. *Archiv Fur Tierzucht-Archives of Animal Breeding*. 4 mars 2015. Vol. 58, pp. 13-21. DOI 10.5194/aab-58-13-2015. Cattle temperament, which describes individual behaviour differences with regard to a stressor or environmental challenge, is known for its impact on working safety, adaptability to new housing conditions, animal productivity and for evaluation of animal welfare. However, successful use of temperament in animal breeding and husbandry to improve keeping conditions in general or animal welfare in particular, requires the availability of informative and reproducible phenotypes and knowledge about the genetic modulation of these traits. However, the knowledge about genetic influences on cattle temperament is still limited. In this review, an outline is given for the interdependence between production systems and temperament as well as for the phenotyping of cattle temperament based on both behaviour tests and observations of behaviour under production conditions. In addition, the use of temperament as a selection criterion is discussed.

GAULY, M., MATHIAK, H., HOFFMANN, K., KRAUS, M. et ERHARDT, G., 2001. Estimating genetic variability in temperamental traits in German Angus and Simmental cattle. *Applied Animal Behaviour Science*. 2001. Vol. 74, n° 2, pp. 109-119.

GAVOJDIAN, D, CZISZTER, L T, BUDAI, C et KUSZA, S, 2015. Effects of behavioral reactivity on production and reproduction traits in Dorper sheep breed. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*. 2015. Vol. 10, n° 4, pp. 365-368.

GILBERT, B. J., Jr. et ARAVE, C. W., 1986. Ability of cattle to distinguish among different wavelengths of light. *Journal of Dairy Science*. 1986. Vol. 69, n° 3, pp. 825-832.

GLENSKE, K., PRINZENBERG, E.-M., BRANDT, H., GAULY, M. et ERHARDT, G., 2011. A chromosome-wide QTL study on BTA29 affecting temperament traits in German Angus beef cattle and mapping of DRD4. *animal*. 2011. Vol. 5, n° 2, pp. 195-197.

GONYOU, H.W., HEMSWORTH, P.H. et BARNETT, J.L., 1986. Effects of frequent interactions with humans on growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 novembre 1986. Vol. 16, n° 3, pp. 269-278.

GÓRECKI MARCIN, T et DZIWIŃSKA, N, 2014. Determinants Of Dominance, Resting Place And Neighbour Preferences In Wrzosówka Polska Ewes Kept Indoors. *Annals of Animal Science*. 2014. Vol. 14, n° 2, pp. 365.

GRANDINSON, K, RYDHMER, L, STRANDBERG, E et THODBERG, K, 2003. Genetic analysis of on-farm tests of maternal behaviour in sows. *Livestock Production Science*. 2003. Vol. 83, n° 2-3, pp. 141-151.

GRIGNARD, L., BOISSY, A., BOIVIN, X., GAREL, J. P. et LE NEINDRE, P., 2000. The social environment influences the behavioural responses of beef cattle to handling. *Applied Animal Behaviour Science*. 2000. Vol. 68, n° 1, pp. 1-11.

- GUESDON, V, LIGOUT, S, DELAGRANGE, P, SPEDDING, M, LÉVY, F, LAINE, AL, MALPAUX, B et CHAILLOU, E, 2012. Multiple exposures to familiar conspecific withdrawal is a novel robust stress paradigm in ewes. *Physiology & Behavior*. 2012. Vol. 105, n° 2, pp. 203-208.
- GUTIERREZ-GIL, B., BALL, N., BURTON, D., HASKELL, M., WILLIAMS, J. L. et WIENER, P., 2008. Identification of Quantitative Trait Loci affecting cattle temperament. *Journal of Heredity*. novembre 2008. Vol. 99, n° 6, pp. 629-638.
- HANSEN, S.W, 1996. Selection for behavioural traits in farm mink. *Applied Animal Behaviour Science*. août 1996. Vol. 49, n° 2, pp. 137-148.
- HARGREAVES, A. L. et HUTSON, G. D., 1990. The effect of gentling on heart rate, flight distance and aversion of sheep to a handling procedure. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 mai 1990. Vol. 26, n° 3, pp. 243-252.
- HASEGAWA, N, NISHIWAKI, A, SUGAWARA, K et ITO, I, 1997. The effects of social exchange between two groups of lactating primiparous heifers on milk production, dominance order, behavior and adrenocortical response. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 janvier 1997. Vol. 51, n° 1, pp. 15-27.
- HAZARD, D., BOUIX, J., CHASSIER, M., DELVAL, E., FOULQUIÉ, D., FASSIER, T., BOURDILLON, Y., FRANÇOIS, D. et BOISSY, A., 2016. Genotype by environment interactions for behavioral reactivity in sheep1. *Journal of animal science*. 2016. Vol. 94, n° 4, pp. 1459-1471.
- HAZARD, D, MORENO, C, FOULQUIÉ, D, DELVAL, E, FRANÇOIS, D, BOUIX, J, SALLÉ, G et BOISSY, A, 2014. Identification of QTLs for behavioral reactivity to social separation and humans in sheep using the OvineSNP50 BeadChip. *BMC Genomics*. 2014. Vol. 15, n° 1, pp. 1-18.
- HEFFNER, H, 1998. Auditory awareness. *Applied Animal Behaviour Science*. mai 1998. Vol. 57, n° 3–4, pp. 259-268.
- HEJJAS, K., VAS, J., TOPAL, J., SZANTAI, E., RONAI, Z., SZEKELY, A., KUBINYI, E., HORVATH, Z., SASVARI-SZEKELY, M. et MIKLOSI, A., 2007. Association of polymorphisms in the dopamine D4 receptor gene and the activity-impulsivity endophenotype in dogs. *Animal Genetics*. 2007. Vol. 38, n° 6, pp. 629-633.
- HEMSWORTH, P H, COLEMAN, G J, BARNETT, J L et BORG, S, 2000. Relationships between human-animal interactions and productivity of commercial dairy cows. *Journal of animal science*. 2000. Vol. 78, n° 11, pp. 2821-2831.
- HEMSWORTH, P. H., 2003. Human–animal interactions in livestock production. *Applied Animal Behaviour Science*. 2003. Vol. 81, n° 3, pp. 185-198.
- HEMSWORTH, P.H., BARNETT, J.L. et HANSEN, C., 1986. The influence of handling by humans on the behaviour, reproduction and corticosteroids of male and female pigs. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juillet 1986. Vol. 15, n° 4, pp. 303-314.
- HEMSWORTH, P.H., BARNETT, J.L. et HANSEN, C., 1987. The influence of inconsistent handling by humans on the behaviour, growth and corticosteroids of young pigs. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juin 1987. Vol. 17, n° 3, pp. 245-252.
- HEMSWORTH, P.H., BARNETT, J.L., TILBROOK, A.J. et HANSEN, C., 1989. The effects of handling by humans at calving and during milking on the behaviour and milk cortisol concentrations of primiparous dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 avril 1989. Vol. 22, n° 3, pp. 313-326.

HEMSWORTH, P.H. et BARNETT, J.L., 1991. The effects of aversively handling pigs, either individually or in groups, on their behaviour, growth and corticosteroids. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 avril 1991. Vol. 30, n° 1, pp. 61-72.

HEMSWORTH, P.H., COLEMAN, G.J., BARNETT, J.L. et JONES, R.B., 1994. Behavioural responses to humans and the productivity of commercial broiler chickens. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juillet 1994. Vol. 41, n° 1, pp. 101-114.

HEMSWORTH, P.H., HANSEN, C. et BARNETT, J.L., 1987. The effects of human presence at the time of calving of primiparous cows on their subsequent behavioural response to milking. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 octobre 1987. Vol. 18, n° 3, pp. 247-255.

HOWERY, L, PROVENZA, F, BANNER, R et SCOTT, C, 1998. Social and environmental factors influence cattle distribution on rangeland. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 janvier 1998. Vol. 55, n° 3, pp. 231-244.

HULSMAN HANNA, L, GARRICK, D.J, GILL, C.A, HERRING, A.D, RIGGS, P.K, MILLER, R.K, SANDERS, J.O et RILEY, D.G, 2014. Genome-wide association study of temperament and tenderness using different Bayesian approaches in a Nellore–Angus crossbred population. *Livestock Science*. 1 mars 2014. Vol. 161, pp. 17-27.

HUTSON, G et GRANDIN, T, 2014. Behavioural principles of sheep handling. *Livestock Handling and Transport, 4th Edition*. 2014. pp. 193-217.

HUTSON, G.D., 1985. The influence of barley food rewards on sheep movement through a handling system. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 septembre 1985. Vol. 14, n° 3, pp. 263-273.

JAGO, J.G, KROHN, C.C et MATTHEWS, L.R, 1999. The influence of feeding and handling on the development of the human–animal interactions in young cattle. *Applied Animal Behaviour Science*. 15 février 1999. Vol. 62, n° 2–3, pp. 137-151.

JENSEN, P, BUITENHUIS, B, KJAER, J, ZANELLA, A, MORMÈDE, P et PIZZARI, T, 2008. Genetics and genomics of animal behaviour and welfare—Challenges and possibilities. *Farm Animal Welfare since the Brambell Report*. octobre 2008. Vol. 113, n° 4, pp. 383-403.

JØRGENSEN, GH, ANDERSEN, IL, BERG, S et BØE, KE, 2009. Feeding, resting and social behaviour in ewes housed in two different group sizes. *Applied Animal Behaviour Science*. 2009. Vol. 116, n° 2–4, pp. 198-203.

JØRGENSEN, GH, 2010. *Physical and social environment for sheep - Effects on spacing behaviour, social interactions and activity budgets in housed ewes*. Norwegian University of Life Sciences.

KELLER, M et LÉVY, F, 2012. The main but not the accessory olfactory system is involved in the processing of socially relevant chemosignals in ungulates. *Frontiers in Neuroanatomy*. septembre 2012. Vol. 6.

KELLER, M., MEURISSE, M. et LÉVY, F., 2005. Mapping of brain networks involved in consolidation of lamb recognition memory. *Neuroscience*. 2005. Vol. 133, n° 2, pp. 359-369.

KELLER, M, MEURISSE, M, POINDRON, P, NOWAK, R, FERREIRA, G, SHAYIT, M et LÉVY, F, 2003. Maternal experience influences the establishment of visual/auditory, but not olfactory recognition of the newborn lamb by ewes at parturition. *Developmental Psychobiology*. 2003. Vol. 43, n° 3, pp. 167-176.

- KENDRICK, K, ATKINS, K, HINTON, M, BROAD, K, FABRE-NYS, C et KEVERNE, B, 1995. Facial and vocal discrimination in sheep. *Animal Behaviour*. 1995. Vol. 49, n° 6, pp. 1665-1676.
- KENDRICK, K, ATKINS, K, HINTON, M, HEAVENS, P et KEVERNE, B, 1996. Are faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. *Behavioural Processes*. 1 octobre 1996. Vol. 38, n° 1, pp. 19-35.
- KENDRICK, K, DA COSTA, A, LEIGH, A, HINTON, M et PEIRCE, J, 2001. Sheep don't forget a face. *Nature*. 2001. Vol. 414, n° 6860, pp. 165-166.
- KENDRICK, K. M., 2000. Oxytocin, motherhood and bonding. *Experimental Physiology*. mars 2000. Vol. 85, pp. 111S-124S.
- KENDRICK, K.M. et KEVERNE, E.B., 1991. Importance of progesterone and estrogen priming for the induction of maternal behavior by vaginocervical stimulation in sheep: Effects of maternal experience. *Physiology & Behavior*. avril 1991. Vol. 49, n° 4, pp. 745-750.
- KENDRICK, KM, LÉVY, F. et KEVERNE, EB, 1992. Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth. *Science*. 8 mai 1992. Vol. 256, n° 5058, pp. 833-836.
- KIEŁTYKA-KURC, A et GÓRECKI, M, 2015. Social behavior in preweaning lambs and their preferences in social interactions. *Animal Science Journal*. 2015. Vol. 86, n° 2, pp. 221-224.
- KILEY, M., 1972. The vocalizations of ungulates, their causation and function. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1972. Vol. 31, n° 2, pp. 171-222. MEDLINE:4674022
- KILGOUR, R. J., 1998. Arena behaviour is a possible selection criterion for lamb-rearing ability; it can be measured in young rams and ewes. *Applied Animal Behaviour Science*. 1998. Vol. 57, n° 1-2, pp. 81-89.
- KJAER, J. B., SØRENSEN, P. et SU, G., 2001. Divergent selection on feather pecking behaviour in laying hens (*Gallus gallus domesticus*). *Applied Animal Behaviour Science*. 2001. Vol. 71, n° 3, pp. 229-239.
- KJAER, J. B. et SORENSEN, P., 1997. Feather pecking behaviour in White Leghorns, a genetic study. *British Poultry Science*. septembre 1997. Vol. 38, n° 4, pp. 333-341.
- KNIERIM, U. et WARAN, N.K., 1993. The influence of the human-animal interaction in the milking parlour on the behaviour, heart-rate and milk yield of dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*. 1993. Vol. 40, n° 1, pp. 85-86.
- KONDO, S, SEKINE, J, OKUBO, M et ASAHIDA, Y, 1989. The effect of group size and space allowance on the agonistic and spacing behavior of cattle. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 septembre 1989. Vol. 24, n° 2, pp. 127-135.
- KROHN, C. C., FOLDAGER, J. et MOGENSEN, L., 1999. Long-term Effect of Colostrum Feeding Methods on Behaviour in Female Dairy Calves. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A — Animal Science*. 1 janvier 1999. Vol. 49, n° 1, pp. 57-64.
- KROHN, C.C, BOIVIN, X et JAGO, J.G, 2003. The presence of the dam during handling prevents the socialization of young calves to humans. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 mars 2003. Vol. 80, n° 4, pp. 263-275.

- KROHN, C.C, JAGO, J.G et BOIVIN, X, 2001. The effect of early handling on the socialisation of young calves to humans. *Applied Animal Behaviour Science*. 10 octobre 2001. Vol. 74, n° 2, pp. 121-133.
- LAMBE, N. R., CONINGTON, J., BISHOP, S. C., WATERHOUSE, A. et SIMM, G., 2001. A genetic analysis of maternal behaviour score in Scottish Blackface sheep. *Animal Science*. 2001. Vol. 72, n° 2, pp. 415-425.
- LANKIN, V., 1997. Factors of diversity of domestic behaviour in sheep. *Genetics Selection Evolution*. 1997. Vol. 29, n° 1, pp. 73-92.
- LE NEINDRE, P., POINDRON, P., TRILLAT, G. et ORGEUR, P., 1993. Influence of breed on reactivity of sheep to humans. *Genetics, Selection, Evolution : GSE*. 1993. Vol. 25, n° 5, pp. 447-458.
- LE NEINDRE, P. et SOURD, C, 1984. Influence of rearing conditions on subsequent social behaviour of Friesian and Salers heifers from birth to six months of age. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 mars 1984. Vol. 12, n° 1, pp. 43-52.
- LE NEINDRE, P., 1989. Influence of rearing conditions and breed on social behaviour and activity of cattle in novel environments. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 mai 1989. Vol. 23, n° 1, pp. 129-140.
- LENNON, K.L, HEBART, M, HYND, P et BRIEN, F, 2009. The genetics of temperament traits in merino sheep. In : *Proceedings of the eighteenth conference : Matching genetics and environment : a new look at an old topic*. Barossa Valley : Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics. 2009. pp. 96-99.
- LENSINK, B J, BOIVIN, X, PRADEL, P, LE NEINDRE, P et VEISSIER, I, 2000. Reducing veal calves' reactivity to people by providing additional human contact. *Journal of animal science*. 2000. Vol. 78, n° 5, pp. 1213-1218.
- LENSINK, B J, FERNANDEZ, X, COZZI, G, FLORAND, L et VEISSIER, I, 2001. The influence of farmers' behavior on calves' reactions to transport and quality of veal meat. *Journal of animal science*. 2001. Vol. 79, n° 3, pp. 642-652.
- LÉVY, F., LOCATELLI, A., PIKETTY, V., TILLET, Y. et POINDRON, P., 1995. Involvement of the main but not the accessory olfactory system in maternal behavior of primiparous and multiparous ewes. *Physiology & Behavior*. 1995. Vol. 57, n° 1, pp. 97-104.
- LÉVY, F, POINDRON, P et LE NEINDRE, P, 1983. Attraction and repulsion by amniotic fluids and their olfactory control in the ewe around parturition. *Physiology & Behavior*. 1983. Vol. 31, n° 5, pp. 687-692.
- LÉVY, F. et POINDRON, P., 1987. The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in experienced and inexperienced ewes. *Animal Behaviour*. 1987. Vol. 35, n° 4, pp. 1188-1192.
- LIGOUT, S, FOULQUIÉ, D, SÈBE, F, BOUIX, J et BOISSY, A, 2011. Assessment of sociability in farm animals: The use of arena test in lambs. *Applied Animal Behaviour Science*. 2011. Vol. 135, n° 1-2, pp. 57-62.
- LIGOUT, S, KELLER, M et PORTER, R, 2004. The role of olfactory cues in the discrimination of agetates by lambs. *Animal Behaviour*. 2004. Vol. 68, n° 4, pp. 785-792.

- LIGOUT, S et PORTER, R, 2004. Effect of maternal presence on the development of social relationships among lambs. *Applied Animal Behaviour Science*. 2004. Vol. 88, n° 1–2, pp. 47-59.
- LIGOUT, S., SÈBE, F. et PORTER, R. H., 2004. Vocal discrimination of kin and non-kin agemates among lambs. *Behaviour*. mars 2004. Vol. 141, pp. 355-369.
- LONGO, A., MELE, P., BERTOCCHI, I., OBERTO, A., BACHMANN, A. et BARTOLOMUCCI, A., 2014. Conditional inactivation of neuropeptide Y Y1 receptors unravels the role of Y1 and Y5 receptors coexpressing neurons in anxiety. *Biol Psychiatry* [en ligne]. 2014. Vol. 76. DOI 10.1016/j.biopsych.2014.01.009. Disponible à l'adresse : <http://dx.doi.org/10.1016/j.biopsych.2014.01.009>
- LØVENDAHL, P, DAMGAARD, L H, NIELSEN, B L, THODBERG, K, SU, G et RYDHMER, L, 2005. Aggressive behaviour of sows at mixing and maternal behaviour are heritable and genetically correlated traits. *Livestock Production Science*. 2005. Vol. 93, n° 1, pp. 73-85.
- LUCAS, B. K., ORMANDY, C. J., BINART, N., BRIDGES, R. S. et KELLY, P. A., 1998. Null Mutation of the Prolactin Receptor Gene Produces a Defect in Maternal Behavior. *Endocrinology*. 1 octobre 1998. Vol. 139, n° 10, pp. 4102-4107.
- LYONS, David M., PRICE, Edward O. et MOBERG, Gary P., 1988. Social modulation of pituitary-adrenal responsiveness and individual differences in behavior of young domestic goats. *Physiology & Behavior*. 1988. Vol. 43, n° 4, pp. 451-458.
- MADANI, T., ALLOUCHE, L., SAFFIDINE, N., KAOUANE, N., BELKASMI, F. et SEMARA, L., 2013. Maternal and neonatal behaviors of Ouled Djellal sheep breed and their effects on production parameters. *Small Ruminant Research*. août 2013. Vol. 114, n° 1, pp. 46-50.
- MALDONADO, A, ORIHUELA, A, AGUIRRE, V, VÁZQUEZ, R et FLORES-PÉREZ, I, 2015. Changes in mother-offspring relationships with the increasing age of the lamb in hair sheep (*Ovis aries*). *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*. mars 2015. Vol. 10, n° 2, pp. 166-170.
- MALMKVIST, J. et HANSEN, S. W., 2001. The welfare of farmed mink (*Mustela vison*) in relation to behavioural selection: A review. *Animal Welfare*. 2001. Vol. 10, n° 1, pp. 41-52.
- MALMKVIST, J, HANSEN, S.W et DAMGAARD, B.M, 2003. Effect of the serotonin agonist buspirone on behaviour and hypothalamic–pituitary–adrenal axis in confident and fearful mink. *Physiology & Behavior*. 2003. Vol. 78, n° 2, pp. 229-240.
- MALMKVIST, J et HANSEN, S.W, 2002. Generalization of fear in farm mink, *Mustela vison*, genetically selected for behaviour towards humans. *Animal Behaviour*. septembre 2002. Vol. 64, n° 3, pp. 487-501.
- MALMKVIST, J., HOUBAK, B. et HANSEN, S. W., 1997. Mating time and litter size in farm mink selected for confident or timid behaviour. *Animal Science*. 1997. Vol. 65, n° 3, pp. 521-525.
- MANTOVANI, R., CONTIERO, B. et VEVEY, M., 2007. Genetic evaluation for cow fighting ability in the Valdostana breed. *Italian Journal of Animal Science*. 1 janvier 2007. Vol. 6, n° sup1, pp. 156-158.
- MARKOWITZ, T.M., DALLY, M.R, GURSKY, K et PRICE, E.O, 1998. Early handling increases lamb affinity for humans. *Animal Behaviour*. 1998. Vol. 55, n° 3, pp. 573-587.

MICHELENA, P, HENRIC, K, ANGIBAULT, JM, GAUTRAIS, J, LAPEYRONIE, P, PORTER, R, DENEUBOURG, JL et BON, R, 2005a. An experimental study of social attraction and spacing between the sexes in sheep. *Journal of Experimental Biology*. 1 décembre 2005. Vol. 208, n° 23, pp. 4419-4426.

MICHELENA, P, HENRIC, K, ANGIBAULT, JM, GAUTRAIS, J, LAPEYRONIE, P, PORTER, R, DENEUBOURG, JL et BON, R, 2005b. An experimental study of social attraction and spacing between the sexes in sheep. *Journal of Experimental Biology*. 1 décembre 2005. Vol. 208, n° 23, pp. 4419-4426.

MICHENET, Alexis, SAINTILAN, Romain, VENOT, Eric et PHOCAS, Florence, 2016. Insights into the genetic variation of maternal behavior and suckling performance of continental beef cows. *Genetics Selection Evolution*. 22 juin 2016. Vol. 48, n° 1, pp. 45. DOI 10.1186/s12711-016-0223-z. In beef cattle, maternal care is critical for calf survival and growth. Our objective was to evaluate the major sources of additive genetic variation in maternal behavior and suckling performance in two genetically close beef breeds.

MILLS, AD et FAURE, JM, 1991. divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*. mars 1991. Vol. 105, n° 1, pp. 25-38. WOS:A1991FA77600004

MIRZA, S N et PROVENZA, F D, 1994. Socially induced food avoidance in lambs: direct or indirect maternal influence? *Journal of animal science*. 1994. Vol. 72, n° 4, pp. 899-902.

MIRZA, S et PROVENZA, F, 1990. Preference of the mother affects selection and avoidance of foods by lambs differing in age. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 décembre 1990. Vol. 28, n° 3, pp. 255-263.

MOLENAT, G, FOULQUIER, D, AUTRAN, P, BOUIX, J, HUBERT, D, JACQUIN, M, BOCQUIER, F et BIBE, B, 2005. For a productive and sustainable sheep breeding on rangeland... *INRA Productions Animales*. 2005. Vol. 18, n° 5, pp. 323-338.

MORA-MEDINA, P., ORIHUELA-TRUJILLO, A., ARCH-TIRADO, E., ROLDAN-SANTIAGO, P., TERRAZAS, A. et MOTA-ROJAS, D., 2016. Sensory factors involved in mother-young bonding in sheep: a review. *Veterinarni Medicina*. 2016. Vol. 61, n° 11, pp. 595-611.

MORMÈDE, P, 2005. Molecular genetics of behaviour: research strategies and perspectives for animal production. *Genetics and Behaviour*. avril 2005. Vol. 93, n° 1, pp. 15-21.

MOUNIER, L, VEISSIER, I et BOISSY, A, 2005. Behavior, physiology, and performance of bulls mixed at the onset of finishing to form uniform body weight groups. *Journal of animal science*. 2005. Vol. 83, n° 7, pp. 1696-1704.

MURÁNI, E, PONSUKSILI, S, D'EATH, R.B, TURNER, S.P, KURT, E, EVANS, G, THÖLKING, L, KLONT, R, FOURY, A, MORMÈDE, P et WIMMERS, K, 2010. Association of HPA axis-related genetic variation with stress reactivity and aggressive behaviour in pigs. *BMC Genetics*. 9 août 2010. Vol. 11, n° 1, pp. 74. DOI 10.1186/1471-2156-11-74.

MUROI, Y. et ISHII, T., 2015. Neuropeptide Y is crucial for nutritional state-dependent regulation of maternal behavior. *Psychoneuroendocrinology* [en ligne]. 2015. Vol. 51. DOI 10.1016/j.psyneuen.2014.09.022. Disponible à l'adresse : <http://dx.doi.org/10.1016/j.psyneuen.2014.09.022>

MURPHEY, Robert M., DUARTE, Francisco A. Moura et TORRES PENEDO, Maria Cecília, 1981. Responses of cattle to humans in open spaces: Breed comparisons and approach-avoidance

relationships. *Behavior Genetics*. 1981. Vol. 11, n° 1, pp. 37-48. DOI 10.1007/BF01065826. Domestic cattle have paradoxical tendencies both to approach and to avoid humans. Approach (investigating a person lying on the ground) and avoidance (flight distance) were studied in 21 herds of 12 *Bos taurus*, *B. indicus*, and *B. taurus* x *B. indicus* breeds located in a homogeneous, Brazilian environment. Seven herds were compared in their investigatory responses to a human and a ball. Breed differences were evident for approach and avoidance behavior, which had little relationship with one another. When reactions to the person and ball were compared, the responses were also breed specific but negatively correlated. Age took precedence over breed affiliation in investigating the human. The results were interpreted in a predator-prey context.

NAPOLITANO, F, ANNICCHIARICO, G, CAROPRESE, M, DE ROSA, G, TAIBI, L et SEVI, A, 2003. Lambs prevented from suckling their mothers display behavioral, immune and endocrine disturbances. *Physiology & Behavior*. janvier 2003. Vol. 78, n° 1, pp. 81-89.

NOLTE, D.L, PROVENZA, F.D et BALPH, D.F, 1990. The establishment and persistence of food preferences in lambs exposed to selected foods. *Journal of animal science*. 1990. Vol. 68, n° 4, pp. 998-1002.

NOWAK, R, BRETON, G et MELLOTT, E, 2001. CCK and development of mother preference in sheep: a neonatal time course study. *Peptides*. août 2001. Vol. 22, n° 8, pp. 1309-1316.

NOWAK, R, MURPHY, T.M, LINDSAY, D.R, ALSTER, P, ANDERSSON, R et UVNÄS-MOBERG, K, 1997. Development of a Preferential Relationship With the Mother by the Newborn Lamb: Importance of the Sucking Activity. *Physiology & Behavior*. octobre 1997. Vol. 62, n° 4, pp. 681-688.

NOWAK, R., POINDRON, P., LE NEINDRE, P. et PUTU, I.G., 1987. Ability of 12-hour-old Merino and crossbred lambs to recognise their mothers. *Applied Animal Behaviour Science*. juin 1987. Vol. 17, n° 3-4, pp. 263-271.

NOWAK, R et POINDRON, P, 2006. From birth to colostrum: early steps leading to lamb survival. *Reproduction Nutrition Development*. août 2006. Vol. 46, n° 4, pp. 431-446. WOS:000238864100008

NOWAK, R, PORTER, RH, LEVY, F, ORGEUR, P et SCHAAL, B, 2000. Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Rev Reprod*. 1 septembre 2000. Vol. 5, n° 3, pp. 153-163.

NOWAK, R., 1991. Senses involved in discrimination of merino ewes at close contact and from a distance by their newborn lambs. *Animal Behaviour*. septembre 1991. Vol. 42, n° 3, pp. 357-366.

O'CONNOR, C.E, JAY, N.P, NICOL, A.M et BEATSON, P.R, 1985. *Ewe maternal behaviour score and lamb survival*. New Zealand Society of Animal Production. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production.

ORGEUR, P, BERNARD, S, NACINI, M, NOWAK, R, SCHAAL, B et LEVY, F, 1999. Psychological consequences of two different weaning methods in sheep. *Reproduction Nutrition, Developmental Psychobiology*. 1999. N° 39, pp. 2. 231-244

ORGEUR, P., MAVRIC, N., YVORE, P., BERNARD, S., NOWAK, R., SCHAAL, B. et LEVY, F., 1998. Artificial weaning in sheep: consequences on behavioural, hormonal and immuno-pathological indicators of welfare. *Applied Animal Behaviour Science*. 1998. Vol. 58, n° 1-2, pp. 87-103.

ORGEUR, P. et SIGNORET, J. P., 1984. Sexual play and its functional significance in the domestic sheep (*Ovis aries* L.). *Physiology & Behavior*. 1984. Vol. 33, n° 1, pp. 111-118.

- ORGEUR, P, VENIER, G et SIGNORET, J.P, 1984. Effets de l'environnement social au cours du développement sur l'apparition et l'intensité de l'activité sexuelle du jeune bélier. *Annales de zootechnie*. 1984. Vol. 33, n° 1, pp. 1-18.
- PAJOR, E.A, RUSHEN, J et DE PASSILLÉ, A.M.B, 2003. Dairy cattle's choice of handling treatments in a Y-maze. *Applied Animal Behaviour Science*. 2 février 2003. Vol. 80, n° 2, pp. 93-107.
- PFISTER, J, MÜLLER-SCHWARZE, D et BALPH, D, 1990. Effects of predator fecal odors on feed selection by sheep and cattle. *Journal of Chemical Ecology*. 1990. Vol. 16, n° 2, pp. 573-583.
- PIGGINS, D. et PHILLIPS, C. J. C., 1996. The eye of the domesticated sheep with implications for vision. *Animal Science*. avril 1996. Vol. 62, pp. 301-308.
- PILLOT, MH, GAUTRAIS, J, GOUELLO, J, MICHELENA, P, SIBBALD, A et BON, R, 2010. Moving together: Incidental leaders and naïve followers. *Behavioural Processes*. 2010. Vol. 83, n° 3, pp. 235-241.
- PIOVEZAN, U, CYRILLO, J N D et COSTA, M J R, 2013. Breed and selection line differences in the temperament of beef cattle. *Acta Scientiarum. Animal Sciences*. 2013. Vol. 35, pp. 207-212.
- PIOVEZAN, U, CYRILLO, J.N.S.G et DA COSTA, M.J.P, 2013. Breed and selection line differences in the temperament of beef cattle. *Acta Scientiarum. Animal Sciences*. 2013. Vol. 35, pp. 207-212.
- PLUSQUELLEC, P et BOUISSOU, MF, 2001. Behavioural characteristics of two dairy breeds of cows selected (Hérens) or not (Brune des Alpes) for fighting and dominance ability. *Applied Animal Behaviour Science*. 2001. Vol. 72, n° 1, pp. 1-21.
- POINDRON, P., LE NEINDRE, P., RAKSANYI, I., TRILLAT, G. et ORGEUR, P., 1980. Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal-behavior in sheep. *Reproduction Nutrition Development*. 1980. Vol. 20, n° 3B, pp. 817-826.
- POINDRON, P et LE NEINDRE, P, 1980. Endocrine and Sensory Regulation of Maternal Behavior in the Ewe. In : *Advances in the Study of Behavior* [en ligne]. Academic Press. pp. 75-119. Disponible à l'adresse : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345408601151>
- POINDRON, P, LÉVY, F et KELLER, M, 2007. Maternal responsiveness and maternal selectivity in domestic sheep and goats: The two facets of maternal attachment. *Developmental Psychobiology*. 2007. Vol. 49, n° 1, pp. 54-70.
- POINDRON, P, LÉVY, F et KREHBIEL, D, 1988. Genital, olfactory, and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. *Psychoneuroendocrinology*. 1988. Vol. 13, n° 1-2, pp. 99-125.
- POINDRON, P, LÉVY, F et NOWAK, R, 2007. Comportement de la mère et du nouveau-né chez les mammifères : mécanismes d'activation. *INRA Productions Animales*. 2007. Vol. 20, n° 5, pp. 393-408.
- POINDRON, P., OTAL, J., FERREIRA, G., KELLER, M., GUESDON, V., NOWAK, R. et LÉVY, F., 2010. Amniotic fluid is important for the maintenance of maternal responsiveness and the establishment of maternal selectivity in sheep. *Animal*. décembre 2010. Vol. 4, n° 12, pp. 2057-2064.
- POINDRON, P., RAKSANYI, I, ORGEUR, P. et LE NEINDRE, P., 1984. Comparaison du comportement maternel en bergerie à la parturition chez des brebis primipares ou multipares de race Romanov, Préalpes du Sud et Ile-de-France. *Génétique, Sélection, Évolution*. 1984. Vol. 16, n° 4, pp. 503-522.

- POINDRON, P. et SCHMIDT, P., 1985. Distance recognition in ewes and lambs kept permanently indoors or at pasture. *Applied Animal Behaviour Science*. janvier 1985. Vol. 13, n° 3, pp. 267-273.
- POISSANT, J., REALE, D., MARTIN, J. G. A., FESTA-BIANCHET, M. et COLTMAN, D. W., 2013. A quantitative trait locus analysis of personality in wild bighorn sheep. *Ecology and Evolution*. mars 2013. Vol. 3, n° 3, pp. 474-481.
- PRICE, E, BORGWARDT, R, BLACKSHAW, J, BLACKSHAW, A, DALLY, M et ERHARD, H, 1994. Effect of early experience on the sexual performance of yearling rams. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 septembre 1994. Vol. 42, n° 1, pp. 41-48.
- PRICE, E.O, 1984. Behavioral Aspects of Animal Domestication. *The Quarterly Review of Biology*. 1 mars 1984. Vol. 59, n° 1, pp. 1-32.
- PUPPE, B, SCHÖN, PC, TUCHSCHERER, A et MANTEUFFEL, G, 2003. The influence of domestic piglets' (*Sus scrofa*) age and test experience on the preference for the replayed maternal nursing vocalisation in a modified open-field test. *acta ethologica*. 2003. Vol. 5, n° 2, pp. 123-129.
- RALPHS, M, GRAHAM, D et JAMES, L, 1994. Social facilitation influences cattle to graze locoweed. *journal of range management*. 1994. Vol. 47, n° 2, pp. 123-126.
- RAMIREZ MARTINEZ, M.G., SOTO GONZALEZ, R, POINDRON, P, ALVAREZ RAMIREZ, L, VALENCIA MENDEZ, JDJ, GONZALEZ DIAZ, FR et TERRAZAS GARCIA, AM, 2011. Maternal behaviour around birth and mother-young recognition in Pelibuey sheep. *Veterinaria Mexico*. mars 2011. Vol. 42, n° 1, pp. 27-46.
- RAMSEYER, A, BOISSY, A, DUMONT, B et THIERRY, B, 2009. Decision making in group departures of sheep is a continuous process. *Animal Behaviour*. 2009. Vol. 78, n° 1, pp. 71-78.
- RAUSSI, S, NISKANEN, S, SIIVONEN, J, HÄNNINEN, L, HEPOLA, H, JAUHAINEN, L et VEISSIER, I, 2010. The formation of preferential relationships at early age in cattle. *Behavioural Processes*. 2010. Vol. 84, n° 3, pp. 726-731.
- RAUW, W.M, KANIS, E, NOORDHUIZEN-STASSEN, E.N et GROMMERS, F.J, 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livestock Production Science*. 1 octobre 1998. Vol. 56, n° 1, pp. 15-33.
- REEFMANN, N, BÜTIKOFER KASZÀS, F, WECHSLER, B et GYGAX, L, 2009. Ear and tail postures as indicators of emotional valence in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 2009. Vol. 118, n° 3-4, pp. 199-207.
- RICORDEAU, G, TCHAMITCHIAN, L, BRUNEL, JC, NGUYEN, TC et FRANÇOIS, D, 1992. La race ovine INRA 401 : un exemple de souche synthétique. *INRA Productions Animales*. 1992. pp. 255-262.
- RODENBURG, T. B., BUITENHUIS, A. J., ASK, B., UITDEHAAG, K. A., KOENE, P., VAN DER POEL, J. J., VAN ARENDONK, J. A. M. et BOVENHUIS, H., 2004. Genetic and Phenotypic Correlations Between Feather Pecking and Open-Field Response in Laying Hens at Two Different Ages. *Behavior Genetics*. 2004. Vol. 34, n° 4, pp. 407-415.
- RODENBURG, TB, BUITENHUIS, AJ, ASK, B, UITDEHAAG, KA, KOENE, P, VAN DER POEL, JJ et BOVENHUIS, H, 2003. Heritability of feather pecking and open-field response of laying hens at two different ages. *Poultry Science*. 1 juin 2003. Vol. 82, n° 6, pp. 861-867.

- ROMEYER, A et BOUISSOU, MF, 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juillet 1992. Vol. 34, n° 1, pp. 93-119.
- ROMEYER, A, POINDRON, P et ORGEUR, P, 1994. Olfaction mediates the establishment of selective bonding in goats. *Physiology & Behavior*. 1994. Vol. 56, n° 4, pp. 693-700.
- ROOK, A. J. et PENNING, P. D., 1991. Synchronisation of eating, ruminating and idling activity by grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 novembre 1991. Vol. 32, n° 2, pp. 157-166.
- ROWELL, T. E., 1991. Till death us do part: long-lasting bonds between ewes and their daughters. *Animal Behaviour*. 1991. Vol. 42, n° 4, pp. 681-682.
- RUSHEN, J., DE PASSILLÉ, A. M. B. et MUNKSGAARD, L., 1999. Fear of People by Cows and Effects on Milk Yield, Behavior, and Heart Rate at Milking¹. *Journal of Dairy Science*. 1999. Vol. 82, n° 4, pp. 720-727.
- RUSHEN, J, TAYLOR, A et DE PASSILLÉ, AM, 1999a. Domestic animals' fear of humans and its effect on their welfare. *Applied Animal Behaviour Science*. 1999. Vol. 65, n° 3, pp. 285-303.
- RUSHEN, J, TAYLOR, A et DE PASSILLÉ, AM, 1999b. Domestic animals' fear of humans and its effect on their welfare. *Applied Animal Behaviour Science*. 1999. Vol. 65, n° 3, pp. 285-303.
- RUSHEN, J., 1986. Aversion of sheep to electro-immobilization and physical restraint. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juillet 1986. Vol. 15, n° 4, pp. 315-324.
- SANDEM, A. I., JANCZAK, A. M. et BRAASTAD, B. O., 2004. A short note on effects of exposure to a novel stimulus (umbrella) on behaviour and percentage of eye-white in cows. *Applied Animal Behaviour Science*. 2004. Vol. 89, n° 3-4, pp. 309-314.
- SARTORI, C. et MANTOVANI, R., 2010. Genetics of fighting ability in cattle using data from the traditional battle contest of the Valdostana breed. *Journal of animal science*. octobre 2010. Vol. 88, n° 10, pp. 3206-3213.
- SATO, S, SHIKI, H et YAMASAKI, F, 1984. The Effects of Early Caressing on Later Tractability of Calves. *Nihon Chikusan Gakkaiho*. 1984. Vol. 55, n° 5, pp. 332-338.
- SCHMIDT, K.T et WEINSHENKER, D, 2014. Adrenaline Rush: The Role of Adrenergic Receptors in Stimulant-Induced Behaviors. *Molecular Pharmacology*. 28 février 2014. Vol. 85, n° 4, pp. 640.
- SCHMUTZ, S. M., STOOKEY, J. M., WINKELMAN-SIM, D. C., WALTZ, C. S., PLANTE, Y. et BUCHANAN, F. C., 2001. A QTL study of cattle behavioral traits in embryo transfer families. *Journal of Heredity*. mai 2001. Vol. 92, n° 3, pp. 290-292.
- SCHRADER, L et TODT, D, 1998. Vocal quality is correlated with levels of stress hormones in domestic pigs. *Ethology*. 1998. Vol. 104, n° 10, pp. 859-876.
- SCHWARTZKOPF-GENSWEIN, K.S, STOOKEY, J.M et WELFORD, R, 1997. Behavior of cattle during hot-iron and freeze branding and the effects on subsequent handling ease. *Journal of animal science*. 1997. Vol. 75, n° 8, pp. 2064-2072.

- SCOTT, C, PROVENZA, F et BANNER, R, 1995. Dietary habits and social interactions affect choice of feeding location by sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 novembre 1995. Vol. 45, n° 3, pp. 225-237.
- SCOTT, J. P., 1956. The Analysis of Social Organization in Animals. *Ecology*. 1956. Vol. 37, n° 2, pp. 213-221.
- SÈBE, F., DUBOSCQ, J., AUBIN, T., LIGOUT, S. et POINDRON, P., 2010. Early vocal recognition of mother by lambs: contribution of low- and high-frequency vocalizations. *Animal Behaviour*. mai 2010. Vol. 79, n° 5, pp. 1055-1066.
- SÈBE, F, NOWAK, R, POINDRON, P et AUBIN, T, 2007. Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. *Developmental Psychobiology*. 2007. Vol. 49, n° 4, pp. 375-386.
- SEJIAN, V, LAKRITZ, J, EZEJI, T et LAL, R, 2011. Assessment methods and indicators of animal welfare. *Asian Journal of Animal and Veterinary Advances*. 2011. Vol. 6, n° 4, pp. 301-315.
- SHERWIN, C. M. et JOHNSON, K. G., 1987. The influence of social factors on the use of shade by sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 août 1987. Vol. 18, n° 2, pp. 143-155.
- SHILLITO WALSER, E, HAGUE, P. et YEOMANS, M., 1983. Preferences for sibling or mother in Dalesbred and Jacob twin lambs. *Applied Animal Ethology*. 1 janvier 1983. Vol. 9, n° 3, pp. 289-297.
- SHILLITO WALSER, E, WALTERS, E et HAGUE, P, 1982. Vocal Communication Between Ewes and Their Own and Alien Lambs. *Behaviour*. 1982. Vol. 81, n° 2, pp. 140-150.
- SHILLITO WALSER, E, WILLADSEN, S. et HAGUE, P., 1981. Pair association between lambs of different breeds born to Jacob and Dalesbred ewes after embryo transplantation. *Applied Animal Ethology*. septembre 1981. Vol. 7, n° 4, pp. 351-358.
- SHILLITO WALSER, E et WILLIAMS, T, 1986. Pair-association in twin lambs before and after weaning. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juin 1986. Vol. 15, n° 3, pp. 241-245.
- SHILLITO WALSER, E, 1978. A comparison of the role of vision and hearing in ewes finding their own lambs. *Applied Animal Ethology*. 1 mars 1978. Vol. 4, n° 1, pp. 71-79.
- SHUTT, D.A, FELL, L.R, CONNELL, R et BELL, A.K, 1988. Stress responses in lambs docked and castrated surgically or by the application of rubber rings. *Australian Veterinary Journal*. 1 janvier 1988. Vol. 65, n° 1, pp. 5-7.
- SIBBALD, A et HOOPER, R, 2004. Sociability and the willingness of individual sheep to move away from their companions in order to graze. *Applied Animal Behaviour Science*. 2004. Vol. 86, n° 1-2, pp. 51-62.
- SIBBALD, A, OOM, S, HOOPER, R et ANDERSON, R, 2008. Effects of social behaviour on the spatial distribution of sheep grazing a complex vegetation mosaic. *Applied Animal Behaviour Science*. 2008. Vol. 115, n° 3-4, pp. 149-159.
- SQUIRES, V. R. et DAWS, G. T., 1975. Leadership and dominance relationships in Merino and Border Leicester sheep. *Applied Animal Ethology*. 1 juillet 1975. Vol. 1, n° 3, pp. 263-274.

- STAFFORD, K. J., MELLOR, D. J. et GREGORY, N. G., 2002. Advances in animal welfare in New Zealand. *New Zealand Veterinary Journal*. 2002. Vol. 50, n° 3, pp. 17-21.
- STRICKLIN, W. R., 1983. Matrilinear Social Dominance and Spatial Relationships among Angus and Hereford Cows. *Journal of animal science*. 1983. Vol. 57, n° 6, pp. 1397-1405.
- SU, G., KJAER, J. B. et SORENSEN, P., 2005. Variance components and selection response for feather-pecking behavior in laying hens. *Poultry Science*. 1 janvier 2005. Vol. 84, n° 1, pp. 14-21.
- SU, G., KJAER, J. B. et SØRENSEN, P., 2006. Divergent selection on feather pecking behavior in laying hens has caused differences between lines in egg production, egg quality, and feed efficiency. *Poultry Science*. 2006. Vol. 85, n° 2, pp. 191-197.
- TAKANISHI, N., OISHI, K., KUMAGAI, H., UEMURA, M. et HIROOKA, H., 2015. Factors influencing the priority of access to food and their effects on the carcass traits for Japanese Black (Wagyu) cattle. *Animal*. 2015. Vol. 9, n° 12, pp. 2017-2023.
- TAMIOSO, P. R., DIAS, L. T., TEIXEIRA, R. D., NASCIMENTO, B. M., DA SILVA, G. F. et PORTES, J. V., 2015. Environmental and Genetic Effects of Reactivity Traits in Ile-de-France x Texel Crossbred Lambs. *Acta Scientiae Veterinariae*. juin 2015. Vol. 43.
- TATE, A, FISCHER, H, LEIGH, A et KENDRICK, K, 2006. Behavioural and neurophysiological evidence for face identity and face emotion processing in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2006. Vol. 361, n° 1476, pp. 2155-2172.
- TERLOUW, C, BOISSY, A et BLINET, P, 1998. Behavioural responses of cattle to the odours of blood and urine from conspecifics and to the odour of faeces from carnivores. *Applied Animal Behaviour Science*. 1998. Vol. 57, n° 1-2, pp. 9-21.
- TERRAZAS, A, FERREIRA, G, LÉVY, F, NOWAK, R, SERAFIN, N, ORGEUR, P, SOTO, R et POINDRON, P, 1999. Do ewes recognize their lambs within the first day postpartum without the help of olfactory cues? *Behavioural Processes*. 19 août 1999. Vol. 47, n° 1, pp. 19-29.
- TERRAZAS, A., NOWAK, R., SERAFÍN, N., FERREIRA, G., LÉVY, F. et POINDRON, P., 2002. Twenty-four-hour-old lambs rely more on maternal behavior than on the learning of individual characteristics to discriminate between their own and an alien mother. *Developmental Psychobiology*. 2002. Vol. 40, n° 4, pp. 408-418.
- THORHALLSDOTTIR, A. G., PROVENZA, F. D. et BALPH, D. F., 1990a. Social influences on conditioned food aversions in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 1990. Vol. 25, n° 1, pp. 45-50.
- THORHALLSDOTTIR, A. G., PROVENZA, F. D. et BALPH, D. F., 1990b. Ability of lambs to learn about novel foods while observing or participating with social models. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 janvier 1990. Vol. 25, n° 1, pp. 25-33.
- TORRES-HERNANDEZ, G et HOHENBOKEN, W, 1979. An attempt to assess traits of emotionality in crossbred ewes. *Applied Animal Ethology*. 1 janvier 1979. Vol. 5, n° 1, pp. 71-83.
- VAL-LAILLET, D, NOWAK, R, GIRAUD, S, TALLET, C et BOIVIN, X, 2006. Nonnutritive sucking: One of the major determinants of filial love. *Developmental Psychobiology*. 2006. Vol. 48, n° 3, pp. 220-232.

- VAL-LAILLET, D et NOWAK, R, 2006. Socio-spatial criteria are important for the establishment of maternal preference in lambs. *Applied Animal Behaviour Science*. février 2006. Vol. 96, n° 3–4, pp. 269-280.
- VANDENHEEDE, M. et BOUISSOU, M. F., 1993. Sex differences in fear reactions in sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juin 1993. Vol. 37, n° 1, pp. 39-55.
- VÁZQUEZ, R, ORIHUELA, A, FLORES-PÉREZ, F et AGUIRRE, V, 2015. Reducing early maternal licking of male lambs (*Ovis aries*) does not impair their sexual behavior in adulthood. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*. janvier 2015. Vol. 10, n° 1, pp. 78-82.
- VEISSIER, I, CHAZAL, P, PRADEL, P et LE NEINDRE, P, 1997. Providing social contacts and objects for nibbling moderates reactivity and oral behaviors in veal calves. *Journal of animal science*. 1997. Vol. 75, n° 2, pp. 356-365.
- VEISSIER, I., LE NEINDRE, P. et GAREL, J. P., 1990. Decrease in cow-calf attachment after weaning. *Behavioural Processes*. 1 juin 1990. Vol. 21, n° 2, pp. 95-105.
- VEISSIER, I., LE NEINDRE, P. et TRILLAT, G., 1989. Adaptability of calves during weaning. *Biology of Behaviour*. 1989. Vol. 14, n° 1, pp. 66-87.
- VEISSIER, I et LE NEINDRE, P., 1989. Weaning in calves: Its effects on social organization. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 août 1989. Vol. 24, n° 1, pp. 43-54.
- VEISSIER, I, 1993. Observational learning in cattle. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 janvier 1993. Vol. 35, n° 3, pp. 235-243.
- VIÉRIN, M et BOUISSOU, MF, 2003. Responses of weaned lambs to fear-eliciting situations: Origin of individual differences. *Developmental Psychobiology*. 2003. Vol. 42, n° 2, pp. 131-147.
- VOISINET, B. D., GRANDIN, T., O'CONNOR, S. F., TATUM, J. D. et DEESING, M. J., 1997. Bos indicus-cross feedlot cattle with excitable temperaments have tougher meat and a higher incidence of borderline dark cutters. *Meat Science*. 1 août 1997. Vol. 46, n° 4, pp. 367-377.
- VON BORSTEL, U.K, MOORS, E., SCHICHOWSKI, C. et GAULY, M., 2011. Breed differences in maternal behaviour in relation to lamb (*Ovis orientalis aries*) productivity. *Livestock Science*. 2011. Vol. 137, n° 1–3, pp. 42-48.
- WAIBLINGER, S, BOIVIN, X, PEDERSEN, V, TOSI, MV, JANCZAK, A.M, VISSER, E.K et JONES, R.B, 2006. Assessing the human–animal relationship in farmed species: A critical review. *Applied Animal Behaviour Science*. 2006. Vol. 101, n° 3–4, pp. 185-242.
- WAIBLINGER, S, MENKE, C et COLEMAN, G, 2002. The relationship between attitudes, personal characteristics and behaviour of stockpeople and subsequent behaviour and production of dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 novembre 2002. Vol. 79, n° 3, pp. 195-219.
- WAIBLINGER, S, MENKE, C, KORFF, J et BUCHER, A, 2004. Previous handling and gentle interactions affect behaviour and heart rate of dairy cows during a veterinary procedure. *Applied Animal Behaviour Science*. 12 janvier 2004. Vol. 85, n° 1–2, pp. 31-42.
- WANG, L. P., GENG, R. Q., ZHANG, X. N. et SUN, W., 2015. Identification of SNPs within the PRLR gene and effects on maternal behavior in sheep. *Genetics and Molecular Research*. 2015. Vol. 14, n° 4, pp. 17536-17543.

- WATTS, J et STOOKEY, J, 2000. Vocal behaviour in cattle: the animal's commentary on its biological processes and welfare. *Applied Animal Behaviour Science*. 2000. Vol. 67, n° 1–2, pp. 15-33.
- WATTS, JM et STOOKEY, JM, 1999. Effects of restraint and branding on rates and acoustic parameters of vocalization in beef cattle. *Applied Animal Behaviour Science*. 1999. Vol. 62, n° 2–3, pp. 125-135.
- WEARY, D, BRAITHWAITE, L et FRASER, D, 1998. Vocal response to pain in piglets. *Applied Animal Behaviour Science*. 1998. Vol. 56, n° 2–4, pp. 161-172.
- WEARY, D, ROSS, S et FRASER, D, 1997. Vocalizations by isolated piglets: a reliable indicator of piglet need directed towards the sow. *Applied Animal Behaviour Science*. 1 juillet 1997. Vol. 53, n° 4, pp. 249-257.
- WEARY, D.M et FRASER, D, 1995. Calling by domestic piglets: reliable signals of need? *Animal Behaviour*. 1995. Vol. 50, n° 4, pp. 1047-1055.
- WHATELEY, J, KILGOUR, R et DALTON, D.C, 1974. Behaviour of hill country sheep breeds during farming routines. In : *Proceedings*. New Zealand Society of Animal Production. janvier 1974. pp. pp 28-36.
- WINFIELD, C. G., SYME, G. J. et PEARSON, A. J., 1981. Effect of familiarity with each other and breed on the spatial behaviour of sheep in an open field. *Applied Animal Ethology*. 1 janvier 1981. Vol. 7, n° 1, pp. 67-75.
- WINSLOW, J. T. et INSEL, T. R., 2004. Neuroendocrine basis of social recognition. *Current Opinion in Neurobiology*. avril 2004. Vol. 14, n° 2, pp. 248-253. WOS:000221430600017
- WOLF, B.T, MCBRIDE, S.D, LEWIS, R.M, DAVIES, M.H et HARESIGN, W, 2008. Estimates of the genetic parameters and repeatability of behavioural traits of sheep in an arena test. *Applied Animal Behaviour Science*. 2008. Vol. 112, n° 1–2, pp. 68-80.
- XU, H. P., SHEN, X., ZHOU, M., LUO, C. L., KANG, L., LIANG, Y., ZENG, H., NIE, Q. H., ZHANG, D. X. et ZHANG, X. Q., 2010. The dopamine D2 receptor gene polymorphisms associated with chicken broodiness. *Poultry Science*. 1 mars 2010. Vol. 89, n° 3, pp. 428-438.
- ZENCHAK, J. J., ANDERSON, G. C. et SCHEIN, M. W., 1981. Sexual partner preference of adult rams (*Ovis aries*) as affected by social experiences during rearing. *Applied Animal Ethology*. 1 avril 1981. Vol. 7, n° 2, pp. 157-167.
- ZOMENO, C., HERNANDEZ, P. et BLASCO, A., 2013. Divergent selection for intramuscular fat content in rabbits. I. Direct response to selection. *Journal of Animal Science*. septembre 2013. Vol. 91, n° 9, pp. 4526-4531.

Toulouse, 2017

NOM : Morisset

PRENOM : Anais

TITRE : EFFICACITE DE SELECTIONS DIVERGENTES PRECOCES POUR DES COMPORTEMENTS SOCIAUX ET ANALYSE DES REPONSES CORRELEES CHEZ LE MOUTON.

RESUME : La structure des élevages ovins a notablement évolué au cours du temps et cela a modifié la structure et la nature des interactions entre les animaux eux mêmes, ainsi qu'entre les animaux et leurs éleveurs. Le maintien de la productivité des élevages et du bien être des animaux requiert une adaptation comportementale de ces derniers. L'objectif de la Thèse est d'explorer la possible contribution de la sélection génétique à cette adaptation comportementale, et ses éventuels effets associés.

Cette Thèse fait, dans un premier temps, la synthèse des connaissances sur les capacités sensorielles des animaux et les répertoires comportementaux qui en découlent. Puis elle passe en revue la nature des relations entre congénères, entre mères et jeunes et, enfin, entre les animaux et l'Homme (éleveurs). Pour finir, les principaux facteurs de variation connus du comportement sont présentés.

Dans un second temps, elle analyse les résultats d'expériences de sélections divergentes sur la réactivité sociale et la réactivité à l'Homme mises en œuvre sur deux domaines expérimentaux de l'INRA entre 2010 et 2016. L'efficacité des sélections effectuées (réponses directes) ainsi que les effets indirects de ces sélections sur de nombreux autres caractères (caractères zootechniques classiques, autres critères de comportement ...) ont été étudiés.

MOTS CLES : génétique – mouton – comportement – sociaux – sélection – divergente

ENGLISH TITLE : EFFICIENCY OF PRECOCIOUS DIVERGENT SELECTION FOR SOCIALS BEHAVIOURS AND ANALYSIS OF CORRELATED RESPONSES IN SHEEP.

ABSTRACT : The structure of ovine's breedings strikingly evolved in time and it modified the structure and the nature of the interactions between animals themselves, as well as between animals and their breeders. The preservation of the productivity of the breedings and the good to be animals requires a behavioral adaptation of the latter. The objective of the Thesis is to explore the possible contribution of the genetic selection to this behavioral adaptation, and its possible associated effects.

This Thesis makes, at first, the synthesis of knowledge on the sensory capacities of animals and behavioral directories which result from it. Then she reviews the nature of the relations between congeners, between mothers and young people and, finally, between animals and the Man (breeders). To finish, the main factors of variation known for the behavior are presented.

Secondly, it analyzes the results of experiments of divergent selections on the social reactivity and the reactivity to the Man stakes in work on two experimental domains of the INRA between 2010 and 2016. The efficiency of the made selections (direct answers) as well as the indirect effects of these selections on many more characters (classic zootechnic characters, other criteria of behavior) were studied.

MOTS CLES : Genetics - sheep - behavior - social - selection - divergent