



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 : 8567](http://oatao.univ-toulouse.fr/Eprints/ID/8567)

To cite this version :

Wenisch, Emilie. *Les stéréotypes des animaux élevés en captivité : étude bibliographique*. Thèse d'exercice, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse - ENVT, 2012, 136 p.

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

LES STÉRÉOTYPIES DES ANIMAUX ÉLEVÉS EN CAPTIVITÉ : ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE

THESE
pour obtenir le grade de
DOCTEUR VÉTÉRINAIRE

DIPLOME D'ÉTAT

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

par

WENISCH Emilie

Née, le 12 Février 1987 à METZ (57)

Directeur de thèse : M. le Professeur Jacques DUCOS DE LAHITTE

JURY

PRESIDENT :

M. Gérard CAMPISTRON

Professeur à l'Université Paul-Sabatier de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Jacques DUCOS DE LAHITTE

M. Jean-Yves JOUGLAR

Professeur à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

Maître de Conférences à l'École Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

**Ministère de l'Agriculture et de la Pêche
ECOLE NATIONALE VETERINAIRE DE TOULOUSE**

Directeur : M. A. MILON

Directeurs honoraires M. G. VAN HAVERBEKE.
M. P. DESNOYERS

Professeurs honoraires :

M. L. FALIU	M. J. CHANTAL	M. BODIN ROZAT DE MENDRES NEGRE
M. C. LABIE	M. JF. GUELFY	M. DORCHIES
M. C. PAVAU	M. EECKHOUTTE	
M. F. LESCURE	M. D.GRIESS	
M. A. RICO	M. CABANIE	
M. A. CAZIEUX	M. DARRE	
Mme V. BURGAT	M. HENROTEAUX	

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. AUTEFAGE André, *Pathologie chirurgicale*
M. BRAUN Jean-Pierre, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. CORPET Denis, *Science de l'Aliment et Technologies dans les Industries agro-alimentaires*
M. ENJALBERT Francis, *Alimentation*
M. EUZEBY Jean, *Pathologie générale, Microbiologie, Immunologie*
M. FRANC Michel, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. MARTINEAU Guy, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M. PETIT Claude, *Pharmacie et Toxicologie*
M. REGNIER Alain, *Physiopathologie oculaire*
M. SAUTET Jean, *Anatomie*
M. TOUTAIN Pierre-Louis, *Physiologie et Thérapeutique*

PROFESSEURS 1° CLASSE

M. BERTHELOT Xavier, *Pathologie de la Reproduction*
Mme CLAUW Martine, *Pharmacie-Toxicologie*
M. CONCORDET Didier, *Mathématiques, Statistiques, Modélisation*
M. DELVERDIER Maxence, *Anatomie Pathologique*
M. SCHELCHER François, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*

PROFESSEURS 2° CLASSE

Mme BENARD Geneviève, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. BOUSQUET-MELOU Alain, *Physiologie et Thérapeutique*
Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, *Pathologie de la Reproduction*
M. DUCOS Alain, *Zootéchnie*
M. DUCOS DE LAHITTE Jacques, *Parasitologie et Maladies parasitaires*
M. FOUCRAS Gilles, *Pathologie des ruminants*
Mme GAYRARD-TROY Véronique, *Physiologie de la Reproduction, Endocrinologie*
M. GUERRE Philippe, *Pharmacie et Toxicologie*
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. PICAUVET Dominique, *Pathologie infectieuse*

- M. **SANS Pierre**, *Productions animales*
Mme **TRUMEL Catherine**, *Pathologie médicale des Equidés et Carnivores*

PROFESSEURS CERTIFIES DE L'ENSEIGNEMENT AGRICOLE

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

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la Reproduction*
Mlle **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, Anatomie pathologique*
M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mlle **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
M. **JOUGLAR Jean-Yves**, *Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-cour*
M **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants.*
Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*

MAITRES DE CONFERENCES (classe normale)

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BENNIS-BRET Lydie**, *Physique et Chimie biologiques et médicales*
M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
Mlle **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et Industrie des Denrées alimentaires d'Origine animale*
Mme **BOUCLAINVILLE-CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
Mlle **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
M. **CUEVAS RAMOS Gabriel**, *Chirurgie Equine*
M. **DOSSIN Olivier**, *Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores*
Mlle **FERRAN Aude**, *Physiologie*
M. **GUERIN Jean-Luc**, *Elevage et Santé avicoles et cunicoles*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et Toxicologie*
Mlle **LACROUX Caroline**, *Anatomie Pathologique des animaux de rente*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et Mathématiques*
M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des Ruminants*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie Chirurgicale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, Imagerie médicale*
M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
Mlle **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
Mme **TROEGELER-MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et Infectiologie (disponibilité à cpt du 01/09/10)*
M. **VERWAERDE Patrick**, *Anesthésie, Réanimation*

MAITRES DE CONFERENCES et AGENTS CONTRACTUELS

- M. **BOURRET Vincent**, *Microbiologie et infectiologie*
M. **DASTE Thomas**, *Urgences-soins intensifs*

ASSISTANTS D'ENSEIGNEMENT ET DE RECHERCHE CONTRACTUELS

- Mlle **DEVIERS Alexandra**, *Anatomie-Imagerie*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie*
Mlle **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
Mlle **PASTOR Mélanie**, *Médecine Interne*
M. **RABOISSON Didier**, *Productions animales*
Mlle **TREVENNEC Karen**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles et porcins*
M **VERSET Michaël**, *Chirurgie des animaux de compagnie*

REMERCIEMENTS

A Monsieur le Professeur Gérard Campistron

Professeur des Universités

Praticien hospitalier

Physiologie – Hématologie

Qui nous a fait l'honneur de présider notre jury de thèse.

Hommages respectueux.

A Monsieur le Professeur Jacques Ducos De Lahitte

Professeur de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Parasitologie - Zoologie

Qui a accepté d'être le directeur de notre thèse, pour les corrections judicieuses et la confiance qu'il nous a accordée.

Sincères remerciements.

A Monsieur le Docteur Jean-Yves Jouglar

Maître de conférences de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de basse-cour

Qui a aimablement accepté de participer à notre jury de thèse.

Sincères remerciements.

A Bruno, pour ton amour, pour ces belles années déjà passées et celles à venir, puisque nous allons enfin pouvoir être réunis... Merci pour tout ce que tu m'apportes, pour ce que tu es, merci de m'avoir « cueillie ». Tu me comprends et tu m'aimes telle que je suis, tu me rends heureuse. Pour tout cela et bien plus encore, je t'aime...

A mes parents, pour leur amour et leur soutien. Merci d'avoir cru en moi et de m'avoir permis de réaliser les études que je voulais, dans les meilleures conditions qui soient. J'espère que ma vie professionnelle future sera à la hauteur des moyens que vous m'avez donné pour y parvenir.

A ma mamie, qui aurait été fière de me voir arriver jusque là...

A mes grands-parents paternels, pour leur soutien et leur foi en moi. J'espère que vous êtes fiers de votre unique petite-fille !

A Lucile, *my person*, merci pour ces belles années passées à Toulouse, pour ton soutien dans les moments difficiles, merci d'être toujours là pour moi. Je n'oublierai jamais tous ces moments passés avec toi, l'insouciance des deux premières années, nos longues conversations existentielles et les aléas scolaires qui n'auront pas eu raison de notre amitié... Tu mérites le meilleur et je te souhaite de trouver ta voie. Je sais qu'on ne se perdra pas de vue de toute façon, on se retrouvera dans le Nord-Est ! Merci pour tout ma morue...

Aux filles, Christie, Florie, Laetitia, Laure, Lucie, Marie, Tiare, pour ces belles années passées en votre compagnie, pour toutes les soirées, les repas, les vacances, mais aussi les amphis, les TD, les cliniques... Je suis très heureuse de vous connaître et j'espère qu'on gardera contact même aux antipodes de la France.

A mon groupe de TD « d'adoption », en particulier Julia et Laure, pour toutes ces semaines studieuses passées ensemble, pour les trajets RU-cliniques (n'est ce pas Tati...), merci de m'avoir fait passer ces années difficiles de cliniques dans la joie et la bonne humeur.

A toute ma famille et mes amis de longue date qui m'ont soutenue et suivie de près ou de loin tout au long de ma scolarité et surtout durant ce long parcours pour devenir (enfin!) vétérinaire.

A Isis ma colocataire à 4 pattes et à tous les animaux qui m'ont donné envie de faire ce métier...

TABLE DES MATIERES

TABLE DES FIGURES	13
TABLE DES PHOTOGRAPHIES	15
INTRODUCTION	17
PARTIE 1 : LES STEREOTYPIES, DES COMPORTEMENTS QUI DERANGENT	19
I. QU'EST-CE QU'UNE STEREOTYPIE ?	19
1. <i>Définition et prévalence</i>	19
2. <i>Stéréotypie et comportement anormal</i>	20
3. <i>Stéréotypie et comportement répétitif</i>	21
II. CONSEQUENCES ET PROBLEMES DES STEREOTYPIES	24
1. <i>Stéréotypies : une contradiction avec la vocation des zoos</i>	24
2. <i>Stéréotypies et bien-être</i>	24
3. <i>Stéréotypie et pathologie</i>	26
III. LES DIFFERENTS TYPES DE STEREOTYPIES	26
1. <i>Stéréotypies orales des ongulés en captivité</i>	26
2. <i>Stéréotypies locomotrices des carnivores</i>	28
3. <i>Stéréotypies des rongeurs en cage</i>	28
4. <i>Stéréotypies des primates non humains</i>	29
PARTIE 2 : CAUSES ET MECANISMES A L'ORIGINE DU DEVELOPPEMENT DES STEREOTYPIES.....	31
I. LA CAPTIVITE, SOURCE DE STRESS	31
1. <i>Tolérance à la captivité</i>	31
2. <i>Mode de vie et autres facteurs prédisposants</i>	33
3. <i>Captivité et environnement restreint</i>	34
3.1. Stress induits par l'environnement captif	34
3.1.1. Sons	34
3.1.2. Lumière	35
3.1.3. Odeurs	36
3.1.4. Température	36
3.1.5. Le sol	37

3.2. Stress induits par le confinement	37
3.2.1. Espace restreint.....	37
3.2.2. Absence de lieu d'isolement	37
3.2.3. Proximité humaine imposée	38
3.2.4. Routine des journées.....	38
3.2.5. Possibilités limitées de recherche de nourriture	39
3.3. Restriction sociale.....	39
3.3.1. Groupes sociaux anormaux.....	39
3.3.2. Séparation sociale	40
3.3.3. Privation maternelle	41
3.3.3.1. Les différents types de privation maternelle.....	41
3.3.3.2. Privation maternelle et développement de stéréotypies.....	42
3.3.3.3. facteurs aggravants	43
3.3.3.4. Mécanismes à l'origine des stéréotypies	44
II. UNE ORIGINE GENETIQUE AUX STEREOTYPIES.....	45
III. MECANISMES D'APPARITION	48
1. <i>Aspect comportemental</i>	48
1.1. Phase appétitive, phase consommatoire	48
1.2. Stéréotypies orales	49
1.3. Stéréotypies locomotrices.....	51
1.4. Stéréotypies des rongeurs.....	53
2. <i>Mécanismes neurologiques à l'origine des stéréotypies</i>	54
2.1. Organisation anatomique et fonctionnelle des noyaux gris centraux	54
2.1.1. Anatomie et fonctionnement général	54
2.1.2. Relations entre les différentes structures des noyaux gris centraux..	57
2.2. Altérations neurologiques et développement des stéréotypies	59
2.2.1. Rôle de la dopamine et des voies dopaminergiques	59
2.2.1.1. Striatum dorsal et circuit moteur	59
2.2.1.2. Striatum ventral et motivation d'un comportement.....	61
2.2.1.3. Striatum ventral versus striatum dorsal.....	63
2.2.1.4. Matrice versus striosomes	64
2.2.2. Rôles de GABA et du glutamate.....	66
2.2.3. Rôle de la sérotonine.....	67
2.3. Rôle du stress dans les altérations du système nerveux à l'origine des stéréotypies	68
2.3.1. Captivité et altérations neurologiques.....	68

2.3.2. Dopamine et stress.....	70
PARTIE 3 : PREVENTION ET TRAITEMENT DES STEREOTYPIES.....	73
I. PREAMBULE	73
II. SELECTION GENETIQUE	73
III. APPROCHE COMPORTEMENTALE.....	74
IV. ENRICHISSEMENTS :	76
1. <i>Qu'est-ce que l'enrichissement environnemental ?</i>	76
2. <i>Mise en place d'un enrichissement environnemental</i>	77
3. <i>Quels enrichissements pour réduire les stéréotypies</i>	78
3.1. Imitation des conditions naturelles	78
3.2. Accroître la complexité de l'environnement	80
3.3. Apporter des stimulations sensorielles :.....	82
3.3.1. Stimulations auditives	82
3.3.2. Stimulations olfactives	83
3.3.3. Stimulations visuelles	84
3.4. Enrichissement cognitif	85
3.5. Enrichissement social	86
3.6. Réduction du stress	87
4. <i>Efficacité et conséquences des enrichissements</i>	88
4.1. Etat actuel des bénéfices de l'enrichissement	88
4.2. Facteurs influant sur l'efficacité d'un enrichissement.....	90
4.3. La perception de l'enrichissement par l'animal	92
4.4. Echec d'un enrichissement dans le traitement des stéréotypies.....	93
4.5. Conséquences physiologiques des enrichissements.....	94
4.6. Conséquences de l'arrêt d'un enrichissement	95
V. APPROCHE MEDICALE ET PHARMACOLOGIQUE DU TRAITEMENT DES STEREOTYPIES ...	96
1. <i>Introduction</i>	96
2. <i>Efficacité des médicaments</i>	97
3. <i>Les molécules qu'il est possible d'utiliser</i>	97
3.1. Molécules agissant sur les récepteurs de la sérotonine.....	97
3.1.1. Inhibiteurs du recaptage de la sérotonine.....	97
La clomipramine	98
La fluoxétine	99

3.1.2. Agonistes de la sérotonine	100
3.1.3. Le tryptophane.....	100
3.2. Les molécules agissant sur les récepteurs de la dopamine.....	100
3.2.1. Les neuroleptiques	101
3.2.2. Les inhibiteurs de la monamine oxydase.....	102
3.3. Les molécules agissant sur les récepteurs opioïdes.....	102
3.3.1. Naloxone	102
3.3.2. Naltrexone	102
4. <i>Conclusion</i>	103
5. <i>Médecines alternatives</i>	103
CONCLUSION	105
BIBLIOGRAPHIE	109
ANNEXES	125
ANNEXE 1 : ÉTUDE D'UNE STEREOTYPIE CHEZ L'OTARIE	127
ANNEXE 2 : OBSERVATION DES AMENAGEMENTS D'ENCLOS AU ZOO DE PLAISANCE DU TOUCH (31) ET D'AMNEVILLE (57).	131

TABLE DES FIGURES

Figure 1 : les différentes classes de comportements anormaux.....	23
Figure 2 : localisation des noyaux gris centraux.....	55
Figure 3 : les trois circuits parallèles entre cortex, noyaux gris centraux et thalamus	56
Figure 4 : les voies directe et indirecte du circuit cortex – noyaux gris centraux.	59
Figure 5 : les voies dopaminergiques.....	61
Figure 6 : les causes du développement de stéréotypies.....	63
Figure 7 : voies d'activation de CREB.....	69

TABLE DES PHOTOGRAPHIES

Photo 1.1 : Stéréotypie de Lola	127
Photo 1.2 : La Baie des Lions de Mer du zoo d'Amnéville	128
Photo 2.1. : Enclos des léopards	131
Photo 2.2 : Enclos des tigres	131
Photo 2.3 : Bâtiment de nuit	131
Photo 2.4 : Enclos des colobes	132
Photo 2.5 : Enclos des damalisques.....	132
Photo 2.6 : L'aire d'alimentation des girafes	133
Photo 2.7 : Spectacle de rapaces	133
Photo 2.8 : Enclos des orang-outans.....	134

INTRODUCTION

La détention d'animaux en captivité existe depuis tous temps, en particulier pour le plaisir des humains. Dans l'antiquité, la possession d'animaux sauvages était réservée aux souverains. Puis les premières ménageries ont été créées à partir du XVII^e siècle, peu à peu accessibles au public, alliant plaisir des visiteurs et développement des connaissances zoologiques. A partir du XX^e siècle, les zoos sont de plus en plus soucieux du bien-être animal, en raison notamment de l'émergence des associations de protection animale. Actuellement, les zoos ont un rôle à la fois éducatif et de conservation des espèces, car ils permettent de protéger les espèces en extinction, en vue de les réintégrer dans la nature.

Pourtant, aussi bien conçu soit-il, un zoo est un espace clos qui ne permet pas aux animaux de vivre exactement comme dans leur milieu naturel. Ce n'est pas parce que l'on apporte à un animal une nourriture suffisante et adaptée à ses besoins, ainsi qu'une bonne hygiène de la cage, que l'animal sera forcément dans un état de bien être, et qu'il n'aura aucun risque de présenter des comportements indicateurs de mal-être. Ainsi, on voit souvent apparaître chez les animaux en captivité des comportements anormaux, difficiles à supprimer. Parmi eux, on distingue les stéréotypies que l'on définit comme des « comportements répétitifs, invariants et qui n'ont aucun but ou fonction apparents » (Mason, 1991).

Une première partie visera à définir les stéréotypies et à les replacer dans le contexte des comportements anormaux, ainsi qu'à présenter les grands types de stéréotypies qui existent. Une deuxième partie expliquera les causes et origines de ce comportement ainsi que les mécanismes sous-jacents. Enfin, une troisième partie se proposera d'apporter des possibilités de traitement et de prévention de ce comportement.

On s'intéressera essentiellement aux animaux sauvages détenus en parcs zoologiques mais en s'appuyant sur des exemples concernant les animaux de laboratoire, et aussi de ferme, chez qui de nombreuses études ont été réalisées et qui ont permis de comprendre ce comportement.

Partie 1 : Les stéréotypies, des comportements qui dérangent

I. Qu'est-ce qu'une stéréotypie ?

1. Définition et prévalence

On définit habituellement une stéréotypie comme un comportement « répétitif, invariant et qui n'a aucun but ou fonction apparents » (Mason, 1991). Il s'agit du comportement anormal le plus observé en milieu captif, que ce soit chez les animaux de laboratoire, de zoo, et même de ferme, qu'ils soient domestiques ou non. Une caractéristique de ce comportement est qu'il est généralement exacerbé dans des conditions de stress. Mason (1991) ajoute même que les stéréotypies chez l'adulte sont probablement une « cicatrice » d'une expérience aversive vécue antérieurement, à l'origine du développement de ce comportement.

Les stéréotypies se développent dans des environnements non optimaux qui fournissent trop peu de stimuli pour le développement normal de l'animal. Elles résultent donc d'une interaction anormale entre l'animal et son environnement (Carlstead, 1998) et peuvent prendre différentes formes : on peut citer parmi les plus courantes les ours polaires ou les félins qui arpentent leur cage de long en large, les perroquets qui s'arrachent les plumes, les éléphants qui se balancent d'une patte sur l'autre.

Mason (2006) a ensuite actualisé cette définition en mettant l'accent sur les facteurs biologiques à l'origine des stéréotypies, et moins sur des aspects phénotypiques peu précis et difficiles à mesurer, comme le degré de variabilité par exemple. Le fait que les stéréotypies n'aient aucun but est controversé, comme on le verra dans une partie suivante avec les stéréotypies orales. Ainsi, une stéréotypie se définit plutôt comme un « comportement répétitif induit par la frustration, par des tentatives d'adaptation et/ou par une dysfonction cérébrale ». Lorsqu'on ne connaît pas les causes biologiques, on parle alors de « comportements répétitifs anormaux ». Cette définition permet de répondre à la question fréquente qui est de savoir si tel ou tel comportement est une stéréotypie. Ainsi, on ne s'inquiétera pas du chien qui court

après une balle, ni du chat qui pétrit un coussin en ronronnant : ce ne sont pas des stéréotypies. Par contre, on rangera dans cette catégorie les animaux qui arrachent les poils de leurs congénères ou d'eux-mêmes, alors que ce comportement peut présenter une certaine variabilité, mais il répond à la nouvelle définition donnée par Mason (2006).

La prévalence actuelle des stéréotypies dans le monde est impossible à déterminer, car la plupart des études sont réalisées sur des cas individuels. Cependant, certaines études établissent la situation des stéréotypies chez des espèces données, comme Tarou *et al.* (2005) pour les primates, et Bashaw *et al.* (2001) pour les girafes et okapis. Mason *et al.* (2007) estiment d'après les données disponibles à plus de 10 000 le nombre d'animaux de zoos qui présentent des stéréotypies à travers le monde, avec des proportions qui peuvent être très élevées chez certaines espèces. A titre de comparaison, on estime à plusieurs dizaines de millions les stéréotypies chez les animaux de ferme dans le monde. Viennent ensuite les animaux de laboratoire (souris, primates), deuxième grande catégorie d'animaux captifs qui présentent des stéréotypies, notamment en raison du nombre important d'individus élevés dans ces conditions. Enfin, une préoccupation de plus en plus importante est celle des stéréotypies des animaux de compagnie (chevaux, chiens en particulier). L'étude des stéréotypies chez les animaux de zoos peut donc être utile pour ces autres groupes, notamment en ce qui concerne les conduites d'élevage à adopter afin d'éviter ces comportements indésirables.

2. Stéréotypie et comportement anormal

Les stéréotypies sont considérées comme des comportements « anormaux », bien que l'on n'ait pas d'éléments objectifs et mesurables permettant de différencier un comportement « normal » d'un « anormal » (Lawrence et Terlouw, 1993). Un comportement sera jugé « anormal » parce que la personne humaine observant ce comportement l'aura perçu de cette manière. Ce comportement anormal provient d'une réaction de l'animal face à une mauvaise adéquation entre le système humain-animal-environnement (Mills et Luescher, 2006) : lorsque ce système n'est pas optimal, ou subit un changement, chacune des parties doit s'adapter, au détriment

parfois de l'autre. C'est ainsi que naissent les divergences entre le comportement exprimé par l'animal, et la manière dont cela est perçu par l'homme.

Les stéréotypies sont qualifiées d'« anormales » parce qu'on ne les observe pas dans la nature et qu'elles semblent dériver d'activités réalisées dans le milieu naturel qui sont impossibles à exprimer en captivité (Mason *et al.*, 2007). Elles surviennent dans des circonstances dans lesquelles on sait que les animaux sont « frustrés », « excités » ou s'« ennuient », mais ces trois états sont eux-mêmes relativement subjectifs, ainsi leur lien avec les stéréotypies n'est que supposé.

Enfin, les stéréotypies sont considérées comme des comportements anormaux car elles sont souvent associées à des manifestations comportementales que l'on juge anormales, notamment la persévération, qui est l'inaptitude à arrêter un comportement alors que le stimulus n'est plus présent (par exemple, continuer à effectuer une tâche pour obtenir une récompense alimentaire, alors que la récompense n'est plus distribuée), mais aussi l'inaptitude à s'adapter à son environnement, à avoir des contacts normaux avec ses congénères, ou encore une réactivité accrue au stress.

3. Stéréotypie et comportement répétitif

Dans la nature, les animaux ont une quantité d'habitudes qui rythment leurs journées (Eilam *et al.*, 2006) : ils se placent à des endroits particuliers, à un moment donné de la journée, et peuvent y rester pendant des heures. Certains empruntent toujours le même chemin sur un parcours donné. D'autres ont un rituel de marquage urinaire, fécal ou de substances odorantes, qu'ils déposent successivement à des endroits particuliers. Ainsi, les animaux en liberté ont un certain nombre d'habitudes, de routines, de rituels qui font partie de leurs comportements normaux. Ils effectuent un ensemble de comportements à des endroits spécifiques et préétablis, et se déplacent selon la même trajectoire vers ces endroits. Il semblerait que ces routines permettent aux animaux de pouvoir se « concentrer » sur d'autres aspects de leur environnement, et ainsi être plus réactifs.

Lorsque le comportement réalisé par rituel ou par répétition uniforme de certains mouvements devient de forme constante, on appelle cela une stéréotypie. La rigidité

selon laquelle une action est répétée dans le temps et dans l'espace est caractéristique des stéréotypies, et est rarement atteinte dans les rituels ou même lors de troubles compulsifs (définis ci-dessous).

Beaucoup de confusion subsiste entre certains comportements répétitifs que l'on observe en médecine vétérinaire : stéréotypie, comportement stéréotypé et trouble compulsif.

Mills et Luescher (2006), à travers une approche plus clinique des stéréotypies, proposent une distinction entre « stéréotypie » et « comportement stéréotypé » : le terme « comportement stéréotypé » est utilisé pour décrire des comportements qui sont répétitifs mais dont on ne connaît pas le mécanisme. Il s'agit donc d'un terme descriptif qui ne tient pas compte de la cause sous-jacente, et qui regroupe aussi des comportements non anormaux. Les stéréotypies sont alors décrites comme un sous-ensemble de comportements stéréotypés (voir figure 1) dont on connaît le mécanisme sous-jacent, c'est-à-dire des manifestations de persévération récurrente ou continue d'un comportement, associées à un dysfonctionnement cérébral. Donc Mills et Luescher emploient le terme « comportement stéréotypé » pour tout comportement répétitif, sans but apparent, même s'il présente une certaine variabilité, réservant ainsi le terme « stéréotypie » pour les formes plus prédictibles donc invariables, causées par un dysfonctionnement cérébral particulier.

Le terme « trouble compulsif » appartient à un autre sous-ensemble, même s'il y a des recoupements possibles entre les deux. Ce dernier se définit comme un comportement ayant un but, initialement associé à de la frustration ou un conflit, mais qui se manifeste ensuite hors de son contexte initial, et qui paraît anormal parce qu'il est hors de son contexte, répétitif, exacerbé ou maintenu (d'après Hewson et Luescher, 1996). On peut citer par exemple toute manipulation excessive du corps, qui peut être non agressive (toiletage excessif, poils arrachés) ou agressive (morsure, claques), et qui est à différencier d'une stéréotypie car le comportement peut varier (Vickery et Mason, 2004). Stéréotypie et trouble compulsif se distinguent aussi par leurs réponses respectives à certains agents pharmacologiques : les stéréotypies répondent aux agents dopaminergiques, tandis que les troubles compulsifs sont sensibles aux agents sérotonergiques. C'est ainsi que les perroquets qui s'arrachent les plumes, comportement qui au premier abord paraît compulsif,

s'avère en fait être une stéréotypie car il répond aux antagonistes de la dopamine (Iglauer et Rasim, 1993) mais pas à ceux de la sérotonine sur le long terme (Mertens, 1997). Pourtant, Eilam *et al.* (2006) rapportent que les stéréotypies peuvent être induites par des amphétamines, agissant sur les récepteurs pré-synaptiques de la dopamine, alors que des troubles compulsifs sont induits par le quinpirole, agoniste spécifique des récepteurs post-synaptiques D2 et D3 de la dopamine. Les amphétamines peuvent entraîner aussi à certaines doses une libération de sérotonine et de norépinephrine. Quoiqu'il en soit, il semblerait que les mécanismes neurologiques de ces troubles soient différents, ce qui permet de les distinguer, car le diagnostic clinique est difficile.

Tous les troubles compulsifs ne sont pas stéréotypés (voir figure 1). Stéréotypies et comportements compulsifs peuvent se regrouper, lorsque les comportements possèdent les caractéristiques des deux ensembles, ou possèdent des caractéristiques intermédiaires aux deux ensembles.

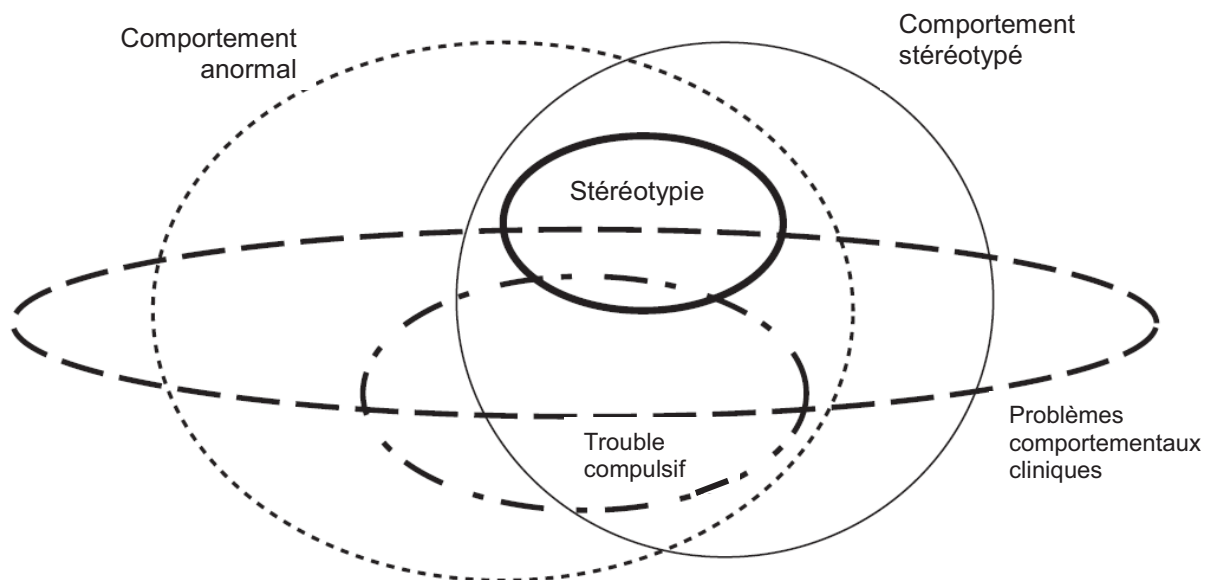


Figure 1 : les différentes classes de comportements anormaux. A noter que la taille des ensembles n'est pas proportionnelle à l'incidence du trouble (données non disponibles pour cela). D'après Mills et Luescher (2006).

II. Conséquences et problèmes des stéréotypies

1. Stéréotypies : une contradiction avec la vocation des zoos

Les parcs zoologiques actuels ont une vocation tout d'abord éducative, qui est de présenter aux visiteurs les animaux sauvages en expliquant leur mode de vie et en encourageant le public à préserver ces espèces et leur milieu naturel. Ils participent aussi aux programmes de conservations d'espèces protégées avec la réintroduction d'animaux captifs dans leur milieu naturel. Ainsi, les zoos essaient de garder un grand nombre d'espèces protégées de phénotype et de génétique identiques à ceux qu'ils auraient dans la nature, afin de permettre leur réintroduction éventuelle future (Swaisgood et Shepherdson, 2006).

Or les stéréotypies portent préjudice aux programmes de conservation d'espèces : les animaux qui présentent des stéréotypies ont certes le même patrimoine génétique que leurs congénères vivant en liberté, mais leur phénotype est différent, et cela pose problème s'il est envisagé de réintroduire ces animaux dans la nature. D'autre part, les stéréotypies attirent les critiques de l'opinion publique et des organisations de protection animale. En effet, les zoos veulent montrer au public des animaux sauvages comme s'ils étaient dans leur milieu naturel, et si ces animaux développent des troubles comportementaux, cette fonction ne sera pas rendue possible. Le fait que les stéréotypies interpellent l'opinion publique sur la captivité animale est dû au caractère « étrange », « inapproprié », « bizarre » des stéréotypies (Lawrence et Terlouw, 1993). C'est en outre ce qui motive les recherches scientifiques sur les stéréotypies plutôt que sur les autres comportements anormaux.

2. Stéréotypies et bien-être

La relation entre l'expression de stéréotypies et le bien-être est difficile à caractériser, et de nombreuses études tendent à montrer que les deux ne sont pas liés si étroitement (Mason et Latham, 2004). En effet, une stéréotypie est une réaction face à un environnement aversif, c'est à dire un moyen de faire face à cet environnement. Ainsi, les animaux qui présentent ce comportement dans un environnement non optimal ont probablement un meilleur bien-être que celui des animaux qui ne stéréotypent pas, dans ce même environnement.

Cependant, la grande majorité des stéréotypies est observée dans des environnements fournissant peu de bien-être aux animaux. On distingue trois raisons pour lesquelles les stéréotypies des animaux en captivité sont utilisées comme marqueurs de mal-être : tout d'abord, elles se développent principalement dans des environnements non optimaux, qui fournissent peu de stimuli, peu d'espace, ainsi que des situations provoquant la peur et la frustration (Mason, 1991). De plus, les stéréotypies semblent dériver de tentatives de l'animal de fuir de l'enclos, avec des agressions contre les barreaux par exemple ou encore de tentatives d'expression de comportements naturels, comme la surveillance du territoire en arpentant la cage de long en large. Enfin, l'exposition à un stress entraîne souvent une augmentation de la fréquence des stéréotypies observées.

Bien souvent, les stéréotypies sont associées à d'autres signes indicateurs de mal-être ou de stress : baisse de reproduction, excrétion accrue de cortisol par exemple (Mason *et al.*, 2007). Ces paramètres portent préjudice aux parcs zoologiques, car les naissances sont un des arguments utilisés pour justifier du bien-être de leurs animaux en captivité. Pourtant, d'autres études ont obtenus les résultats opposés : Redbo (1998) a par exemple observé une sécrétion de cortisol très faible en réaction à un stress, chez des génisses à fort taux de stéréotypies, contrairement à celle qui stéréotypaient peu ou pas. Schoenecker (2009) a aussi observé une durée de vie plus longue et un potentiel reproducteur supérieurs chez des campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) qui stéréotypent par rapport à ceux qui ne stéréotypent pas.

Ainsi, les stéréotypies sont considérées comme un signe potentiel de souffrance animale, bien que ce ne soit pas le seul facteur à prendre en compte comme indicateur du bien-être.

Broom (1991) a établi que les stéréotypies sont un signe d'alerte lorsqu'elles occupent plus de 10% du temps des animaux, tandis que Mason (1991) suggère que le bien-être est déficient lorsque l'incidence des stéréotypies dépasse 5% dans une population donnée.

3. Stéréotypie et pathologie

Les stéréotypies sont des comportements préoccupants en raison de leurs conséquences négatives, notamment sur la santé, mais aussi parce qu'elles interfèrent avec les comportements ayant un but précis (Mason, 1991). Les stéréotypies orales par exemple provoquent des troubles dentaires et une perte importante d'énergie (McGreevy et Nicol, 1998) et beaucoup de stéréotypies consistent en des automutilations.

Würbel (2006) propose de qualifier de « maladaptative » une stéréotypie qui consiste en un essai d'adaptation de l'animal à un environnement qui ne le permet pas, alors qu'elle est dite « pathologique » si elle est due à une dysfonction du système nerveux. Mais on verra dans une partie suivante qu'on ne peut distinguer aisément les deux, car l'origine même des troubles neurologiques est l'environnement captif.

III. Les différents types de stéréotypies

Il ne s'agit pas ici d'établir la liste exhaustive de toutes les stéréotypies qui existent. En effet, il existe une infinité de possibilités de stéréotypies (autant que de mouvements du corps en définitive), avec certains animaux qui peuvent présenter plusieurs types, et les variations interindividuelles sont grandes. Cette partie tente donc de regrouper les grandes catégories de stéréotypies en fonction des espèces principales chez lesquelles on les retrouve, en s'appuyant essentiellement sur celles observées dans les parcs zoologiques. Un paragraphe s'intéressera également aux rongeurs de laboratoire, puisque les études visant la compréhension des stéréotypies portent souvent sur ces animaux. Cela ne veut pas dire qu'un animal ne peut avoir plusieurs de ces types de stéréotypies, mais on associe ici les principaux types de stéréotypies aux animaux qui les expriment le plus souvent, afin de donner un classement ordonné et simple des stéréotypies que l'on peut rencontrer.

1. Stéréotypies orales des ongulés en captivité

Les ongulés sont les mammifères qui présentent le plus de stéréotypies (Bergeron *et al.*, 2006). Les premières observations ont surtout concerné les ongulés domestiques, comme le tic à l'appui du cheval (« *crib-biting* »), les truies qui

mastiquent dans le vide (« *sham-chewing* ») ainsi que la caudophagie observée chez les porcins, ou encore l'enroulement de langue des bovins. On retrouve ce type de stéréotypie en parc zoologique chez les girafes ou les antilopes, qui lèchent les murs, les objets ou réalisent des mouvements de langue (Ganslosser et Brunner, 1997). La prévalence de ces stéréotypies peut être élevée, par exemple une étude sur des giraffidés a montré que 72,4% des animaux présentaient une stéréotypie orale consistant à lécher des objets (Bashaw *et al.*, 2001). En plus de leur forte prévalence, ces stéréotypies sont consommatrices de temps : certains chevaux par exemple peuvent passer jusqu'à 8h par jour à stéréotyper (McGreevy et Nicol, 1998), ou encore certaines girafes passent plus de 40% de la nuit à présenter des mouvements de langue ou du léchage (Baxter et Plowman, 2001).

Ces mouvements sont similaires à ceux effectués lors de la prise alimentaire, comme les mouvements de langue effectués par la girafe lorsqu'elle mange. Ils sont souvent exprimés de manière plus marquée autour des repas, avec très souvent un pic de stéréotypies après le repas, ou parfois même provoqués par l'ingestion. Enfin, ils sont influencés par l'alimentation et la manière dont sont nourris les animaux. Ceci permet de penser que ces stéréotypies dérivent du comportement de recherche de nourriture réalisé par les herbivores.

Si les stéréotypies orales dérivent d'une grande quantité de temps passée à la recherche et à l'ingestion de nourriture, alors tout animal ayant ce comportement alimentaire est susceptible de présenter ce comportement en captivité, si la nourriture n'est pas apportée de façon « naturelle ». Ainsi, on les retrouve chez les psittacidés qui s'arrachent les plumes, comportement que l'on observe principalement après le repas (même si ce n'est pas la seule motivation de ce comportement) et qui est classé parmi les stéréotypies. On retrouve aussi le léchage des pattes ou les coups de langues post-alimentaires chez le panda géant, les ours polaires (Vickery et Mason, 2004) ou encore chez le morse, avec du léchage (nageoire, sol) observé après le repas (Coates, 1962). Ces animaux, même s'ils ne sont pas herbivores, présentent donc des stéréotypies orales qui dérivent du comportement alimentaire que ces animaux ont dans leur milieu naturel, similaire à celui des herbivores.

2. Stéréotypies locomotrices des carnivores

D'après Clubb et Vickery (2006).

Les carnivores sont les animaux qui manifestent le plus de stéréotypies locomotrices en captivité. Ces stéréotypies s'expriment de différentes manières, mais on retrouve le plus souvent des mouvements de va et vient dans la cage, à pas lents, d'un point à l'autre, le long d'une ligne droite ou encore en cercle. La trajectoire, d'abord linéaire lorsqu'elle est située le long d'un côté de la cage, prend peu à peu une forme de « 8 » avec un cercle qui s'agrandit progressivement en bout de cage, chaque fois que l'animal revient sur ses pas.

Les ours captifs sont particulièrement enclins aux stéréotypies locomotrices. Une étude de Clubb et Mason (2001) sur 33 espèces de carnivores a montré que la prévalence et la fréquence des stéréotypies étaient supérieures chez les ursidés par rapport aux autres espèces. La fréquence chez les individus est très variable, puisque certains ours ne stéréotypent pas du tout tandis que d'autres peuvent passer jusqu'à 77% de leur temps à stéréotyper. Les formes de stéréotypies chez ces animaux sont diverses : en plus des stéréotypies locomotrices décrites précédemment, on trouve des mouvements de balancement du corps et de la tête ou encore des stéréotypies orales (mouvements brefs de la langue).

3. Stéréotypies des rongeurs en cage

D'après Würbel, 2006.

Avec leur petite taille et leur reproduction rapide, les rongeurs sont les animaux idéaux pour la recherche scientifique. Ce sont des modèles très utilisés dans le domaine des neurosciences, qui permettent d'élucider le fonctionnement du système nerveux central. Pourtant, l'étude des stéréotypies que ces animaux présentent en cage est assez récente, en partie à cause de leur mode de vie puisque ces animaux ont leur maximum d'activité la nuit, ce qui rend leurs stéréotypies peu visibles.

Les rongeurs de laboratoire sont élevés dans des cages standard et n'échappent pas aux stéréotypies ; cependant l'étude de ces dernières diffère de celle des animaux

de zoo, car leur vocation est la recherche plus que des études éthologiques visant à réduire ce comportement.

Environ une souris sur deux présente des stéréotypies en captivité, alors que très peu de cas ont été rapportés chez les rats de laboratoire. Beaucoup d'études de stéréotypies ont été réalisées sur des espèces telles que la gerbille (*Meriones unguiculatus*) (Wiedenmayer, 1997), le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) (Ödberg, 1986), la souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*) (Powell *et al.*, 1999) ou d'autres souches de souris de laboratoire (Würbel *et al.*, 1996). Les formes de stéréotypies sont très variables : on distingue entre autres des morsures de barreaux, des sauts (de haut en bas ou en looping), des va et vient en courant le long d'un côté de la cage, qui peuvent aboutir à des figures en « 8 » ou à des cercles, des mouvements d' « essuie-glace » avec les pattes avant se déplaçant le long des barreaux et les pattes arrières restant au sol, ou encore des balancements avec les pattes avant accrochées au haut de la cage. Le fait de courir à l'intérieur d'une roue peut être considéré comme une stéréotypie si ce comportement est exacerbé et devient une addiction (Werme *et al.*, 2002). Une espèce développera une ou plusieurs de ces stéréotypies, il n'y a pas de type spécifique à une espèce donnée.

4. Stéréotypies des primates non humains

D'après Novak *et al.*, 2006.

Les stéréotypies chez les primates non humains prennent des formes très diverses, que ce soit entre espèces ou au sein même d'une espèce. On distingue les stéréotypies faisant intervenir le corps entier, comme la marche lente (à pas mesurés), les sauts périlleux ou encore les rebonds. D'autres stéréotypies motrices sont caractérisées par des mouvements dirigés vers le corps de l'animal, comme par exemple le fait de sucer ses doigts, de tirer les poils, ou de se mordre.

L'intensité de ces comportements est très variable et on les classe souvent en termes de sévérité des symptômes associés (estimée en fonction de l'intensité et de la fréquence de ceux-ci). L'incidence est aussi très variable en fonction des espèces, les Prosimiens semblent les moins touchés, contrairement aux singes, avec des

formes de stéréotypies qui varient selon l'espèce. On distingue notamment les stéréotypies non pathologiques comme celles impliquant tout le corps ou certaines des stéréotypies dirigées vers l'animal lui-même, que l'on observe en majorité chez les singes de l'Ancien et du Nouveau monde et chez les Prosimiens, ainsi que les stéréotypies pathologiques (dont celles où l'animal s'inflige des blessures à lui-même comme par exemple les animaux qui se frappent la tête ou se mordent eux-mêmes). Toute stéréotypie peut devenir pathologique si sa fréquence d'apparition perturbe les fonctions biologiques de base (le comportement maternel par exemple), ou si elle remplace les comportements normaux d'une espèce (jeu, relations sociales par exemple).

Pratiquement toutes ces formes de stéréotypies apparaissent en réponse à des événements stressants. Certaines s'avèrent avoir pour conséquence une réduction du stress induit par ces événements, ce qui suggère encore un but potentiel au comportement de stéréotypie.

Partie 2 : Causes et mécanismes à l'origine du développement des stéréotypies

I. La captivité, source de stress

1. Tolérance à la captivité

(D'après Mason, 2010)

Il est vrai que la captivité offre de nombreux avantages aux espèces animales, notamment de la nourriture en quantité suffisante, des soins vétérinaires ainsi que la protection contre les prédateurs et les conflits. Ils sont bien souvent en meilleure santé, vivent plus longtemps et présentent des capacités de reproduction accrues.

Pourtant, la captivité impose aux animaux un environnement qui diffère beaucoup de celui qu'ils trouvent dans la nature (Hogan et Tribe, 2007). Ils doivent donc s'adapter à ces nouvelles conditions, et tous n'y parviennent pas forcément. Le taux de mortalité infantile, les problèmes de reproduction, la durée de vie, la résistance aux maladies opportunistes, la présence de comportements anormaux sont des paramètres qui sont évalués afin de juger de l'impact de la captivité sur la vie et le bien-être des animaux. Par exemple, la girafe (*Giraffa camelopardalis*) a une durée de vie plus courte en captivité que lorsqu'elle est protégée dans la nature, et présente des stéréotypies orales comme le fait de lécher les murs. De même, le morse (*Odobenus rosmarus*) présente des problèmes de reproduction en captivité, ainsi que des stéréotypies intenses (il frotte ses défenses contre les bords en béton des bassins) et une longévité inférieure à celle de la vie en liberté.

Toutes les espèces ne présentent pas la même tolérance à la captivité : certaines s'adapteront très bien, ce sont les espèces « néophobes » (Morris, 1964), qui nécessitent des conditions de vie particulières et très peu variables (par exemple le panda géant ou le koala qui exigent une nourriture spéciale) mais qui, une fois ces conditions respectées, explorent très peu et se contentent du milieu dans lequel ils vivent. A l'inverse, les espèces « néophiles » ont un comportement exploratoire exacerbé (ils exploitent tout élément du milieu susceptible d'être utile à leur survie) et

souffrent du manque de variabilité du milieu captif. Ils tentent alors de se créer eux-mêmes cette variabilité, ce qui peut se manifester de différentes manières :

- En inventant des mouvements complètement nouveaux (cas des primates supérieurs).
- En créant des situations-stimulus auxquelles ils peuvent réagir (par exemple en provoquant certains comportements chez le public, en jetant la nourriture en l'air puis en l'attrapant comme si c'était une proie).
- En augmentant quantitativement leurs réactions à des stimuli normaux présents : par exemple l'hyperphagie, l'hypersexualité.
- En réagissant normalement à des stimuli sub-normaux, qui ne produiraient pas de réaction à l'état sauvage. Ces réactions paraissent souvent être des activités « à vide » et deviennent fréquemment des stéréotypies.
- En variant qualitativement leurs réactions à des stimuli normaux présents (par exemple la nourriture est léchée, manipulée et explorée minutieusement avant d'être consommée, alors qu'à l'état sauvage elle serait avalée rapidement).
- En produisant des séquences rythmées de mouvements d'intention frustrés, qui deviennent également souvent des stéréotypies. Par exemple, l'animal veut sortir de sa cage ; cette course est limitée par les dimensions de la cage et ainsi répétée sans arrêt.

Ces comportements anormaux sont des essais d'adaptation de l'animal à un environnement monotone et restreint.

Les critères permettant de présager de la tolérance ou non d'une espèce face à la captivité sont d'une part la « hardiesse » : un animal qui montre plus de crainte face à des prédateurs ou des menaces diverses s'adaptera moins bien, mais aussi le degré de sédentarité : les animaux migrateurs ont moins de capacité à s'implanter dans un territoire ; enfin, la « flexibilité », c'est-à-dire la capacité à s'adapter à un nouvel environnement, est un atout pour la vie en captivité. Finalement, des facteurs individuels peuvent intervenir car un animal ne réagira pas forcément de la même manière qu'un autre, selon son historique, la manière dont il a été élevé, les réactions qu'il a acquises au cours de son existence. Vandeleest *et al.* (2011) font

intervenir la notion de « tempérament », qui correspond à la façon dont un individu va interagir avec son environnement, avec une intensité et un seuil de réponse particuliers. Ainsi, ils ont montré que les singes de caractère plus « nerveux » avaient plus de risques de présenter des stéréotypies motrices lorsqu'ils ont été élevés à l'intérieur par rapport aux individus plus calmes. Il semblerait que le tempérament dépende des expériences vécues par l'animal lorsqu'il était plus jeune.

2. Mode de vie et autres facteurs prédisposants

Vandeleest *et al.* (2011) ont étudié l'influence de différents paramètres sur le développement de stéréotypies locomotrices chez des macaques rhésus (*Macaca mulatta*). Certains facteurs prédisposent à l'apparition de stéréotypies en captivité : ce sont le mode de vie, les manipulations fréquentes, l'âge et le sexe.

Tout d'abord, les conditions de vie influent sur l'expression de stéréotypies : les animaux qui subissent de nombreux soins vétérinaires ou médicaux, qui sont manipulés fréquemment présentent plus de stéréotypies, tout comme ceux qui vivent à l'intérieur par rapport à ceux qui vivent en extérieur.

De plus, le risque d'apparition de certaines stéréotypies comme celles dirigées contre l'animal ou les automutilations augmente avec l'âge, alors que des stéréotypies de tout le corps sont plutôt observées chez les jeunes macaques (Lutz *et al.*, 2003).

Enfin, il existe une différence entre mâles et femelles dans l'expression des stéréotypies chez ces macaques : les mâles semblent les plus touchés. Ceci avait déjà été observé par Jones *et al.* (2011a) sur des jeunes souris capturées dans la nature : les jeunes mâles semblent plus affectés que les jeunes femelles par la captivité, et présentent plus de stéréotypies. De même, Schoenecker et Heller (2003) ont observé une réduction des stéréotypies grâce à un agoniste des récepteurs de la sérotonine, le citalopram, chez des femelles campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) mais cela n'a eu aucun effet chez les mâles. La différence dans l'expression des stéréotypies chez le mâle et la femelle peut être en partie expliquée par fait que les hormones stéroïdiennes agissent sur les neurones dopaminergiques du système nerveux et peuvent moduler leur activité (Trainor, 2011). Des récepteurs aux androgènes ont par exemple été détectés dans l'aire tegmentale ventrale (VTA),

ainsi que des récepteurs aux œstrogènes au niveau de l'aire tegmentale ventrale et du nucleus accumbens mais les mécanismes sont encore mal connus. Ces parties du système nerveux central sont explicitées dans un paragraphe suivant traitant des mécanismes neurologiques associés aux stéréotypies.

3. Captivité et environnement restreint

Des primates confisqués de certains cirques ou zoos, donc laissant supposer une privation sociale et environnementale précoce, présentent plus de stéréotypies que ceux élevés dans des zoos réputés (Mallapur, 2005). Ainsi, la captivité est source de restrictions, environnementale et sociale, et de stress qui peuvent être à l'origine de stéréotypies.

3.1. Stress induits par l'environnement captif

L'environnement captif est constitué d'un certain nombre de facteurs potentiellement stressants pour l'animal (d'après Morgan et Tromborg, 2007).

3.1.1. Sons

Dans les parcs zoologiques, le volume sonore peut vite devenir élevé, avec le nombre de visiteurs, l'intensité de leur voix ou encore le bruit des machines assurant l'entretien du parc.

Le volume sonore enregistré dans des zoos ou des laboratoires dépasse largement celui que l'on trouve dans la nature, ce qui a pour conséquence une augmentation de la vigilance et de l'état d'éveil de l'animal ainsi que de son activité. Des expositions chroniques à des sons d'intensité élevée entraînent une augmentation de l'activité de l'axe cortico-surrénalien, conduisant à une élévation de la pression artérielle ainsi qu'à une tachycardie. Ces effets sont néfastes à long terme pour l'animal, mais c'est aussi le cas des animaux confrontés à une exposition sonore in utero. Les répercussions à l'âge adulte sont grandes : on citera entre autres des modifications du seuil d'audition, des troubles de l'apprentissage, un comportement social anormal, une diminution du comportement exploratoire.

De plus, en milieu captif, la proximité entre animaux peut avoir des conséquences non négligeables, notamment pour ceux qui entendent les sons émis par leurs prédateurs naturels, ce qui constitue une menace potentielle et donc une source de stress.

Enfin, en milieu captif, se pose le problème des sons que nous ne percevons pas mais qui sont néfastes aux animaux capables de les entendre, comme ceux émis par les écrans d'ordinateur, les caméras de vidéosurveillance ou encore des lumières fluorescentes produisant des sons à haute fréquence. Les ultrasons sont détectés par bon nombre d'espèces animales, parmi lesquelles on peut citer le colibri, le rat, la souris, le hamster, la chauve-souris, l'orque, le dauphin, le chien, le campagnol mais il y en a bien d'autres encore. Des études supplémentaires seraient nécessaires afin d'évaluer l'impact exact de ces ultrasons sur les animaux capables de les détecter.

3.1.2. Lumière

Les conditions lumineuses de l'environnement captif sont élaborées en fonction des besoins des humains, pour le confort des visiteurs en particulier, ce qui peut représenter un problème pour les animaux. Dans certains cas, le niveau lumineux est maintenu constant, alors que dans d'autres, une photopériodicité artificielle est mise en place, mais cela ne reflète pas forcément les conditions naturelles de vie de l'espèce.

L'intensité lumineuse peut être néfaste aux animaux, comme par exemple des contrastes trop marqués entre les endroits éclairés et non éclairés d'un enclos, ce qui peut susciter de la peur chez certaines espèces. Une mauvaise photopériodicité aura pour conséquence une perturbation des rythmes circadiens, ce qui est stressant pour l'animal, ou encore une modification des taux de sérotonine et mélatonine, affectant l'activité d'enzymes importantes du système nerveux central.

La longueur d'onde a aussi son importance, puisque certaines espèces d'oiseaux, de reptiles ou de mammifères sont capables de détecter les rayons ultraviolets, et ces longueurs d'onde sont nécessaires à la perception complète de leur environnement. Chez certaines espèces comme la perruche, le choix d'un partenaire est dépendant

des rayons UV (Pern *et al.*, 2003). Ainsi, si ceux-ci sont absents, la reproduction s'en trouve altérée.

Enfin, les néons ou autres installations de ce type émettent de la lumière de manière discontinue, ce que les animaux, contrairement à l'homme, peuvent percevoir, et qui constitue une source supplémentaire de stress.

3.1.3. Odeurs

Pratiquement tous les mammifères non primates ont besoin de signaux olfactifs dans leur milieu naturel. Certaines odeurs auxquelles sont exposés les animaux en captivité peuvent néanmoins être source de stress chronique. Des animaux proie peuvent par exemple être confrontés constamment aux odeurs de leurs prédateurs naturels, entraînant une augmentation de leur fréquence cardiaque et de leur pression artérielle. Les marques odorantes déposées par des individus stressés sont détectées par leurs congénères, qui prennent conscience d'un éventuel danger et peuvent eux-mêmes manifester un comportement de stress.

Le nettoyage des cages interfère aussi avec les signaux olfactifs laissés par les animaux : par exemple les marques délimitant le territoire ou indicatrices du statut reproducteur. La suppression perpétuelle de ces marques par le nettoyage peut être source de stress pour les animaux.

3.1.4. Température

Dans la nature, nombreux sont les animaux qui effectuent des migrations lorsque les températures s'éloignent de l'intervalle optimal auquel ils sont habitués à vivre. En captivité, les espèces sont bien souvent exposées à des températures pour lesquelles elles ne sont pas adaptées : parmi les extrêmes on peut citer les éléphants, girafes et lions vivant dans des climats chauds, et les ours polaires ainsi que les manchots qui au contraire ont besoin d'un climat froid, conditions qu'ils ne retrouvent pas dans nos parcs en zone tempérée.

Parmi les conséquences de ces températures inadaptées, on peut noter que des températures basses entraînent une augmentation des comportements de stéréotypies chez des éléphants d'Asie (*Elephas maximus*) (Rees, 2004), ou encore

des températures trop hautes modifient le comportement maternel et sexuel des lapins (Marai et Rashwan, 2004).

3.1.5. Le sol

Afin d'éviter la chaleur des rayons du soleil, les animaux se placent préférentiellement sur des supports à faible température de surface. Cette thermorégulation ne peut pas forcément se faire sur les sols utilisés dans les enclos en captivité. Des sols qui réfléchissent beaucoup la chaleur à leur surface auront une température excédant celle de préférence des animaux, même si cette surface est à l'ombre.

La nature du sol influe aussi sur le bien-être des animaux, puisque des sols trop durs ou trop lisses auront des conséquences sur la locomotion des animaux ou ne fourniront pas le matériel nécessaire aux espèces qui construisent des nids.

3.2. Stress induits par le confinement

3.2.1. Espace restreint

L'un des facteurs les plus stressants en captivité est le manque d'espace : la taille des cages ou des enclos limite les déplacements des animaux. Clubb et Mason (2003) ont par exemple observé une augmentation de la mortalité et des stéréotypies locomotrices en captivité chez les espèces habituées aux grands espaces dans leur milieu naturel. De plus, Asher *et al.* (2009) ont montré chez l'étourneau sansonnet (*Sturnus vulgaris*) que les cages plus larges ou plus longues que les cages standard réduisaient le nombre de stéréotypies.

3.2.2. Absence de lieu d'isolement

Un enclos avec pas ou peu de possibilité d'isolement est source de stress pour les animaux, qui ne pourront pas s'isoler de leurs congénères ou échapper aux visiteurs du parc. Le manque de possibilité d'isolement entraîne une augmentation des stéréotypies ou d'autres comportements indésirables comme de l'agressivité envers les visiteurs.

3.2.3. Proximité humaine imposée

Les zoos sont des endroits élaborés pour que les gens aient la possibilité de voir les animaux. Seulement cette proximité est bien souvent mal supportée par les animaux sauvages. La taille des cages est inférieure à la distance de fuite de bien des espèces, et cette confrontation directe avec les humains peut entraîner des comportements agressifs entre congénères mais aussi envers les humains, comme il a été montré chez le singe mangabey à ventre doré (*Cercocebus galeritus chrysogaster*) (Mitchell *et al.*, 1992).

En plus de provoquer des agressions, la présence humaine est à l'origine d'une réduction des comportements habituels d'une espèce, voire même de tout type d'activité. Par exemple, la présence de visiteurs est associée à une diminution du jeu ou d'autres comportements sociaux chez le tamarin pinché (*Saguinus oedipus*) (Glatston *et al.*, 1984), ou encore à une suppression de toute activité chez des léopards (*Panthera pardus*) (Mallapur et Chellam, 2002). Au contraire, on peut observer aussi une augmentation de l'état de vigilance, voire de l'agitation et du stress en cas de présence humaine dans ou à proximité de l'enclos. La mesure de paramètres physiques comme le dosage du cortisol urinaire ou la fréquence cardiaque a pu mettre en évidence cet état de stress.

La vie en captivité est aussi associée à un contact direct avec des soigneurs ou autre personnel du zoo : entretien des cages en présence des animaux, soins vétérinaires, spectacles et entraînements par exemple. Ces contacts sont aussi source de stress pour des animaux, même pour ceux qui sont nés en captivité.

3.2.4. Routine des journées

Dans les parcs animaliers, l'organisation des journées est très routinière entre l'entretien des enclos, la distribution d'alimentation ou encore des spectacles pour certains d'entre eux. Cette routine est perçue par les animaux, et cela peut même augmenter leur état d'anxiété en présence d'humains dans certaines situations : par exemple si les soigneurs portent des gants lors du nettoyage de la cage, toute personne qui passera près de l'enclos avec des gants suscitera de l'agitation chez les animaux qui associeront les gants à un événement routinier plutôt aversif.

3.2.5. Possibilités limitées de recherche de nourriture

Beaucoup d'animaux dans leur milieu naturel passent la majeure partie de leur journée à rechercher et consommer de la nourriture. Ce comportement est très limité en captivité, où la nourriture est apportée directement dans l'enclos. De plus les rations élaborées pour les animaux sont plus riches en protéines, moins riches en fibres et de texture différente de ce que les animaux pourraient trouver en liberté.

Pourtant, les animaux captifs conservent ce comportement de recherche de nourriture, même si celle-ci est à leur disposition. Ceci est la conséquence du manque de stimulation de l'environnement captif, la frustration engendrée est à l'origine des comportements de stéréotypie. Ce mécanisme sera développé dans les parties suivantes.

De plus, la nature de la nourriture distribuée en captivité ne varie pas, contrairement à ce qui se passe dans le milieu naturel. Enfin, les heures de distribution des repas sont souvent fixes et les animaux finissent donc par anticiper l'arrivée de nourriture, ce qui est aussi à l'origine de stéréotypies.

3.3. Restriction sociale

3.3.1. Groupes sociaux anormaux

Certains animaux sont élevés seuls ou de manière isolée en captivité, ce qui est source de stress, même si ceci est rare dans les parcs zoologiques. Cela est surtout observé chez les animaux de laboratoire ou en élevage. Par exemple, des chiens de laboratoire élevés seuls présentent plus de comportements anormaux que ceux élevés en groupe (Hetts *et al.*, 1992).

Les jeunes animaux nés en liberté bénéficient d'un contact social avec leur mère, leur père voire avec toute une famille, alors que la captivité est souvent associée à une privation sociale et parentale. Certaines espèces de rongeurs par exemple bénéficient de soins de leurs deux parents voire parfois vivent en groupes familiaux larges alors que ce n'est pas le cas en captivité. Cette privation sociale est un facteur de stress qui peut être à l'origine de stéréotypies à un âge plus avancé. Jones *et al.* (2010) ont ainsi observé que les souris élevées avec leurs deux parents présentaient

moins de stéréotypies que celles élevées par leur mère seulement. Cela laisse présager des possibilités futures de respect des groupes sociaux chez les animaux en captivité afin de prévenir les stéréotypies.

La captivité rassemble parfois aussi des animaux qui n'auraient pas vécu ensemble dans la nature, comme par exemple certains groupes de macaques japonais constitués uniquement de jeunes mâles, sont sujets à des tensions ou à une modification de leurs comportements habituels, car ces animaux vivent normalement en groupes de mâles (ou de femelles) de tous âges (Morgan et Tromborg, 2007).

De plus, la trop grande quantité d'animaux rencontrée dans certains enclos entraîne des comportements agressifs, et l'impossibilité pour ces animaux de fuir ou de se retirer est à l'origine de stress intense.

3.3.2. Séparation sociale

Des animaux élevés avec un groupe social typique de leur espèce puis séparés de ce groupe sont susceptibles de présenter des stéréotypies. Par exemple, chez des singes jeunes, adolescents ou adultes, la séparation de leurs pairs a pour conséquence le développement de comportements anormaux, comme des stéréotypies concernant tout le corps (marche, sauts) ou dirigées vers l'animal lui-même (Bayne *et al.*, 1992a). Les plus jeunes semblent plus enclins encore au développement de ces stéréotypies. Jeppesen *et al.* (2000) ont obtenu ces mêmes résultats en montrant que des visons d'élevage (*Mustela vison*) femelles élevées avec des pairs puis placées seules à l'âge de 5 mois, présentent un niveau plus élevé de stéréotypies que celles laissées avec des pairs.

Cependant, on peut se demander si l'apparition de comportements anormaux est réellement liée à la séparation sociale ou au fait que la cage soit petite et pauvre en stimuli. Or, le fait de placer les animaux dans une cage plus grande ne permet pas de réduire ces stéréotypies (Kaufman *et al.*, 2004). De plus, l'apport d'enrichissements dans les cages (jeux, possibilités de recherche de nourriture) permet de réduire certaines stéréotypies, même si ce n'est que temporaire car celles-ci reprennent dès la suppression des enrichissements, mais cela n'a aucun effet sur les stéréotypies pathologiques avec des blessures infligées à eux-mêmes (Bayne *et*

al., 1991 ; Novak *et al.*, 1998). Le fait de placer des animaux élevés isolément avec d'autres individus (par deux ou plus) permet de réduire de manière significative les comportements de stéréotypies (Eaton *et al.*, 1994 ; Kessel et Brent, 2001). La séparation sociale entre individus, même à une période plus tardive de leur vie, est donc à l'origine de stéréotypies chez ces animaux. Plus que l'enrichissement du milieu, c'est le fait de vivre en groupe qui permet de réduire ces comportements.

Pourtant, dans les parcs animaliers, des animaux correctement socialisés et non séparés de leur groupe peuvent quand même manifester des comportements de stéréotypie. Ceci peut s'expliquer par le fait que leurs conditions de vie ne sont pas totalement identiques au milieu naturel : en effet, souvent la mère rejette ses petits, qui sont alors élevés par les soigneurs. Les animaux dans ce cas sont plus sujets à développer des comportements anormaux (Martin, 2002), comme cela est présenté ci-après.

3.3.3. Privation maternelle

D'après Latham et Mason (2008).

3.3.3.1. Les différents types de privation maternelle

La privation maternelle est souvent rencontrée chez les animaux élevés en captivité, en particulier lorsque la séparation de la mère se produit plus tôt que dans la nature. Si la séparation précoce de la mère est particulièrement réalisée en élevage, on peut aussi trouver ce mode de fonctionnement en zoo ou en laboratoire où la séparation a lieu dès l'arrêt de la tétée, alors qu'ils restent en contact avec leur mère plus longtemps dans la nature. Par exemple, les jeunes éléphants sont séparés de leur mère presque aussitôt qu'ils sont sevrés, c'est à dire vers 3 ans, alors que dans la nature les jeunes mâles ne quittent pas leur mère et leur troupeau natal avant l'âge de 7 à 12 ans et que les femelles restent avec le groupe toute leur vie.

Les animaux captifs subissent aussi la privation maternelle qualitative, c'est-à-dire des soins maternels insuffisants. Certaines femelles, elles-mêmes séparées précocement de leurs parents ou ayant vécu dans des groupes sociaux anormaux, n'ont pas forcément été au contact de jeunes individus ou de femelles expérimentées

dans le comportement maternel lorsqu'elles ont leur premier petit. Ainsi, leur inexpérience peut engendrer un comportement maternel insuffisant avec leur descendance.

Enfin, les animaux élevés par l'homme ne bénéficient pas non plus d'un réel comportement maternel, malgré tous les soins apportés par le parent de substitution.

3.3.3.2. Privation maternelle et développement de stéréotypies

La privation maternelle est à l'origine du développement de stéréotypies. Les premières études montrant les conséquences d'une privation maternelle précoce ont été effectuées par Harlow dans les années 60 sur des macaques rhesus (*Macaca mulatta*). Ces études assez choquantes du point de vue éthique consistaient à placer les jeunes singes dans des environnements variant en privation maternelle ou sociale (e.g. Harlow *et al.*, 1964, Harlow et Harlow, 1965). Les animaux étaient séparés de leur mère rapidement après la naissance et élevés par des humains en nurserie pendant 1 mois. Ils étaient ensuite isolés totalement, c'est à dire placés seuls dans des petites cages où ils ne pouvaient ni voir, ni entendre, ni interagir physiquement avec leurs congénères jusqu'à l'âge de 6 mois, ou bien isolés partiellement avec possibilité de voir et entendre leurs congénères mais sans pouvoir interagir avec eux, durant 3 à 12 mois. Les singes élevés de la même manière étaient ensuite replacés ensemble (sauf ceux qui étaient devenus trop agressifs) et leur comportement était comparé à leurs congénères élevés avec leur mère et/ou leurs pairs. Parmi de nombreux troubles comportementaux, les individus élevés de manière isolée (totale ou partielle) présentaient plus de stéréotypies que leurs congénères élevés en groupe, notamment des stéréotypies de tout le corps ou dirigées vers eux-mêmes, qui variaient au cours du temps puisque les stéréotypies à l'âge de 3 ans étaient de nature différente. Cependant, elles étaient moins marquées lorsqu'une mère de substitution (en tissu) était placée dans la cage de l'animal isolé. Ces stéréotypies et les autres troubles subsistaient même lorsque les animaux étaient ensuite mis en contact avec des individus élevés avec leurs pairs, suggérant un effet non réversible de la privation maternelle. Cependant, cela dépend de la durée durant laquelle l'animal a subi la privation : Hinde (1971) a observé que les

effets pouvaient être réversibles après un isolement de 3 mois mais ne l'étaient plus à 6 mois d'isolement.

D'autres observations moins extrêmes ont établi un lien entre privation maternelle et développement de stéréotypies : Schmidt *et al.* (2006) ont remarqué que des perroquets retirés du nid avant l'âge de 5 semaines puis élevés à la main présentent plus de stéréotypies que ceux restés plus longtemps avec leurs parents avant d'être élevés à la main.

Le fait que certains animaux soient élevés par l'homme, à cause notamment d'un rejet maternel, peut aussi engendrer des problèmes comportementaux futurs, dont des stéréotypies. Meder (1989) a montré que des gorilles élevés à la main présentaient plus de stéréotypies que leurs congénères élevés par leur mère. Ces animaux subissent la frustration de ne pas avoir pu recevoir toutes les interactions maternelles qu'ils auraient eues avec leur vraie mère.

D'autre part, une séparation même plus tardive de la mère peut être à l'origine de stéréotypies. En effet, des singes séparés temporairement (pendant une à deux semaines) de leur mère au cours des 6 premiers mois de leur vie, présentent durant les premières 24-48 heures de séparation des stéréotypies locomotrices (Mineka et Suomi, 1978) qui s'estompent lorsque l'individu retrouve sa mère. La relation entre la mère et son petit, notamment la qualité des soins maternels, influe sur la quantité de stéréotypies observées lors de la séparation.

3.3.3.3. Facteurs aggravants

Certains facteurs associés à la privation maternelle peuvent aggraver les troubles provoqués par la privation maternelle. On distingue ainsi l'âge auquel la séparation de la mère a lieu, le stade de développement lors de cette séparation, le degré de brutalité de la séparation et les conditions de vie pré- et post-sevrage. Le paragraphe ci-dessous développe ces points successivement.

Dans la nature, la séparation mère-enfant est normalement un processus progressif, qui implique de courts épisodes de conflit entre l'adulte et le jeune, jusqu'à ce que l'indépendance totale soit acquise (Jeppesen *et al.*, 2000). Les effets négatifs d'une séparation prématurée sur le comportement général sont bien connus chez les

rongeurs (Jones *et al.*, 2010). Elle implique à la fois un manque de soins maternels et une séparation de la mère avant une maturité de développement suffisante. Cette privation induit une réponse neuroendocrine et comportementale au stress, ayant des effets durables sur le système nerveux, ce qui se manifestera notamment par une réactivité accrue à un stress lorsque l'individu sera plus âgé. La vie en captivité induit bien souvent un sevrage précoce et brutal avec des groupes familiaux qui ne sont pas respectés, et on voit ainsi apparaître des stéréotypies, comme l'ont montré Würbel et Stauffacher (1997) sur des souris de laboratoire : les souris sevrées à 17 jours présentent une plus grande quantité de mouvements dans la cage juste après le sevrage, puis une plus grande quantité de stéréotypies à l'âge adulte que les souris sevrées à 21 jours. Et plus le sevrage a lieu précocement et/ou brutalement, plus les stéréotypies seront fréquentes chez ces animaux (Jeppesen *et al.*, 2000).

Würbel et Stauffacher (1997) ajoutent que des souris sevrées non précocement mais ayant un poids inférieur à celui habituellement observé au sevrage, présenteront plus de stéréotypies que celles ayant atteint un poids suffisant, suggérant que le stress associé à la séparation maternelle est augmenté chez les individus qui n'ont pas pu se développer suffisamment avant d'être sevrés. Ainsi, ces stéréotypies dériveraient de tentatives d'échappement de la cage pour retourner téter leur mère.

De plus, l'environnement dans lequel les animaux sont placés après le sevrage a une influence sur les stéréotypies. Jeppesen *et al.* (2000) ont ainsi observé que les souris élevées dans des petites cages après sevrage présentaient plus de stéréotypies que celles élevées dans des plus grandes cages. Hotzel *et al.* (2004) ajoutent que l'environnement pré-sevrage a aussi son importance, puisque des porcelets élevés en extérieur avant et après sevrage présentent moins de troubles de type « tétage de flanc » que ceux confinés à l'intérieur.

3.3.3.4. Mécanismes à l'origine des stéréotypies

D'après Latham et Mason, 2008.

Les animaux ayant subi une privation maternelle conservent une frustration de ne pas avoir bénéficié d'interactions maternelles suffisantes et sont confrontés au stress

de la séparation, d'un environnement nouveau, parfois restreint, ce qui est à l'origine de modifications physiologiques et comportementales à l'origine des stéréotypies.

Tout d'abord, la privation maternelle conduit à des changements comportementaux qui modifient par la suite la manière dont les animaux perçoivent leur environnement et réagissent à un événement stressant. Ainsi, ces animaux seront moins capables de réagir et de s'adapter à leur environnement, notamment dans les contacts avec leurs congénères, ce qui est à l'origine de stéréotypies.

Ces animaux sont aussi plus sujets à la peur et à l'anxiété : la privation maternelle entraîne durablement une réponse accrue au stress, comme le montre l'augmentation de l'activité de l'axe hypothalamus-hypophyse-surrénales juste après le sevrage. Ainsi, lors d'un événement aversif, les tentatives d'échappement de l'enclos seront à l'origine des stéréotypies.

Enfin, la privation maternelle semble être à l'origine de dysfonctions du système nerveux central car ces individus présentent des comportements anormaux comme de la persévération qui fait partie, avec les stéréotypies, des conséquences de l'incapacité du cerveau à inhiber des réponses inappropriées, voire même des troubles cognitifs.

Les stéréotypies dues à la privation maternelle ne sont parfois que transitoires. Cela est interprété comme le résultat de la frustration immédiate de la séparation. Le fait qu'elles durent ou que de nouvelles stéréotypies apparaissent est dû aux perturbations comportementales et neurologiques durables provoquées par la privation, qui est à l'origine de stéréotypies plus tardives. Ces perturbations peuvent être accrues par les facteurs aggravants cités précédemment.

II. Une origine génétique aux stéréotypies

Tous les animaux élevés dans des environnements non optimaux ne développent pas de stéréotypie (Mason et Latham, 2004). Cela signifie que des facteurs autres que l'environnement peuvent être à l'origine de stéréotypies, notamment une prédisposition génétique. Ödberg (1986) avait déjà observé un lien entre le développement de stéréotypies chez les parents et leur descendance.

Une étude de Schoenecker et Heller (2000) relative au campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) a montré que les stéréotypies sont 6 à 7 fois plus fréquentes chez la descendance de parents qui présentent des stéréotypies, par rapport à ceux dont les parents ne stéréotypent pas, et ce, même si un seul des deux parents présente ce comportement. Cependant, ce lien pourrait aussi être dû à l'interaction sociale entre la mère et ses petits ou aux soins maternels réduits à cause des stéréotypies. Palya et Zacny (2000) ont en effet montré que des stéréotypies peuvent apparaître chez des pigeons au contact de congénères qui présentent des stéréotypies. Mais des femelles qui ne stéréotypent pas, ayant été accouplées à des mâles qui stéréotypent, sont susceptibles de donner naissance à des petits qui présentent ce comportement, alors qu'ils sont isolés de leur père après la naissance. Ceci va donc plutôt en faveur d'une origine génétique de ces troubles. Schwaibold et Pillay (2001) ont confirmé cela chez des souris, car même en échangeant la portée d'une mère qui stéréotype avec celle d'une mère qui ne stéréotype pas, il y a plus de stéréotypies chez les petits d'une mère qui stéréotype, que chez ceux d'une mère qui ne stéréotype pas.

Jones *et al.* (2008) ont complété ces expériences en observant la descendance de quatre « types » de couples de souris, c'est-à-dire une mère et un père qui stéréotypent, une mère qui stéréotype et un père qui ne stéréotype pas, un père qui stéréotype et une mère qui ne stéréotype pas, et enfin aucun des deux ne présentant de stéréotypie. Cette étude visait à déterminer si la mère et le père transmettaient de manière égale ce comportement à leur descendance. Les deux parents étaient présents jusqu'au sevrage de leur portée. La prévalence des stéréotypies dans cette expérience est 5 fois plus élevée dans la descendance d'une femelle qui stéréotype par rapport à une femelle qui ne stéréotype pas (quel que soit le statut du mâle), mais seulement 3 fois plus élevée dans la descendance d'un mâle qui stéréotype et d'une femelle qui ne stéréotype pas, comparé à un couple de parents qui ne stéréotypent pas. Ainsi, il semblerait que la mère contribue plus que le père dans la transmission du comportement de stéréotypie à la descendance mais la génétique ne peut pas être considérée comme le facteur unique de transmission des stéréotypies. Outre une relation sociale entre les parents et les petits pouvant être à l'origine de cette transmission, il peut aussi y avoir des effets lors de la gestation, notamment dus au stress de la mère, qui auront des conséquences sur le

développement neurologique du fœtus, puis sur son comportement ultérieur. Cela peut donc prédisposer le petit aux stéréotypies.

D'autres études se sont portées sur les souches génétiques différentes. Würbel *et al.* (1996) ont par exemple montré des différences dans la forme et le degré des stéréotypies de souris de souches différentes, avec une incidence des stéréotypies plus élevée chez les souches connues pour être plus actives. Mais il semblerait que le développement des stéréotypies soit dû à la fois à des facteurs génétiques et environnementaux, ainsi la génétique n'intervient pas seule.

De plus, certains ont étudié l'activité génétique associée aux mécanismes neurologiques des stéréotypies : Canales et Graybiel (2000b) ont mis en évidence une expression génétique accrue dans certaines voies nerveuses en relation avec l'apparition de stéréotypies. De même, Cabib *et al.* (1998) ont remarqué qu'une association entre le stress et la génétique était à l'origine des changements neurologiques observés lors de stéréotypies, car des souris de souches génétiques différentes répondent de manière opposée à un même stress. Les mécanismes neurologiques à l'origine des stéréotypies sont développés dans la partie suivante, on ne détaillera pas plus cet aspect ici, le but étant simplement de montrer l'existence d'une relation entre génétique et stéréotypies.

L'implication de certains gènes dans le développement des stéréotypies a pu être mise en évidence grâce aux études réalisées sur des souris knock-out, dont la suppression de l'expression de certains gènes avait une influence sur les stéréotypies (Langen *et al.*, 2011). Par exemple, l'inhibition des gènes codant pour des récepteurs ou des transporteurs de la dopamine est à l'origine d'une augmentation des stéréotypies par rapport aux souches non modifiées, mais ce ne sont pas les seuls : d'autres gènes comme ceux des récepteurs GABA ou de la sérotonine et bien d'autres encore sont à l'étude. Cependant, le nombre de gènes pouvant potentiellement affecter les comportements anormaux est énorme et le domaine des neurosciences n'en est qu'au début de l'identification des facteurs génétiques en jeu. Des milliers de gènes sont exprimés lors du développement du système nerveux et sont impliqués dans la formation et la régulation des fonctions et de la structure du cerveau, les recherches n'en sont donc qu'à leur début pour l'instant.

En conclusion, on ne peut pas exclure une implication génétique dans le développement des stéréotypies, mais ce facteur ne peut pas être pris en compte isolément pour expliquer ce comportement. L'origine est très probablement multifactorielle, avec une association de facteurs environnementaux et génétiques.

III. Mécanismes d'apparition

1. Aspect comportemental

1.1. Phase appétitive, phase consommatoire

On distingue deux phases dans la réalisation d'un comportement (Morris, 1966). La première est la phase appétitive qui représente les comportements contribuant à la recherche de la satisfaction d'un besoin, par exemple un animal qui a faim va explorer, grimper, gratter, courir, nager, etc... afin de découvrir une proie. La seconde est la phase consommatoire qui correspond à la satisfaction même de ce besoin : une fois la proie découverte, le comportement d'attaque et de nutrition est enclenché.

Dans la nature, lorsqu'un comportement est induit par un stimulus interne (ou externe) à l'animal, il est constamment guidé par les stimuli successifs et variés présents dans l'environnement, surtout pendant la phase appétitive. L'animal doit entamer de longues recherches afin de découvrir une proie, de l'eau, du matériel pour construire son nid ou une femelle avec laquelle s'accoupler. Ces stimuli sont absents en captivité : l'homme lui procure sa nourriture et le matériel nécessaire à son bien-être et les femelles sont en général à proximité. L'animal parvient donc immédiatement à la phase consommatoire, la phase appétitive est inexistante ou réduite au minimum et l'environnement ne fournit aucun stimulus qui pourrait rompre la monotonie.

Et même lorsque l'animal initie un comportement qu'il aurait dans des conditions naturelles, par exemple s'il essaie d'explorer son territoire, de chasser, de chercher une femelle ou autre, ce comportement reste limité car l'environnement est restreint, sans stimuli nouveaux et inconnus à explorer, sans obstacles à franchir, sans

dangers à éviter ou à combattre. Ce comportement n'est pas guidé par des stimuli, il se rigidifie et ne varie plus : c'est une stéréotypie.

Une stéréotypie apparaît comme un compromis entre le refus d'inactivité de la part de l'animal et le manque de stimuli déclencheurs dans son environnement. On parle de mouvements d'intention frustrés. Ce mécanisme général est valable pour tous les types de stéréotypies. Les paragraphes suivants ont pour but de comprendre un peu plus précisément les causes des stéréotypies présentées dans la première partie.

1.2. Stéréotypies orales

D'après Bergeron *et al.* (2006).

Comme expliqué en première partie, les stéréotypies orales apparaissent principalement avant et/ou juste après la prise de nourriture. Ceci a permis d'émettre l'hypothèse que ces stéréotypies sont liées à l'alimentation. Les stéréotypies orales, principalement observées chez les ongulés, dérivent du comportement alimentaire naturel de ceux-ci. Ce sont en général des herbivores (hormis les porcins qui sont omnivores) et l'ingestion d'une grande quantité de végétaux afin d'avoir un apport nutritif suffisant pousse ces animaux à passer de nombreuses heures à paître. De plus, la nourriture est trouvée en petite quantité, ce qui implique une recherche de nourriture très localisée : les animaux restent au même endroit, ingèrent le même type de nourriture en petite quantité, ce qui stimule encore la prise alimentaire.

Or en captivité, la distribution de nourriture est parfois restreinte en quantité (phénomène surtout observé en élevage, notamment chez les truies en gestation). De plus, un seul type de nourriture, préparé par l'homme, est proposé aux animaux, apporté directement dans l'enclos et placé en un seul point d'alimentation. Ainsi, la recherche de nourriture et la préhension elle-même sont réduites par rapport à ce qu'elles pourraient être dans la nature. Hogan et Tribe (2007) ont observé des wombats communs (*Vombatus ursinus*) provenant d'une vingtaine de zoos australiens, nourris aux granulés, sans possibilité de brouter. Ce mode d'alimentation limite la prise alimentaire, mais empêche surtout l'expression des phases appétitive et consommatoire du comportement alimentaire. Ainsi, ils passent entre 1 et 4 heures par jour à manger, tandis qu'ils y passeraient entre 4 et 7 heures dans leur

milieu naturel. Cette courte durée influence directement le comportement de stéréotypie puisque les animaux passant le moins de temps à manger sont ceux qui passent le plus de temps à stéréotyper. Ceci a été observé aussi par Mason et Mendl (1997) chez des visons d'élevage, avec une fréquence accrue de stéréotypies suite à une restriction alimentaire, et diminuant au contraire lorsque des possibilités de recherche de nourriture sont apportées à l'environnement.

Lorsqu'elles se manifestent avant le repas, les stéréotypies peuvent être un signe d'attente de nourriture, notamment lorsque la distribution se fait à heure fixe. De plus, si le repas est en trop faible quantité et qu'il n'apporte pas la satiété nécessaire ou qu'il est ingéré trop rapidement, l'animal restera dans un état de faim même après le repas. Ainsi, lorsqu'un animal a faim et ne peut pas manger, ou lorsque ses besoins éthologiques ne sont pas satisfaits (manipulation de la nourriture, recherche de nourriture par exemple), le comportement de stéréotypie permet de se substituer au comportement normal de prise alimentaire (Hughes et Duncan, 1988) et cela apporterait un certain apaisement à l'animal. C'est pour cela que la définition de stéréotypie comme « comportement sans but particulier » est controversée. Mais d'autres études ne confirment pas cet effet « calmant » : en effet, McGreevy et Nicol (1998) ont montré que le fait d'empêcher une stéréotypie orale chez le cheval n'entraînait pas d'augmentation de la sécrétion de cortisol, suggérant ainsi que cette stéréotypie n'avait pas pour effet de réduire le stress. De même, Schouten *et al.* (1991) ont montré que les stéréotypies orales chez la truie s'expriment dans des conditions où la fréquence cardiaque est élevée mais que ce comportement ne permet pas de réduire la fréquence cardiaque.

De plus, si la ration est déficiente en fibres, minéraux ou protéines ou encore si elle n'est pas suffisamment énergétique, les animaux vont persister dans des comportements de recherche de nourriture, afin de tenter de combler le manque de certains éléments. Ainsi la restriction énergétique de la ration des truies en gestation est à l'origine de stéréotypies orales (Vieuille-Thomas *et al.*, 1995).

Enfin, le manque de fibres dans la ration peut causer des problèmes digestifs et les stéréotypies permettent de pallier ce problème en favorisant la production de salive qui corrigera alors le pH gastrique. Ce phénomène est principalement observé chez les chevaux ou en élevage de ruminants, avec des stéréotypies qui sont plus

fréquentes lorsque la ration est trop riche en concentrés. Bashaw *et al.* (2001) ont aussi observé que l'ajout de fourrage dans la ration de girafes permet de réduire les stéréotypies orales. Cependant, l'ajout de fourrage augmentant la satiété des animaux permet de réduire les stéréotypies post-alimentaires, mais pas celles qui se produisent avant l'arrivée de nourriture.

1.3. Stéréotypies locomotrices

D'après Clubb et Vickery (2006).

Une hypothèse quant à l'origine des stéréotypies locomotrices est le fait que cette marche à pas lents dérive de la phase appétitive, de recherche, qui est réalisée lors de la chasse. La répétition de ce mouvement est liée à la frustration de ne pas pouvoir atteindre le but recherché. Souvent les stéréotypies locomotrices apparaissent juste avant la distribution du repas : rien que les odeurs ou les bruits perçus par les animaux lors de la préparation des repas provoquent ce genre de comportement (Mason, 1993). Par exemple, Vickery et Mason (2004) ont observé que les stéréotypies chez deux espèces d'ours (*Ursus thibetanus* et *Helarctos malayanus*) se manifestent principalement la journée, de manière plus marquée avant le moment de distribution des repas, ainsi qu'en début de journée. Ceci dérive probablement de leur comportement en liberté, où la journée commence par un repas et une activité locomotrice accrue. Mais en captivité cela peut aussi être dû à l'arrivée des soigneurs.

Souvent, les animaux les plus sujets aux stéréotypies sont ceux qui sont particulièrement actifs dans leur milieu naturel. Les carnivores parcourent beaucoup de kilomètres pour chercher de la nourriture, un partenaire ou encore pour explorer un territoire. La taille limitée des enclos peut donc induire ce genre de stéréotypies. Mais toutes les études n'ont pas abouti à ces conclusions car certaines ont montré que des animaux habituellement très actifs ne présentaient pas plus de stéréotypies en captivité (Clubb et Mason, 2003). Cependant, il est certain que les stéréotypies locomotrices résultent d'une incapacité de l'environnement à satisfaire ce besoin d'exploration qu'ont les carnivores, notamment en raison du manque de stimulation et de la monotonie de cet environnement.

De plus, ces stéréotypies peuvent être interprétées comme un désir de fuite, puisque la proximité non habituelle entre congénères peut être source de stress, de même que les bruits liés à l'entretien des enclos ou à la présence de visiteurs. Parfois, au contraire, on voit se développer des stéréotypies chez des animaux qui sont logés à proximité de leurs congénères et qui tentent de les approcher, comme l'a par exemple rapporté Meyer-Holzappel en 1968 à travers une étude sur le dingo (*Canis familiaris dingo*). Ces stéréotypies peuvent être marquées si des individus mâles sont placés dans des enclos différents de femelles en chaleur. On reconnaît cette stéréotypie car elle est effectuée le long des barrières qui séparent les deux groupes d'animaux. De même, les espèces habituées dans la nature à parcourir de longues distances afin de trouver un partenaire lors de la saison de reproduction voient leur quantité de stéréotypies augmenter durant cette période. C'est le cas notamment de certaines espèces d'ours (Carlstead et Seidensticker, 1991).

Enfin, compte tenu de la trajectoire effectuée par les animaux qui présentent des stéréotypies locomotrices, on peut penser que celles-ci dérivent d'un comportement de surveillance du territoire. En effet, les animaux marchent le long des barrières de l'enclos, ce qui est souvent associé à du marquage tout au long de ce trajet.

En conclusion, de nombreuses hypothèses sont émises en ce qui concerne l'origine des stéréotypies locomotrices. Celles-ci dépendent des espèces, de leur mode de vie, de leurs habitudes, et les comportements observés chez ces animaux sont souvent dus à la combinaison de plusieurs de ces hypothèses. C'est pour cela aussi qu'il est difficile de résoudre une stéréotypie, car il faut tout d'abord en trouver la ou les causes avant d'envisager un traitement adapté. On peut aussi penser que plus que de la frustration, les stéréotypies des carnivores semblent résulter d'une répétition de comportements qu'ils ont l'habitude d'effectuer, ce qui pourrait expliquer pourquoi ces stéréotypies sont observées dans plusieurs situations et provoquées par divers stimuli. Cela pourrait aussi expliquer que ces stéréotypies ne diminuent pas ou sont parfois exacerbées suite à la mise en place d'un enrichissement. Le temps passé en captivité ou une privation précoce pourraient être à l'origine de changements permanents qui expliquent que les stéréotypies se manifestent mécaniquement, hors du stimulus initial.

1.4. Stéréotypies des rongeurs

D'après Würbel, 2006.

Les stéréotypies des rongeurs consistant à mordre les barreaux et sauter dans la cage semblent dériver de tentatives d'échappement de la cage, que ce soit pour fuir un environnement défavorable ou pour atteindre un but recherché. En effet, les souris se lèvent sur leurs pattes arrières et tentent de grimper et de sauter au-dessus du haut de la cage, ou bien escaladent la mangeoire et rongent les barreaux (Latham et Mason, 2008). A mesure que les animaux effectuent ces tentatives, sans jamais atteindre le but désiré, ce comportement devient répétitif et reste maintenu dans la phase appétitive : il devient une stéréotypie. Ce comportement s'effectue en général principalement au niveau des endroits où il y a une issue possible : porte qui s'ouvre pour avoir accès à la cage, y placer de la nourriture ou autre (Nevison *et al.*, 1999).

L'apparition de stéréotypies est souvent observée au sevrage chez les animaux de laboratoire, au moment où ils sont changés de cage et mis dans un autre groupe. Il en résulte un stress dû à la fois à la séparation de la mère et au contact avec des individus inconnus. Ces animaux manifestent des tentatives d'échappement de la cage qui peuvent être dues à un souhait des animaux de retourner avec leur mère (Würbel et Stauffacher, 1997), mais aussi à la possibilité d'augmenter leurs chances de reproduction, d'explorer l'environnement suite à la perception des odeurs et des sons des animaux des autres cages, ou encore de chercher un abri ou de la nourriture supplémentaire.

De plus, l'exposition à certains stimuli externes peut favoriser ce genre de comportement : par exemple, les souris de laboratoire remarquent les espaces entre les barreaux de la cage et y voient de potentielles issues de sortie, elles vont alors développer des comportements de tentative d'évasion (Wiedenmayer, 1997).

Ces facteurs permettent d'expliquer le développement des stéréotypies chez les rongeurs, mais ne suffisent pas à expliquer certains aspects de ce comportement, comme l'augmentation de la fréquence et de la durée des stéréotypies au cours du temps, les changements de forme qu'elles peuvent prendre et le fait qu'elles deviennent plus rigides à long terme, le nombre accru de stimuli qui peuvent les provoquer, et le fait qu'elles persévèrent même dans des conditions n'étant pas à

l'origine de stéréotypies habituellement. Ceci va en faveur d'un rôle positif des stéréotypies, permettant à l'animal de diminuer son stress, avec une libération accrue d'opioïdes endogènes, favorisant ainsi son bien-être. Ses conséquences apaisantes agiraient donc en renforçateurs, encourageant alors l'animal à continuer ce comportement face à tout événement aversif, même différent du stimulus initial ayant provoqué la stéréotypie. Mais certaines études ne confirment pas cette hypothèse : Würbel et Stauffacher (1996) ont montré chez des souris dont les stéréotypies étaient empêchées, que le niveau de stress revenait rapidement à sa valeur normale, sans que d'autres stéréotypies apparaissent, suggérant que ces stéréotypies ne permettent pas de réduire le stress. D'autres processus sont à l'origine de l'évolution des stéréotypies avec le temps, ce qui est l'objet de la partie ci-dessous.

2. Mécanismes neurologiques à l'origine des stéréotypies

Avec l'âge, les stéréotypies sont exprimées même hors de leur contexte originel, persistent en l'absence de leurs stimuli déclencheurs et sont plus difficiles à réduire que celles d'animaux plus jeunes. Ceci suggère que des processus neurologiques sont à l'origine de l'établissement des stéréotypies, à partir d'un type de comportement initial et une sensibilisation des voies nerveuses (Würbel et Stauffacher, 1996).

Les premières études réalisées ont montré que les noyaux gris centraux (appelés aussi « ganglions de la base ») jouaient un rôle prépondérant dans le développement des stéréotypies, notamment par le fait qu'un dysfonctionnement ou des altérations de ces noyaux étaient à l'origine de comportements répétés (e.g. Sandson et Albert, 1984, Norman et Shallice, 1986).

2.1. Organisation anatomique et fonctionnelle des noyaux gris centraux

2.1.1. Anatomie et fonctionnement général

Les noyaux gris centraux sont un ensemble de structures nerveuses situées à la base du prosencéphale, et qui sont en étroite relation avec le cortex cérébral et le thalamus (figure 2).

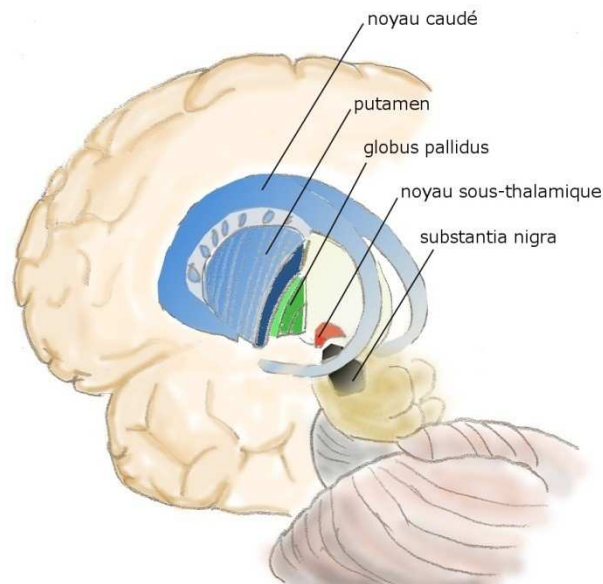


Figure 2 : localisation des noyaux gris centraux. D'après Pancrat (2011).

Ces noyaux gris centraux sont constitués (McBride et Hemmings, 2009) :

- du striatum : dorsal comprenant le noyau caudé et le putamen, ainsi que le striatum ventral qui comprend le nucleus accumbens
- du globus pallidus (externe et interne)
- du locus niger (*substantia nigra*) avec ses deux parties : compacte et réticulaire
- du noyau sous-thalamique

Ils sont impliqués dans des fonctions motrices, cognitives et interviennent dans les états émotionnels ainsi que dans la motivation de certains comportements. En effet, Groenewegen *et al.* (2003) ont montré qu'il y a trois circuits parallèles entre le cortex, les noyaux gris centraux, et le thalamus, qui sont à l'origine de différents comportements : le circuit sensorimoteur (qui intervient dans la motricité), le circuit associatif (qui intervient dans les fonctions cognitives) et le circuit limbique (à l'origine des émotions et de la motivation d'un comportement). Chacun de ces circuits correspond à des boucles cortex – noyaux gris centraux – thalamus – cortex, avec chaque fois des zones différentes impliquées (figure 3).

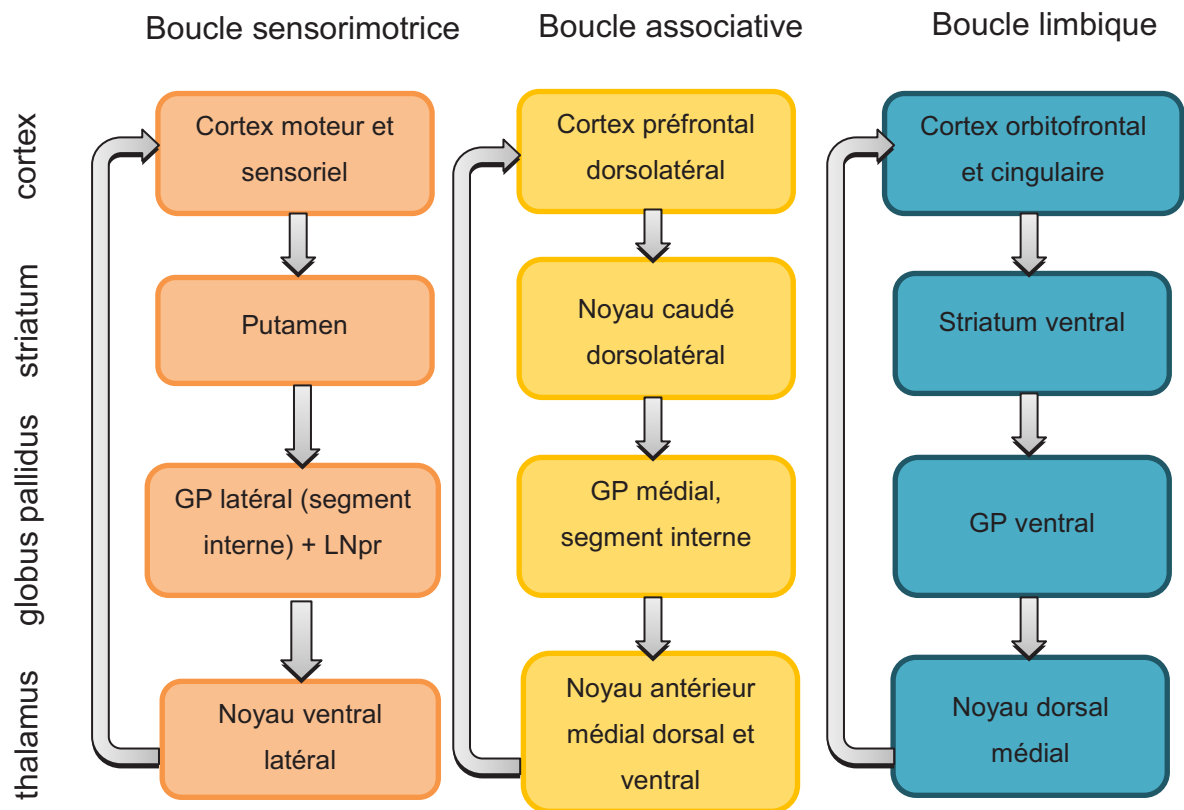


Figure 3 : les trois circuits parallèles entre cortex, noyaux gris centraux et thalamus, avec leurs afférences et efférences respectives, chacun permettant la réalisation de comportements différents. GP=globus pallidus ; LNpr=locus niger partie réticulaire. D'après Langen *et al.* (2011).

2.1.2. Relations entre les différentes structures des noyaux gris centraux

D'après Lewis *et al.* (2006).

Les neurones du cortex projettent leurs axones vers le striatum. Ces neurones libèrent le glutamate, un neurotransmetteur qui provoque une activation des neurones du striatum. Ces derniers se projettent dans deux directions différentes, formant les voies directe et indirecte (figure 4).

Dans la voie directe, les neurones du striatum ont une action inhibitrice sur le complexe locus niger (partie réticulaire) – globus pallidus interne, via des neurones à GABA (acide γ -aminobutyrique). Ce complexe exerce lui-même une inhibition du thalamus (neurones à GABA). Or, l'inhibition du striatum sur le complexe provoque une levée de l'inhibition du thalamus par ce complexe. Le thalamus va alors activer le cortex moteur via les neurones à glutamate. Le cortex ainsi activé envoie ses neurones efférents vers le tronc cérébral, qui sera activé à son tour et agira sur les fibres musculaires afin d'amorcer le mouvement. Une activation de la voie directe entraîne donc une augmentation de l'activité motrice.

Dans la voie indirecte, les neurones du striatum, sous l'action du cortex, vont inhiber les neurones du globus pallidus externe, via leurs neurones à GABA. Le globus pallidus externe a lui-même une action inhibitrice sur le noyau sous-thalamique (neurones à GABA). L'inhibition du globus pallidus externe par le striatum entraîne donc une diminution de l'inhibition du globus pallidus externe sur le noyau sous-thalamique. Ce dernier active le complexe globus pallidus interne – locus niger (partie réticulaire) via des neurones à glutamate. Ainsi, le complexe globus pallidus interne – locus niger (partie réticulaire) va exercer son action inhibitrice sur le thalamus (neurones à GABA), ce qui empêchera l'activation du cortex moteur (par le thalamus) et donc empêchera l'initiation du mouvement par les fibres musculaires. Une activation de la voie indirecte entraîne donc une diminution (ou une absence) de l'activité motrice.

Les fonctions opposées des voies directe et indirecte sont modulées par la partie compacte du locus niger : celui-ci, via ses neurones dopaminergiques, agit au niveau du striatum. La dopamine, en se fixant sur des récepteurs D1, active la voie directe,

tandis que sa fixation sur les récepteurs D2 entraîne l'inhibition de la voie indirecte. Ces mécanismes permettent ainsi de réguler les mouvements du corps.

Dans la voie directe, la dopamine, libérée par les neurones de la voie nigro-striatale, se fixe sur les récepteurs D1, entraînant une inhibition du complexe locus niger partie réticulaire – globus pallidus interne, donc une désinhibition du thalamus et une activation du cortex moteur. En ce qui concerne la voie indirecte, la dopamine se fixe sur les récepteurs D2, ce qui diminue l'inhibition du striatum sur le globus pallidus externe, favorisant ainsi l'inhibition du noyau sous-thalamique par le globus pallidus externe. Cette inhibition du noyau sous-thalamique empêche son action d'activation du complexe locus niger partie réticulaire – globus pallidus interne. Ceci est à l'origine d'une désinhibition du thalamus. Ainsi, le cortex moteur est encore activé et son activité est accrue.

De plus, les transmissions nerveuses sont régulées par des co-transmetteurs : les peptides opioïdes dynorphine et enképhaline. En effet, les neurones de la voie directe expriment le peptide dynorphine (ainsi que la substance P) et le récepteur D1 de la dopamine, tandis que ceux de la voie indirecte expriment l'enképhaline et le récepteur D2. Le rôle de ces peptides est de limiter l'activation excessive par la dopamine (ou autres neurotransmetteurs) de ces neurones.

La figure 4 schématise les mécanismes décrits ci-dessus.

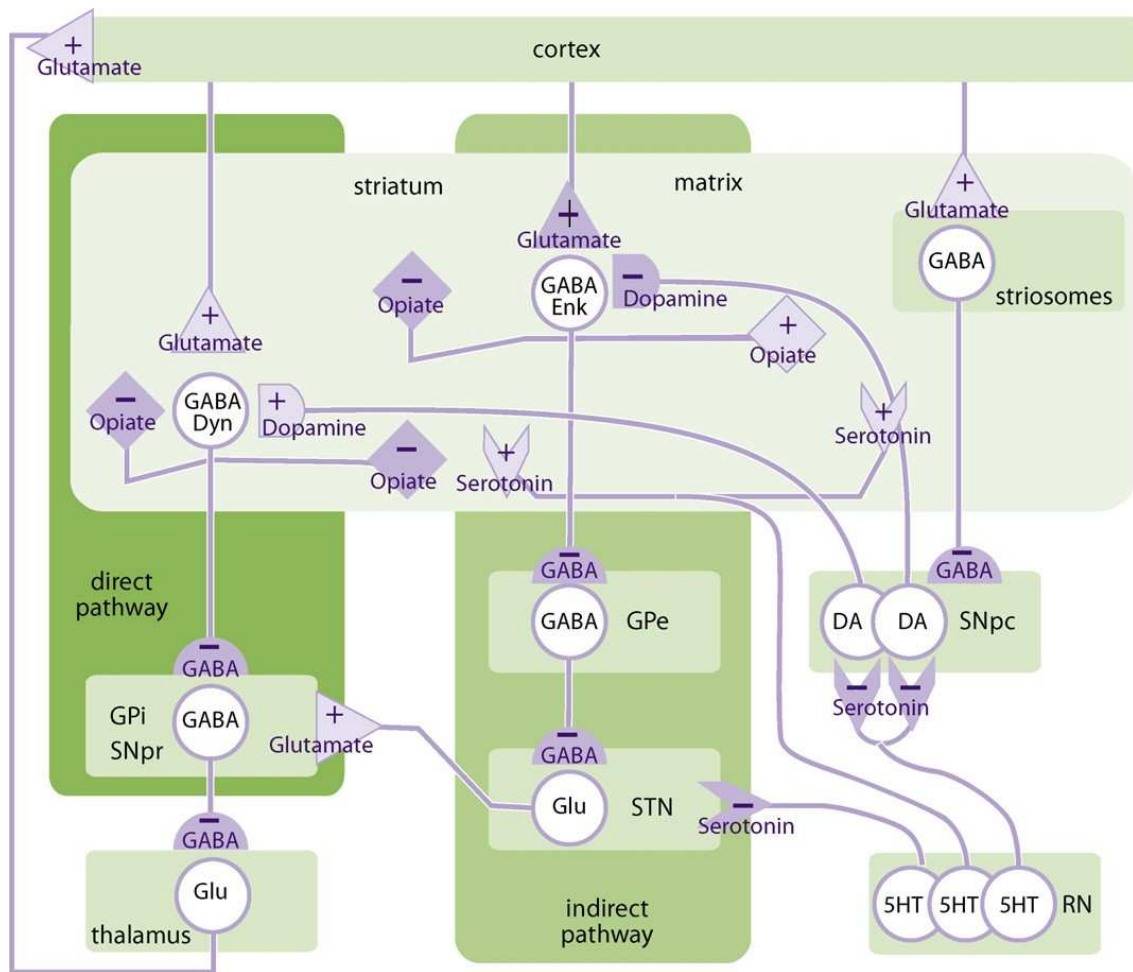


Figure 4 : les voies directe et indirecte du circuit cortex – noyaux gris centraux. D'après Langen *et al.* (2011). Légende : opiate=opiacé, enk=enképhaline, dyn=dynorphine, GPe=globus pallidus externe, SNpc=locus niger partie compacte, DA=dopamine, GPi=globus pallidus interne, SNpr=locus niger partie réticulée, STN=noyau sous-thalamique, glu=glutamate, 5HT=sérotonine, RN=noyaux du raphé.

2.2. Altérations neurologiques et développement des stéréotypies

2.2.1. Rôle de la dopamine et des voies dopaminergiques

D'après Langen *et al.* (2011), Mc Bride et Hemmings (2009).

2.2.1.1. Striatum dorsal et circuit moteur

De nombreuses études ont montré que des stéréotypies apparaissent après administration d'agonistes de la dopamine, ces stéréotypies étant similaires à celles induites par l'environnement (e.g. Baldasserini (1972), Goodman (1981), Walters *et al.* (1987), Saka *et al.*, 2004).

De même, les stéréotypies peuvent être diminuées par l'administration d'antagonistes de la dopamine (e.g. Kennes *et al.* (1988), Von Borell (1991), Willemse *et al.*, 1994).

Or la dopamine, comme nous l'avons vu précédemment, permet de moduler l'équilibre entre les voies directe et indirecte, en activant la voie directe et en inhibant la voie indirecte. De plus, toute manipulation qui renforce la voie directe (striato-nigrale) ou inhibe la voie indirecte (striato-pallidale) des noyaux gris centraux, est à l'origine de stéréotypies motrices (Scheel-Kruger *et al.*, 1980). Donc les stéréotypies sont liées à un déséquilibre entre les voies directe et indirecte. Ceci a été confirmé par Presti et Lewis (2005) qui ont noté une augmentation du rapport dynorphine/enképhaline dans le striatum des animaux qui stéréotypent.

Ainsi, les stéréotypies sont dues à une activité excessive du circuit moteur cortex – noyaux gris centraux – cortex impliquant la voie striato-nigrale (Presti *et al.*, 2003). Et ces mouvements deviennent répétés et persévèrent par un manque de contrôle par la voie indirecte. Il semblerait donc que les stéréotypies soient dues à une hyperactivation de la voie directe, mais que des perturbations initiales de la voie indirecte aggravent le déséquilibre entre ces deux voies.

Cette activité excessive repose sur une hyperactivation des voies dopaminergiques : en effet, Antelman et Szechtman (1975) ont montré que l'injection de 6-OHDA (6-hydroxydopamine), une neurotoxine de la dopamine, afin de léser la voie nigro-striatale (c'est-à-dire entre le locus niger partie compacte et le striatum), entraîne une réduction des stéréotypies chez des rats. Cependant, cette réduction n'est pas aussi marquée qu'on pourrait le penser, compte tenu des importantes lésions provoquées. Ainsi, il a été suspecté que le peu de fibres dopaminergiques subsistant et une sensibilité accrue des récepteurs de la dopamine ont suffi à assurer la transmission et initier quand même le comportement. Cette hypothèse a été confirmée par Cabib *et al.* (1998), qui ont noté une augmentation du nombre de récepteurs D1 dans le putamen et le noyau caudé (striatum dorsal), et une diminution du nombre d'auto-récepteurs D2 dans le locus niger (partie réticulaire), suite à un stress. Cela montre donc qu'il y a une potentialisation de la transmission de la dopamine dans la voie nigro-striatale, à l'origine des stéréotypies.

Il est intéressant de remarquer que l'administration d'un inhibiteur de la synthèse de la norépinephrine n'a aucun effet sur les stéréotypies, ce qui montre que la dopamine joue un rôle prépondérant dans les stéréotypies, mais pas les autres catécholamines (Ödberg *et al.*, 1987).

Notons aussi que les stéréotypies spontanées et les stéréotypies induites par médicaments ne sont pas tout à fait similaires : les expériences chez des rongeurs de laboratoire montrent souvent des stéréotypies induites par des médicaments qui sont différentes de celles que ces animaux présentent spontanément, et ces substances n'ont souvent pas d'effet sur les stéréotypies spontanées (Presti *et al.*, 2002 ; Vandebroek et Ödberg, 1996). Mais sans ces stéréotypies induites par médicament, les mécanismes neurologiques des stéréotypies spontanées ne pourraient pas être élucidés.

2.2.1.2. Striatum ventral et motivation d'un comportement

Une deuxième voie dopaminergique impliquée dans le développement des stéréotypies est la voie méso-limbique (voir figure 5). Celle-ci, à partir de l'aire tegmentale ventrale (ATV), envoie des neurones à dopamine dans le striatum ventral (au niveau du nucleus accumbens). Cette voie est impliquée dans la motivation des comportements.

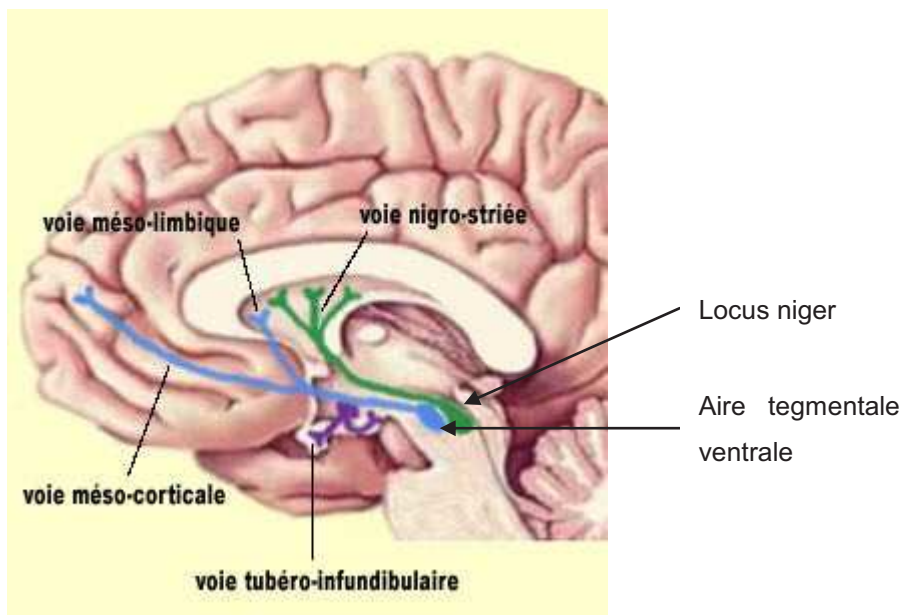


Figure 5 : les voies dopaminergiques. D'après Dubuc B.

Cabib *et al.* (1998), ainsi que Mc Bride et Hemmings (2005) ont montré qu'il y avait une augmentation du nombre de récepteurs D1 et D2 dans le nucleus accumbens, et une diminution du nombre d'autorécepteurs D2 dans l'aire tegmentale ventrale (Cabib *et al.*, 1998) chez les animaux qui stéréotypent. Cela signifie que la voie méso-limbique est aussi potentialisée. Or cette voie est le centre nerveux primaire de l'initiation et du contrôle des comportements ayant un but précis, c'est-à-dire qui permettent d'atteindre une récompense, ou au contraire ceux qui permettent d'échapper à une stimulation aversive. Donc, l'initiation de la transmission neurale au sein de la voie méso-limbique potentialisée, place l'animal dans un état de motivation accrue face à toute situation permettant d'atteindre un but. Mais si l'environnement ne permet pas d'atteindre ce but, alors l'animal va rester dans cet état de motivation élevée vis-à-vis du but recherché. C'est cette persistance de la phase appétitive du comportement (sans jamais pouvoir atteindre la phase consommatoire) qui est à l'origine du comportement de stéréotypie.

Par conséquent, tout événement qui provoque l'activation de la voie méso-limbique, comme l'arrivée de nourriture ou tout stimulus associé, cette voie étant déjà potentialisée (à cause d'un stress ou d'une prédisposition génétique par exemple), dans un environnement qui ne permet pas d'atteindre le but recherché, sera à l'origine du comportement de stéréotypie.

La figure 6 synthétise les mécanismes décrits dans ce paragraphe.

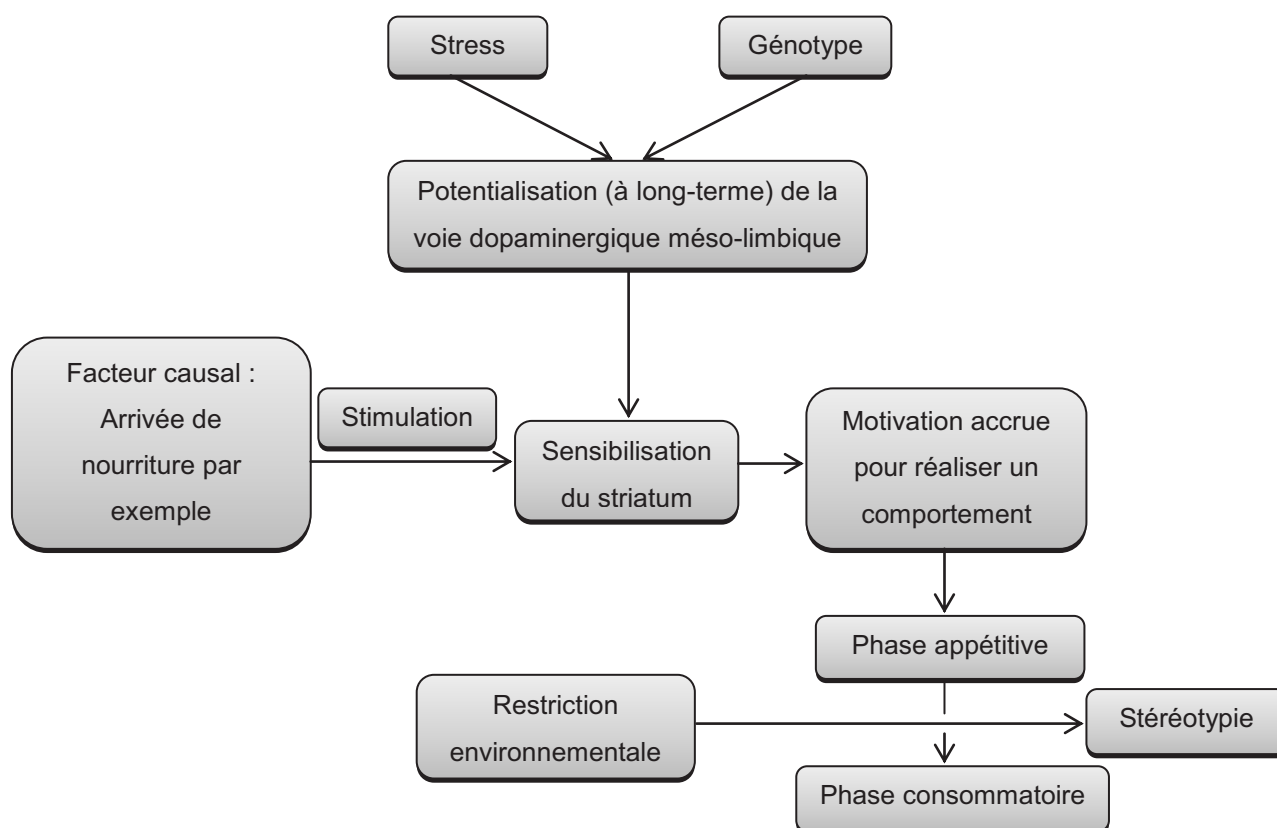


Figure 6 : les causes du développement de stéréotypies. D'après McBride et Hemmings (2009).

2.2.1.3. Striatum ventral versus striatum dorsal

Les mécanismes découverts dans le striatum dorsal et le striatum ventral, expliquant tous deux l'origine des stéréotypies, sont à mettre en relation. Canales et Graybiel (2000b) ont mis en évidence chez des rats une expression génétique accrue dans le putamen et le noyau caudé, suite à une administration chronique de neurotropes, contrairement à la région du nucleus accumbens. De même, Letchworth *et al.* (2001) ont montré une augmentation au cours du temps du nombre de sites de liaisons aux transporteurs de la dopamine dans le striatum dorsal (par rapport au striatum ventral). Enfin, l'administration de psychostimulants à faible dose augmente la libération de dopamine dans la voie méso-accumbens, alors que cet effet est favorisé à haute dose dans la voie nigro-striée, en parallèle avec l'expression de stéréotypies (Cabib, 2006). La stimulation directe de la voie nigro-striée est nécessaire mais pas suffisante pour l'expression de stéréotypies dopamine-dépendantes. Tout ceci laisse à penser que le striatum ventral est le siège initial de développement des stéréotypies, puis que le striatum dorsal prend le relais en maintenant ce

comportement. Ceci est rendu possible par les connections entre striatum ventral et dorsal, qui se font grâce au système nigro-striatal (Canales, 2005). Notons aussi que la voie méso-accumbens semble être plutôt à l'origine de stéréotypies orales, alors que la voie nigro-striée est à l'origine de stéréotypies locomotrices.

Ceci permettrait d'expliquer pourquoi les stéréotypies sont plus marquées avec le temps : elles deviennent plus rigides, souvent plus fréquentes et sont plus difficiles à traiter (Vickery et Mason, 2004). De même, les stéréotypies chez les adultes sont plutôt indépendantes des conditions environnementales dans lesquelles ils sont placés, et semblent plutôt constituer des mouvements routiniers acquis. Ainsi, ces stéréotypies pourraient être une « cicatrice » qui reflète le niveau de conflit, de frustration ou de stress présent lors du développement de cette stéréotypie (Würbel et Stauffacher, 1997). Ceci laisse à penser qu'il y a une sensibilisation des voies neuronales entre le moment d'apparition de la stéréotypie et celle qui subsiste à l'âge adulte, qui expliquerait qu'elles soient beaucoup plus « rigides » à l'âge adulte et donc que le traitement soit plus difficile. Les peptides endogènes, qui sont massivement libérés durant une période de stress, ont le potentiel de sensibiliser les neurones à dopamine. Kennes *et al.* (1988) ont en effet montré que l'expression des stéréotypies est influencée par les peptides opioïdes endogènes durant le début de leur développement, mais qu'il ne subsiste ensuite que les mouvements automatiques, qui sont sous contrôle dopaminergique.

2.2.1.4. Matrice versus striosomes

D'après Saka *et al.* (2004) et Canales (2005).

Le striatum est constitué d'une mosaïque de compartiments dont l'organisation et la fonction sont différentes. On distingue les striosomes, qui sont des îlots riches en récepteurs opiacés, entourés d'une matrice extra-striosomale. Matrice et striosomes reçoivent des afférences de parties différentes du cortex (cortex moteur, somato-sensoriel et associatif pour la matrice, et cortex préfrontal orbital et préfrontal médial pour les striosomes). Les neurones des striosomes donnent naissance à une troisième voie GABAergique qui innerve les neurones à dopamine de la partie compacte du locus niger. Ils permettent de contrôler la manière dont la dopamine régule les neurones efférents des noyaux gris centraux (voir figure 4). Il s'agit là d'un

rétrocontrôle aux neurones dopaminergiques innervant les striosomes. La matrice, elle, reçoit les afférences d'un autre type de neurones dopaminergiques et contient la plupart des neurones à l'origine des voies directe et indirecte des noyaux gris centraux. Il semblerait que les striosomes soient impliqués dans les fonctions de motivation des comportements, tandis que la matrice serait plutôt impliquée dans les fonctions sensori-motrices. Le rétrocontrôle des projections neuronales des striosomes sur les voies dopaminergiques explique aussi pourquoi des comportements acquis et répétés sont de moins en moins dépendants du stimulus externe qui en est à l'origine, puisque la stimulation des striosomes est à l'origine de ce comportement, sans intervention du système dopaminergique (car inhibé par les striosomes) et de son effet renforçateur du comportement.

Lors d'une exposition chronique à des psychotropes, il y a une expression accrue de gènes au niveau des striosomes, tandis qu'il y a une désactivation progressive de la matrice, parallèlement à l'expression de stéréotypies, ce qui montre que les striosomes sont recrutés de manière préférentielle et accrue au fur et à mesure du développement des stéréotypies, alors que la matrice est au contraire inactivée. Les neurones de la matrice ont pour effet de lever l'inhibition des noyaux gris centraux (de la partie réticulée du locus niger et du globus pallidus interne) sur le thalamus et le cortex. Ainsi, son inactivation limite l'expression de réponses sensorielles et motrices face aux stimuli environnementaux, entraînant alors le développement de comportements spécifiques et inflexibles.

Ce paragraphe ainsi que les précédents montrent donc que le développement des stéréotypies repose à la fois sur un déséquilibre entre les voies directe et indirecte, mais aussi entre le striatum dorsal et ventral, ainsi qu'entre striosome et matrice. Ces trois modèles sont complémentaires et permettent d'expliquer les mécanismes neurologiques associés aux stéréotypies, chacun ayant ses propres fonctions : par exemple, les voies directe et indirecte des noyaux gris centraux permettent d'initier ou au contraire d'inhiber un mouvement, tandis que la compartimentation des noyaux gris permet de réguler la fréquence de ce mouvement et d'adapter la réponse aux stimuli.

2.2.2. Rôles de GABA et du glutamate

On a longtemps pensé que le rôle de GABA était d'inhiber les neurones dopaminergiques dans le striatum, par un mécanisme de rétrocontrôle striato-nigral ou striato-pallido-nigral (Scheel-Kruger *et al.*, 1980). Pourtant, des effets opposés ont été observés suite à l'administration de GABA, selon la dose utilisée ou le lieu d'injection. Par exemple, des agonistes GABA injectés dans la partie caudale de l'aire tegmentale ventrale sont à l'origine d'une augmentation de l'activité locomotrice stéréotypée, alors qu'on observe l'effet inverse lorsque ceux-ci sont injectés dans la partie rostrale. De même, l'administration de GABA dans la partie rostrale et la partie compacte du locus niger inhibe les neurones dopaminergiques, tandis que l'administration dans les parties caudale et réticulaire du locus niger augmente la synthèse de dopamine, sa libération dans le striatum ainsi que ces métabolites HVA et DOPAC. On voit ainsi toute la complexité de la régulation des voies dopaminergiques.

D'autre part, Karler *et al.* (1997) ont montré une interaction entre les systèmes GABAergique et dopaminergique à l'origine de l'inhibition par un agoniste de la dopamine, des stéréotypies induites par des stimulants (amphétamine ou cocaïne), via les récepteurs D2. Il semblerait que la libération corticale de dopamine, faisant suite à l'injection systémique de stimulants, active la libération de GABA dans le cortex, lui-même à l'origine de l'inhibition des voies efférentes glutamatergiques. Ainsi, il y a une inhibition par le cortex de l'action motrice de la dopamine dans le striatum, à l'origine d'une réduction des stéréotypies. Deux mécanismes sont envisagés : le premier émet l'hypothèse que la dopamine inhibe la voie glutamatergique cortico-striatale, ce qui diminue la libération de glutamate dans le striatum, à l'origine d'une diminution de la libération de dopamine dans le striatum. La proximité des synapses des neurones à glutamate et à dopamine laisse en effet supposer que la libération de GABA entraîne la libération de la dopamine dans le striatum. Une seconde hypothèse consiste à penser que la dopamine inhibe les neurones corticaux glutamatergiques qui se projettent vers les corps cellulaires des neurones dopaminergiques du mésencéphale, se projetant eux-mêmes dans le striatum. S'ensuit donc une inhibition de l'activité dopaminergique dans le striatum d'où une diminution des stéréotypies. Ainsi, il semblerait que les agonistes de la dopamine ainsi que ceux du glutamate soient nécessaires dans le striatum pour

induire des stéréotypies, et que les stéréotypies induites par la dopamine résultent d'une activation des voies glutamatergiques par la dopamine, et non l'inverse.

Tout ceci montre qu'il y a une réelle interaction entre les différents neurotransmetteurs du circuit cortico-striatal, afin de réguler finement ce système. Tous les mécanismes n'ont pas encore été élucidés, mais leur rôle est indéniable dans le développement des stéréotypies.

2.2.3. Rôle de la sérotonine

Curzon (1990) a montré que la stimulation pharmacologique des récepteurs post-synaptiques de la sérotonine chez des rongeurs conduit à des stéréotypies, mais les mécanismes ne sont pas bien connus. Une hypothèse serait que les stéréotypies spontanées sont dues à une hypoactivité des voies sérotonergiques. Schoenecker et Heller (2003) ont en effet observé une diminution des stéréotypies chez des femelles campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) avec un agoniste de la sérotonine, le citalopram.

Le stress environnemental semble avoir son importance dans l'implication de la sérotonine dans les stéréotypies. Schoenecker et Heller (2001) ont en effet montré que les stéréotypies induites par le stress dépendent plus de la fonction sérotonergique que dopaminergique.

Une autre hypothèse consiste à penser que la sérotonine affecte le développement des stéréotypies en modulant le système dopaminergique. Des études ont observé une corrélation entre ces deux systèmes, puisque des stéréotypies locomotrices induites par la dopamine peuvent être diminuées en agissant sur les récepteurs de la sérotonine (Elliott *et al.*, 1990), et que les stéréotypies locomotrices induites par des doses élevées d'amphétamine chez le rat s'avèrent dépendre de la libération de sérotonine (Lees *et al.*, 1979).

Des recherches supplémentaires sont nécessaires afin de préciser le rôle exact de la sérotonine dans les stéréotypies.

2.3. Rôle du stress dans les altérations du système nerveux à l'origine des stéréotypies

2.3.1. Captivité et altérations neurologiques

La restriction environnementale subie par les animaux captifs est à l'origine de perturbations durables du système nerveux central. Ainsi, il a été montré des altérations des systèmes dopaminergique et sérotonergique, avec une libération accrue de dopamine à l'origine de stéréotypies chez des animaux isolés peu après leur naissance (Latham et Mason, 2008). De même, Powell *et al.* (2003) ont montré que des animaux élevés dans l'isolement présentent une augmentation de la fonction dopaminergique présynaptique au niveau du nucleus accumbens, et des changements ont aussi été observés dans le métabolisme de la dopamine et des opiacés au niveau du striatum (Martin *et al.*, 1991). Lors de la puberté, il a été montré une augmentation du nombre de récepteurs dopaminergiques D1 et D2 dans le nucleus accumbens, ce qui rend ces voies plus sensibles (Trainor, 2011). Ainsi, tout stress social subit par l'animal lors de la puberté est à l'origine d'une activation accrue des voies dopaminergiques, à l'origine de stéréotypies. Ce phénomène est plus marqué chez les mâles, ce qui pourrait expliquer leur tendance à présenter plus de stéréotypies que les femelles.

Un autre élément intervenant dans la réponse neurologique à un stress est l'activation de CREB (*cyclic AMP response element binding protein*) qui est un facteur de transcription interagissant avec l'ADN par sa fixation aux éléments de réponses dits séquences CRE (*cAMP response element*). Cette activation est permise par la fixation de la dopamine, libérée en grande quantité, sur les récepteurs D1 (voir figure 7). L'activation de ces récepteurs est à l'origine d'une augmentation de l'excitabilité des neurones, ainsi dans la voie directe, cela augmente l'inhibition du complexe globus pallidus interne – locus niger partie réticulaire via les neurones à GABA, entraînant à terme une activation du cortex moteur et donc des stéréotypies, comme cela a été vu précédemment.

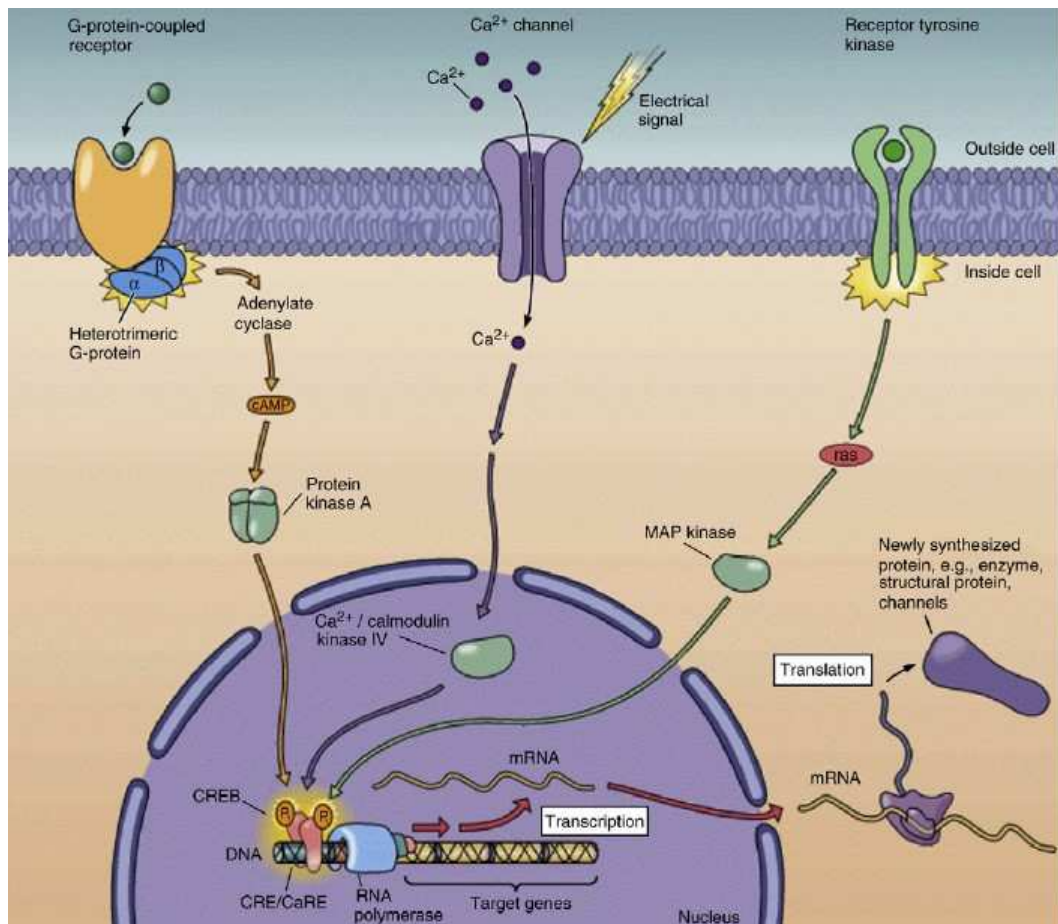


Figure 7 : voies d'activation de CREB. L'activation de récepteurs couplés à la protéine G (tels que les récepteurs D1 de la dopamine) entraîne la production d'AMP cyclique, conduisant à la phosphorylation de CREB. A noter que les récepteurs D2 de la dopamine (aussi couplés à la protéine G) inhibent cette phosphorylation via une diminution de la production d'AMPc. D'autres types de récepteurs comme les récepteurs tyrosine kinase ou des canaux calcium peuvent aussi activer CREB. D'après Trainor (2011).

Jones *et al.* (2011a) ont montré que le développement des fonctions striatales du cerveau est altéré chez les animaux nés en captivité, par rapport à ceux qui sont capturés dans la nature. Ceci est à l'origine de la persévération et des stéréotypies que développent les animaux nés en captivité, car leurs comportements sont moins flexibles, c'est-à-dire qu'ils s'adaptent moins bien à des changements de l'environnement et leur capacité à inhiber des comportements répétitifs inappropriés est limitée. Il semblerait donc qu'il y ait un lien entre les stéréotypies dues à un environnement restreint et les troubles cognitifs apparaissant chez ces animaux, avec possiblement un mécanisme commun (Langen *et al.* 2011), même si toutes les études n'observent pas de la persévération chez les animaux exprimant le plus de stéréotypies : Hemmings *et al.*, 2007 par exemple ont remarqué que ce lien était présent plutôt au niveau du striatum ventral et beaucoup moins dans le striatum

dorsal. La gravité des troubles varie en fonction de la durée et du type de restriction mais aussi en fonction de facteurs génétiques et individuels.

Ainsi, la captivité est à l'origine de perturbations neurologiques qui ont des conséquences durables sur le comportement des animaux, et qui sont à l'origine du développement des stéréotypies.

2.3.2. Dopamine et stress

La dopamine est l'un des neurotransmetteurs les plus impliqués dans la réponse d'un animal face à la captivité.

Comme cela a été développé précédemment (figure 5), le système dopaminergique mésocorticolimbique est constitué des projections des neurones à dopamine localisés dans l'aire tegmentale ventrale (ATV) au niveau du mésencéphale. Ces neurones envoient leurs projections dans trois régions cervicales : le cortex préfrontal (voie mésocorticale), l'hippocampe et le complexe amygdalien (formant le système mésolimbique), et le nucleus accumbens (donnant naissance au système méso-accumbens) (Cabib, 2006).

Des études réalisées sur des rongeurs ont montré qu'un stimulus aversif léger et de courte durée, tel qu'une caresse avec une main gantée, entraîne une augmentation de la libération de dopamine dans le complexe amygdalien (Inglis et Moghaddam, 1999), tandis que le même stimulus aversif mais plus intense entraîne une libération accrue de dopamine dans le cortex préfrontal. De plus longues expériences aversives entraînent aussi une libération de dopamine dans le nucleus accumbens (Puglisi-Allegra et Cabib, 1997). Ainsi, des stimuli de plus en plus forts entraînent une augmentation de la libération de dopamine dans les trois voies mésocorticolimbiques. Pourtant, des études ont montré que la libération de dopamine dans le nucleus accumbens est inhibée par la libération de dopamine dans le cortex préfrontal (Cabib *et al.*, 2002). Des lésions du système mésocortical qui réduisent ou inhibent la libération de dopamine suite au stress à cet endroit, favoriseront donc la réponse au niveau du méso-accumbens (King *et al.*, 1997). Cette potentielle inhibition par le cortex préfrontal joue un rôle prépondérant dans la réponse comportementale de l'animal face à un stress.

Lorsque l'animal ne peut agir face à un événement stressant (pas de possibilité de fuite ou de défense par exemple) ou lors d'une exposition prolongée à un stress, l'augmentation initiale de la libération de dopamine dans le nucleus accumbens décroît jusqu'à un niveau inférieur à la valeur de repos (Puglisi-Allegra *et al.*, 1991). Ceci se manifeste à l'échelle de l'animal par un échec dans sa tentative de faire face à une situation aversive. Ce mécanisme est dû à l'action inhibitrice de la libération de dopamine dans le cortex préfrontal. L'animal est comme « résigné » face à la situation aversive et cela peut avoir des conséquences générales sur l'organisme, avec une diminution des réactions face à tout stimulus, même non aversif, conduisant à la dépression de l'animal. A long terme, lorsque l'exposition au stress est chronique, l'activation initiale du système méso-accumbens est de moins en moins présente (Cabib, 2006). Cette adaptation est dépendante de la génétique et de l'environnement, car des souches différentes de souris l'exprimeront plus ou moins rapidement. Des facteurs aggravants comme l'isolement ou un environnement restreint raccourciront encore la phase durant laquelle l'animal tente de faire face à la situation.

Ainsi, le système dopaminergique mésocorticolimbique est impliqué à la fois dans la réponse à un stress aigu, mais aussi dans les adaptations neurologiques face à un stress prolongé. A l'intérieur de ce système, l'équilibre entre les transmissions dopaminergiques mésocorticale et du méso-accumbens joue un rôle prépondérant dans la réponse à un stress durable et incontrôlable. Plus l'animal pourra faire face à une situation aversive, moins l'inhibition par le cortex préfrontal sera importante. C'est l'environnement qui sera à l'origine de ce phénomène : s'il apporte suffisamment de stimuli à l'animal, le système méso-accumbens sera favorisé et l'animal pourra faire face à une situation aversive. Cela dépend aussi de facteurs génétiques et du degré de danger de la situation (l'animal ne pourra en effet pas faire face à une situation le mettant en péril quoiqu'il face).

Partie 3 : Prévention et traitement des stéréotypies

I. Préambule

Avant d'envisager de traiter les stéréotypies, il convient tout d'abord de les caractériser précisément, à savoir où, quand et comment elles s'expriment. En effet, la forme, la durée et le lieu indiquent souvent les motivations qui conduisent au comportement de stéréotypie, tandis que la fréquence, la variabilité et le degré d'expression donnent des informations sur son stade de développement (Vickery et Mason, 2004).

Les paragraphes qui suivent établissent les grands axes à travers lesquels il est possible de prévenir ou traiter les stéréotypies. Tout ne pourra bien sûr pas être appliqué à une seule stéréotypie : il est important d'en établir préalablement la cause exacte afin de la traiter efficacement. Plusieurs méthodes peuvent néanmoins être combinées, notamment dans la prévention des stéréotypies.

Après une brève description des possibilités génétiques et comportementales, on s'intéressera aux enrichissements, très utilisés en parc zoologiques, pour terminer sur les possibilités médicales de traitement des stéréotypies.

II. Sélection génétique

La sélection génétique est surtout utilisée en élevage, afin de réduire la prévalence des stéréotypies dans une population donnée. Cette pratique est très peu utilisée dans les zoos mais elle reste néanmoins possible, et consiste à ne pas remplacer ou faire se reproduire un animal qui stéréotype de manière marquée (Ironmonger, 1992). Le fait d'élever des animaux qui ne sont pas frustrés par la vie en captivité ou qui sont moins sensibles au stress permettrait donc d'éviter les comportements de stéréotypies et d'en réduire l'incidence au fur et à mesure des générations.

Cependant, cette méthode pose le problème des programmes de conservation des espèces mis en place dans les zoos (Mason *et al.*, 2007) : si ces animaux doivent être replacés dans leur milieu naturel, on ne peut pas l'appliquer car on ne peut pas modifier le génotype d'une espèce vouée à rester à l'état sauvage . De plus, le fait de

sélectionner des individus qui ne stéréotypent pas, plutôt que d'essayer de traiter la cause de ces stéréotypies, ne permet pas d'améliorer le bien-être de ces animaux.

III. Approche comportementale

Comme évoqué dans la partie précédente, Mc Bride et Hemmings (2009) ont montré que tout ce qui permet une activation du système dopaminergique mésolimbique conduit à un état de motivation élevée. Ainsi, le but du traitement et de la prévention des stéréotypies est d'empêcher cette activation du système mésolimbique. Ceci est possible grâce à un changement de l'organisation de la journée dans les parcs zoologiques : par exemple, un changement dans le mode de distribution des repas de telle façon à ce que les animaux ne s'attendent pas à l'arrivée de nourriture et ne perçoivent pas les signaux annonciateurs des repas ou les bruits associés à la préparation, qui agissent comme des stimuli provoquant les stéréotypies.

D'autre part, plus que l'évitement d'un comportement indésirable, la prévention de ce comportement par des moyens physiques peut être envisagée. Ainsi, on peut mettre en place des objets pour bloquer la trajectoire d'un ours qui arpent sa cage (Hennessy, 1996), de même que Tarou *et al.* (2003) ont essayé l'emploi d'un spray répulsif pour empêcher des girafes de lécher les murs, ou encore tenter une punition verbale lorsque l'animal est pris sur le fait (Mason *et al.*, 2007). Cependant, ces méthodes aversives souvent mises en place dans les zoos manquent d'efficacité. Bien souvent cela n'empêche pas les animaux de stéréotyper, ils trouvent un autre endroit ou s'adaptent à l'obstacle imposé, sans compter que les changements opérés peuvent accroître le stress de l'animal et augmenter encore les stéréotypies (Bloomsmith *et al.*, 2007).

Enfin, il est possible d'utiliser le renforcement positif, défini comme le fait de récompenser un comportement désirable, afin de réduire les stéréotypies : une étude de Bourgeois et Brent (2005) a utilisé le conditionnement opérant sur un groupe de sept babouins mâles présentant un fort taux de stéréotypies, avec deux sessions de 8 à 10 minutes par jour durant lesquelles les babouins étaient entraînés à tolérer le contact avec l'humain grâce au renforcement positif. Les stéréotypies étaient ignorées et les comportements auto-agressifs faisaient l'objet d'un arrêt temporaire de la session. Certains des comportements appris étaient incompatibles avec

l'expression des stéréotypies, ainsi certaines positions rendant les stéréotypies impossibles étaient renforcées. Ces sessions de conditionnement opérant ont permis de réduire de manière significative les stéréotypies et autres comportements indésirables exprimés par les babouins, l'efficacité s'étendant même hors des sessions.

Mills et Luescher (2006) ont listé les possibilités de thérapie pour résoudre un problème comportemental, avec leurs avantages et inconvénients respectifs :

- Empêcher l'expression du comportement : cela permet de réduire le tort causé par le comportement mais cela ne résout pas la cause sous-jacente. Par ailleurs, cela peut limiter les capacités de l'animal à s'adapter à son environnement.
- Supprimer la cause à l'origine du comportement : cela permet de résoudre les problèmes de bien-être associés à la cause et à l'expression du comportement, mais au risque de réduire le bien-être des autres animaux affectés par ce changement.
- Changer la perception des stimuli : cela résout les problèmes de bien-être associés à l'expression du comportement et permet d'empêcher la perception d'un environnement pauvre, mais les changements peuvent opérer au-delà du but recherché et ainsi interférer avec des comportements normaux.
- Rediriger le comportement sur un autre support : cela peut améliorer le bien-être des autres animaux mais n'améliorera pas celui de l'animal présentant le problème.
- Encourager d'autres comportements qui empêcheront l'expression du comportement indésirable : cela résout les problèmes de bien-être associés à l'expression du comportement et peut réduire l'impact des menaces présentes dans l'environnement, mais ces comportements alternatifs ne font que pallier au bien-être insuffisant qui subsiste chez l'animal.

Cependant, le fait d'empêcher les stéréotypies peut avoir des conséquences néfastes, notamment en ce qui concerne les stéréotypies orales qui, comme on l'a vu dans une partie précédente, semblent avoir un effet apaisant pour les animaux. Cet

effet disparaissant avec la réduction des stéréotypies, c'est le bien-être de l'animal qui s'en trouve diminué. Par exemple, toutes sortes de techniques sont tentées pour supprimer les stéréotypies orales chez le cheval (Ödberg, 2006) : des sangles ou des colliers électriques autour du cou, des muselières, des répulsifs ou autre matériel aversif voire même des techniques chirurgicales. Cependant, la mise en place de ces éléments est source de stress, de douleur et cela peut déclencher d'autres stéréotypies. De plus, les stéréotypies orales ayant un effet potentiellement bénéfique sur le pH gastrique, le fait d'empêcher ce comportement rendra impossibles les effets bénéfiques de celui-ci. Cela montre qu'il est essentiel de traiter la cause des stéréotypies, lorsque celle-ci a été déterminée, plutôt que d'essayer de les éviter, car il est inutile d'éliminer les stéréotypies sans tenir compte du bien-être de l'animal.

IV. Enrichissements :

1. Qu'est-ce que l'enrichissement environnemental ?

D'après Swaisgood et Shepherdson, 2006.

L'enrichissement environnemental regroupe les actions mises en œuvre afin d'augmenter le bien-être physique et psychologique des animaux captifs, en identifiant et en apportant des stimuli environnementaux clés (Shepherdson, 1998). Ce concept a été mis en place au début du siècle dernier en s'appuyant sur le fait que les animaux en captivité devraient avoir les mêmes opportunités d'activités que dans la nature. Le mot est employé trop souvent pour caractériser les changements observés plus que l'amélioration que cela apporte, alors que selon Newberry (1995) le fait d'employer le mot « enrichissement » doit impliquer une amélioration.

Les enrichissements cherchent à résoudre la cause des stéréotypies, en réduisant la frustration associée à la captivité, en diminuant le niveau de stress et en favorisant les comportements désirables, ce qui améliore le bien-être des animaux (Mason *et al.*, 2007). Ils ont pour double but de prévenir et de traiter les stéréotypies et autres comportements anormaux observables en captivité. Pourtant, en pratique, les enrichissements ne sont souvent utilisés que lorsque des animaux souffrent de troubles du comportement.

Les types d'enrichissements sont divers et variés. Ils vont des objets mis en place pour favoriser la manipulation ou le jeu, à l'enrichissement social avec des contacts humains, en passant par des stimulations sensorielles ou une simple modification des enclos.

L'enrichissement environnemental en parc animalier constitue donc un ensemble de techniques innovantes et imaginatives, qui ne cessent d'évoluer.

2. Mise en place d'un enrichissement environnemental

La mise en place d'enrichissements se fait de plus en plus rigoureusement, avec une réelle réflexion. Une démarche sous l'acronyme SPIDER a été proposée afin de faciliter l'élaboration d'un enrichissement en parc zoologique (Barber et Shepherdson, 2006). L'adaptation en français est décrite ci-dessous.

(S) *Savoir le but recherché* : on identifie les comportements importants pour le bien-être physique et psychologique de l'animal. Cela relève d'observations et d'études de données sur l'espèce en question. Ici, le but est de réduire les stéréotypes, mais cela pourrait être de favoriser l'expression de comportements naturels ou d'accroître les capacités cognitives de l'animal.

(P) *Planifier* : on envisage l'impact que l'enrichissement aura sur le bien-être de l'animal, mais aussi son innocuité, son coût, l'espace disponible et la réaction des visiteurs. Il y a un certain nombre de contraintes à respecter, notamment spatiales, pratiques (utiliser des matériaux faciles à entretenir et nettoyer) et éthiques (utilisation de proies vivantes), tout en respectant le bien-être de l'animal. Cela implique une prise en compte de toutes les personnes qui interviennent auprès de l'animal dans le parc zoologique : les soigneurs, les agents de maintenance, les vétérinaires et les nutritionnistes.

(I) *Imaginer la mise en place de l'enrichissement* : quand et où placer l'enrichissement, combien de temps, pour quels animaux sont autant de questions à se poser. Il faut en effet choisir judicieusement le ou les animaux qui bénéficieront de l'enrichissement. On se base souvent sur les animaux qui expriment les stéréotypes les plus flagrantes ou sur ceux pour lesquels l'opinion publique est la plus sensible, alors que ce ne sont pas forcément les cas les plus préoccupants (Mason *et al.*,

2007). Il faut essayer de tenir compte le plus objectivement possible du bien-être réel des animaux du zoo et observer tous les signes de détresses, c'est-à-dire les stéréotypies mais aussi les autres comportements anormaux, même s'ils sont moins visibles.

(D) *Documenter* : il s'agit d'observer si l'animal a utilisé l'enrichissement, de noter la part d'utilisation de l'enrichissement par rapport au reste des activités de la journée, les effets physiologiques et comportementaux que cela a eu sur l'animal. Cela permet aussi d'obtenir des données pour les recherches futures.

(E) *Evaluer* : on évalue l'efficacité de l'enrichissement, par rapport au but envisagé au départ.

(R) *Réajuster* : on effectue les modifications permettant d'améliorer ou d'atteindre l'efficacité souhaitée. La créativité, une bonne connaissance des espèces et une bonne compréhension du but recherché sont ainsi nécessaires.

3. Quels enrichissements pour réduire les stéréotypies

D'après Swaisgood et Shepherdson, 2006.

En considérant les causes principales de stéréotypies développées précédemment que sont : la frustration de ne pas pouvoir exprimer certains comportements (persistance de la phase appétitive du comportement), le manque de possibilités d'expression de comportements (les animaux s'ennuient dans leurs enclos), le manque de stimulations sensorielles, ainsi que le stress, il est possible de mettre en place plusieurs axes concernant les enrichissements en captivité, qui sont développés ci-dessous.

3.1. Imitation des conditions naturelles

L'aménagement de l'enclos peut se faire dans le but d'imiter les conditions naturelles de vie d'une espèce, en favorisant l'expression de comportements naturels ou en reproduisant certains facteurs environnementaux ayant leur importance dans la nature, par exemple des tanières, des postes d'alimentation ou encore de l'espace.

On peut par exemple distribuer la nourriture de telle manière à respecter le comportement naturel de l'espèce. En effet, les animaux en captivité bénéficient d'une moins grande diversité de possibilités de nourriture que dans leur milieu naturel (Newberry, 1995). Une source potentielle d'enrichissement serait donc de leur fournir une plus large gamme d'aliments, notamment pour les espèces omnivores. Ceci permettrait aussi de mieux répondre à leurs besoins nutritionnels physiologiques. On peut de la même manière distribuer, plutôt que de la nourriture prédécoupée, des carcasses ou des fruits entiers voire des proies vivantes, selon le régime alimentaire de l'animal, ce qui augmente le temps de manipulation et de consommation de l'aliment, ou encore dissimuler les aliments pour encourager la recherche de nourriture, comportement très exprimé dans le milieu naturel. Un changement de la ration peut aussi réduire les stéréotypies orales, par exemple une alimentation plus riche en fibres a permis de réduire les mouvements de langue chez des girafes (Baxter et Plowman, 2001).

De plus, on peut favoriser le comportement exploratoire qui très présent chez les carnivores notamment. Shepherdson *et al.* (1993) ont en effet montré que le fait de dissimuler de la nourriture à différents endroits de l'enclos de chats léopards (*Prionailurus bengalensis*) permet d'augmenter leur comportement exploratoire et de réduire la durée des stéréotypies locomotrices. D'autres études menées chez le fennec (*Fennecus zerda*) ont montré une réduction significative des stéréotypies locomotrices lorsque la taille de l'enclos est augmentée (Carlstead, 1991). Cependant, cela ne suffit pas forcément, certaines espèces expriment plus de stéréotypies dans des espaces plus grands car il y a plus de place pour les mouvements. C'est ce qu'a observé Hansen (1998) chez des visons.

Le fait d'encourager le comportement naturel est controversé (Newberry, 1995) car cela est en particulier employé pour les espèces destinées à être réintroduites dans la nature : ainsi il ne faut pas perdre les caractéristiques comportementales d'une espèce (chasse, prédation par exemple) afin que celle-ci puisse vivre de la même manière dans son environnement naturel. Seulement la vie en captivité implique nécessairement des modifications par rapport au milieu naturel, notamment avec la proximité humaine et la maintenance des locaux (nettoyage, travaux). Ainsi, leur comportement naturel risque d'être altéré s'ils restent trop longtemps en captivité. Il serait donc préférable de privilégier une réintroduction rapide, plutôt que de mettre

en place des enrichissements à long terme. D'autre part, en ce qui concerne les animaux non réintroduits dans la nature, le but est plutôt de favoriser leur adaptation à la vie en captivité, ainsi on ne mettra pas en place tous les éléments de leur milieu naturel, et ce type d'enrichissement sera donc limité.

Le but de l'imitation des conditions naturelles est donc plutôt de mettre en place tous les éléments nécessaires au bien-être de l'animal, sans pour autant conserver toutes les caractéristiques de leur milieu naturel (ce qui, en outre, ne serait pas possible dans un parc zoologique puisqu'il y a des limites spatiales). Ceci se fait grâce à une bonne connaissance des espèces et de leur mode de vie, et permettra donc plus une prévention qu'un traitement des stéréotypies. Enfin, cet enrichissement permet de satisfaire le public, qui verra ainsi l'animal exprimer des comportements naturels, plutôt qu'un animal qui se cache, qui n'a aucune activité ou même qui montre des comportements anormaux ou indésirables.

3.2. Accroître la complexité de l'environnement

Puisque la restriction environnementale est à l'origine de stéréotypies, alors le fait d'augmenter la complexité de l'environnement devrait permettre de prévenir ou réduire ce comportement. Même de petits changements peuvent en effet avoir des conséquences positives sur le comportement des animaux : Fraser (1975) a montré que l'ajout de litière en paille chez des truies allaitantes permet de diminuer efficacement les stéréotypies orales. A travers d'autres expériences sur ce type d'enrichissement menées cette fois chez les rongeurs, Lewis *et al.* (2006) ont montré une réduction des stéréotypies chez plus de 70% de souris sylvestre lorsqu'elles sont placées dans des cages dans lesquelles ont été ajoutés divers objets (roue, abri, jouets en plastique, grilles à escalader).

Dans les parcs zoologiques, on peut donc apporter des éléments supplémentaires aux enclos, qui ne mimeront pas forcément les comportements naturels mais permettront d'augmenter les possibilités d'expression de comportements. Ainsi, selon les espèces et leurs besoins, on peut accroître la complexité de l'environnement en ajoutant des substrats tels que de la litière, de la terre, de la paille, des arbres ou toute autre végétation (Swaisgood et Shepherdson, 2005). Ces substrats favorisent

la recherche de nourriture et l'exploration, avec possibilité de dissimuler de la nourriture, des odeurs, des insectes ou autres.

On peut aussi ajouter un étage ou des cloisons verticales afin de diviser l'espace en différentes aires fonctionnelles (Fraser *et al.*, 1986). Les barrières et les aménagements du paysage apportent de l'intimité, renforcent le comportement territorial, apportent des lieux d'isolement et favorisent ainsi les interactions sociales. Les structures en hauteur permettent une meilleure utilisation de l'espace et apportent de l'ombre, ainsi que la possibilité de se cacher des congénères, du public ou des soigneurs (Swaisgood et Shepherdson, 2005).

Les jouets et les objets nouveaux encouragent l'exploration et le comportement de jeu. On utilise le terme « jouets » pour décrire une large gamme d'objets tels que des tuyaux en caoutchouc, des chaînes, des cordes, des pneus, des barres métalliques, des objets en plastique et bien d'autres encore, qui sont apportés à l'enclos de manière permanente ou intermittente et dont on observe les effets sur les animaux captifs (Newberry, 1995). Ce terme implique aussi que c'est le jeu qui motivera l'utilisation de ces objets. En réalité, la réponse comportementale des animaux dépendra du type d'objet et de la façon dont il peut être utilisé.

Les résultats obtenus avec ce type d'enrichissement sont très variables. Il faut savoir dans quel but on place cet enrichissement et quel effet est attendu, sinon on s'expose à un risque d'interprétation erronée. Par exemple, un objet destructible et comestible sera plus pertinent pour encourager le comportement de recherche de nourriture qu'un objet indestructible et non comestible. De même, la mise en place d'aires d'alimentation et d'isolement appropriées permettra de limiter les agressions au sein d'un groupe d'animaux captifs, de manière plus efficace que des jeux visant à les distraire de la bagarre. Le nombre et la répartition des jouets doivent aussi être réfléchis : un nombre limité de jouets ou un accès limité à ceux-ci provoquera de la compétition au sein d'un groupe et empêchera les dominés de tirer profit de ces objets. Ce n'est d'ailleurs pas parce qu'un animal utilise l'objet que cela aura forcément un effet positif sur son comportement. Bayne *et al.* (1992b) ont en effet remarqué qu'un singe qui présentait du pica de manière marquée a reporté ce comportement sur les objets placés dans sa cage. Les jouets sont donc à utiliser

avec parcimonie, et de manière judicieuse, sinon ils ne constituent pas un enrichissement recevable.

3.3. Apporter des stimulations sensorielles :

D'après Wells (2009). L'utilisation de stimulations sensorielles comme enrichissement environnemental est récente et on a peu de recul encore sur l'efficacité de ces méthodes. Les parties suivantes décrivent ce qu'il est possible d'envisager en parc zoologique ainsi que les précautions à prendre lors de la mise en place de chacun de ces enrichissements.

3.3.1. Stimulations auditives

L'influence bénéfique de la musique sur les humains a motivé l'utilisation d'enrichissements sonores chez les animaux. C'est pourquoi il est envisageable de mettre des sons provenant du milieu naturel des animaux, comme des sons de congénères par exemple. Markovitz *et al.* (1995) ont observé une réduction des stéréotypies chez une femelle léopard suite à la mise en place de sons évoquant des proies (bruits d'oiseaux). Cependant, les résultats obtenus avec ce type d'enrichissement sont très variables, certains animaux manifestent de la peur face aux sons présents et de plus les sons sont souvent associés à d'autres types d'enrichissement environnemental, ainsi il est difficile de juger de leur impact réel sur le comportement des animaux.

D'autres sons, ne provenant pas du milieu naturel et donc inconnus des animaux, peuvent être utilisés. C'est ainsi qu'une étude de Wells et Irwin (2008) a montré que de la musique classique pouvait réduire les stéréotypies chez des éléphants d'Asie (*Elephas maximus*). De même, la présence de radios dans les laboratoires permet de fournir un enrichissement assez varié, mélangeant différents styles de musique et des voix humaines.

Enfin, outre le fait d'apporter de nouveaux sons à l'environnement, il serait utile de limiter les bruits présents qui peuvent être à l'origine de stress et de peur chez les animaux. Cela peut être particulièrement difficile à réaliser, en particulier pour les visiteurs, à qui il serait peu envisageable d'imposer le silence durant la visite du zoo.

3.3.2. Stimulations olfactives

L'olfaction est un sens très utilisé chez les animaux, qui utilisent les odeurs pour communiquer avec leurs congénères ou d'autres espèces, localiser une proie, attirer un partenaire sexuel ou encore trouver de la nourriture. Or l'utilisation de désinfectants pour nettoyer les enclos peut altérer ces signaux, perturbant ainsi les repères des animaux. Clark et King (2008) proposent de ce fait de nettoyer par demi-enclos en alternance, afin de ne pas éliminer toutes les odeurs à la fois.

On peut apporter des odeurs spécifiques du milieu naturel comme celles d'une proie ou de congénères (fourrure, urine, matières fécales). Par exemple, une plus grande diversité de comportements exprimés (augmentation de l'activité et des comportements sociaux) a été observée chez des lions exposés à l'odeur de leurs proies (Schuett et Frase, 2001). On peut aussi placer des odeurs de la même espèce lorsque les stéréotypies sont dues à la recherche de partenaire lors de la saison de reproduction. Carlstead and Seidensticker (1991) ont en effet observé une réduction des stéréotypies locomotrices chez un ours noir américain (*Ursus americanus*) en plaçant des odeurs des deux sexes dans l'enclos. Cela favorise par la même occasion le comportement exploratoire.

D'autre part, des études récentes ont montré que l'utilisation d'huiles essentielles et autres odeurs dérivant de plantes pouvait améliorer le bien-être des animaux captifs. Comme chez l'humain, ces odeurs permettraient de diminuer le stress et favoriser la relaxation. Ainsi, la diffusion d'odeur de lavande a permis de réduire les activités locomotrices chez des rongeurs de laboratoire (Buchbauer *et al.*, 1991). Cependant, il faut être vigilant sur la nature des essences utilisées puisque certaines ont des propriétés stimulantes qui pourraient accroître les stéréotypies (romarin, menthe poivrée) alors que d'autres sont toxiques pour les animaux.

Enfin, l'utilisation de phéromones de synthèse a prouvé son efficacité dans certains troubles comportementaux chez les carnivores domestiques, notamment dans la gestion des troubles anxieux, mais aussi en élevage porcin avec l'utilisation de phéromones sexuelles ou maternelles, et même chez les équidés (analogue de phéromone maternelle). Un essai réalisé en parc zoologique (Spielman et Waran, 2001) avec un analogue synthétique de phéromone faciale de chat (Feliway®) a

montré une augmentation de la diversité des comportements exprimés par des tigres, même si cela n'a pas eu d'effet sur les lions.

3.3.3. Stimulations visuelles

Des changements positifs dans le comportement de nombreuses espèces ont été observés suite à la mise en place d'enrichissements visuels tels que des images ou des vidéos. Meunier *et al.* (1989) ont ainsi observé une réduction de plus de la moitié du temps passé à stéréotyper suite à la diffusion de cassettes vidéos à des macaques rhesus (*Macaca mulatta*). La diffusion d'images ayant une signification biologique (congénères, proies, humains) pour les animaux ne montre pas particulièrement une plus grande efficacité que les images inconnues (d'autres espèces jamais vues par exemple). Le plus attrayant pour les animaux, plus que les images elles-mêmes, semble en effet être la grande variété d'images qui défilent, ce qui capte leur attention : le stimulus visuel est constamment renouvelé et c'est cela qui enrichit réellement le milieu. Il faut cependant être vigilant avec ce type d'enrichissement, qui pourrait provoquer de la frustration si les images diffusées correspondent aux proies des animaux captifs alors que ceux-ci ne peuvent pas les attraper.

Une autre possibilité d'enrichissement visuel est de placer des miroirs dans la cage, afin d'encourager la reconnaissance et la conscience du "soi". McAfee *et al.* (2002) ont ainsi observé une réduction des stéréotypies chez des chevaux grâce à l'emploi de miroirs. Cependant, toutes les espèces ne tolèrent pas forcément cette nouveauté, comme en témoigne l'effet aversif provoqué par la présence de miroirs dans les cages de souris de laboratoire, qui mangeaient moins et montraient une préférence pour les cages sans miroir lorsqu'elles avaient la possibilité de choisir l'une ou l'autre des situations (Sherwin, 2004).

Enfin, il faut tenir compte de la manière dont les animaux perçoivent les couleurs afin de ne pas provoquer de réactions indésirables lors de la mise en place de ce type d'enrichissement. La couleur rouge est à éviter tandis que les couleurs bleue et verte sont préférées par les animaux. Fritz *et al.* (1995) ont par exemple observé une réduction de stéréotypies locomotrices d'origine anxieuse chez des chimpanzés lorsque l'enclos était éclairé avec de la lumière de couleur verte. De plus, la vision

n'est pas similaire chez toutes les espèces, ainsi la même stimulation visuelle sera très efficace chez des animaux percevant leur environnement de la même façon que les humains, contrairement aux carnivores pour qui celle-ci sera aversive. Cette différence est donc à prendre en compte lors de la mise en place d'un enrichissement visuel.

3.4. Enrichissement cognitif

On appelle cognition animale la manière dont les données sensorielles sont acquises, traitées, stockées et dont elles agissent sur l'animal (Shettleworth, 2010). L'environnement captif apporte peu de nouveauté et de changement, ainsi les capacités cognitives d'un animal ne sont pas sollicitées ou alors de manière inappropriée (Clark, 2011). Il est donc possible de mettre en place un enrichissement permettant de stimuler ces capacités, à condition bien sûr que l'enrichissement soit en adéquation avec le niveau cognitif de l'animal. En effet, de grandes capacités cognitives dans un environnement peu stimulant conduisent à l'ennui, tandis que de faibles capacités dans un environnement peu stimulant mènent à l'apathie, et que de faibles capacités dans un environnement apportant des stimulations supérieures aux capacités de l'animal entraînent de l'anxiété. L'enrichissement cognitif a pour but de solliciter les capacités cognitives d'un animal, en apportant la possibilité de résoudre des problèmes et de contrôler certains aspects de son environnement, tout en mesurant l'impact sur le bien-être de l'animal (Meehan et Mench, 2007).

L'enrichissement cognitif est beaucoup utilisé chez les animaux de laboratoire, faisant partie des programmes de recherche sur la mémoire ou l'apprentissage par exemple. Il tend à se développer dans les zoos, avec l'utilisation d'appareils mécaniques, de labyrinthes à élucider pour obtenir de la nourriture, ou d'interactions avec les visiteurs via l'outil informatique (Swaisgood et Shepherdson, 2005). Un exemple de stimulation à la fois visuelle et cognitive est l'«enrichissement informatisé» : il s'agit d'une stimulation sous forme de jeux informatiques, utilisée en particulier chez les primates non humains. Platt et Novak (1997) ont ainsi proposé à des macaques rhesus (*Macaca mulatta*) un jeu vidéo comprenant une manette activant un curseur sur un écran de manière à recevoir une récompense alimentaire. Ceci a eu des conséquences favorables sur leur comportement, avec en particulier

une meilleure efficacité dans la diminution des indicateurs de stress par rapport à d'autres enrichissements tels que les jouets ou la vie avec des congénères (Clark, 2011). Il faut cependant être vigilant car que ce type d'enrichissement est susceptible de provoquer de la compétition pour l'accès au jeu dans le groupe.

Les capacités cognitives sont différentes d'un individu à un autre, ainsi il faudra prendre en compte cette variabilité interindividuelle lors de la mise en place d'un enrichissement cognitif. Yamanashi et Matsuzawa (2010) ont par exemple remarqué que certains chimpanzés présentent une plus grande quantité d'auto-mutilations lorsqu'ils se trompent dans une tâche ou quand celle-ci devient trop difficile. Une évaluation régulière des réponses des animaux à l'enrichissement cognitif doit donc être mise en œuvre afin de vérifier l'adéquation entre les capacités cognitives et la difficulté des tâches proposées et s'assurer ainsi de l'amélioration réelle apportée par ce type d'enrichissement.

3.5. Enrichissement social

L'enrichissement social fait référence à l'exposition à des congénères ou à des humains (Clark, 2011). La possibilité pour un animal d'interagir avec d'autres individus de son espèce favorise son bien-être et peut donc constituer un enrichissement, à condition que cela ne soit pas source de conflit ou de compétition entre les différents individus du groupe. Il faudra donc prendre soin de tenir compte des caractéristiques d'une espèce avant de proposer ce type d'enrichissement. Ahola *et al.* (2006) ont montré que des chiens viverrins (*Nyctereutes procyonoides*) présentent moins de stéréotypies locomotrices lorsqu'ils vivent par groupe de six que lorsqu'ils sont par deux. L'enrichissement social peut donc être intéressant dans la réduction des stéréotypies en parc animalier où les groupes sociaux ne sont pas forcément respectés.

De plus, le contact humain à travers le jeu interactif ou l'entraînement peut avoir des effets bénéfiques sur le comportement des animaux. Ainsi, Pomerantz et Terkel (2009) ont montré une réduction des comportements anormaux liés au stress dans un groupe de chimpanzés en utilisant le renforcement positif. Le terme relation homme-animal implique des interactions répétées entre les mêmes individus humains et animaux ce qui permet à chacun d'entre eux, à long terme, d'être capable

d'anticiper le comportement de l'autre (Hinde, 1976). Une relation homme-animal positive peut donc être utilisée comme enrichissement dans un milieu captif. Outre la relation qu'ont les animaux avec les soigneurs dans les parcs zoologiques, la présence des visiteurs peut être intéressante comme forme d'enrichissement social. Même si cela constitue un facteur de stress pour bon nombre d'animaux, Cook et Hosey (1995) ont montré que des chimpanzés se dirigeaient volontairement vers les visiteurs et interagissaient de manière non agressive avec eux. Cependant, avant de mettre en place ce type d'enrichissement, il faut s'assurer de la tolérance des animaux au contact humain (Claxton, 2011). Certains se laisseront approcher voire manipuler facilement, ne seront pas perturbés par la présence de visiteurs, c'est donc sur ces individus qu'on mettra en place prioritairement cet enrichissement social et que le bénéfice du contact avec l'humain sera le plus grand.

3.6. Réduction du stress

Afin de prévenir le développement de stéréotypies, il serait judicieux d'éviter toute source de stress pouvant être à l'origine de modifications neurophysiologiques indispensables au développement de celles-ci. Ceci passe par le fait d'éviter tout stress au moment du sevrage, moment clé dans le développement du système nerveux central ainsi que de favoriser des conditions de captivité non stressantes pour les animaux : par exemple éviter toute manipulation brusque, tout bruit ou tout élément susceptible de perturber l'animal, tenir compte des groupes sociaux d'une espèce notamment ceux qui vivent en groupes familiaux particuliers. Le fait d'éviter le stress, associé à une bonne connaissance des conditions de vie de l'espèce constitueront donc un moyen efficace pour prévenir bon nombre de stéréotypies.

On pourrait se demander aussi s'il est préférable pour un animal de naître en captivité plutôt que de commencer sa vie en liberté et être capturé ensuite. Jones *et al.* (2011a) ont montré que les animaux nés en captivité présentaient plus de stéréotypies que ceux nés dans la nature puis placés en captivité. Mais cela est à interpréter avec précaution, car les animaux nés dans la nature sont inhibés par la peur lorsqu'ils arrivent en captivité et restent prostrés et inactifs. Donc le peu de stéréotypies exprimées ne signifie pas que ces animaux sont dans un état de bien-être. De plus, les stéréotypies présentées par les animaux nés en liberté sont moins

variées que celles des animaux nés en captivité, mais plus marquées et surtout plus « figées ». Cela est un signe de souffrance accrue de ces animaux en réponse à la captivité par rapport à ceux qui ne connaissent que ce mode vie. Ceci montre néanmoins que les animaux nés dans un environnement naturel ont moins de risque de développer des stéréotypies lorsqu'ils sont placés en captivité à l'âge adulte. Jones *et al.* (2011a) ont confirmé cette hypothèse en montrant que les animaux capturés dans la nature dès leur naissance présentent plus de stéréotypies que ceux capturés à l'âge adulte, ce qui suggère qu'une période précoce et prolongée durant laquelle l'animal se trouve dans un environnement complexe est nécessaire pour prévenir le développement de stéréotypies. Il semblerait que le moment d'exposition soit plus important que la durée d'exposition à un enrichissement (Lewis *et al.*, 2006). En effet, une durée d'exposition de 30 jours immédiatement après le sevrage à un environnement complexe est aussi efficace que 60 jours dans les mêmes conditions dans la prévention des stéréotypies chez des souris de laboratoire. Mais des études supplémentaires seraient nécessaires afin d'évaluer précisément l'âge ou la durée d'exposition optimaux dans la prévention des stéréotypies.

Si on identifie des facteurs de stress à l'origine des stéréotypies développées par les animaux vivant en captivité, on peut mettre en place des enrichissements qui permettront à l'animal de réduire ce stress ou au moins de s'éloigner d'une situation stressante. Ainsi, la mise en place d'abris a permis à des chats léopards (*Prionailurus bengalensis*) de se cacher et de réduire les stéréotypies associées à la présence de leurs prédateurs dans les enclos voisins (Carlstead *et al.*, 1993). La meilleure solution est aussi, lorsque cela est possible, de supprimer la source de stress. Ainsi, Kolter et Zander (1995) ont montré que la stéréotypie d'une ourse polaire a totalement disparu lorsque les deux femelles avec qui elle vivait ont été changées d'enclos.

4. Efficacité et conséquences des enrichissements

4.1. Etat actuel des bénéfices de l'enrichissement

Swaigood et Shepherdson (2006) ont réalisé une synthèse de nombreuses études menées sur des enrichissements mis en place en parcs zoologiques, toutes espèces

et tous enrichissements confondus, afin de faire un point sur ce qui est fait actuellement et ce qui apporte le plus en matière d'enrichissement.

Les enrichissements très souvent utilisés sont les changements de l'environnement avec un apport de végétation ou de supports tels que des rochers ainsi que l'addition de divers objets à manipuler. A cela s'ajoutent les enrichissements alimentaires qui constituent une grande partie de ce qui est mis en œuvre dans les zoos. Trop d'études sont encore réalisées en mettant en place plusieurs types d'enrichissements simultanément afin de prendre en charge des cas de stéréotypies marquées et difficiles à résoudre. Seuls quelques points seront au contraire corrigés si seulement quelques animaux sont concernés et/ou que les stéréotypies ne sont pas observées sur une grande partie du temps de la journée. Malgré l'efficacité avérée des enrichissements multiples, on ne peut pas connaître précisément le type d'enrichissement qui a été le plus bénéfique et le plus approprié dans ce cas.

Les enrichissements semblent être une méthode efficace de réduction des stéréotypies. En effet, l'analyse de Swaisgood et Shepherdson (2006) a révélé que parmi les primates, les carnivores et autres espèces, une réduction de 50 à 60% de l'expression des stéréotypies est observée après la mise en place d'enrichissements. Cependant, les stéréotypies ne sont jamais complètement supprimées. En effet, une suppression totale n'a été observée que dans de rares cas seulement ce qui suggère que certaines stéréotypies sont plus difficiles à traiter que d'autres, notamment celles qui sont dues à un dysfonctionnement neurologique ou qui sont exprimées depuis longtemps. Des facteurs individuels peuvent aussi intervenir.

Un premier problème soulevé est le fait que ces effets bénéfiques peuvent ne l'être qu'à court terme, et qu'une fois l'effet de nouveauté passé, le niveau de stéréotypie retourne à celui observé avant la mise en place de l'enrichissement. Pourtant, Swaisgood et Shepherdson (2006) ont remarqué que les études réalisées sur une plus grande durée obtenaient la meilleure efficacité des enrichissements, suggérant ainsi que les enrichissements résistent à l'« habitude ».

Ces auteurs ont ensuite classé les enrichissements en trois catégories que sont les enrichissements de type alimentaire, de type non alimentaire (donc tous les autres) et les deux types d'enrichissement associés. Ces trois catégories se sont avérées être d'une efficacité similaire dans la réduction des stéréotypies. On ne peut

cependant pas juger de l'efficacité d'un enrichissement donné car pour chaque cas de stéréotypie est mis en place un enrichissement spécifique, adapté au type de stéréotypie observé, que l'on ne peut donc pas comparer de manière significative avec ce même enrichissement utilisé dans une autre étude.

4.2. Facteurs influant sur l'efficacité d'un enrichissement

Certains enrichissements simples à mettre en place s'avèrent être utiles uniquement à court terme. Par exemple, si l'animal acquiert la motivation d'explorer un objet parce que celui-ci est nouveau dans l'enclos, il va perdre tout intérêt une fois l'objet exploré (Vick *et al.*, 2000). Il y retournera encore quelques fois mais ne manifestera plus le même comportement qu'il aura eu en étant confronté à l'objet pour la première fois. Cette diminution de réponse de l'animal face à un enrichissement est appelée l'habituation. C'est le cas par exemple d'un enrichissement distribuant de la nourriture, qui est moins utilisé à mesure que la nourriture est plus difficile à obtenir car elle est en moins grande quantité.

Si l'habituation est due au manque de variété de l'enrichissement, alors on peut améliorer cela en apportant d'autres éléments à l'enrichissement, comme le fait de placer plusieurs types de nourriture par exemple. Le fait qu'il y ait une récompense permet généralement d'augmenter la durée d'efficacité de l'enrichissement par rapport à la simple mise en place d'odeurs ou autres stimulations sensorielles. On peut aussi renouveler l'enrichissement ou le modifier, afin de prolonger l'intérêt des animaux pour celui-ci. D'autre part, l'attrait pour un enrichissement peut être renouvelé si cet enrichissement est remis en place quelques temps après avoir été retiré (Murphy *et al.*, 2003). Mais cet effet diminue en intensité à mesure qu'on remet l'enrichissement. Ainsi, plus l'enrichissement est présenté fréquemment sur une courte période de temps, plus l'habituation apparaît précocement. Cela est d'autant plus vrai si la présentation de l'enrichissement se fait à des moments fixes plutôt que de façon aléatoire, ou que le stimulus apporté par l'enrichissement est faible, par exemple l'ajout d'une odeur dans un enclos permettra de favoriser le comportement exploratoire de manière beaucoup plus furtive qu'un changement de tout l'environnement. Enfin, un élément qui n'apporte pas assez de nouveauté par rapport à l'environnement habituel de l'animal entraînera une habituation plus précoce qu'un

enrichissement qui constitue un réel changement. C'est le cas par exemple d'un enrichissement alimentaire qui est trop similaire à la nourriture quotidienne des animaux.

Ainsi, il est important de renouveler régulièrement les enrichissements, voire d'en utiliser plusieurs types successivement, afin d'éviter le phénomène d'habituation et de permettre un bénéfice sur le long terme.

Un autre problème qui se pose, outre la réponse déclinante des animaux, est le fait qu'un enrichissement perd de sa fonction au cours du temps (Tarou et Bashaw, 2007). Par exemple, lorsqu'un enrichissement alimentaire est apporté dans l'enclos, les ressources vont peu à peu s'épuiser et l'animal finira par diminuer son comportement exploratoire dès lors que ce comportement ne sera plus renforcé par la récompense alimentaire. C'est ce qu'on appelle l'extinction. Ainsi, il est préférable de privilégier les enrichissements qui résistent à l'extinction ou dont la réponse persiste même après l'arrêt du renforcement associé. Par exemple, dans le cas des enrichissements alimentaires, il est préférable que la récompense soit obtenue de manière aléatoire plutôt qu'à chaque utilisation de l'enrichissement. Le fait de cacher la nourriture s'avère être aussi une bonne alternative puisque les comportements de recherche de nourriture et d'exploration ne seront pas récompensés immédiatement, mais après un certain temps de recherche seulement ou après plusieurs tentatives. Dans le cas de l'entraînement, la récompense systématique est utilisée au début de l'apprentissage, puis ensuite de manière aléatoire. Il y a aussi des variations de récompense selon la difficulté de l'exercice réalisé : les plus grandes récompenses ou les aliments préférés sont donnés lorsque l'animal a été particulièrement performant, ainsi il persiste dans le comportement souhaité même si la récompense n'est plus aussi importante. Tarou et Bashaw (2007) rapportent enfin que les animaux qui perçoivent l'épuisement des récompenses (par exemple un objet secoué qui ne fait plus de bruit car il n'y a plus de nourriture à l'intérieur) sont plus sujets à l'extinction car ils peuvent anticiper sur l'inutilité de l'enrichissement une fois les ressources épuisées. Ainsi, il est préférable de privilégier un enrichissement où l'animal ne peut pas voir le niveau de ressources diminuer, par exemple en évitant les matériaux transparents.

4.3. La perception de l'enrichissement par l'animal

Certains animaux vont percevoir la nouveauté et l'imprévisibilité de ces enrichissements comme une source supplémentaire de stress ou de peur, et cela peut accroître leurs stéréotypies. L'addition d'enrichissements peut en effet s'avérer plus néfaste que si rien n'avait été mis en place, notamment chez des individus déjà très craintifs, comme c'est le cas chez des individus ayant subi une privation maternelle (Latham et Mason, 2008).

De plus, il faut compter un délai avant de pouvoir juger de l'efficacité d'un enrichissement. En effet, les animaux placés dans un nouvel environnement vont devoir s'adapter à la nouveauté, identifier où se trouvent les éléments nécessaires à leur survie (lieux d'alimentation, d'isolement) et s'habituer progressivement à ce nouveau mode de vie (Newberry, 1995). C'est pour cela qu'il est préférable de mettre en place l'enrichissement dès le plus jeune âge de l'animal, c'est-à-dire lorsque ses capacités d'adaptation sont les meilleures. Mason *et al.* (2007) ajoutent qu'il faut parfois être patient car les effets d'un enrichissement sont souvent longs à apparaître : cela est dû au fait que les modifications neurologiques sont déjà importantes ou simplement parce que l'animal a besoin de temps pour s'habituer à l'enrichissement. Il faut parfois aussi attendre plusieurs tentatives avant de trouver l'enrichissement adapté à la stéréotypie étudiée.

Un enrichissement ne sera pas non plus efficace si les modifications environnementales ne sont pas perçues par l'animal comme on le souhaiterait, si elles ne ciblent pas un but en particulier ou si elles sont inappropriées car l'hypothèse quant à l'origine du trouble est erronée (Swaisgood et Shepherdson, 2005). C'est souvent le cas des jouets placés dans l'enclos ou des stimulations sensorielles. Mason *et al.* (2007) rapportent qu'il faut utiliser un enrichissement adapté à l'espèce visée : par exemple, les gerbilles présentent une stéréotypie consistant à creuser sans cesse. Le fait de leur apporter un support souple qui leur permet de creuser ne suffira pas, car dans leur milieu naturel, ces animaux creusent dans le but de se constituer un terrier. Ainsi, l'apport d'un abri souterrain permet de réduire plus efficacement ces stéréotypies (Wiedenmayer, 1997). Il est donc important de bien comprendre la cause des stéréotypies puis d'utiliser l'enrichissement adéquat.

D'autre part, les stéréotypies sont plus faciles à réduire chez les animaux plus jeunes. Cooper *et al.* (1996) ont en effet montré chez le campagnol roussâtre (*Clethrionomys glareolus*) que les stéréotypies sont plus difficiles à réduire chez les animaux de 14 mois par rapport aux jeunes de 2 mois lors de la mise en place d'un enrichissement environnemental. Cela est dû à la diminution de plasticité du système nerveux central avec l'âge : les comportements sont plus « figés ». Cela est aussi en accord avec les perturbations neurologiques qui sont provoquées par les stéréotypies à long terme. Ainsi, les stéréotypies dues à une exposition à un environnement restreint pendant une longue durée (donc évoluant depuis longtemps) sont plus difficiles à résoudre. Il est préférable de mettre en place un enrichissement le plus tôt possible, sachant que la prévention est encore la meilleure solution afin de minimiser les risques d'apparition de stéréotypies.

4.4. Echec d'un enrichissement dans le traitement des stéréotypies

Les stéréotypies sont des comportements difficiles à supprimer, et ce, malgré la mise en place de nombreux enrichissements et un environnement idéal pour les animaux. Cela ne signifie pas que le bien-être des animaux est insuffisant, cela est à évaluer avec d'autres facteurs comportementaux et physiologiques. Les stéréotypies sont peut-être exprimées depuis trop longtemps, la cause n'est plus présente mais les altérations neurologiques provoquent la persistance du comportement. Certains facteurs propres à l'animal peuvent aussi expliquer l'inefficacité des tentatives de traitement, ou encore la cause de la stéréotypie peut rester inconnue. Dans tous les cas, l'enrichissement environnemental permet d'améliorer le bien-être de l'animal, et si tout a été mis en œuvre mais qu'il persiste des stéréotypies, il faudra se résoudre à ne pas pouvoir supprimer ce comportement indésirable.

Enfin, se pose le problème de certains enrichissements qui favoriseraient les stéréotypies, comme par exemple l'addition d'une roue dans laquelle les souris peuvent courir et qui entraîne donc des mouvements répétés, ou encore la possibilité de jouer avec une balle qui augmente les stéréotypies locomotrices (Jeppesen et Falkenberg, 1990). Cependant, ces objets sont utilisés par l'animal et son bien-être n'en est pas moins altéré, ce qui implique que ce type d'enrichissement n'est pas à proscrire.

4.5. Conséquences physiologiques des enrichissements

D'après Lewis *et al.*, 2006.

Outre les effets comportementaux, les enrichissements ont aussi des effets sur le système nerveux central. Ainsi, un animal placé dans un environnement enrichi montre une élévation de la densité ou de l'affinité de nombreux récepteurs, comme ceux du glutamate, de la sérotonine, des récepteurs D1 de la dopamine, des récepteurs opioïdes kappa et ceux des hormones de stress (corticoïdes et minéralocorticoïdes). On observe par ailleurs une expression accrue des gènes codant pour ces récepteurs. Les facteurs neurotrophiques à l'origine de la croissance, de la division, de la différenciation et de la plasticité morphologique des neurones se trouvent aussi augmentés lorsque l'environnement est enrichi. Ces phénomènes sont observés quel que soit l'âge de l'individu, ce qui pourrait expliquer que les enrichissements peuvent avoir leur efficacité même chez un individu plus âgé, même si sa plasticité neuronale n'est plus optimale.

Une question qui se pose alors est de savoir quels changements neurologiques interviennent dans la prévention des stéréotypies. Les expériences de Turner *et al.* (2002, 2003) et de Turner et Lewis (2003) ont observé les changements dans la structure et la fonction neuronales de quatre groupes de souris : peu de stéréotypies dans un environnement standard, peu de stéréotypies dans un environnement enrichi, haut niveau de stéréotypie dans un environnement standard et haut niveau de stéréotypie dans un environnement enrichi.

Ils ont tout d'abord observé que l'activité métabolique neuronale était accrue dans le cortex moteur et les noyaux gris centraux uniquement chez les souris du milieu enrichi qui présentaient peu de stéréotypies. De même, l'étude de la morphologie dendritique, marqueur de modifications dans la structure cérébrale a montré, dans ce même groupe de souris uniquement, une densité augmentée d'épines dendritiques au niveau du cortex moteur et du striatum. Enfin, ce même groupe présentait une augmentation du facteur neurotrophique BDNF (*Brain-Derived Neurotrophic Factor*) au niveau du striatum.

Ainsi, l'augmentation de la complexité de l'environnement provoque des changements dans la structure et la fonction du cerveau, phénomène qui permettrait

la prévention des stéréotypies, puisque ces changements ont lieu aux endroits même où se produisent les dysfonctions à l'origine des stéréotypies. L'environnement complexe permettrait de rétablir l'équilibre entre les voies directe et indirecte, mais les mécanismes exacts demeurent inconnus.

4.6. Conséquences de l'arrêt d'un enrichissement

Il est plutôt déconseillé de retirer des enrichissements mis en place dans un enclos, sous peine de provoquer une récurrence des stéréotypies voire même de les aggraver (Newberry, 1995).

Il semblerait que des animaux ayant vécu en milieu enrichi puis replacés dans un environnement restreint présentent moins de stéréotypies que ceux ayant toujours vécu dans un environnement restreint, comme cela est observé chez les animaux capturés dans leur milieu naturel (Jones *et al.*, 2011b). Pourtant, d'autres études ont montré que le passage à un environnement plus restreint était à l'origine d'une incidence et d'une sévérité des stéréotypies supérieure à celles des animaux toujours élevés en milieu restreint, ce qui témoigne d'une frustration supplémentaire chez ces animaux (Latham et Mason, 2010). Cette réponse imprévisible des animaux élevés en milieu enrichi puis placés en milieu restreint est liée à des facteurs motivationnels et neurologiques : si le retrait de l'enrichissement est associé à un faible niveau de stéréotypie, c'est que les stimulations neurologiques favorisées par l'enrichissement sont supérieures à la motivation qu'il y avait pour l'enrichissement et que celles-ci ont permis une « protection » face à l'environnement restreint. Au contraire, si les stéréotypies sont exacerbées, la frustration en est à l'origine car chez ces individus la complexité de l'environnement n'a pas permis un développement neurologique suffisant. Il semblerait que la nature de l'enrichissement ainsi que le moment et la durée d'exposition influent sur l'une ou l'autre des situations. En effet, une exposition dès le plus jeune âge à un environnement suffisamment complexe et durant une période permettant de créer des modifications neurologiques suffisantes, serait le facteur clé de la prévention des stéréotypies et ce de manière durable, c'est-à-dire même après un éventuel arrêt de l'enrichissement. Ceci serait intéressant dans les recherches futures, car il serait alors possible d'obtenir en captivité un

modèle animal de même phénotype que son congénère captif, présageant de possibilités futures dans la réintroduction en milieu naturel d'animaux captifs.

V. Approche médicale et pharmacologique du traitement des stéréotypies

D'après Mills et Luescher, 2006.

1. Introduction

Les premières études concernant les problèmes comportementaux des animaux, en particulier de compagnie, ont été entreprises par Tuber, il y a près de quarante ans, avec une approche comportementale et environnementale des troubles observés chez ces animaux. Ce n'est qu'à partir de 1997 que se développe le modèle actuel de la pathologie comportementale vétérinaire, basé sur la psychiatrie humaine, qui repose sur des symptômes observables chez un individu donné et qui sont traités médicalement. Actuellement, une approche plus globale, à la fois éthologique et médicale serait à envisager afin de traiter ces troubles.

Dans un contexte clinique, la pathologie comportementale tend à se focaliser sur un individu donné plutôt que sur une population, ce qui la rend plus pragmatique que théorique. De plus, les études scientifiques sont souvent limitées pour des raisons éthiques. Ainsi, lorsque les praticiens se retrouvent confrontés à des stéréotypies, ils sont souvent démunis car ils ne disposent que de peu d'information à ce sujet.

L'utilisation de médicaments n'est pas toujours nécessaire et bien souvent elle doit être associée à une thérapie comportementale et à des modifications de l'environnement du patient. De plus, tout médicament expose à des risques d'apparition d'effets secondaires indésirables. Enfin, les médicaments traitent des symptômes mais bien souvent ne permettent pas de résoudre la cause.

Pourtant, l'utilisation de médicaments est justifiée dans bien des cas, en particulier lorsque les problèmes existent depuis longtemps. Ils permettent notamment d'augmenter l'efficacité d'une thérapie comportementale.

2. Efficacité des médicaments

Aucun transmetteur, récepteur ou médicament n'est associé à un comportement en particulier. De plus, les liens anatomiques et physiologiques entre les différentes parties du cerveau sont très étroits et complexes, ainsi, en agissant sur un système, une molécule aura des conséquences sur d'autres systèmes, que l'organisme tentera de compenser. Ceci est à l'origine des effets indésirables associés à l'administration de médicaments, qui sont donc à prendre en compte lors de la prescription.

Très peu d'études ont permis d'évaluer l'efficacité des médicaments et celles-ci sont généralement menées chez les animaux de compagnie. On a donc très peu de données chez les animaux sauvages, notamment en ce qui concerne les doses à administrer, c'est pourquoi on les utilise peu pour l'instant. En outre, on ne connaît pas le risque pour la santé de l'animal si l'on adapte les doses utilisées pour les animaux de compagnie.

3. Les molécules qu'il est possible d'utiliser

3.1. Molécules agissant sur les récepteurs de la sérotonine

3.1.1. Inhibiteurs du recaptage de la sérotonine

Les composés qui inhibent le recaptage synaptique d'amines biogéniques telles que la sérotonine, évitant ainsi leur dégradation par les neurones pré-synaptiques, potentialisent l'action de ces amines qui ont pour effet de réduire la peur et l'anxiété. L'efficacité du traitement n'est cependant visible qu'après un délai de quelques semaines. Ceci laisse supposer que l'effet n'est pas seulement dû à une accumulation du neurotransmetteur dans la synapse, mais possiblement à une cascade d'événements déclenchés par l'accumulation du neurotransmetteur (Baldasserini, 1996). Par exemple, les autorécepteurs sont désensibilisés suite à l'administration chronique d'un inhibiteur du recaptage de la sérotonine, entraînant une libération accrue de celle-ci alors que le recaptage est inhibé.

Les inhibiteurs du recaptage de la sérotonine sont habituellement utilisés pendant plusieurs semaines ou plus, jusqu'à ce que l'effet thérapeutique soit observé, puis le patient est sevré sur trois à quatre semaines. Si le traitement est arrêté brutalement, un effet « rebond » peut être observé avec une résurgence des troubles comportementaux, car les inhibiteurs du recaptage de la sérotonine provoquent indirectement une diminution de la quantité et de la sensibilité des récepteurs de la sérotonine, donc une réduction durable de l'activité sérotonergique.

Les inhibiteurs du recaptage de la sérotonine regroupent la clomipramine, un antidépresseur tricyclique ainsi que des antidépresseurs atypiques comme les inhibiteurs « spécifiques » du recaptage de la sérotonine que sont la fluoxétine, la paroxétine et la sertraline. Ces derniers possèdent moins d'effets secondaires.

La clomipramine

La clomipramine est le seul antidépresseur tricyclique ayant un effet anti-obsessionnel chez les humains. Cependant, comme les autres antidépresseurs tricycliques, elle a des effets anticholinergiques, pouvant entraîner des troubles de la miction, gastro-intestinaux voire des troubles du rythme cardiaque à haute dose. La clomipramine peut aussi avoir un effet sédatif. Elle ne doit pas être associée à un inhibiteur de la monoamine oxydase, un agent anticholinergique ou des antihistaminiques. De même, il faut être prudent lorsqu'on l'administre avec des inhibiteurs spécifiques du recaptage de la sérotonine, des neuroleptiques (comme l'halopéridol) ou des anxiolytiques benzodiazépines (comme le diazépam) car ces molécules augmentent la concentration plasmatique de clomipramine.

Molécule de choix dans le traitement des troubles compulsifs chez le chien, la clomipramine peut néanmoins être utilisée dans des cas de stéréotypie, même si son efficacité est moindre. A travers l'étude de cacatoès s'arrachant les plumes, Seibert *et al.* (2004) ont obtenu des résultats satisfaisants lorsque ceux-ci étaient traités à la clomipramine à 3 mg/kg *per os*, deux fois par jour pendant 6 semaines : sept des onze animaux ont montré une amélioration significative à trois semaines de traitement.

La fluoxétine

La fluoxétine est l'inhibiteur spécifique du recaptage de la sérotonine le plus couramment utilisé en pratique vétérinaire canine mais s'avérant intéressant aussi chez les espèces exotiques.

Elle agit en bloquant les chaînes de recaptage présynaptique, donc permet d'augmenter la durée durant laquelle la sérotonine reste dans l'espace synaptique. Sa grande spécificité réduit les effets secondaires anticholinergiques que provoqueraient des antidépresseurs tricycliques ; de plus, sa durée de vie plus longue que celle de la clomipramine (1 jour) permet l'emploi de doses plus faibles.

Des essais concluants en matière de stéréotypies ont été observés chez des primates (Hugo *et al.*, 2003) avec une réduction progressive et partielle des stéréotypies chez 60% des individus de l'étude, après 6 semaines de traitement à 1mg/kg de fluoxétine. Une étude de Yalcin et Aytug (2007) sur un ours (*Ursus arctos*) a montré une disparition totale d'une stéréotypie locomotrice suite à l'administration de fluoxétine (PROZAC ND) à 0,62mg/kg par jour pendant 6 mois. Puis l'animal a été transféré dans un environnement enrichi et aucune récurrence n'a été constatée durant une année d'observation. Une étude de Poulsen *et al.* (2006) rapporte aussi la suppression d'une stéréotypie locomotrice chez une ourse polaire (*Ursus maritimus*) alors que de nombreux essais d'enrichissements avaient été tentés précédemment. Mais il y a eu dans ce cas une récurrence progressive quelques mois après l'arrêt du traitement. La fluoxétine semble donc avoir une efficacité dans le traitement des stéréotypies mais son emploi doit être associé à un environnement optimal pour l'animal.

Enfin, Meers et Ödberg (2005) ont remarqué un effet paradoxal de la fluoxétine, puisqu'elle a permis de réduire les stéréotypies chez les animaux ayant un fort taux de stéréotypies alors qu'elle les a augmentées chez ceux qui stéréotypaient faiblement. Ils ont émis l'hypothèse que cela pouvait être dû à une différence dans le nombre ou l'affinité des récepteurs à la sérotonine.

D'autres inhibiteurs spécifiques du recaptage de la sérotonine existent, ce sont la paroxétine et la sertraline, qui ont une demi-vie plus courte que la fluoxétine et des métabolites peu ou pas actifs. Elles ne sont pas utilisées chez les animaux en captivité pour l'instant.

3.1.2. Agonistes de la sérotonine

Schoenecker et Heller (2003) ont montré une réduction des stéréotypies chez des campagnols roussâtres, femelles uniquement, suite à l'administration de citalopram dont le rôle est de faciliter la neurotransmission de la sérotonine. Ils ont aussi montré que cette molécule empêchait l'élévation du taux de stéréotypies après un stress chez tous les animaux (Schoenecker et Heller, 2001). Cependant, les agonistes de la sérotonine ont des effets contradictoires sur les stéréotypies, en fonction de l'agent utilisé, du sous-type de récepteur sur lequel il agit ainsi que du site et de la voie d'administration (Schoenecker et Heller, 2003). Il semblerait que la sérotonine permette d'empêcher le développement des stéréotypies mais qu'elle n'a aucun effet dès lors que les voies nerveuses sont sensibilisées.

3.1.3. Le tryptophane

Le L-tryptophane est un précurseur de la sérotonine dont l'absorption au niveau du cerveau est en compétition avec d'autres acides aminés. Son effet sur le niveau cérébral de sérotonine dépend donc du type d'acide aminé apporté par la ration. Son absorption est favorisée par l'insuline circulante lorsque celle-ci est stimulée par les sucres alimentaires et l'arginine. Ainsi, il est essentiel de mettre en place une ration spécifique afin que le L-tryptophane puisse être bénéfique.

Peu d'études ont évalué son efficacité pour l'instant. Bagshaw *et al.* (1994) ont montré que le L-tryptophane à 0,05 à 0,1 mg/kg a permis de réduire d'un tiers une stéréotypie de la tête chez le cheval.

3.2. Les molécules agissant sur les récepteurs de la dopamine

Contrairement aux inhibiteurs du recaptage de la sérotonine qui sont plutôt utilisés dans le traitement des troubles compulsifs (chez l'humain et chez le chien en particulier), les agents dopaminergiques sont des molécules de choix pour traiter les stéréotypies. On distingue deux groupes principaux : les neuroleptiques (médicaments anti-schizophréniques et antipsychotiques), dont l'halopéridol, le pimozide et les phénothiazines ; ainsi que les inhibiteurs de la monoamine oxydase.

Les neuroleptiques agissent principalement sur les récepteurs D2 de la dopamine. Après administration orale, ces molécules sont métabolisées par le foie. Les métabolites sont éliminés lentement et ne sont pas actifs. Ces agents sont pourtant peu utilisés en pratique, en raison de leurs effets secondaires importants : sédation, hypotension, arythmies, réactions cutanées ont par exemple été observés chez l'humain (Baldasserini, 1996). L'utilisation des neuroleptiques chez les animaux doit se faire avec prudence, car même s'ils contrôlent le problème, les effets secondaires sont parfois bien néfastes, pouvant même se manifester paradoxalement par des comportements stéréotypés menant à terme à de la dyskinésie.

3.2.1. Les neuroleptiques

L'halopéridol, probablement le neuroleptique le plus connu, a été utilisé expérimentalement chez le chat à une dose de 0,1 à 0,2 mg/kg pour contrer des stéréotypies induites par la dopamine (Cools et Van Rossum, 1970). De même, Kennes *et al.* (1988) ont montré une inhibition des stéréotypies induites par la captivité chez de jeunes campagnols roussâtres (*Clethrionomys glareolus*) de 1 à 10 mois d'âge grâce à l'halopéridol. Chez les psittacidés, l'halopéridol a permis de traiter efficacement une stéréotypie orale consistant à s'arracher les plumes (Iglauer et Rasim, 1993). Mais les différences importantes de sensibilité entre espèces de perroquets imposent d'utiliser des doses faibles.

Les phénothiazines sont des agents non spécifiques qui interagissent avec des neurotransmetteurs autres que la dopamine (entre autres la sérotonine et la norépinephrine), ayant des propriétés antihistaminiques et qui provoquent des effets secondaires extrapyramidaux (Baldasserini, 1996). Ces molécules sont à l'étude chez les animaux de compagnie.

D'autres neuroleptiques comme le pimozide et le sulpiride pourraient être utilisés dans le traitement des stéréotypies mais ils sont à l'origine d'effets secondaires importants.

3.2.2. Les inhibiteurs de la monoamine oxydase

Les inhibiteurs de la monoamine oxydase bloquent le métabolisme de nombreux neurotransmetteurs tels que la dopamine, la norépinephrine ou la sérotonine. La monoamine oxydase est une enzyme qui intervient dans le catabolisme des catécholamines telles que la dopamine ou la sérotonine. Ces inhibiteurs peuvent causer de l'hypertension lors d'une interaction avec la monoamine tyramine provenant de l'alimentation. La sélégiline inhibe de manière irréversible la dégradation de la monoamine oxydase B en se liant au site d'action de l'enzyme. Aucune étude n'a utilisé cette molécule dans le traitement des stéréotypies à l'heure actuelle.

3.3. Les molécules agissant sur les récepteurs opioïdes

Les antagonistes opioïdes regroupent la naloxone, la naltrexone et le nalméfène. Ils agissent principalement sur les récepteurs mu, mais aussi kappa et delta dans une moindre mesure. Leur effet direct sur les stéréotypies est controversé car ces médicaments provoquent des nausées, ce qui réduit l'activité générale de l'organisme et diminue donc indirectement les comportements répétitifs, notamment les stéréotypies orales.

3.3.1. Naloxone

Administrée par voie orale, la naloxone est presque totalement métabolisée par le foie avant d'atteindre la circulation systémique.

Kennes *et al.* (1988) ont montré que l'administration de naloxone permettait de réduire les stéréotypies chez de jeunes campagnols roussâtres, mais que cela n'avait aucun effet sur les stéréotypies chez les adultes, donc exprimées depuis une longue durée.

3.3.2. Naltrexone

La naltrexone est un antagoniste opiacé plus puissant que la naloxone. Les seules études ayant utilisé cette molécule ont montré une efficacité très brève. Par exemple,

Dodman *et al.* (1987) ont montré une réduction des stéréotypies orales chez le cheval, mais l'effet est visible à peine quelques jours, par voie parentérale, ce qui rend ce médicament difficilement utilisable en pratique.

4. Conclusion

Les traitements possibles des troubles comportementaux sont nombreux en médecine vétérinaire. Les similitudes entre la psychiatrie humaine et les comportements stéréotypés des animaux ont permis d'utiliser les mêmes molécules qu'en médecine humaine pour traiter ces troubles. Pourtant, les limites pratiques et le peu d'études réalisées rendent difficile l'utilisation de ces molécules. Ces traitements sont donc à utiliser avec grande précaution, en particulier chez des animaux sauvages. Il est par ailleurs recommandé d'y associer des modifications de l'environnement et du milieu de vie de l'animal, afin d'augmenter son bien-être et ne pas seulement masquer les symptômes. Ainsi, de nombreuses études sont encore nécessaires afin d'utiliser de façon judicieuse les traitements médicamenteux pour résoudre les stéréotypies.

5. Médecines alternatives

Des médecines alternatives peuvent être utilisées dans le traitement des stéréotypies, associées ou non à une modification de l'environnement. Une étude de Jordon-Owers (2003) a par exemple montré une réduction partielle des stéréotypies chez l'ours avec un traitement homéopathique.

L'autre type de médecine alternative ayant été essayé dans le traitement des stéréotypies est l'acupuncture. On ne développera pas ici les principes de cette technique, il s'agit simplement d'évaluer son impact sur les stéréotypies. L'acupuncture est utilisée dans le traitement de nombreux troubles, notamment chez les toxicomanes, même si les mécanismes restent inconnus. Le but recherché avec cette méthode est d'empêcher l'activation du système mésolimbique à l'origine du développement des stéréotypies.

Une étude de Kim *et al.* (2005) sur des rats a observé les effets de cette technique sur la quantité de dopamine extracellulaire dans le nucleus accumbens suite à des

injections répétées de morphine, et l'effet sur les stéréotypies induites par la morphine. L'administration répétée de morphine a entraîné une libération accrue de dopamine dans le nucleus accumbens et une augmentation des activités locomotrices, qu'elles soient stéréotypées ou non.

L'insertion de l'aiguille d'acupuncture à un point spécifique (HT7) a entraîné la baisse la plus marquée de libération de dopamine par rapport à d'autres points (TE8 ou un point au niveau de la queue ne faisant pas partie des points d'acupuncture). Le point HT7 est situé au niveau du pli transversal du poignet, il est utilisé en médecine orientale humaine dans le traitement des addictions aux drogues ou d'autres troubles psychiatriques. Le point TE8 est situé en partie plus proximale du bras, entre le radius et l'ulna, il est utilisé en médecine orientale humaine dans le traitement des douleurs de la cage thoracique. L'effet a été rapide et de courte durée sur les stéréotypies, tandis que les activités non stéréotypées ont été aussi rapidement réduites mais sont revenues à la normale après plus de temps. Cet effet n'est cependant pas présent lorsqu'il n'y a qu'une seule injection de morphine, donc sans sensibilisation préalable.

Ils ont émis l'hypothèse que l'acupuncture inhibe l'effet des opiacés sur les neurones à dopamine dans l'aire tegmentale ventrale, via les neurones à GABA. En effet, les opiacés se fixent sur les récepteurs mu et entraînent la libération de dopamine entre l'aire tegmentale ventrale et le nucleus accumbens. Les récepteurs GABA_B au niveau de l'aire tegmentale ventrale inhibent les neurones dopaminergiques et modulent l'activité motrice et les effets d'addiction des opioïdes comme la morphine.

Il reste cependant à déterminer les mécanismes par lesquels l'acupuncture permet de réduire la sensibilisation à la morphine, ainsi que la durée d'action nécessaire pour que cette technique apporte des effets durables.

CONCLUSION

Les stéréotypies, initialement définies comme des comportements répétitifs, invariants et sans but, sont en fait des comportements difficiles à caractériser, à définir précisément, et à différencier d'autres comportements répétitifs anormaux. Il existe un grand nombre de stéréotypies, exprimées par les animaux captifs, que ce soit en parc zoologique, en laboratoire ou en élevage, mais l'opinion publique est principalement sensibilisée aux animaux de zoos car les stéréotypies exprimées sont directement observables et associées au fait que l'animal soit en cage. Les stéréotypies sont des comportements qu'il est nécessaire d'essayer de résoudre car elles portent souvent atteinte au bien-être de l'animal, interfèrent avec les comportements normaux et sont témoins de dysfonctions cérébrales.

Les causes sont parfois difficiles à trouver, et plusieurs causes peuvent être à l'origine d'une stéréotypie. Tout stress induit par la captivité sera à l'origine de modifications neurologiques, d'autant plus si cela a lieu lorsque l'animal est jeune et les conséquences comportementales seront importantes, avec des stéréotypies très difficiles à supprimer.

Les enrichissements sont très utilisés en parc zoologique dans le traitement des stéréotypies. Ils ont prouvé leur efficacité mais à condition que l'enrichissement soit adapté à la cause de la stéréotypie. Cependant, si les stéréotypies évoluent depuis trop longtemps et si les modifications neurologiques sont importantes, les enrichissements sont insuffisants et doivent être associés à des traitements médicamenteux voire des médecines alternatives afin de gagner en efficacité. Ces techniques comportementales et médicales sont de plus en plus développées dans les parcs zoologiques.

Les stéréotypies sont très étudiées dans la recherche actuelle, notamment dans le domaine des neurosciences, car elles présentent des mécanismes communs avec des troubles psychiatriques comme la schizophrénie ou l'autisme. Ainsi, la compréhension des mécanismes à l'origine des stéréotypies a un réel intérêt dans la compréhension de ces troubles humains et présagent de possibilités futures de traitement.

AGRÉMENT SCIENTIFIQUE

En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussigné, **Jacques DUCOS de LAHITTE**, Enseignant-chercheur, de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse d'**Émilie WENISCH** intitulée « *Les stéréotypies des animaux élevés en captivité : étude bibliographique.* » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

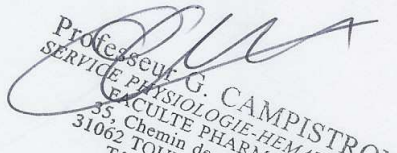
Fait à Toulouse, le 6 juin 2012
Professeur **Jacques DUCOS de LAHITTE**
Enseignant chercheur
de l'École Nationale Vétérinaire de Toulouse



Vu :
Le Directeur de l'École Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur **Alain MILON**



Vu :
Le Président du jury :
Professeur **Gérard CAMPISTRON**



Professeur **G. CAMPISTRON**
SERVICE PHYSIOLOGIE-HEMATOLOGIE
FACULTE PHARMACIE
35, Chemin des Maraîchers
31062 TOULOUSE Cedex 3
Tél. : 05 62 23 62 62
Fax : 05 62 23 62 62

Conformément à l'Arrêté du 20 avril 2007, article 6, la soutenance de la thèse ne peut être autorisée qu'après validation de l'année d'approfondissement.

Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université
Paul Sabatier
Professeur **Bertrand MONTHUBERT**



BIBLIOGRAPHIE

AHOLA L, HÄNNINEN S, MONONEN J (2006). A note on stereotyped behaviour in pair and group-housed farmed juvenile raccoon dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, **107**, 174–180.

ANTELMAN SM, SZECHTMAN H (1975). Tail pinch induces eating in sated rats which appear to depend on nigrostriatal dopamine. *Science*, **189**, 731–733.

ASHER L, DAVIES GTO, BERTENSHAW CE, COX MAA, BATESON M (2009). The effects of cage volume and cage shape on the condition and behaviour of captive European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Applied Animal Behaviour Science*, **116**, 286–294.

BAGSHAW CS, RALSTON SL, FISHER H (1994). Behavioral and physiological effect of orally administered tryptophan on horses subjected to acute isolation stress. *Applied Animal Behaviour Science*, **40**, 1–12.

BALDASSERINI RJ (1972). Symposium : behavior modification by drugs. I. Pharmacology of the amphetamines. *Pediatrics*, **49**, 694–701.

BALDASSERINI RJ (1996). Drugs and the treatment of psychiatric disorders. In *Goodman & Gilman's the Pharmacological Basis of Therapeutics*. 9th edition. New York : McGraw-Hill, p. 399–459.

BARBER J, SHEPHERDSON D (2006). Enriching with SPIDER. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 260-261.

BASHAW MJ, TAROU LR, MAKI TS, MAPLE TL (2001). A survey assessment of variables relating to stereotypy in captive giraffe and okapi. *Applied Animal Behaviour Science*, **73**, 235–247.

BAXTER E, PLOWMAN AB (2001). The effect of increasing dietary fibre on feeding, rumination and oral stereotypies in captive giraffes (*Giraffa camelopardalis*). *Animal Welfare*, **10**, 281–290.

BAYNE K, DEXTER S, SUOMI S (1992a). A preliminary survey of the incidence of abnormal behaviour in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) relative to housing condition. *Laboratory Animal*, **21**, 38–46.

BAYNE K, HURST JK, DEXTER SL (1992b). Evaluation of the preference to and behavioral effects of an enriched environment on male rhesus monkeys. *Laboratory Animal Science*, **42**, 38-45.

BAYNE K, MAINZER H, DEXTER S, CAMPBELL G, YAMADA F, SUOMI S (1991). The reduction of abnormal behaviours in individually housed rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) with a foraging/grooming board. *American Journal of Primatology*, **23**, 23–35.

BERGERON R, BADNELL-WATERS AJ, LAMBTON S, MASON G (2006). Stereotypic Oral Behaviour in Captive Ungulates: Foraging, Diet and Gastrointestinal Function. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 19-57.

BLOOMSMITH MA, MARR MJ, MAPLE TL (2007). Addressing nonhuman primate behavioral problems through the application of operant conditioning : is the human treatment approach a useful model ? *Applied Animal Behaviour Science*, **102**, 205-222.

BOURGEOIS SR, BRENT L (2005). Modifying the behaviour of singly caged baboons : evaluating the effectiveness of four enrichment techniques. *Animal Welfare*, **14**, 71-81.

BROOM DM (1991). Animal welfare : concepts and measurement. *Journal of Animal Science*, **69**, 4167-4175.

BUCHBAUER G, JIROVETZ L, JAGER W, DIETRICH H, PLANK C, KARAMAT E (1991). Aromatherapy : evidence for the sedative effect of the essential oil of lavender after inhalation. *Zeitschrift für Naturforschung*, **46c**, 1067–1072.

CABIB S (2006). The Neurobiology of Stereotypy II : the Role of Stress. In *Stereotypic Animal Behaviour: Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 227-255.

CABIB S, GIARDINO L, CALZA L, ZANNI M, MELE A, PUGLISI-ALLEGRA S (1998). Stress promotes major changes in dopamine receptor densities within the mesoaccumbens and nigrostriatal systems. *Neuroscience*, **84**, 193–200

CABIB S, VENTURA R, PUGLISI-ALLEGRA S (2002). Opposite imbalances between mesocortical and mesoaccumbens dopamine responses to stress by the same genotype depending on living conditions. *Behavioural Brain Research*, **129**, 179–185.

CANALES JJ (2005). Stimulant-induced adaptations in neostriatal matrix and striosome systems: transiting from instrumental responding to habitual behavior in drug addiction. *Neurobiology of Learning and Memory*, **83**, 93–103.

CANALES JJ, GRAYBIEL AM (2000a). A measure of striatal function predicts motor stereotypy. *Nature neuroscience*, **3**(4), 377-383.

CANALES JJ, GRAYBIEL AM (2000b). Patterns of gene expression and behavior induced by chronic dopamine treatments. *Annals of neurology*, **47**, S53–59.

CARLSTEAD K (1991). Husbandry of the fennec fox *Fennecus zerda* : environmental conditions influencing stereotypic behaviour. *International Zoo Yearbook*, **30**, 202–207.

CARLSTEAD K (1998). Determining the causes of stereotypic behavior in zoo carnivores. In *Second nature : Environmental Enrichment for captive Animals*. Washington, DC : Smithsonian Institution Press, p. 172-183.

CARLSTEAD K, BROWN JL, SEIDENSTICKER J (1993). Behavioural and adrenocortical responses to environmental changes in leopard cats (*Felis bengalensis*). *Zoo Biology*, **12**, 321–331.

CARLSTEAD K, SEIDENSTICKER J (1991). Seasonal variation in stereotypic pacing in an American black bear (*Ursus americanus*). *Behavioural Processes*, **25**, 155–161.

CLARK FE (2011). Great ape cognition and captive care : Can cognitive challenges enhance well-being? *Applied Animal Behaviour Science*, **135**, 1-12.

CLARK F, KING AJ (2008). A critical review of zoo-based olfactory enrichment. In *Chemical Signals in Vertebrates 11*. New York : Springer, p. 391–398.

CLAXTON AM (2011). The potential of the human–animal relationship as an environmental enrichment for the welfare of zoo-housed animals. *Applied Animal Behaviour Science*, **133**, 1-10.

CLUBB R, MASON G (2003). Captivity effects on wide-ranging carnivores. *Nature*, **425**, 473–474.

CLUBB R, VICKERY S (2006). Locomotory Stereotypies in Carnivores : Does Pacing Stem from Hunting, Ranging or Frustrated Escape? In *Stereotypic Animal Behaviour: Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 58-85.

COATES CW (1962). Walruses and whales in the New York aquarium. *International Zoo Yearbook*, **4**, 10–12.

COOK S, HOSEY GR (1995). Interaction sequences between chimpanzees and human visitors at the zoo. *Zoo Biology*, **14**, 431–440.

COOLS AR, VAN ROSSUM JM (1970). Caudal dopamine and stereotype behavior of cats. *Archives Internationales de Pharmacodynamie et de Thérapie*, **187**, 163–173.

COOPER JJ, ÖDBERG F, NICOL CJ (1996). Limitations on the effectiveness of environmental improvement in reducing stereotypic behaviour in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Applied Animal Behavior Science*, **48**, 237–248.

CURZON G (1990). Stereotyped and other motor responses to 5-hydroxytryptamine receptor activation. In *Neurobiology of Stereotyped Behaviour*. Oxford : Clarendon Press, p. 142-168.

DODMAN NH, SHUSTER L, COURT MH, DIXON R (1987). Investigation into the use of narcotic antagonists in the treatment of a stereotypic behavior pattern (crib-biting) in the horse. *American Journal of Veterinary Research*, **48**, 311–319.

DUBUC B. *Le cerveau à tous les niveaux* [en ligne]. Disponible sur : http://lecerveau.mcgill.ca/flash/a/a_03/a_03_cl/a_03_cl_que/a_03_cl_que.html (consulté le 19/03/12).

EATON G, KELLEY S, AXTHELM M, ILIFF-SIZEMORE S, SHIGI S (1994). Psychological well-being in paired adult female rhesus (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology*, **33**, 89–99.

EILAM D, ZOR R, SZECHTMAN H, HERMESH H (2006). Rituals, stereotypy and compulsive behavior in animals and humans. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **30**, 456–471.

ELLIOTT PJ, WALSH DM, CLOSE SP, HIGGINS GA, HAYES AG (1990). Behavioural effects of serotonin agonists and antagonists in the rat and marmoset. *Neuropharmacology*, **29**(10), 949–956.

FRASER D (1975). The effect of straw on the behaviour of sows in tethered stalls. *Animal Production*, **21**, 59–68.

FRASER D, PHILLIPS PA, THOMPSON BK (1986). A test of a free-access two-level pen for fattening pigs. *Animal Production*, **42**, 269–274.

FRITZ J, HOWELL SM, SCHWANDT ML (1995). Colored light as environmental enrichment for captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Laboratory Primate Newsletter*, **36**, 1–4.

GANSLOSSER U, BRUNNER C (1997). Influence of food distribution on behaviour in captive bongos, *Taurotragus euryceros* : an experimental investigation. *Zoo Biology*, **16**, 237–245.

GLATSTON AR, GEILOET-SOETEMAN E, HORA-PACEK E, VAN HOOFF JA (1984). The influence of the zoo environment on social behavior of groups of cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Zoo Biology*, **3**, 241–253.

GLUCK JP, SACKETT GP (1976). Extinction deficits in socially isolated rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Developmental Psychology*, **12**, 173–174.

GOODMAN IJ (1981). Amphetamine and apomorphine induced stereotyped behavior in adult pigeons. *Pharmacology, biochemistry and behavior*, **15**, 701–704.

GROENEWEGEN HJ, VAN DEN HEUVEL OA, CATH DC, VOORN P, VELTMAN DJ (2003). Does an imbalance between the dorsal and ventral striatopallidal systems play a role in Tourette's syndrome ? A neuronal circuit approach. *Brain and Development*, **25**, S3–S14.

- HANSEN SW (1998). The cage environment of the farm mink – significance to welfare. *Scientifur*, **22**, 179–185.
- HARLOW HF, HARLOW MK (1965). The effect of rearing conditions on behaviour. *International Journal of Psychiatry*, **1**, 43–51.
- HARLOW HF, ROWLAND GL, GRIFFING A (1964). The effect of total social deprivation on the development of monkey behaviour. *Psychiatric Research Report of the American Psychiatric Association*, **19**, 116–135.
- HENNESSY CL (1996). Reducing stereotypic behavior in polar bears (*Ursus maritimus*) at Auckland Zoo. *Ratel*, **23**, 9-21.
- HETTS S, CLARK JD, CALPIN JP, ARNOLD CE, MATEO JM (1992). Influence of housing conditions on beagle behavior. *Applied Animal Behaviour Science*, **34**, 137–155.
- HEWSON CJ, LUESCHER UA (1996). Compulsive disorder in dogs. In *Readings in Companion Animal Behavior*. Trenton, New Jersey : Veterinary Learning Systems, p. 153–158.
- HIGLEY JD, SUOMI SJ, LINNOILA M (1992). A longitudinal assessment of CSF monoamine metabolite and plasma cortisol concentrations in young rhesus monkeys. *Biological Psychiatry*, **32**, 127–145.
- HINDE RA (1971). Development of social behavior. In *Behavior of Nonhuman Primates*. Vol. 3. New York : Academic Press, p. 1–68.
- HINDE R (1976). On describing relationships. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, **17**, 1-19.
- HOGAN LA, TRIBE A (2007). Prevalence and cause of stereotypic behaviour in common wombats (*Vombatus ursinus*) residing in Australian zoos. *Applied Animal Behaviour Science*, **105**, 180-191.
- HOTZEL MJ, MACHADO LCP, WOLF FM, COSTA OAD (2004). Behaviour of sows and piglets reared in intensive outdoor or indoor systems. *Applied Animal Behaviour Science*, **86**, 27-39.
- HUGHES BO, DUNCAN IJ (1988). The notion of ethological “need”, models of motivation and animal welfare. *Animal behaviour*, **36**, 1696-1707.
- HUGO C, SEIER J, MDHLULI C, DANIELS W, HARVEY BH, DU TOIT D, WOLFE-COOTE S, NEL D, STEIN DJ (2003). Fluoxetine decreases stereotypic behavior in primates. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, **27**, 639–643.
- IGLAUER F, RASIM R (1993). Treatment of psychogenic feather picking in psittacine birds with a dopamine antagonist. *Journal of Small Animal Practice*, **34**, 564–566.

INGLIS FM, MOGHADDAM B (1999). Dopaminergic innervation of the amygdale is highly responsive to stress. *Journal of Neurochemistry*, **72**, 1088–1094.

IRONMONGER J (1992). *The Good Zoo Guide*. London : Harper & Collins. 208 p. ISBN 0002199211, 9780002199216.

JEPPESEN LL, FALKENBERG H (1990). Effects of play balls on pelt-biting, behaviour, and level of stress in ranch mink. *Scientifur*, **14**, 179–186.

JEPPESEN LL, HELLER KE, DALSGAARD T (2000). Effects of early weaning and housing conditions on the development of stereotypies in farmed mink. *Applied Animal Behaviour Science*, **68**, 85-92.

JONES MA, MASON GJ, PILLAY N (2010). Early social experience influences the development of stereotypic behaviour in captive-born striped mice *Rhabdomys*. *Applied Animal Behaviour Science*, **123**, 70-75.

JONES MA, MASON GJ, PILLAY N (2011a). Correlates of birth origin effects on the development of stereotypic behaviour in striped mice, *Rhabdomys*. *Animal Behaviour*, **82**, 149-159.

JONES MA, MASON GJ, PILLAY N (2011b). Early environmental enrichment protects captive-born striped mice against the later development of stereotypic behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, **135**, 138-145.

JONES M, VAN LIEROP M, PILLAY N (2008). All a mother's fault ? Transmission of stereotypy in striped mice *Rhabdomys*. *Applied Animal Behaviour Science*, **115**, 82-89.

JORDON-OWERS L (2003). Homeopathy for stereotypic behaviour in bears [abstract]. In : *Proceedings of the British Veterinary Zoological Society*, 10-11 May 2003, Dublin University, Ireland. London : BVZS.

KARLER R, CALDER LD, THAI DK, BEDINGFIELD JB (1998). The role of dopamine and gaba in the frontal cortex of mice in modulating a motor-stimulant effect of amphetamine and cocaine. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, **60**(1), 237–244.

KAUFMAN BM, POULIOT AL, TIEFENBACHER S, NOVAK MA (2004). Short and long-term effects of a substantial change in cage size on individually housed, adult male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Applied Animal Behaviour Science*, **88**, 319–330.

KENNES D, ODBERG FO, BOUQUET Y, DE RYCKE PH (1988). Changes in naloxone and haloperidol effects during the development of captivity-induced jumping stereotypy in bank voles. *European Journal of Pharmacology*, **153**, 19–24.

KESSEL A, BRENT L (2001). The rehabilitation of captive baboons. *Journal of Medical Primatology*, **30**, 71–80.

KIM MR, KIM SJ, LYU YS, KIM SH, LEE YK, KIM TH, SHIM I, ZHAO R, GOLDEN GT, YANG CH (2005). Effect of acupuncture on behavioral hyperactivity and dopamine release in the nucleus accumbens in rats sensitized to morphine. *Neuroscience Letters*, **387**, 17-21.

KING D, ZIGMOND MJ, FINLAY JM (1997). Effects of dopamine depletion in the medial prefrontal cortex on the stress-induced increase in extracellular dopamine in the nucleus accumbens core and shell. *Neuroscience*, **77**, 141–153.

KOLTER L, ZANDER R (1995). Potential and limitations of environmental enrichment in managing behavioural problems of polar bears. In : *Proceedings of the Second International Conference on Environmental Enrichment*, 21-25 August 2005, Copenhagen Zoo, Denmark. Copenhagen, p. 131–141.

LANGEN M, KAS M, STAAL WG, VAN ENGELAND H, DURSTON S (2011). The neurobiology of repetitive behavior : Of mice... *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **35**, 345–355.

LATHAM NR, MASON GJ (2008). Maternal deprivation and the development of stereotypic behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, **110**, 84-108.

LATHAM NR, MASON GJ (2010). Frustration and perseveration in stereotypic captive animals : Is a taste of enrichment worse than none at all? *Behavioural Brain Research*, **211**, 96-104.

LAWRENCE AB, TERLOUW EM (1993). A review of behavioral factors involved in the development and continued performance of stereotypic behaviors in pigs. *Journal of Animal Science*, **71**, 2815-2825.

LEES AJ, FERNANDO JC, CURZON G (1979). Serotonergic involvement in behavioural responses to amphetamine at high dosage. *Neuropharmacology*, **18**(2), 153–158.

LETCHWORTH SR, NADER MA, SMIT HR, FRIEDMAN DP, PORRINO LJ (2001). Progression of changes in dopamine transporter binding site density as a result of cocaine self-administration in rhesus monkeys. *Journal of Neuroscience*, **21**(8), 2799–2807.

LEWIS MH, PRESTI MF, LEWIS JB, TURNER CA (2006). The Neurobiology of Stereotypy I : Environmental Complexity. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 190-226.

LUTZ C, WELL A, NOVAK M (2003). Stereotypic and self-injurious behaviour in rhesus macaques : a survey and retrospective analysis of environment and early experience. *American Journal of Primatology*, **60**, 1–15.

MALLAPUR A (2005). Managing primates in zoos : lessons from animal behaviour. *Current Science*, **89**, 1214–1219.

MALLAPUR A, CHELLAM R (2002). Environmental influences on stereotypy and the activity budget of Indian leopards (*Panthera pardus*) in four zoos in Southern India. *Zoo Biology*, **21**, 585–595.

MARAI IFM, RASHWAN AA (2004). Rabbits' behavioural response to climatic and managerial conditions : a review. *Archiv für Tierzucht*, **47**, 469–482.

MARKOWITZ H, ADAY C, GAVAZZI A (1995). Effectiveness of acoustic 'prey' : environmental enrichment for a captive African leopard (*Panthera pardus*). *Zoo Biology*, **14**, 371–379.

MARTIN JE (2002). Early life experiences : activity levels and abnormal behaviours in resocialised chimpanzees. *Animal Welfare*, **11**, 419–436.

MARTIN LJ, SPICER DM, LEWIS MH, GLUCK JP, CORK LC (1991). Social deprivation of infant rhesus monkeys alters the chemoarchitecture of the brain : I. Subcortical regions. *Journal of Neuroscience*, **11**, 3344–3358.

MASON GJ (1991). Stereotypies : a critical review. *Animal Behaviour*, **41**, 1015–1037.

MASON GJ (1993). Age and context affect the stereotypies of caged mink. *Behaviour*, **127**, 191–229.

MASON GJ (2006). Stereotypic behaviour in captive animals : fundamentals and implications for welfare and beyond. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 325-351.

MASON GJ (2010). Species differences in responses to captivity : stress, welfare and the comparative method. *Trends in Ecology and Evolution*, **25** (12), 713-721.

MASON GJ, CLUBB R, LATHAM N, VICKERY S (2007). Why and how should we use environmental enrichment to tackle stereotypic behaviour ? *Applied Animal Behaviour Science*, **102**, 163-188.

MASON GJ, LATHAM N (2004). Can't stop, won't stop : is stereotypy a reliable animal welfare indicator ? *Animal Welfare*, **13**, S57–S69.

MASON GJ, MENDEL M (1997). Do the stereotypies of pigs, chickens and mink reflect adaptive species differences in the control of foraging. *Applied Animal Behaviour Science*, **53**, 45-58.

MCAFEE LM, MILLS DS, COOPER JJ (2002). The use of mirrors for the control of stereotypic weaving behaviour in the stabled horse. *Applied Animal Behaviour Science*, **78**, 159–173.

MCBRIDE SD, HEMMINGS A (2005). Altered mesoaccumbens and nigro-striatal dopamine physiology is associated with stereotypy development in a non-rodent species. *Behaviour Brain Research*, **159**, 113–118.

- MCBRIDE SD, HEMMINGS A (2009). A Neurologic Perspective of Equine Stereotypy. *Journal of Equine Veterinary Science*, **29** (1), 10-16
- MCGREEVY PD, NICOL CJ (1998). Physiological and behavioural consequences associated with short-term prevention of crib-biting in horses. *Physiology and Behaviour*, **65**, 15–23.
- MEDER A (1989). Effects of hand-rearing on the behavioral development of infant and juvenile gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*). *Developmental Psychobiology*, **22**, 357–376.
- MEEHAN CL, MENCH JA (2007). The challenge of challenge : can problem solving opportunities enhance animal welfare? *Applied Animal Behaviour Science*, **102**, 246–261.
- MEERS L, ÖDBERG FO (2005). Paradoxical rate-dependent effect of fluoxetine on captivity-induced stereotypies in bank voles. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*, **29**, 964–971.
- MERTENS PA (1997). Pharmacological treatment of feather-picking in pet birds. In : *Proceedings of the First International Meeting Veterinary Behavioural Medicine*, 1-2 April, 1997, Birmingham, UK. Potters Bar, UK : UFAW, p. 209–211.
- MEUNIER LD, DUKTIG JT, LANDI MS (1989). Modifications of stereotypic behaviour in rhesus monkeys using videotapes, puzzlefeeders, and foraging boxes. *Laboratory Animal Science*, **39**, 479.
- MEYER-HOLZAPFEL M (1968). Abnormal behavior in zoo animals. In *Abnormal Behaviour in Animals*. London : Saunders, p. 476–503.
- MINEKA S, SUOMI SJ (1978). Social separation in monkeys. *Psychological Bulletin*, **85**, 1376–1400.
- MILLS D, LUESCHER A (2006). Veterinary and Pharmacological Approaches to Abnormal Repetitive Behaviour. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 286-324.
- MITCHELL G, HERRING F, TROMBORG CT, DOWD B, STEINER S, OBRADOVICH S (1992). Targets of aggressive facial displays by golden bellied mangabeys (*Cercocebus galeritus chrysogaster*) at the Sacramento zoo. *Applied Animal Behaviour Science*, **33**, 249–259.
- MORGAN KN, TROMBORG CT (2007). Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science*, **102**, 262-302.
- MORRIS D (1964). The responses of animals to a restricted environment. In : *The Biology of Survival : Symposia of the Zoological Society of London*, No. 13, 7-8 May 1963, London. London : the Society, p. 29-45.
- MORRIS D (1966). The rigidification of behaviour. *Philosophical transactions of the Royal Society of London (B)*, **772** (251), 327-330.

- MURPHY ES, MCSWEENEY FK, SMITH RG, MCCOMAS JJ (2003). Dynamic changes in reinforcer effectiveness : theoretical, methodological, and practical implications for applied research. *Journal of Applied Behaviour Analysis*, **36**(4), 421–438.
- NEWBERRY RC (1995). Environmental enrichment : increasing the biological relevance of captive environments. *Applied Animal Behaviour Science*, **44**, 229-243.
- NEVISON CM, HURST JL, BARNARD CJ (1999). Why do male ICR(CD-1) mice perform bar-related (stereotypic) behavior ? *Behavioural Processes*, **47**, 95–111.
- NORMAN DA, SHALLICE T (1986). Attention to action : willed and automatic control of behaviour. In *Consciousness and Self-Regulation : Advances in Research and Theory*. New York : Plenum Press, p. 1–18.
- NOVAK MA, KINSEY JH, JORGENSEN MJ, HAZEN TJ (1998). Effects of puzzle feeders on pathological behaviour in individually housed rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, **46**, 213–227.
- NOVAK MA, MEYER JS, LUTZ C, TIEFENBACHER S (2006). Deprived Environments : Developmental Insights from Primatology. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 153-189.
- ÖDBERG FO (1986). The jumping stereotypy in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Biology of Behaviour*, **11**, 130–143.
- ÖDBERG FO (2006). Is it ethical to physically prevent horses performing oral stereotypies ? In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 41.
- ÖDBERG FO, KENNES D, DE RYCKE PH, BOUQUET Y (1987). The effect of interference in catecholamine biosynthesis on captivity-induced jumping stereotypy in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Archives of International Pharmacodynamics and Therapeutics*, **285**, 34–42.
- PALYA WL, ZACNY JP (1980). Stereotyped adjunctive pecking by caged pigeons. *Animal Learning and Behaviour*, **8**, 293-303.
- PANCRAT (2011). *Noyaux gris centraux* [en ligne]. Disponible sur : <http://fr.wikipedia.org/wiki/Fichier:Noyau-gris-centraux3.jpg> (consulté le 06/01/12).
- PERN SM, BENNETT ATD, CUTHILL IC (2003). The role of ultraviolet-A reflectance and ultraviolet-A-induced fluorescence in budgerigar mate choice. *Ethology*, **109**, 961–970.
- PLATT DM, NOVAK MA (1997). Videostimulation as enrichment for captive rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Applied Animal Behaviour Science*, **52**, 139–155.

- POMERANTZ O, TERKEL J (2009). Effects of positive reinforcement training techniques on the psychological welfare of zoo-housed chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Primatology*, **71**, 687–695.
- POULSEN EMB, HONEYMAN V, VALENTINE PA, TESKEY GC (1996). Use of fluoxetine for the treatment of stereotypical pacing behavior in a captive polar bear. *Journal of the American Veterinary Medical Association*, **209**, 1470-1474.
- POWELL SB, NEWMAN HA, PENDERGAST J, LEWIS MH (1999). A rodent model of spontaneous stereotypy : initial characterization of developmental, environmental, and neurobiological factors. *Physiology and Behavior*, **66**, 355–363.
- POWELL SB, GEYER MA, PREECE MA, PITCHER LK, REYNOLDS GP, SWERDLOW NR (2003). Dopamine depletion of the nucleus accumbens reverses isolation-induced deficits in prepulse inhibition in rats. *Neuroscience*, **119**(1), 233–240.
- PRESTI MF, LEWIS MH (2005). Striatal opioid peptide content in an animal model of spontaneous stereotypic behavior. *Behaviour Brain Research*, **157**, 363–368.
- PRESTI MF, MIKES HM, LEWIS MH (2003). Selective blockade of spontaneous motor stereotypy via intrastriatal pharmacological manipulation. *Pharmacology, Biochemistry and Behaviour*, **74**, 833–839.
- PRESTI MF, POWELL SB, LEWIS MH (2002). Dissociation between spontaneously emitted and apomorphine-induced stereotypy in *Peromyscus maniculatus bairdii*. *Physiology and Behavior*, **75**, 347–353.
- PUGLISI-ALLEGRA S, CABIB S (1997). Psychopharmacology of dopamine: the contribution of comparative studies in inbred strains of mice. *Progress in Neurobiology*, **51**, 637–661.
- PUGLISI-ALLEGRA S, IMPERATO A, ANGELUCCI L, CABIB S (1991). Acute stress induces time-dependent responses in dopamine mesolimbic system. *Brain Research*, **554**, 217–222.
- REDBO (1998). Relations Between Oral Stereotypies, Open-Field Behavior, and Pituitary–Adrenal System in Growing Dairy Cattle. *Physiology & Behavior*, **64**(3), p. 273–278.
- REES PA (2004). Low environmental temperature causes an increase in stereotypic behaviour in captive Asian elephants (*Elephas maximus*). *Journal of Thermal Biology*, **29**, 37–43.
- SAKA E, GOODRICH C, HARLAN P, MADRAS BK, GRAYBIEL AM (2004). Repetitive behaviors in monkeys are linked to specific striatal activation patterns. *Journal of Neuroscience*, **24**, 7557–7565.
- SANDSON J, ALBERT ML (1984). Varieties of perseveration. *Neuropsychologia*, **22** (6), 715–732.

SCHEEL-KRUGER J, ARNT J, MAGELUND G, OLIANAS M, PRZEWLOCKA B, CHRISTENSEN AV (1980). Behavioral functions of GABA in basal ganglia and limbic system. *Brain Research Bulletin*, **5**, 261–267.

SCHMID R, DOHERR MG, STEIGER A (2006). The influence of the breeding method on the behaviour of adult African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Applied Animal Behaviour Science*, **98**, 293-307.

SCHOENECKER B (2009). Increased survival and reproductive success associated with stereotypical behaviours in laboratory-bred bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Applied Animal Behaviour Science*, **121**, 55-62.

SCHOENECKER B, HELLER KE (2000). Indication of a genetic basis of stereotypies in laboratory-bred bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Applied Animal Behaviour Science*, **68**, 339–347.

SCHOENECKER B, HELLER KE (2001). The involvement of dopamine (DA) and serotonin (5-HT) in stress-induced stereotypies in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Applied Animal Behaviour Science*, **73**(4), 311–319.

SCHOENECKER B, HELLER KE (2003). Stimulation of serotonin (5-HT) activity reduces spontaneous stereotypies in female but not in male bank voles (*Clethrionomys glareolus*)—stereotyping female voles as a new animal model for human anxiety and mood disorders? *Applied Animal Behaviour Science*, **80**(2), 161–170.

SCHOUTEN W, RUSHEN J, DE PASSILLÉ AM (1991). Stereotypic behavior and heart rate in pigs. *Physiology & Behavior*, **50**(3), 617-624.

SCHUETT EB, FRASE BA (2001). Making scents : using the olfactory senses for lion enrichment. *Shape Enrichment*, **10**, 1–3.

SCHWAIBOLD U, PILLAY N (2001). Stereotypic behaviour is genetically transmitted in the African striped mouse *Rhabdomys pumilio*. *Applied Animal Behaviour Science*, **74**, 273-280.

SEIBERT LM, CROWELL-DAVIS SL, WILSON GH, RITCHIE BW (2004). Placebo-controlled clomipramine trial for the treatment of feather-picking disorder in Cockatoos. *Journal of the American Animal Hospital Association*, **40**, 261–269.

SHEPHERDSON DJ (1998). Tracing the path of environmental enrichment in zoos. In *Second Nature : Environmental Enrichment for Captive Animals*. Washington,DC : Smithsonian Institution Press, p. 1–12.

SHEPHERDSON DJ, CARLSTEAD K, MELLEN JD, SEIDENSTICKER J (1993). The influence of food presentation on the behaviour of small cats in confined environments. *Zoo Biology*, **12**, 203–216.

SHERWIN CM (2004). Mirrors as potential environmental enrichment for individually housed laboratory mice. *Applied Animal Behaviour Science*, **87**, 95–103.

SHETTLEWORTH SJ (2010). *Cognition, Evolution and Behavior*. 2nd edition. New York : Oxford University Press. 700 p. ISBN 978-0-19-531984-2.

SPIELMAN JS, WARAN N (2001). Olfactory enrichment for captive tigers (*Panthera tigris*) and lions (*Panthera leo*), using a synthetic analogue of feline facial pheromone [abstract]. *Newsletter of the American Veterinary Society of Animal Behavior*, 23(3), 12.

SWAISGOOD R, SHEPHERDSON D (2005). Scientific approaches to enrichment and stereotypies in zoo animals : what's been done and what should we go next ? *Zoo Biology*, 24, 499-518.

SWAISGOOD R, SHEPHERDSON D (2006). Environmental Enrichment as a Strategy for Mitigating Stereotypies in Zoo Animals : a Literature Review and Meta-analysis. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 259-265.

TAROU LR, BASHAW MJ (2007). Maximizing the effectiveness of environmental Enrichment : Suggestions from the experimental analysis of behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 102, 189-204.

TAROU LR, BASHAW MJ, MAPLE TL (2003). Failure of a Chemical Spray to Significantly Reduce Stereotypic Licking in a Captive Giraffe. *Zoo Biology*, 22, 601–607.

TAROU LR, BLOOMSMITH MA, MAPLE TL (2005). Survey of stereotypic behaviours in prosimians. *American Journal of Primatology*, 65, 81–196.

TRAINOR BC (2011). Stress responses and the mesolimbic dopamine system : social contexts and sex differences. *Hormones and Behavior*, 60, 457-469.

TURNER CA, KING MA, LEWIS MH (2003). Environmental enrichment : effects on stereotyped behavior and dendritic morphology. *Developmental Psychobiology*, 43, 1–8.

TURNER CA, LEWIS MH (2003). Environmental enrichment : effects on stereotyped behavior and neurotrophin levels. *Physiology and Behavior*, 80, 259–266.

TURNER CA, YANG MC, LEWIS MH (2002). Environmental enrichment : effects on stereotyped behavior and regional neuronal metabolic activity. *Brain Research*, 938, 15–21.

VANDEBROEK I, ÖDBERG FO (1996). Effect of apomorphine on the conflict-induced jumping stereotypy in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 57(4), 863–868.

VANDELEEST JJ, MCCOWAN B, CAPITANIO JP (2011). Early rearing interacts with temperament and housing to influence the risk for motor stereotypy in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Applied Animal Behaviour Science*, 132, 81-89.

- VICK S, ANDERSON JR, YOUNG R (2000). Maracas for *Macaca*? Evaluation of three potential enrichment objects in two species of zoo-housed macaques. *Zoo Biology*, **19**, 181–191.
- VICKERY S, MASON G (2004). Stereotypic behavior in Asiatic black and Malayan sun bears. *Zoo biology*, **23**, 409-430.
- VIEUILLE-THOMAS C, LE PAPE G, SIGNORET JP (1995). Stereotypies in pregnant sows : indications of influence of the housing system on the patterns expressed by the animals. *Applied Animal Behaviour Science*, **44**, 19-27.
- VON BORELL E, HURNIK JF (1991). The effect of haloperidol on the performance of stereotyped behavior in sows. *Life Sciences*, **49**, 309–314.
- WALTERS JR, BERGSTROM DA, CARLSON JH, CHASE TN, BRAUN AR (1987). D1 dopamine receptor activation required for postsynaptic expression of D2 agonist effects. *Science*, **236**, 719–722.
- WELLS DL (2009). Sensory stimulation as environmental enrichment for captive animals : a review. *Applied Animal Behaviour Science*, **118**, 1-11.
- WELLS DL, IRWIN RM (2008). Auditory stimulation as enrichment for zoo housed Asian elephants (*Elephas maximus*). *Animal Welfare*, **17**, 335–340.
- WERME M, MESSER C, OLSON L, GILDEN L, THOREN P, NESTLER EJ, BRENE S (2002). Δ FosB regulates wheel running. *Journal of Neuroscience*, **22**, 8133–8138.
- WIEDENMAYER C (1997). Causation of the ontogenetic development of stereotypic digging in gerbils. *Animal Behaviour*, **53**, 461–470.
- WILLEMSE T, MUDDE M, JOSEPHY M, SPRUIJT BM (1994). The effect of haloperidol and naloxone on excessive grooming behavior of cats. *European neuropsychopharmacology*, **4**, 39–45.
- WÜRBEL H (2006). The Motivational Basis of Caged Rodents' Stereotypies. In *Stereotypic Animal Behaviour : Fundamentals and Applications to Welfare*. 2nd edition. Wallingford : CAB International, p. 86-120.
- WÜRBEL H, STAUFFACHER M (1996). Prevention of stereotypy in laboratory mice : effects on stress-physiology and behaviour. *Physiology and Behavior*, **59**, 1163–1170.
- WÜRBEL H, STAUFFACHER M (1997). Age and weight at weaning affect corticosterone level and development of stereotypies in ICR-mice. *Animal Behaviour*, **53**, 891-900.
- WÜRBEL H, STAUFFACHER M, VON HOLST D (1996). Stereotypies in laboratory mice – quantitative and qualitative description of the ontogeny of 'wire gnawing' and 'jumping' in ICR and ICR nu – mice. *Ethology*, **102**, 371–385.

YALSIN E, AYTUG N (2007). Use of fluoxetine to treat stereotypical pacing behavior in a brown bear (*Ursus arctos*). *Journal of Veterinary Behavior*, **2**, 73-76.

YAMANASHI Y, MATSUZAWA T (2010). Emotional consequences when chimpanzees (*Pan troglodytes*) face challenges : individual differences in self-directed behaviours during cognitive tasks. *Animal Welfare*, **19**, 25–30.

ANNEXES

Annexe 1 : Etude d'une stéréotypie chez l'otarie.

Annexe 2 : Observation des aménagements d'enclos au zoo de Plaisance du Touch (31) et d'Amnéville (57).

Annexe 1 : Etude d'une stéréotypie chez l'otarie

Observations personnelles, stage de deuxième année de l'ENVT au zoo d'Amnéville (Moselle), du 15 juin au 24 juillet 2009.

Durant ce stage, j'ai étudié le cas de Lola, une otarie de Californie de 7 ans présentant une stéréotypie : elle claquait des dents au-dessus de sa nageoire postérieure, comme on peut le voir sur la photo ci-dessous.



Photo 1.1 : Stéréotypie de Lola (photographie personnelle)

Cette stéréotypie se caractérise par un claquement de dents, régulier mais assez bref, ne dépassant pas une vingtaine de secondes, au-dessus de sa nageoire postérieure gauche. Elle fait cela lorsqu'elle doit attendre quelque chose, une session d'entraînement ou de la nourriture par exemple.

Elle présente cette stéréotypie depuis son arrivée au zoo d'Amnéville en 2004, elle était auparavant dans un zoo en Angleterre.

La Baie des Lions de mer du zoo d'Amnéville est la plus grosse structure en Europe construite pour des otaries. Le décor a été construit de manière à ce que les otaries puissent exprimer des comportements naturels : un grand bassin extérieur représentant 2 millions de litres, d'une profondeur atteignant 4,5m, une plage et des enrochements tous praticables par les otaries. Une deuxième partie, appelée le repos, comprend un bassin de 500 000 L, et permet d'isoler les animaux pendant la période de reproduction. Enfin, le bâtiment, qui abrite les otaries pendant la nuit,

comprend trois bassins d'eau salée, représentant un total de 200 000 L, un espace médical, ainsi que des boxes individuels, dont un spécialement réservé aux mises bas et à l'apprentissage de la nage pour les nouveau-nés. Des spectacles sont organisés (jusqu'à 3 par jour en pleine saison l'été), accompagnés de sessions d'entraînement. Les contacts entre les otaries et les soigneurs sont basés sur une relation de confiance et de respect mutuel, et les exercices proposés miment les comportements naturels de l'espèce (par exemple la « chasse » avec des poissons lancés dans le bassin).



Photo 1.2 : La Baie des Lions de Mer du zoo d'Amnéville (photographie personnelle)

Les meilleures conditions de vie sont donc réunies pour assurer le bien-être des otaries. Pourtant, la stéréotypie de Lola ne s'est pas améliorée après son arrivée à Amnéville. Des enrichissements avec des jouets lui ont été proposés, mais elle ne s'y intéresse pas lorsqu'elle manifeste la stéréotypie, et lorsqu'elle les utilise, elle arrête le jeu pour stéréotyper.

Une observation de 6 semaines n'a pas été suffisante pour déterminer la cause de la stéréotypie de Lola. Celle-ci s'exprimait soit lorsque Lola était dans le bâtiment, en boxe fermé, soit lorsqu'elle attendait une session d'entraînement ou avant un spectacle, ou encore le matin lors de la distribution de vitamines qui précède leur sortie dans le grand bassin extérieur. A l'extérieur, ou dans le bassin intérieur, elle ne présentait jamais ce comportement. La stéréotypie était particulièrement marquée aussi lorsqu'elle n'avait pas réalisé correctement un exercice (en session d'entraînement).

Cela montre toute la difficulté qu'il y a à comprendre l'origine d'une stéréotypie, et lorsqu'on n'a pas déterminé la cause, il est difficile de la traiter. Dans le cas de Lola, il aurait probablement fallu envisager un traitement médicamenteux, car la stéréotypie existait depuis longtemps, avec un événement déclencheur ayant eu lieu avant son arrivée au zoo d'Amnéville, donc avec très probablement des dysfonctions cérébrales déjà mises en place. S'il s'agit de stress ou de frustration, il faudrait trouver le bon enrichissement adapté à la frustration ou au stress en question, et cela peut prendre du temps.

Ce stage m'a permis de découvrir ce comportement étrange que sont les stéréotypies, et le peu de réponses apportées par mes observations quant à l'origine et la cause de ce comportement m'a poussée à me pencher de manière plus précise sur ce sujet, afin de comprendre pourquoi il était si difficile d'éliminer ce comportement.

C'est ainsi que j'ai choisi d'en faire mon sujet de thèse.

Annexe 2 : Observation des aménagements d'enclos au zoo de Plaisance du Touch (31) et d'Amnéville (57).

Afin de compléter ce que j'ai pu observer en stage de deuxième année de l'ENVT au zoo d'Amnéville (Moselle), j'ai observé la manière dont sont conçus les enclos du zoo African Safari de Plaisance du Touch (31), et l'impact que cela peut avoir sur les animaux captifs.

On ne décrira pas ici tous les enclos, simplement certains aménagements qui m'ont paru intéressants à décrire.

- Les félins sont dans des enclos de petite taille, avec beaucoup d'arbres, ainsi que des troncs au sol, permettant aux animaux de se cacher. Un petit bassin est présent dans l'enclos.



Photo 2.1. : Enclos des léopards



Photo 2.2 : Enclos des tigres

(photographies personnelles)

La nuit ils sont à l'intérieur, dans des cages de petite taille. Le matin, jaguar et tigre présentent une activité locomotrice répétitive, avec des animaux qui arpentent leur cage en empruntant le même chemin.



Photo 2.3 : Bâtiment de nuit (ici des tigres)

(photographie personnelle)

- Pour les primates, des cages avec des grillages épais permettant aux animaux de grimper, avec des objets pour se balancer ou s'accrocher dans la cage. La nuit, ils sont aussi rentrés dans des cages fermées, avec des objets pour s'accrocher (cordes)



Photo 2.4 : Enclos des colobes

(photographie personnelle)

- Pour les ongulés, des enclos un peu plus isolés du passage des visiteurs, avec beaucoup d'arbres et parfois une partie plus pentue et rocailleuse, comme c'est le cas chez l'Oryx algazelle par exemple, assurant à la fois une séparation avec les visiteurs et un terrain adapté à leurs sabots.



Photo 2.5 : Enclos des damalisques

(photographie personnelle)

Le nettoyage des cages (à l'intérieur) est réalisé le matin, pendant que les animaux sont dans leur enclos (donc à l'extérieur). La présence d'un animalier dans l'enclos ne semble pas perturber les animaux : par exemple les Oryx algazelles restent groupées pendant que l'animalier enlève les déjections, le bruit du petit tracteur ne les fait pas fuir et elles se dispersent à nouveau lorsque l'animalier part de l'enclos.

Des spectacles sont proposés avec les otaries et les perroquets, ce qui constitue un enrichissement cognitif pour les animaux.

Il s'agit là d'un zoo avec certes de petits espaces mais avec des aménagements intéressants, qui peuvent constituer une prévention des stéréotypies, mis à part les stéréotypies locomotrices des félins, mais il faudrait que les enclos soient vraiment très spacieux pour ne pas observer ce comportement.

- Quelques éléments supplémentaires, observés à Amnéville :



Photo 2.6 : L'aire d'alimentation des girafes, apportant en même temps une zone ombragée.

(photographie personnelle)



Photo 2.7 : Spectacle de rapaces, avec des vols libres pour encourager les comportements naturels.

(photographie personnelle)



Photo 2.8 : Enclos des orang-outans, avec possibilités d'escalader et de se balancer sur plusieurs étages.

(photographie personnelle)

Des enrichissements sont apportés à l'ours polaire, qui nage de façon stéréotypée dans son bassin : de la nourriture est dissimulée dans des bidons en plastique, permettant d'encourager la recherche de nourriture, des poils ou plumes d'autres espèces sont placés dans l'enclos, comme enrichissement olfactif.

Chez les otaries, de nombreux jouets (ballons, cerceaux) sont proposés aux animaux) et des blocs de glace emprisonnant du poisson sont lancés dans le bassin.

Toulouse 2012

NOM : WENISCH

PRENOM : Emilie

TITRE : Les stéréotypies des animaux élevés en captivité : étude bibliographique

RESUME :

Les stéréotypies sont des comportements anormaux que l'on observe souvent chez les animaux en captivité, que l'on définit comme répétitifs, invariables et n'ayant aucun but particulier. Elles posent de nombreux problèmes éthiques notamment dans les zoos, car elles sont considérées comme reflétant le mal-être des animaux, ce qui rend l'opinion publique très sensible à ce genre de trouble comportemental. Il existe de nombreuses formes de stéréotypies, qui sont exprimées par un grand nombre d'espèces animales. Elles sont dues à une impossibilité de l'animal de réaliser un comportement donné, dans un environnement trop pauvre en stimuli et sont à l'origine de modifications neurologiques rendant ce comportement encore plus « figé ».

Après avoir défini et présenté les stéréotypies, ainsi que leurs causes et les mécanismes associés, ce travail envisage les possibilités de traitement et de prévention, en particulier par la mise en place d'enrichissements, complétés si besoin de traitements médicaux.

MOTS-CLES :

STEREOTYPIE, COMPORTEMENT, CAPTIVITE, STRESS, ENRICHISSEMENT, TRAITEMENT

TITLE : Stereotypies in captive animals : a review

ABSTRACT :

Frequently observed in the case of captive animals, stereotypies are defined as abnormal repetitive and invariant behaviours having no obvious function. Often pointed out as reflecting poor animal welfare notably in zoos, they are of major concern for people, making this behavioural disorder an important ethical issue. As large is the number of affected species, almost as various are stereotypies. They are due to an impossibility to perform a behaviour in an environment low in stimuli and are leading to neurologic disorders making this behaviour less and less flexible.

After having defined and described stereotypies, as well as their causes and underlying mechanisms, this work presents the existing treatments and methods of prevention, especially by shedding the light on the use of enrichment techniques, associated with medication if necessary.

KEY WORDS :

STEREOTYPY, BEHAVIOUR, CAPTIVITY, STRESS, ENRICHMENT, TREATMENT