Régulation des émotions chez l'animal d'élevage : focus sur les acteurs neurobiologiques

Ophélie Menant, Alexandra Destrez, Véronique Deiss, Alain Boissy, P. Delagrange, Ludovic Calandreau, Elodie Chaillou

▶ **To cite this version:**

Ophélie Menant, Alexandra Destrez, Véronique Deiss, Alain Boissy, P. Delagrange, et al.. Régulation des émotions chez l'animal d'élevage : focus sur les acteurs neurobiologiques. INRA Productions Animales, 2016, 29 (4), pp.241-245. hal-01594531

HAL Id: hal-01594531
https://hal.science/hal-01594531

Submitted on 27 May 2020

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

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

INRA Prod. Anim.,
2016, 29 (4), 241-254

Régulation des émotions chez l'animal d'élevage : focus sur les acteurs neurobiologiques

O. MENANT[1], A. DESTREZ[2], V. DEISS[3], A. BOISSY[3], P. DELAGRANGE[4], L. CALANDREAU[1], E. CHAILLOU[1]

[1] PRC, CNRS, IFCE, INRA, Université de Tours, 37380, Nouzilly, France

[2] UMR1273 Métafort, AgroSup, INRA, 21079, Dijon, France

[3] UMR1213 Herbivores, INRA, VetAgro Sup, 63122, Saint-Genès-Champanelle, France

[4] Neuropsychiatry Innovation Therapeutic Pole, Institut de Recherches Servier, 125 chemin de Ronde, 78290, Croissy sur Seine, France

Courriel : Elodie.Chaillou@inra.fr

Dès la fin du XIX[e] siècle, Charles Darwin constate que les émotions exprimées par les différentes espèces animales se ressemblent. Il considère alors que l'émotion est universelle et qu'elle permet à chaque être vivant de s'adapter et de survivre. Chez les mammifères ou les oiseaux, il est admis qu'il existe une universalité des réponses émotionnelles comportementales et physiologiques sous-tendues par un réseau neuronal spécifique des émotions.

La question de la capacité des animaux à ressentir et exprimer des émotions s'est posée avec l'émergence de l'intérêt de la société pour le bien-être animal (Mellor et Stafford 2001, Vanhonacker *et al* 2008). En condition d'élevage, les animaux domestiques sont soumis à différentes pratiques connues pour générer des réactions négatives, caractérisées par des vocalisations, des tentatives de fuite, des concentrations plasmatiques élevées de glucocorticoïdes et de catécholamines, des accélérations du rythme cardiaque (Hargreaves et Hutson 1990, Manteca et Deag 1993, Grandin et Shivley 2015). Ces modifications comportementales et physiologiques se rencontrent notamment lors de la tonte chez la brebis, d'interventions vétérinaires, du transport (Santurtun *et al* 2015), de ruptures de liens sociaux (Grandin et Shivley 2015), ou en présence d'un prédateur (Apfelbach *et al* 2005). À l'inverse, certains contextes d'élevage enrichis (litière, brosses…) sont propices à l'expression de comportements témoignant d'un état émotionnel positif (recherche de contacts, exploration…) (Meunier-Salaun *et al* 2007).

Afin d'objectiver l'évaluation des émotions chez les animaux d'élevage, le réseau Agri-Bien-Être Animal (groupe interdisciplinaire créé par l'INRA en 1998, www6.inra.fr/agri_bien_etre_animal) a proposé des stratégies expérimentales fondées sur la théorie de l'évaluation issue des théories cognitives proposées en psychologie humaine (Boissy *et al* 2007, encadré 1). Selon ce cadre conceptuel, les émotions sont générées par l'évaluation cognitive d'une situation à laquelle l'animal est confronté. Bien que la caractérisation de ces situations soit complexe (Forkman *et al* 2007), l'animal l'évaluerait selon des critères élémentaires de pertinence (soudaineté, nouveauté…), d'implication (prévisibilité…), de correspondance aux attentes et selon ses propres capacités d'adaptation (contrôlabilité de la situation). À l'issue de cette phase d'évaluation, l'émotion ressentie par l'animal se traduit par l'expression émotionnelle. C'est cette dernière qui peut être évaluée par la mesure objective des réponses émotionnelles comportementales et physiologiques (encadré 2). En appliquant ce cadre conceptuel aux recherches en neurobiologie des émotions, la représentation du circuit neuronal des émotions peut s'articuler autour des structures impliquées dans la perception de l'environnement, des structures impliquées dans le traitement de l'information et des structures impliquées dans l'expression des réponses émotionnelles (figure 1). D'un point de vue expérimental, ce cadre théorique impose de caractériser et standardiser la situation susceptible de déclencher des émotions, de caractériser les réponses émotionnelles exprimées par les individus, en relation avec les acteurs neurobiologiques étudiés.

1 / Prérequis à l'étude des acteurs neurobiologiques du réseau neuronal des émotions

1.1 / Mise en œuvre des approches expérimentales en neurobiologie

Les acteurs neurobiologiques qui constituent un réseau neuronal sont d'une part les structures cérébrales, et d'autre part, les neuropeptides et neuromédiateurs. Les approches développées concernent donc des systèmes cellulaires et biochimiques, mais aussi la dynamique de ces systèmes. Les approches disponibles pour étudier l'ensemble de ces acteurs peuvent être classées selon qu'elles mettent en évidence des corrélats neurobiologiques, la nécessité de l'acteur étudié ou la suffisance de cet acteur (Berridge 2003). Dans le cadre de la neurobiologie des émotions, il s'agira par exemple de :

- dénombrer et de comparer des densités de populations neuronales d'une structure cérébrale spécifique, entre deux groupes d'animaux (stressés *vs* contrôles) pour mettre en évidence des corrélats neurobiologiques ;

- mesurer des réponses émotionnelles d'un groupe d'individus placés dans une situation déclenchante d'émotion avant et après la lésion d'une structure

cérébrale spécifique pour mettre en évidence la nécessité de cette structure dans le réseau neuronal des émotions ;

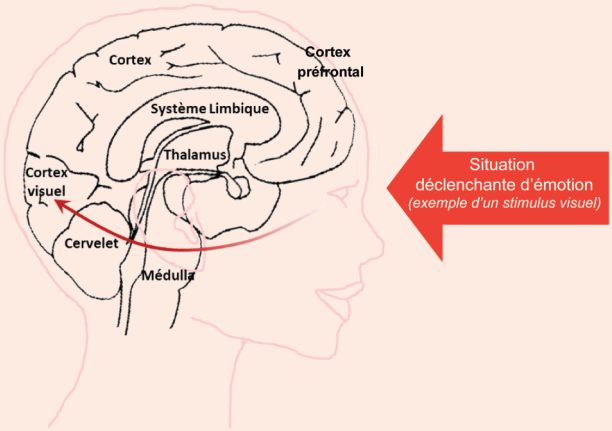
- mesurer les réponses émotionnelles induites par la stimulation d'une structure cérébrale spécifique chez un groupe d'individus placés dans une situation sans valence émotionnelle pour mettre en évidence la suffisance de cette structure dans le réseau neuronal des émotions.

Encadré 1. *Définitions et théories des émotions.*

Le nombre important de définitions et de théories relatives aux émotions témoigne du débat scientifique qui entoure l'étude et la compréhension des émotions (Bindra 1970, Leventhal et Patrick-Miller 2000). D'abord appelées *qualia émotionnels* (expérience subjective) ou sentiments (Russell et Mehrabian 1977, McNaughton 1989), les émotions ont été catégorisées en émotions primaires et secondaires. Les premières (la peur, la joie, le dégoût, la tristesse, la surprise et la colère) sont considérées comme innées et communes à l'ensemble du règne animal (Leventhal et Patrick-Miller 2000), alors que les secondes (la frustration, l'amour, la jalousie…) seraient plus complexes et spécifiques à l'être humain (Leventhal et Scherer 1987).
Chez l'être humain, plusieurs théories ont été proposées pour décrire les processus émotionnels (de la perception à l'émotion). Elles diffèrent par le niveau d'intégration du processus cognitif, autrement dit la mise en jeu des structures corticales. Dans la théorie de l'évaluation (Schachter et Singer 1962), les processus cognitifs concernent à la fois l'interprétation de l'évènement source de l'émotion et les changements corporels, tous les deux nécessaires pour induire une émotion qui peut aussi dépendre de l'expérience du sujet (son éducation, sa culture…).

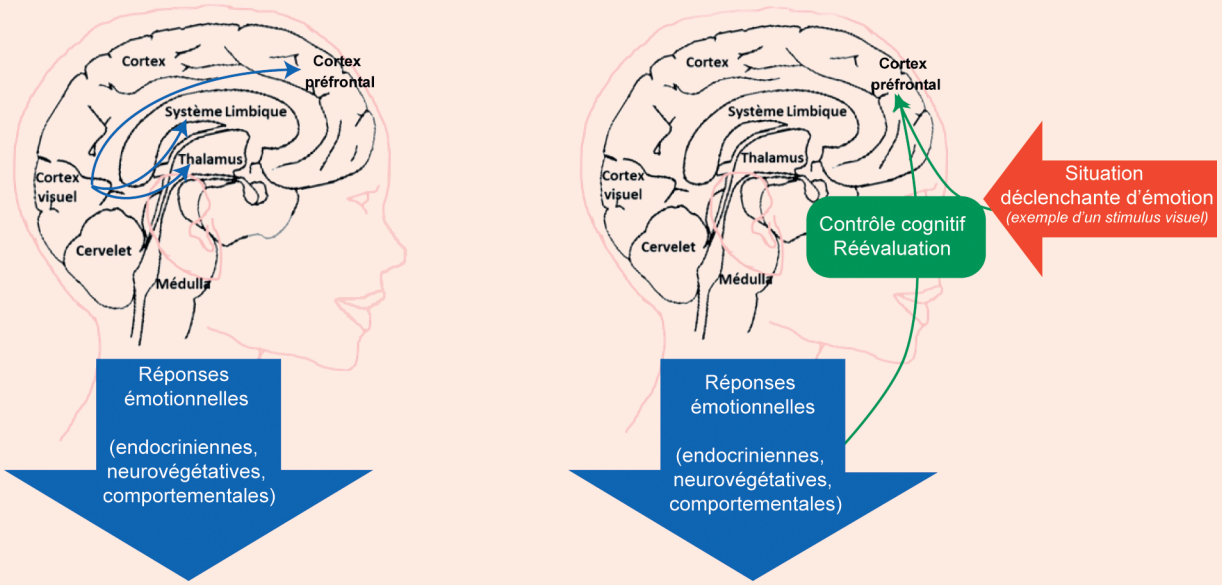
L'émotion, définie comme une réponse affective intense et de courte durée induite par un évènement particulier (Kirouac 1989), résulte de processus mentaux complexes qui peuvent être déclinés en trois étapes : la perception, la réaction et le contrôle cognitif. Par ailleurs, l'émotion peut être caractérisée par trois composantes : comportementale, physiologique et subjective (Dantzer 2002a). Les deux premières rendent compte de l'*expression émotionnelle* et sont évaluées par des mesures objectives, la dernière rend compte du *ressenti émotionnel* et ne peut être évaluée qu'au travers de la verbalisation du sujet, composante inaccessible chez l'animal.

1- Perception de l'évènement source de l'émotion
Processus émotionnels précoces
Structures cérébrales impliquées : *les cortex sensoriels (ici le cortex visuel), l'amygdale et le thalamus*



2- Réaction émotionnelle
Réponses automatiques, transitoires
Expressions comportementales et neurophysiologiques
Structures cérébrales impliquées : *le cortex orbitofrontal, le cortex préfrontal, le système limbidique (amygdale, insula...), l'hypothalamus, la substance grise périaqueducale, la médulla*

3- Contrôle cognitif
Réévaluation de la représentation de l'évènement source de l'émotion et des changements corporels
Arrêt de la réaction émotionnelle
Structures cérébrales impliquées : *le cortex orbitofrontal, le cortex préfrontal, l'amygdale et l'hippocampe*



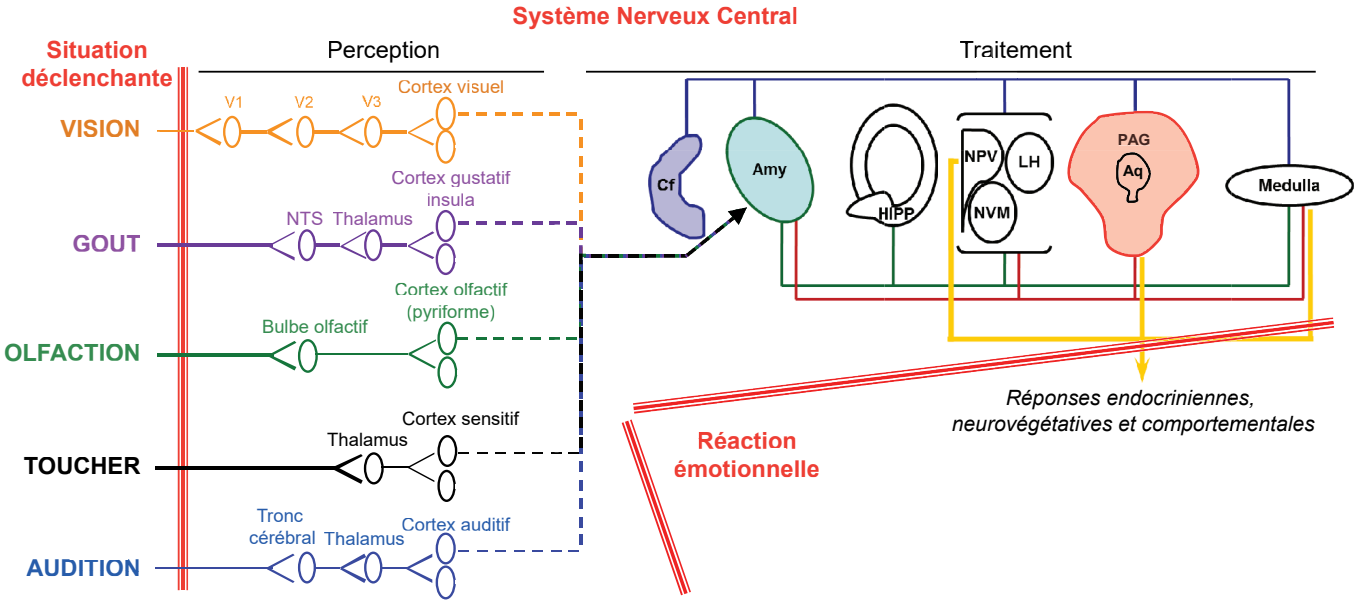
Encadré 2. *Mesure de l'expression des réponses émotionnelles chez les animaux d'élevage.*

Pour évaluer expérimentalement les émotions chez les animaux, il est courant de les exposer à un évènement particulier standardisé, supposé déclencher une émotion, et de mesurer les réponses émotionnelles comportementales, physiologiques et/ou neurovégétatives (Dantzer 2002a, 2002b). L'être humain pouvant être perçu comme un objet d'attachement ou au contraire comme un prédateur, il est important de limiter les interventions humaines et d'habituer les animaux à l'expérimentateur et aux différentes manipulations. À ces fins, les mesures comportementales peuvent être réalisées à partir d'enregistrements audiovisuels (vocalisations, budget temps…) ou de capteurs d'activité (locomotion), les différentes mesures neurovégétatives (rythme cardiaque…) peuvent être réalisées par télémétrie (Krause *et al* 2016), et les profils hormonaux à partir de prélèvements sanguins réalisés avec des cathéters intraveineux. Quelles que soient les méthodes de mesures choisies, il est donc nécessaire d'habituer les animaux à l'ensemble de ces dispositifs avec la mise en place de phases d'habituation les jours qui précèdent l'exposition à l'évènement déclenchant (Guesdon *et al* 2012, 2013, 2015).

En expérimentation, les situations les plus fréquemment utilisées sont la présence d'un être humain, la présentation d'un objet de façon soudaine et/ou nouveau, l'isolement social et l'environnement nouveau, ensemble de situations associées à des émotions négatives. Dans ces cas, les réponses observées sont une augmentation des vocalisations, des tentatives de fuite, et une diminution des comportements alimentaires et de repos (Guesdon *et al* 2012, 2015), une augmentation de la cortisolémie plasmatique (Guesdon *et al* 2012, 2015) et du rythme cardiaque (da Costa *et al* 2004 ; Santurtun *et al* 2015). Les situations associées à des émotions positives sont plus rarement étudiées et s'apparentent davantage à des situations d'apaisement avec le retour d'un objet d'attachement ou à des situations de jeux.

Cependant, chaque réponse précédemment citée ne peut rendre compte, à elle seule, de l'état émotionnel de l'animal. Par exemple, la cortisolémie est aussi élevée chez des étalons stressés que chez des étalons stimulés sexuellement (Colborn *et al* 1991), tout comme la prolactinémie qui augmente avec le stress (brebis en isolement social en cage individuelle) mais aussi avec l'activité physique (brebis en groupe libre de ses mouvements) (Guesdon *et al* 2015). Le même constat peut être fait pour des réponses neurovégétatives comme la hausse de la fréquence cardiaque observée chez des porcelets qu'ils soient soumis à une situation déclenchante d'émotions négatives (environnement renforcé négativement par des bruits soudains) ou une situation déclenchante d'émotions positives (environnement renforcé positivement par des jouets). Ici, il est nécessaire d'examiner la variabilité de la fréquence cardiaque et de l'associer à d'autres mesures physiologiques et/ou comportementales (Leliveld *et al* 2016). Il est donc important de prendre en compte plusieurs variables qui renseignent à la fois sur les réponses comportementales, neurovégétatives et/ou endocriniennes.

Figure 1. *Représentation schématique du circuit neuronal des émotions (d'après Le Doux 2000 et Rolls 2000).*



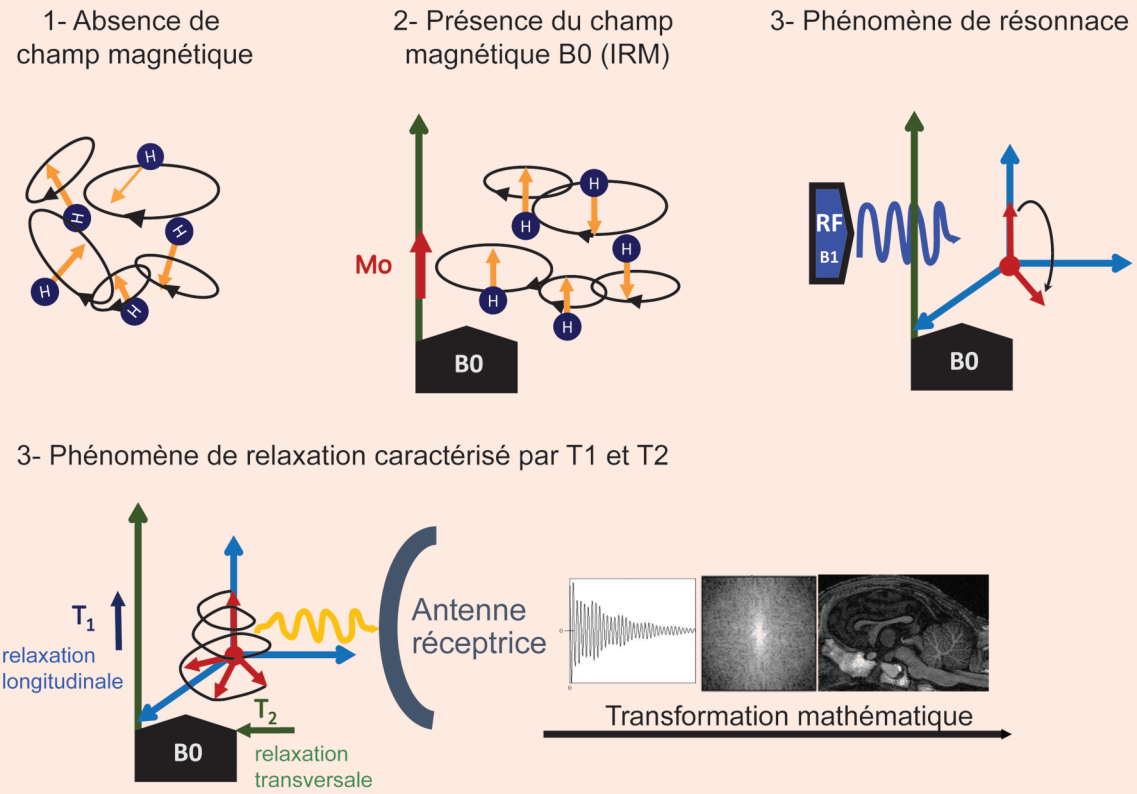
L'évaluation d'une *situation déclenchante* est l'objet d'une *perception* à différents étages du *système nerveux central* (aires corticales visuelles, noyau du tractus solitaire - NTS -, bulbe olfactif, thalamus, tronc cérébral). Selon les stimuli qui caractérisent la situation déclenchante, l'information perçue est *traitée* au niveau de structures comme le cortex frontal (Cf) et l'amygdale (Amy). Les connexions neuroanatomiques du cortex frontal (en bleu) et de l'amygdale (en vert) avec les autres structures cérébrales comme l'hippocampe (HIPP), l'hypothalamus (NPV, noyau paraventriculaire ; NVM, noyau ventromédian ; LH, aire latérale hypothalamique) permettent la transmission de l'information qui se traduit par la *réaction émotionnelle*. Celle-ci est observée au travers de réponses neurovégétatives, sous le contrôle principal de la médulla (tronc cérébral), endocriniennes, sous le contrôle principal de l'hypothalamus (NPV, NVM, LH) et comportementales, qui mettent en jeu la substance grise périaqueducale (PAG, connexions en rouge).

La mise en œuvre de ces approches repose sur différentes méthodologies telles que l'imagerie cellulaire (cf. Migaud *et al* 2016 ce numéro), l'imagerie par résonance magnétique (encadré 3), la pharmacologie ou la neurochirurgie ; toutes permettant d'accéder à une mesure neurobiologique. Toutefois, quelles que soient la démarche et la technique choisies, les données renseignant sur les acteurs neurobiologiques ne sont interprétables qu'à la condition de bien caractériser les réponses émotionnelles (Boissy *et al* 2007, encadré 2), de vérifier qu'elles sont spécifiques du contexte expérimental dans lequel les animaux sont placés, et de bien caractériser et standardiser la situation déclenchante d'émotion, sans négliger les différents facteurs de variation internes ou externes.

Encadré 3. *Imagerie par résonance magnétique.*

Les recherches en cognition humaine, en particulier sur les émotions, ont bénéficié du développement conjoint de l'imagerie cérébrale et des mathématiques associées à l'informatique. La méthode d'imagerie non invasive qui offre le plus d'informations à la fois anatomiques et fonctionnelles à une échelle macro- et microscopique est l'Imagerie par Résonance Magnétique (IRM).

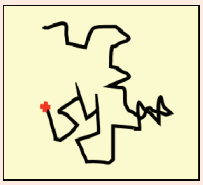
Le principe de cette méthode repose sur la propriété magnétique des atomes. Le principal atome étudié est le proton, noyau d'hydrogène (^{1}H), puisqu'il est très abondant dans les tissus biologiques, en particulier le cerveau. En l'absence de champ magnétique (**1**), avant de placer le sujet dans l'IRM, les mouvements (spins) des protons sont aléatoires. Leur résultante, appelée moment magnétique ($\Sigma\vec{\mu}$), est alors nulle. Lorsqu'ils sont placés dans un champ magnétique (champ magnétique permanent de l'IRM appelé B0), les spins s'alignent sur la direction du champ, leur résultante, alors non nulle, est représentée par M0 (**2**). Pour mesurer M0, un champ B1 est appliqué sous forme d'une onde radiofréquence (RF), perpendiculaire à B0. B1 provoque ainsi la bascule de l'aimantation dans un plan perpendiculaire au champ B0. C'est le phénomène de résonance (**3**, B1 est émis par une antenne positionnée sur l'organe à imager). La coupure du champ B1 provoque un retour de M0 à sa position d'équilibre, sa composante longitudinale (parallèle à B0) s'accroissant et sa composante transversale (dans un plan perpendiculaire à B0) diminuant. C'est le phénomène de relaxation. Deux constantes temporelles sont associées à ces composantes : les temps de relaxation longitudinale T_1 et transversale T_2 (**4**). Les fréquences des signaux reçus par l'antenne réceptrice sont encodées dans le domaine spatial par une transformation mathématique (transformée de Fourier) pour générer une image 2D ou 3D.



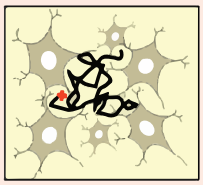
Selon les séquences d'acquisition choisies, il est possible de réaliser des IRM anatomique, fonctionnelle et/ou métabolique. Par exemple, des images anatomiques 3D du cerveau entier sont obtenues par IRM pondérée en T_1. Des informations fonctionnelles sur l'activité cérébrale sont obtenues par ASL (« *arterial spin label* »), qui mesure l'augmentation localisée du débit sanguin, ou BOLD *(« blood oxygenation level dependent* »), qui mesure la consommation d'oxygène. Les séquences IRM de type ASL ou BOLD sont encore assez rarement utilisées chez les animaux d'élevage. En effet, pour garantir l'immobilité des sujets (indispensable à l'examen IRM), ils sont souvent anesthésiés, l'anesthésie ayant un impact important sur le signal ASL ou BOLD mesuré. En revanche, le développement de l'imagerie de diffusion et de la tractographie est un atout pour étudier la maturation cérébrale d'une part, et le réseau de fibres blanches d'autre part.

L'IRM de diffusion mesure les mouvements des molécules d'eau dans le milieu. L'hétérogénéité du cerveau lui confère des propriétés de milieu isotrope (liquide cérébrospinal et substance grise) et anisotrope (substance blanche). L'eau diffuse librement dans le liquide cérébrospinal (**A**), librement mais de façon contrainte dans la substance grise (**B**), et de façon restreinte par les faisceaux myélinisés de la substance blanche (**C**). La modélisation de la diffusion de l'eau dans les trois directions de l'espace (**D**) permet d'extraire des paramètres quantitatifs de diffusion qui renseignent notamment sur la maturation cérébrale. C'est le cas, par exemple de la fraction d'anisotropie qui augmente avec la myélinisation des fibres blanches au cours du développement (**E**).
La tractographie rend compte de la direction de diffusion de l'eau le long des fibres blanches, sa modélisation permet de dessiner les faisceaux de fibres dans l'encéphale (**F**).
Ces deux dernières approches, pouvant être utilisées chez l'animal anesthésié, sont d'un intérêt majeur puisqu'elles permettent d'étudier l'impact de différents facteurs sur la mise en place des structures du réseau neuronal des émotions (IRM de diffusion) ou sur le réseau lui-même (tractographie).

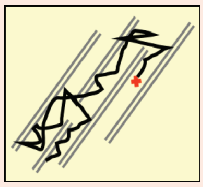
Diffusion de l'eau dans les différents compartiments du cerveau



A Liquide cérébrospinal

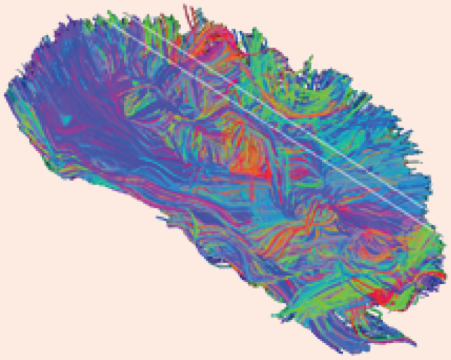


B Substance grise (corps cellulaires des neurones)



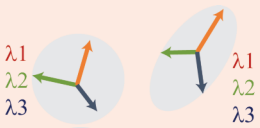
C Substance blanche (faisceaux myélinisés)

F Faisceau de fibres obtenu par tractographie sur un cerveau de brebis adulte

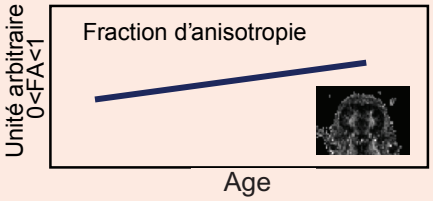


Crédit photo @Cyril Poupon - NeuroSpin CEA

D Modélisation de la diffusion de l'eau sous forme d'une sphère dans le liquide cérébrospinal et d'un ellipsoïde dans la substance blanche



E Exemple de la fraction d'anisotropie qui augmente au cours du développement



1.2 / Définition et caractérisation de la situation déclenchante d'émotion

Comme précédemment indiqué, le cadre théorique dans lequel s'inscrit l'étude des émotions chez les animaux d'élevage est basé sur la capacité des animaux à percevoir et traiter les informations de leur environnement et à y réagir. Il suffit d'observer les animaux dans leur milieu pour constater qu'ils sont capables de percevoir des éléments de leur environnement et même d'en reconnaître certains. C'est par exemple la brebis qui accepte exclusivement son petit à la mamelle, l'animal qui préfère un aliment à un autre ou l'animal qui réagit au bruit du tracteur.

Dans le cadre expérimental, une des principales stratégies pour évaluer les capacités de l'animal à percevoir un élément de son environnement est de le soumettre à un test de choix et/ou d'observer ses réactions comportementales lorsque son environnement est modifié. Par exemple, lorsque l'animal est soumis à un choix entre deux stimuli, seront mesurés des paramètres comportementaux comme la latence à rejoindre chaque stimulus, le temps passé à proximité de chaque stimulus. Dans le cadre du comportement alimentaire, il a été montré que les caractéristiques olfactives, gustatives et texturales de l'aliment, et les stimuli post-ingestifs sont déterminants dans l'expression du choix et des préférences de l'animal. Par exemple, le mouton choisira préférentiellement des plantes digestes et sans épines (Baumont 1996). Dans le cadre du comportement social, il a été montré que les ovins sont capables de reconnaitre un congénère familier d'un congénère non familier, sur une base multisensorielle. La mère est capable de reconnaitre spécifiquement son petit par son odeur et par ses vocalisations (Sèbe *et al* 2007, 2008). La réciproque est aussi vraie pour l'agneau qui reconnait spécifiquement sa mère ou son jumeau sur une base multisensorielle (Ligout et Porter 2004). Cette capacité à reconnaitre un partenaire social de même espèce est aussi observée vis-à-vis d'un partenaire d'espèce différente. Par exemple, un agneau est capable de discriminer un soigneur familier, d'un soigneur avec lequel il a eu des interactions positives et d'un être humain inconnu (Guesdon *et al* 2016). Cette capacité à discriminer les êtres humains est aussi basée sur une reconnaissance multimodale chez le cheval qui semble, de plus, capable de discriminer un stimulus cohérent (un sujet humain et sa voix) d'un stimulus incohérent (un sujet humain et la voix d'un autre sujet) (Lampe et André 2012). Chez le poussin d'une semaine, une étude rapporte sa capacité à discriminer visuellement un visage humain familier, quelle que soit son orientation, et des visages inconnus (Wood et Wood 2015). Les cailles japonaises sont également capables de discriminer des objets non sociaux de leur environnement (Calandreau *et al* 2013).

L'ensemble de ces travaux met en évidence la capacité des animaux d'élevage, mammifères et oiseaux, à discriminer des éléments de leur environnement sur une base multisensorielle et à exprimer un choix que certains auteurs qualifient de préférence (Ligout et Porter 2004, Gaudin *et al* 2015). Dans ce cas, il n'est pas rare d'interpréter cette préférence comme un moyen d'éviter un stimulus inconnu (néophobie) ou de rechercher un stimulus connu apaisant, deux comportements assimilables à des compor-

tements émotionnels. Ces interprétations sont fondées sur l'expression de réponses comportementales comme les vocalisations, le temps passé à proximité ou éloigné d'un stimulus, exprimées dans une situation particulière, susceptible de déclencher une émotion (séparation sociale, conflit de motivation…). Une situation sera qualifiée, *a priori*, comme étant déclenchante d'émotion selon, notamment, le caractère de l'espèce étudiée (sociale ou non, grégaire, territoriale…).

Chez l'ovin, une des situations déclenchantes d'émotion les plus étudiées est l'isolement social compte tenu du caractère grégaire de cette espèce. Les animaux placés en situation d'isolement montrent une augmentation du nombre de vocalisations et de tentatives de fuite, et une diminution du temps passé couché (Guesdon *et al* 2012, 2013, 2015). Les réponses endocriniennes se caractérisent par une augmentation de la cortisolémie (Pierzchala *et al* 1985, Apple *et al* 1993, Guesdon *et al* 2012) et de certaines catécholamines circulantes (Niezgoda *et al* 1993, Guesdon *et al* 2015). L'examen précis des situations expérimentales rapportées ci-dessus montre que l'isolement social de l'individu est réalisé de manière très variable d'une étude à l'autre au risque de confondre l'effet de l'isolement social avec d'autres facteurs (Forkman *et al* 2007) comme le changement d'environnement, la manipulation par un être humain (Niezgoda *et al* 1993), ou la contention (Turner *et al* 2010). Les réponses émotionnelles ainsi mesurées ne rendent pas compte du seul effet de l'isolement social comme situation déclenchante, puisque la contention (Niezgoda *et al* 1993), le changement d'environnement ou la présence d'un être humain peuvent à eux seuls induire des réponses émotionnelles (figure 2) (Romeyer et Bouissou 1992, Guesdon *et al* 2015). Chez la caille japonaise et la poule, des réactions de peur (augmentation du nombre de vocalisations, diminution du comportement exploratoire) ont été observées lorsque les individus sont exposés à des situations déclenchantes telles que l'exposition à la nouveauté, qu'il s'agisse d'un objet (Calandreau *et al* 2013), d'un environnement (« *openfield* », Boulay *et al* 2013) ou d'un aliment (Bertin *et al* 2015). De même, l'exposition à un stimulus acoustique soudain et inattendu induit des réponses émotionnelles neurovégétatives (activité cardiaque) chez la caille japonaise (Valance *et al* 2007).

Comme l'illustrent les exemples précédemment cités, il est essentiel de caractériser et standardiser la situation déclenchante d'émotion, d'une part, et de caractériser les réponses émotionnelles de l'animal, en considérant la nécessité d'évaluer à la fois les réponses comportementales et physiologiques, d'autre part. Par ailleurs, il est aussi nécessaire de prendre en compte les facteurs externes ou internes susceptibles de modifier les réactions émotionnelles (âge, genre, état physiologique).

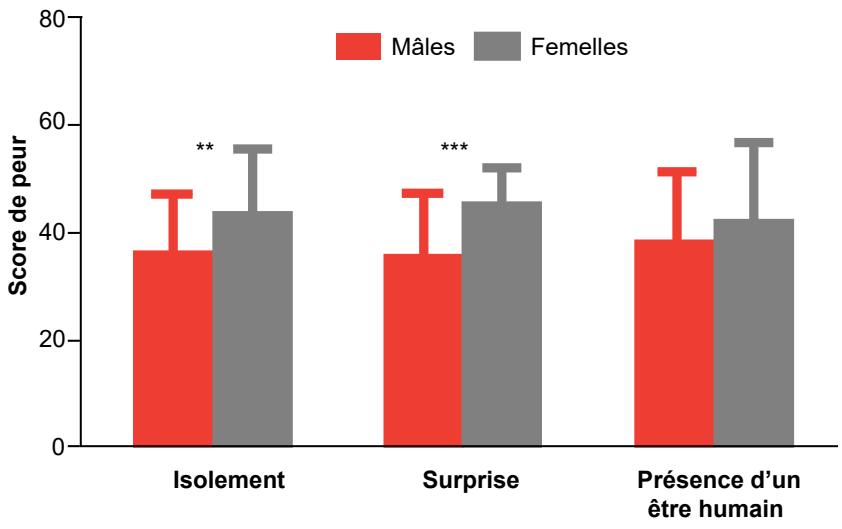
1.3 / Facteurs de variation des réponses émotionnelles

Parmi les facteurs de variation, il faut noter l'âge (Viérin et Bouissou 2002), le genre (figure 2) ou plus généralement les stéroïdes sexuels (Vandenheede et Bouissou 1993, 1996, Rivalland *et al* 2007, Turner *et al* 2010), et l'état physiologique (Viérin et Bouissou 2001). Les effets de ces facteurs sont rapportés aussi bien sur les réponses comportementales que physiologiques. Par exemple, de jeunes brebis présentent un score de peur supérieur à celui de jeunes béliers soumis à différentes situations déclenchantes d'émotion (surprise, présence d'un être humain, isolement, figure 2) (Viérin et Bouissou 2002). En situation d'isolement, des brebis ovariectomisées présentent une cortisolémie supérieure à celle de béliers castrés, ces différences étant spécifiques des situations expérimentales auxquelles les individus ont été soumis (Turner *et al* 2010).

Chez les femelles, il est intéressant de noter que l'état physiologique, ou plus précisément l'état hormonal, joue un rôle primordial dans l'expression de certains comportements, le cas de figure le plus démonstratif étant le comportement sexuel. Par exemple, la brebis, comme la chèvre, exprime des comportements agonistiques à l'égard d'un mâle sexuellement actif en dehors de leur période d'œstrus. Ces comportements se manifestent par des coups de tête ou de pattes, des sauts, des mouvements de recul suivis de charge. À l'inverse, lorsque la femelle est sexuellement réceptive, elle exprime des comportements d'approche et d'acceptation du mâle (Fabre-Nys 2000). Par la suite, la gestation et la lactation semblent être associées à une moindre réactivité émotionnelle. Au cours de la gestation, il a été rapporté que les réponses comportementales induites par des situations déclenchantes d'émotion sont diminuées chez la brebis (Viérin et Bouissou 2001), et une plus grande stabilité hiérarchique, caractérisée par moins de comportements agressifs, a été observée chez la truie (Parent *et al* 2012). De plus, des brebis en lactation présentent une moindre augmentation de la cortisolémie en réponse à un chien qui aboie que des brebis non lactantes (Ralph et Tilbrook 2016). Plusieurs auteurs ont fait l'hypothèse que la modulation de la réactivité émotionnelle par la gestation ou la lactation était liée à des acteurs hormonaux comme la prolactine ou l'ocytocine. Pour vérifier une telle hypothèse, des études pharmacologiques ont été menées et ont montré que la perfusion d'ocytocine dans la neurohypophyse de brebis, allaitantes ou non, diminue la hausse de cortisolémie induite par la présence d'un chien qui aboie (Cook 1997).

Parmi les facteurs externes qui peuvent influencer les réponses comportementales et/ou endocriniennes, il faut noter l'alimentation (exemple de la néophobie alimentaire du poussin, Bertin *et al* 2013), la température (exemple du stress de chaleur chez les ruminants, Barnes *et al* 2004) ou la durée d'éclairage (exemple de l'élevage avicole, Manser 1996). Dans ce dernier cas, les réponses comportementales et physiologiques pourraient être modulées par la mélatonine, neurohormone secrétée la nuit par la glande pinéale. Principalement connue

Figure 2. *Impact du genre sur la réactivité émotionnelle évaluée par un score de peur multicritère dans trois situations déclenchantes d'émotion (l'isolement, la surprise et la présence d'un être humain) chez le mouton (d'après Vandenheede et Bouissou 1993).*



pour son rôle dans la synchronisation des rythmes photopériodiques et circadiens, et dans la régulation saisonnée de la reproduction, la mélatonine jouerait aussi un rôle dans les processus mnésiques (Bouslama *et al* 2007) et émotionnels (Saito *et al* 2005, Guesdon *et al* 2013). Chez le poussin nouveau-né, la mélatonine diminue les effets d'un stress aigu en agissant notamment sur l'axe corticotrope qui régule la libération de corticoïdes (Saito *et al* 2005). Chez la brebis adulte, la mélatonine joue aussi un rôle apaisant lorsque les animaux sont soumis à un isolement social. Cet effet se traduit par des réponses endocriniennes et comportementales amoindries lorsque l'isolement social est réalisé en phase nocturne comparées aux réponses induites par un isolement social réalisé en phase diurne. Cet effet a été confirmé par une approche pharmacologique en mimant les taux nocturnes centraux de mélatonine. Dans ce contexte, les brebis isolées recevant de la mélatonine ont des réponses endocriniennes (cortisolémie) et comportementales (vocalisation) moins élevées que les brebis isolées perfusées avec une solution saline (Guesdon *et al* 2013).

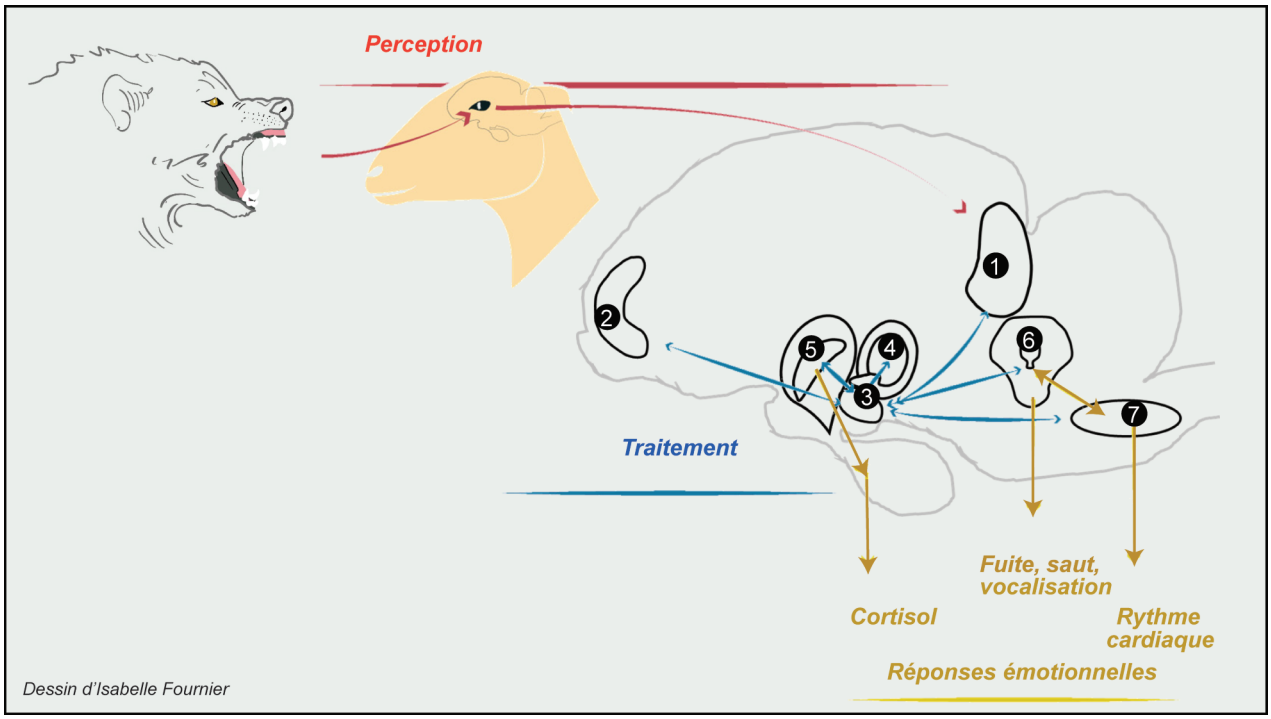
Par ailleurs, il est aussi important de prendre en considération le vécu de l'animal lorsque l'on s'intéresse au réseau neuronal des émotions. En effet, des études ont montré que l'accumulation d'émotions peut modifier la réactivité émotionnelle voire induire des états émotionnels ou affectifs plus durables (Dantzer 2002b, Désiré *et al* 2002, Paul *et al* 2005). Par exemple, chez la caille japonaise, l'exposition répétée à des évènements déclenchants des émotions négatives modifie le fonctionnement de l'axe corticotrope (Calandreau *et al* 2011), les réponses émotionnelles mesurées face à la nouveauté (environnement : Calandreau *et al* 2011, objet : Laurence *et al* 2012, aliment : Favreau-Peigné *et al* 2014) et les réponses de peur liées à la présence de l'être humain (Laurence *et al* 2014, Favreau-Peigné *et al* 2014). Chez l'ovin, l'accumulation d'émotions négatives modifie aussi la réactivité émotionnelle (réponse de peur, Destrez *et al* 2013a) et de façon remarquable est associée à l'établissement d'une évaluation plus négative de situations pourtant neutres ou positives (Destrez *et al* 2013b, 2013c). Ce biais de jugement négatif indiquerait un jugement pessimiste des informations de l'environnement. De plus, les auteurs ont montré que l'induction répétée d'émotions positives ou l'enrichissement de l'environnement d'élevage pouvait contrecarrer les effets délétères d'un stress chronique chez l'ovin (Destrez *et al* 2014) et la caille japonaise (Laurence *et al* 2015).

Enfin, quelle que soit la situation considérée, ponctuelle ou chronique, les individus ne réagiront pas tous de la même manière, et pour un même type d'émotion exprimée, l'intensité de la réponse peut varier entre les individus. Cette variabilité peut rendre compte des stratégies que les individus ont développées pour réagir et s'adapter à une situation déclenchante d'émotion, c'est ce que certains auteurs appellent le « *coping style* » ou la stratégie d'adaptation (Koolhaas et Van Reenen 2016). À l'échelle neurobiologique, cette capacité adaptative peut être sous-tendue par plusieurs niveaux du réseau neuronal des émotions.

2 / Identification du réseau neuronal des émotions

L'implication du système nerveux central dans la naissance et l'expression des émotions peut être étudiée à différents niveaux, selon que l'on s'intéresse à la perception des informations environnementales, à leur traitement ou directement à l'expression des réponses émotionnelles (figures 1 et 3).

Figure 3. *Représentation schématique du réseau neuronal des émotions proposé chez la brebis (d'après l'exposition « Un cerveau dans toutes les têtes », panneau « Que d'émotions… », Chaillou* et al *2015).*



Les structures cérébrales associées aux différentes sensorialités (1, cortex visuel) jouent un rôle important dans la naissance des émotions puisqu'elles permettent la *perception* (flèches rouges) des informations de l'environnement (le loup). Ces informations sont *traitées* (flèches bleues) par différentes structures cérébrales telles que le cortex frontal (2), l'amygdale (3) et l'hippocampe (4) et conduisent à l'expression *des réponses émotionnelles*. Ces dernières sont régulées (flèches jaunes) plus spécifiquement par le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus (5) pour les sécrétions endocrines (cortisol), probablement par la substance grise périaqueducale (6) pour les réponses comportementales (fuite, saut, vocalisation), et par la médulla (7) pour les réponses neurovégétatives (rythme cardiaque).

2.1 / Structures impliquées dans la perception des informations environnementales

Chez les animaux d'élevage, la perception sensorielle a surtout été étudiée en relation avec la reconnaissance entre congénères et le comportement alimentaire. Il a été montré que la sensibilité gustative évolue au cours de la vie périnatale chez l'agneau dont certaines structures cérébrales comme le noyau du tractus solitaire répondent au goût salé (Vogt et Mistretta 1990). Chez le rongeur, le rôle des différentes aires corticales sensorielles a été mis en évidence dans un contexte expérimental de peur apprise (figure 1). Dans ce type de paradigme expérimental, les animaux sont exposés à un stimulus au départ neutre comme un son ou une lumière. Dès que ce stimulus est présenté il est suivi d'un second stimulus, la plupart du temps douloureux. Les animaux apprennent alors que le son ou la lumière prédit la survenue du stimulus douloureux et la simple présentation de ce stimulus suffit alors à déclencher une réponse de peur. Toutefois, l'activation des régions impliquées dans la perception sensorielle n'est pas suffisante pour induire une réaction émotionnelle. Et à l'inverse, ces régions impliquées dans la perception sensorielle peuvent être activées de façon similaire par des stimuli connus pour induire des réponses. C'est le cas, par exemple, de la région incluant le bulbe et le pédoncule olfactifs, qui est activée chez le chien éveillé exposé à sa propre odeur, à celle d'un humain ou d'un chien, qu'ils soient familiers ou étrangers (Berns *et al* 2015), stimuli qui engendrent des réponses comportementales différentes. En revanche, ces stimuli pourraient engendrer une activation différente des structures plus profondes. Chez le bélier, par exemple, l'exposition à l'odeur de laine de mâle ou de femelle entraîne des activations cellulaires différentes dans l'amygdale ou l'hippocampe (Gelez et Fabre-Nys 2006), deux structures cérébrales profondes impliquées dans le traitement de l'information.

2.2 / Structures impliquées dans le traitement des informations

Le cortex frontal et l'amygdale comptent parmi les structures les plus étudiées en relation avec les émotions des animaux. Le rôle de l'amygdale a surtout été étudié chez les rongeurs dans les paradigmes de peur apprise (cf. revue de LeDoux 2000). Cette structure complexe est organisée en plusieurs noyaux aux rôles complémentaires. Ainsi, le noyau latéral de l'amygdale reçoit des afférences en provenance des aires corticales qui intègrent les informations sensorielles. Les informations renseignant sur l'environnement seraient alors traitées par le noyau basolatéral de l'amygdale avant d'être transmises par les connexions du noyau de l'amygdale central vers d'autres structures cérébrales, mises en jeu dans l'expression émotionnelle (figure 1, Le Doux 2000, Calandreau 2005, Desmedt *et al* 2015). Chez les animaux d'élevage, le rôle de l'amygdale a aussi été décrit dans la mise en place de certains comportements sociaux chez la brebis (Poindron *et al* 2007). Son rôle dans la régulation des émotions a été mis en évidence chez la brebis exposée à un chien qui aboie (prédateur) et en situation d'isolement social. Dans le premier cas, l'étude décrit une augmentation de la quantité de corticolibérine libérée dans l'amygdale de brebis mises en présence d'un chien qui aboie (Cook 2001), effet amoindri lorsque les animaux ont la possibilité de s'échapper (Cook 2002). Dans le second cas, l'étude montre un effet de l'isolement social sur les réponses émotionnelles (cortisolémie, vocalisation, locomotion) qui est amoindri lorsque les brebis socialement isolées sont en présence d'une photographie de mouton. Cet effet sur l'expression des réponses émotionnelles est associé à des variations d'activation neuronale dans les cortex préfrontal, cingulaire et orbitofrontal, et dans différents noyaux amygdaliens (da Costa *et al* 2004).

Les études relatives à ces structures impliquées dans le traitement de l'information en lien avec les émotions sont encore très peu nombreuses chez les animaux d'élevage alors qu'elles sont davantage étudiées en lien avec des fonctions cognitives, d'apprentissage et de reconnaissance sociale. Or ces structures pourraient être à l'interface entre l'intégration de l'information relative à la situation déclenchante d'émotion et l'influence de certains facteurs internes comme l'état hormonal. Pour exemple, les récepteurs à la mélatonine ont été identifiés et localisés dans le cortex frontal, le septum, l'amygdale, les noyaux ventromédian, dorsomédian, et prémammillaire (Bittman et Weaver 1990, Cogé *et al* 2009). Parmi ces régions, le cortex frontal, l'amygdale et le noyau ventromédian peuvent réguler les émotions. Dans le cas plus précis des structures impliquées dans l'expression des réponses émotionnelles, pourront être distinguées les structures régulant les réponses endocriniennes (libération de cortisol…), celles régulant les réponses neurovégétatives (rythme cardiaque, température…) et celles régulant les réponses comportementales (fuite, attaque…).

2.3 / Structures impliquées dans l'expression des réponses émotionnelles

a) Réponses émotionnelles endocriniennes

Chez les animaux d'élevage, les structures impliquées dans la régulation des réponses émotionnelles endocriniennes ont été les plus étudiées, en particulier le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus. Ce noyau contient des neurones à corticolibérine, neuropeptide qui agit sur l'adénohypophyse pour contrôler la libération de l'hormone adrénocorticotrope dans le système sanguin. Cette hormone, en agissant sur les glandes surrénales, est le dernier acteur de l'axe corticotrope qui régule la libération des corticoïdes dont le cortisol. Chez le mouton, comme chez le porc, plusieurs études se sont intéressées à l'activation des neurones à corticolibérine du noyau paraventriculaire de l'hypothalamus ou à la libération de ce neuropeptide. Ainsi, la concentration porte-hypophysaire de corticolibérine est augmentée chez des béliers soumis à un isolement social associé à une contention (Cataldi *et al* 1994). De plus, plusieurs études ont montré une activation des neurones du noyau paraventriculaire de l'hypothalamus chez le porc soumis à un isolement ou au transport (Parrott et Vellucci 1994) ou chez la brebis soumise au retrait de ses congénères (Guesdon *et al* 2015). Dans ce dernier cas, il a été montré que les neurones à corticolibérine étaient spécifiquement activés chez les brebis socialement isolées. Toutefois, cette activation cellulaire peut concerner d'autres populations neuronales comme les neurones contenant de la pro-enképhaline ou de la dynorphine dont l'accumulation d'ARNm dans le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus augmente après un isolement social (Matthews *et al* 1993). Chez le porc contraint, l'expression des ARNm codant pour la vasopressine augmente dans cette structure alors que celle des ARNm codant pour l'ocytocine reste inchangée (Vellucci et Parrott 1997). De telles modifications ont aussi été rapportées dans des situations plus complexes pouvant elles aussi mettre en jeu une composante émotionnelle. C'est le cas notamment de situations mettant en jeu un facteur alimentaire et/ou nutritionnel (Chaillou et Tillet 2005 ; Yayou *et al* 2009). Ainsi, le nombre de neurones à corticolibérine du noyau paraventriculaire de l'hypothalamus augmentent chez les animaux sous alimentés et le nombre de neurones activés est supérieur dans cette structure et dans le septum latéral de brebis privées de nourriture (Chaillou *et al* 2002). Alors que l'activation du noyau paraventriculaire de l'hypothalamus peut être liée à un effet d'origine

émotionnelle et/ou alimentaire, l'activation du septum latéral peut être liée à la frustration des animaux non alimentés (Chaillou *et al* 2000, 2002).

b) Réponses émotionnelles neurovégétatives

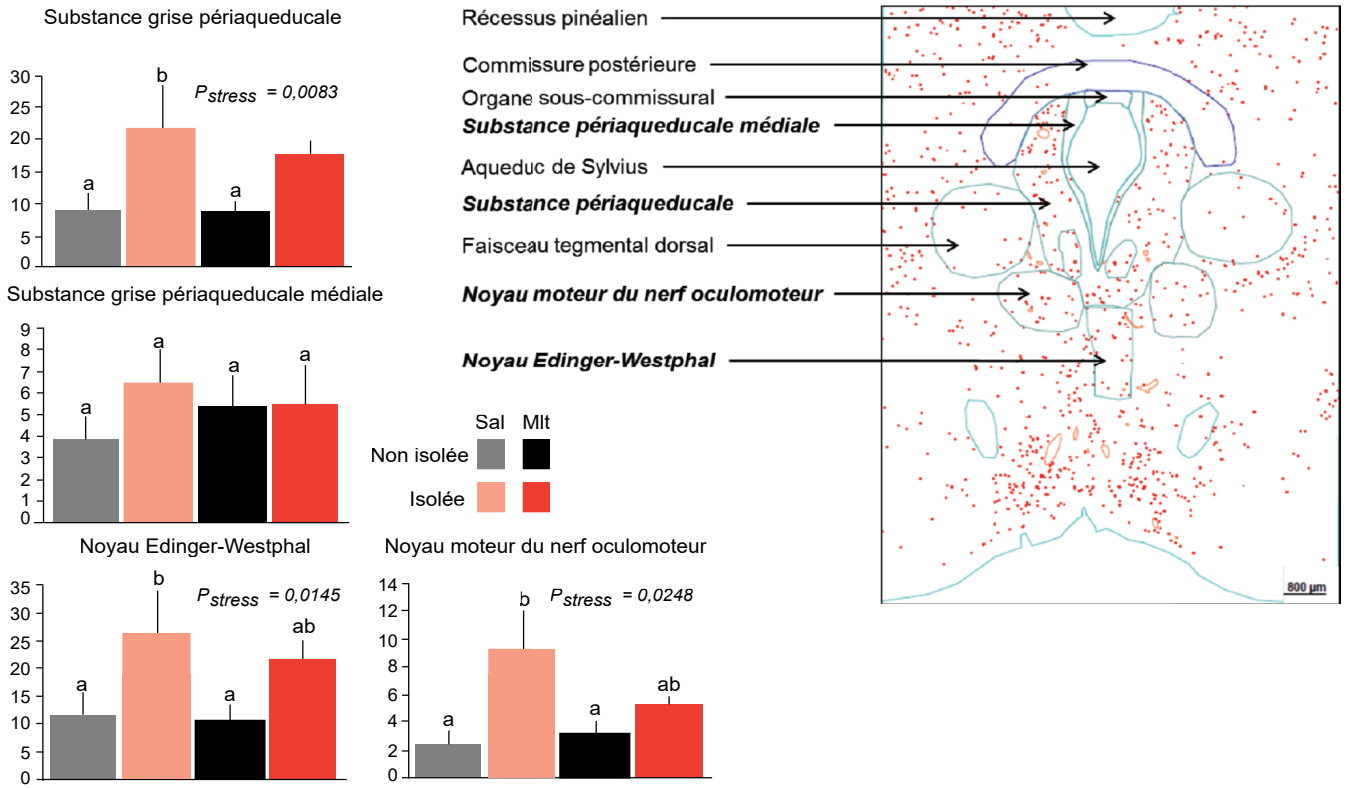
Les réponses émotionnelles neurovégétatives mettent en jeu différents circuits de régulation selon les fonctions concernées : cardio-vasculaire (rythme cardiaque), respiratoire (ventilation) ou excrétoire (défécation, miction). Chez les animaux d'élevage (ovin, caille…), il est fréquent de mesurer le nombre de défécations (Barnes *et al* 2004, Yayou *et al* 2009) ou la variabilité du rythme cardiaque (Valance *et al* 2007, Destrez *et al* 2013c), deux indicateurs de réponses émotionnelles neurovégétatives. À notre connaissance aucune étude n'a concerné les structures cérébrales régulant les réponses neurovégétatives dans un contexte émotionnel. Néanmoins, il est probable que certaines structures du tronc cérébral, telles que le noyau du tractus solitaire et le noyau ambigu, impliquées dans le contrôle de la sphère digestive (Cottrell et Greenhorn 1987 chez le mouton,), de la déglutition (Jean et Car 1979 chez le mouton,) et des fonctions cardio-respiratoires (Ruggiero *et al* 2004 chez le porc nouveau-né) soient aussi mises en jeu dans les réponses émotionnelles neurovégétatives. L'implication de ces structures pourrait être indirecte et mettre en jeu d'autres structures du réseau neuronal des émotions comme l'hypothalamus qui exerce un contrôle sur les structures régulant les contractions du rumen (Kania et van Miert 1992) ou la fréquence cardiaque (Ramchandra *et al* 2013) chez le mouton. De plus, ces interactions fonctionnelles entre structures neuronales peuvent être sous-tendues par des connexions neuroanatomiques (figure 1) telles qu'elles ont été identifiées dans d'autres espèces. Il existe en effet des connexions directes en provenance de l'hypothalamus vers le noyau du tractus solitaire chez le chat (Holstege 1987) et en provenance de l'amygdale (structure impliquée dans le traitement des informations) vers le noyau ambigu et le noyau du tractus solitaire chez le lapin (Schwaber *et al* 1982).

c) Réponses émotionnelles comportementales

Les réponses émotionnelles comportementales impliquent un certain nombre de régions cérébrales comme les aires corticales motrices, le noyau central de l'amygdale et la substance grise périaqueducale. Cette dernière est une structure complexe du mésencéphale, organisée en subdivisions (revues de Linnman *et al* 2012, Menant *et al* 2016). Elle présente un intérêt particulier puisque sa stimulation génère des réponses comportementales caractéristiques des réactions émotionnelles telles que la fuite, l'agressivité ou l'immobilité (Bandler *et al* 2000, Benarroch 2012). Outre son rôle dans les réponses comportementales émotionnelles, cette structure est aussi impliquée dans la régulation des réponses neurovégétatives et dans le contrôle de l'émission de vocalisations. Ces différents rôles sont par ailleurs spécifiques de certaines de ses subdivisions (Keay et Bandler 2001). Par exemple, la stimulation de la subdivision rostrolatérale induit des comportements de confrontation alors que celle de la subdivision caudolatérale induit des comportements de fuite. Dans les deux cas, les réponses induites par les stimulations sont caractéristiques d'une stratégie d'adaptation dite active. À l'inverse, la stimulation de la région caudoventrolatérale induit un comportement de quiescence et une hypoactivité qui caractérisent une stratégie d'adaptation dite passive (Keay et Bandler 2001). Ainsi, l'implication de la substance grise périaqueducale dans l'ensemble de ces fonctions lui confère un rôle clef dans les stratégies d'adaptation (Bandler *et al* 2000, Benarroch 2012). Alors que l'ensemble des données fonctionnelles a été obtenu chez le rongeur, le chat et l'humain, les données décrites chez les animaux d'élevage concernent essentiellement la neuroanatomie de la substance grise périaqueducale. Ainsi les rares études réalisées chez l'ovin rapportent l'existence de projections neuronales de la substance grise périaqueducale vers le bulbe olfactif (impliqué dans la perception de l'environnement), l'aire préoptique médiane, le noyau ventromédian (impliqué dans les comportements émotionnels), le noyau infundibulaire et l'aire rétrochiasmatique latérale (Lévy *et al* 1999, Tillet *et al* 2000, Scott *et al* 2003, Qi *et al* 2008). Des récepteurs ont aussi été décrits dans des zones restreintes de la substance grise périaqueducale chez le mouton. Il s'agit par exemple du récepteur de type I au GnRH (Albertson *et al* 2008), des récepteurs aux œstrogènes (Scott *et al* 1998) ou du récepteur de type 2 à la bradykinine (Murone *et al* 1997) qui pourraient être impliqués dans certaines régulations (comportement sexuel, sudation) sensibles à l'état émotionnel. De plus, des neurones contenant de la neurotensine, du peptide vasoactif intestinal, de la cholecystokinine, de la somatostatine et de la sérotonine ont été décrits dans différentes zones de la substance grise périaqueducale (Tillet 1995), certains de ces neuromédiateurs pouvant aussi être impliqués dans les émotions (exemple de la sérotonine et de la dépression). L'ensemble de ces données montre une organisation hétérogène de la substance grise périaqueducale, y suggérant l'existence de subdivisions aussi chez l'ovin. Lors d'une étude préliminaire, l'activation neuronale de la substance grise périaqueducale et des structures avoisinantes a été évaluée et comparée entre des individus isolés ou non, traités ou non avec de la mélatonine. Une activation significativement plus importante dans la région rostrale de la substance grise périaqueducale médiale, du noyau Edinger-Westphal et du noyau moteur du nerf oculomoteur des brebis socialement isolées a été observée, cet effet n'étant plus significatif en présence de mélatonine (figure 4, données non publiées, Chaillou). Ces travaux préliminaires suggèrent l'implication de ces structures dans la régulation des réponses émotionnelles, des investigations plus poussées étant nécessaires pour montrer l'implication de ces régions dans les réponses émotionnelles comportementales de la brebis et des animaux d'élevage en général.

Il faut noter ici que les études portant sur les structures neuronales impliquées dans les réponses émotionnelles se sont focalisées sur des émotions qualifiées d'émotions négatives. Les raisons qui peuvent expliquer ce constat sont d'une part la difficulté à identifier des indicateurs de réponses émotionnelles positives et d'autre part le fait que certaines des réponses sont similaires que l'émotion ressentie soit positive ou négative (exemple du rythme cardiaque). Chez les animaux, l'ingestion d'une solution sucrée peut être utilisée comme situation déclenchante d'émotion positive (Berridge 2003), mais une telle stimulation met en jeu des structures neuronales impliquées à la fois dans les émotions et dans le métabolisme (exemple du noyau paraventriculaire de l'hypothalamus). Il est aussi possible d'induire une émotion positive en apaisant l'animal après qu'il ait été placé dans une situation déclenchante d'émotion négative. C'est l'exemple de l'animal séparé de son groupe puis apaisé par l'introduction d'un congénère. À partir de différents travaux réalisés chez le primate non humain, le rongeur et l'humain, Berridge (2003) propose une synthèse des différentes structures neuronales impliquées dans les réactions affectives positives. Il s'agit du cortex frontal, du cortex cingulaire, des noyaux accumbens et parabrachial et du pallidum ventral (Berridge 2003). Chez l'animal d'élevage, la notion d'émotions positives est étudiée indirectement au travers de l'apaisement exprimé par l'animal lorsqu'il retrouve sa mère ou son soigneur, après une période de séparation (Guesdon *et al* 2016). Plus récemment, des études consistent à observer les animaux dans leur milieu d'élevage (Arnould et Bertin 2016) ou au cours de soins (Lansade *et al* 2016) afin d'identifier des expressions d'émotions positives

Figure 4. *Densité moyenne de neurones activés (nombre de neurones immunoréactifs pour la protéine Fos par mm²) dans les structures du mésencéphale rostral (la substance grise périaqueducale, la substance grise périaqueducale médiale, le noyau Edinger-Westphal et le noyau moteur du nerf oculomoteur) chez des brebis isolées ou non, en présence de mélatonine (Mlt) ou non (Sal).*



Ces résultats prospectifs ont été obtenus selon le protocole décrit dans Guesdon *et al* (2013) : les neurones immunoréactifs pour la protéine Fos ont été dénombrés sur deux coupes rostrales sériées distantes de 300µm avec le système d'analyse d'images Mercator®. Des analyses de variance en mesures répétées (niveau de coupe) à deux facteurs (stress, mélatonine) et des tests post-hoc ont été réalisés avec le logiciel Statview®. Des lettres différentes indiquent une différence significative entre les groupes. Ces résultats préliminaires suggèrent que l'isolement social induit une activation dans les parties rostrales de la substance grise périaqueducale médiale, du noyau Edinger-Westphal et du noyau moteur du nerf oculomoteur, cet effet n'étant plus significatif en présence de mélatonine.

spontanées. Ces travaux devraient permettre de proposer et de standardiser des situations déclenchantes d'émotions positives afin de compléter l'identification du réseau neuronal des émotions.

Conclusion

Nous avons choisi de présenter le réseau neuronal des émotions, selon les étapes de perception, de traitement des informations environnementales, et d'expression des réponses émotionnelles (figures 1 et 3). Cette représentation constitue un cadre théorique et reste schématique puisque les différentes structures neuronales présentées ne sont pas exclusivement et/ou spécifiquement impliquées dans l'une des étapes qui constituent la naissance et l'expression des émotions. Par exemple, l'amygdale et la substance grise périaqueducale jouent un rôle à la fois dans le traitement des informations et dans l'expression des réponses émotionnelles. De plus, les différentes étapes ne se succèdent pas selon une séquence temporelle unique mais interagissent entre elles, les premières réponses émotionnelles faisant elles-mêmes l'objet d'une étape de perception et d'évaluation (encadré 1). Enfin, comme plusieurs des structures impliquées dans ces différentes étapes sont connectées les unes aux autres, interagissent les unes avec les autres et sont impliquées dans d'autres fonctions de régulation, la représentation que nous proposons permet de mieux appréhender les interactions entre les émotions et les autres fonctions.

Au travers des quelques exemples que nous avons donnés, il semble que le réseau neuronal des émotions soit assez similaire d'une espèce animale à l'autre. Toutefois, compte tenu de la diversité des modèles animaux que constituent les animaux d'élevage, des études comparatives permettraient de considérer le réseau neuronal des émotions de chacune des espèces (oiseaux ou mammifères) selon ses caractéristiques sociales (grégaire, territoriale…), ses capacités sensorielles (olfactives, visuelles…) ou son régime alimentaire (herbivore, omnivore).

Par ailleurs, maintenant que le réseau neuronal des émotions est mieux connu, il serait intéressant d'étudier l'impact de certains facteurs sur ce réseau, en particulier au cours du développement de l'animal de sa conception à l'âge adulte. Ainsi, outre le mode d'élevage et les pratiques associées, il pourrait être intéressant de voir l'impact de facteurs environnementaux, alimentaires ou hormonaux sur la mise en place de ce réseau et sur les différents acteurs biologiques qui le constituent. De telles études sont aujourd'hui envisageables grâce au développement des techniques d'imagerie *in vivo*. Celles-ci permettent de suivre le développement de réseaux neuronaux à l'échelle macroscopique, structurale et biochimique, et d'évaluer l'impact des facteurs précédemment cités au travers d'études longitudinales (encadré 3).

L'étude des émotions chez les animaux d'élevage s'appuie sur le modèle théorique de l'évaluation cognitive, à savoir

que les animaux perçoivent leur environnement, l'analysent et réagissent ou non. Comme nous l'avons vu, les différentes structures cérébrales connues chez l'humain pour être impliquées dans les émotions ont aussi été identifiées chez l'animal. Parmi ces structures, certaines contrôlent les réponses neurovégétatives et appartiennent au système nerveux autonome. À ce titre, ces réponses ne sont pas volontaires et pas toujours conscientes. À l'inverse, des structures comme le cortex frontal sont connues pour leur implication dans le traitement de l'information et leur implication dans des fonctions cognitives telles que l'apprentissage. De plus en plus de travaux s'intéressent aux capacités cognitives de l'animal d'élevage et au niveau de conscience qu'il peut atteindre. Dans ce contexte, des paradigmes expérimentaux de plus en plus complexes sont développés pour étudier la mémoire des animaux d'élevage, et pourraient être utilisés pour mieux comprendre comment l'animal évalue son environnement, avec quel niveau de conscience. Là encore, l'imagerie *in vivo* peut jouer un rôle important en évaluant les modifications cérébrales induites par l'apprentissage de tâches, par l'exposition répétée à des émotions positives ou négatives, en particulier sur les structures qui constituent le circuit neuronal des émotions.

Remerciements

Les auteurs remercient Isabelle Filipiak (PhD, Cire-Inra Val de Loire) et Frédéric Andersson (PhD, Inserm U930 Imagerie et cerveau) pour leurs précieux conseils et la relecture de l'encadré 3.

Références

Albertson A.J., Navratil A., Mignot M., Dufourny L., Cherrington B., Skinner D.C., 2008. Immunoreactive GnRH type I receptors in the mouse and sheep brain. J. Chem. Neuroanat., 35, 326-333.

Apfelbach R., Blanchard C.D., Blanchard R.J., Hayes R.A., McGregor I.S., 2005. The effects of predator odors in mammalian prey species: A review of field and laboratory studies. Neurosci. Biobehav. Rev., 29, 1123-1144.

Apple J.K., Minton J.E., Parsons K.M., Unruh J.A., 1993. Influence of repeated restraint and isolation stress and electrolyte administration on pituitary-adrenal secretions, electrolytes, and other blood constituents of sheep. J. Anim. Sci., 71, 71-77.

Arnould C., Bertin A., 2016. Émotions et expressions faciales chez les oiseaux : une étude chez les psittacidés, réunion annuelle des voleries, Zooparc de Beauval, 4-5 octobre 2016.

Bandler R., Keay K.A., Floyd N., Price J., 2000. Central circuits mediating patterned automatic activity during active vs. passive emotional coping. Brain Res. Bull., 53, 95-104.

Barnes A., Beatty D., Taylor E., Stockman C., Maloney S., McCarthy M., 2004. Physiology of heat stress in cattle and sheep. LIVE.209 Final Report. Meat and Livestock Australia Ltd. ISBN 1 74036 524 0.

Baumont R., 1996. Palatability and feeding behaviour in ruminants. A review. In: Annales de Zootechnie. Paris: Institut national de la recherche agronomique, 1960-2000., 385-400.

Benarroch E.E., 2012. Periaqueductal gray: An interface for behavioral control. Neurology, 78, 210-217.

Berns G.S., Brooks A.M., Spivak M., 2015. Scent of the familiar: An fMRI study of canine brain responses to familiar and unfamiliar human and dog odors. Behav. Processes, 110, 37-46.

Berridge K.C., 2003. Pleasures of the brain. Brain Cogn., 52, 106-128.

Bertin A., Chanson M., Delaveau J., Mercerand F., Möstl E., Calandreau L., Arnould C., Leterrier C., Collin A., 2013. Moderate heat challenge increased yolk steroid hormones and shaped offspring growth and behavior in chickens. PLoS ONE 8, e57670.

Bertin A., Arnould C., Moussu C., Meurisse M., Constantin P., Leterrier C., Calandreau L., 2015. Artificially Increased Yolk Hormone Levels and Neophobia in Domestic Chicks. Animals, 5, 1220-1232.

Bindra D., 1970; Emotion and behavior theory: current research in historical perspective. In: Physiological Correlates of Emotion, Perry Black. Reed Elsevier, United States of America, Academic press, 3-20.

Bittman E.L., Weaver D.R., 1990. The distribution of melatonin binding sites in neuroendocrine tissues of the ewe. Biol. Reprod., 43, 986-993.

Boissy A., Arnould C., Chaillou E., Colson V., Désiré L., Duvaux-Ponter C., Greiveldinger L., Leterrier C., Richard S., Roussel S., Saint-Dizier H., Salaün M.C., Valance D., 2007. Emotions et cognition : stratégie pour répondre à la question de la sensibilité des animaux. In : Numéro spécial, Bien-être animal. INRA Prod. Anim., 20, 17-22.

Boulay J., Chaillou E., Bertin A., Constantin P., Arnould C., Leterrier C., Calandreau L., 2013. A higher inherent trait for fearfulness is associated with increased anxiety-like behaviours and diazepam sensitivity in Japanese quail. Behav. Brain Res., 237, 124-128.

Bouslama M., Renaud J., Olivier P., Fontaine R.H., Matrot B., Gressens P., Gallego J., 2007. Melatonin prevents learning disorders in brain-lesioned newborn mice. Neuroscience, 150, 712-719.

Calandreau L., 2005. A different recruitment of the lateral and basolateral amygdala promotes contextual or elemental conditioned association in Pavlovian fear conditioning. Learn. Mem., 12, 383-388.

Calandreau L., Favreau-Peigné A., Bertin A., Constantin P., Arnould C., Laurence A., Lumineau S., Houdelier C., Richard-Yris M.A., Boissy A., Leterrier C., 2011. Higher inherent fearfulness potentiates the effects of chronic stress in the Japanese quail. Behav. Brain Res., 225, 505-510.

Calandreau L., Bertin A., Favreau-Peigné A., Richard S., Constantin P., Lansade L., Arnould C., Leterrier C., 2013. Impact of high and low anxiety trait on object habituation and discrimination: Evidence from selected lines of Japanese quail. Behav. Brain Res., 250, 299-303.

Cataldi M., Magnan E., Guillaume V., Dutour A., Sauze N., Mazzocchi L., Conte-Devoix B., Oliver C., 1994. Acute stress stimulates secretion of GHRH and somatostatin into hypophysial portal blood of conscious sheep. Neurosci. Lett., 178, 103-106.

Chaillou E., Baumont R., Tramu G., Tillet Y., 2000. Effect of feeding on Fos protein expression in sheep hypothalamus with special reference to the supraoptic and paraventricular nuclei: an immunohistochemical study. Eur. J. Neurosci., 12, 4515-4524.

Chaillou E., Baumont R., Tramu G., Tillet Y., 2002. Long-Term Undernutrition Followed by Short-Term Refeeding Effects on the Corticotropin-Releasing Hormone Containing Neurones in the Paraventricular Nucleus: An Immunohistochemical Study in Sheep. J. Neuroendocrinol., 14, 269-275.

Chaillou E., Tillet Y., 2005. Nutrition and hypothalamic neuropeptides in sheep: Histochemical studies. Histol. Histopathol., 20, 1209-1225.

Chaillou E., Tillet Y., Chauvigné M., M.L. Berndt, Fournier I., 2015. http://www.lirentouraine.com/tl_files/lirentouraine/doc/expos/livret_un_cerveau_dans_toutes_les_tetes_08_16.pdf. Un cerveau dans toutes les têtes. Tête d'œuf, Tête de cochon, Tête de veau, Il y a toujours un cerveau dans une tête de mouton. DLLP, CD 37.

Cogé F., Guenin S.P., Fery I., Migaud M., Devavry S., Slugocki C., Legros C., Ouvry C., Cohen W., Renault N., others, 2009. The end of a myth: cloning and characterization of the ovine melatonin MT2 receptor. Br. J. Pharmacol., 158, 1248-1262.

Colborn D.R., Thompson D.L., Roth T.L., Capehart J.S., White K.L., 1991. Responses of cortisol and prolactin to sexual excitement and stress in stallions and geldings. J. Anim. Sci., 69, 2556-2562.

Cook C.J., 1997. Oxytocin and prolactin suppress cortisol responses to acute stress in both lactating and non-lactating sheep. J. Dairy Res., 64, 327-339.

Cook C.J., 2001. Measuring of extracellular cortisol and corticotropin-releasing hormone in the amygdala using immunosensor coupled microdialysis. J. Neurosci. Methods, 110, 95-101.

Cook C.J., 2002. Glucocorticoid feedback increases the sensitivity of the limbic system to stress. Physiol. Behav., 75, 455-464.

Cottrell D.F., Greenhorn J.G., 1987. The vagal and spinal innervation of the gastro-duodenal junction of sheep. QJ Exp Physiol, 72, 513-524.
da Costa A.P., Leigh A.E., Man M.-S., Kendrick K.M., 2004. Face pictures reduce behavioural, autonomic, endocrine and neural indices of stress and fear in sheep. Proc. R. Soc. B Biol. Sci., 271, 2077-2084.

Dantzer R., 2002a. Les émotions, Que sais-je ? Presses universitaires de France.

Dantzer R., 2002b. Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? J. Anim. Sci., 80, E1–E9.

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

Desmedt A., Marighetto A., Richter-Levin G., Calandreau L., 2015. Adaptive emotional memory: the key hippocampal-amygdalar interaction. Stress, 18, 297-308.

Destrez A., Coulon M., Delval E., Boissy A., Boivin X., 2013a. The valence of the long-lasting emotional experiences with various handlers modulates discrimination and generalization of individual humans in sheep. J. Anim. Sci., 91, 5418-5426.

Destrez A., Deiss V., Leterrier C., Boivin X., Boissy A., 2013b. Long-term exposure to unpredictable and uncontrollable aversive events alters fearfulness in sheep. Animal, 7, 476-484.

Destrez A., Deiss V., Lévy F., Calandreau L., Lee C., Chaillou E., Boissy A., 2013c. Chronic stress induces pessimistic-like judgment and learning deficits in sheep. Appl. Anim. Behav. Sci., 148, 28-36.

Destrez A., Deiss V., Leterrier C., Calandreau L., Boissy A., 2014, Repeated exposure to positive events induces optimistic-like judgment and enhances fearfulness in chronically stressed sheep. Appl. Anim. Behav. Sci., 154, 30-38.

Fabre-Nys C., 2000. Le comportement sexuel des caprins : contrôle hormonal et facteurs sociaux. INRA Prod. Anim., 13, 11-23.

Favreau-Peigné A., Calandreau L., Constantin P., Gaultier B., Bertin A., Arnould C., Laurence A., Richard-Yris M.-A., Houdelier C., Lumineau S., Boissy A., Leterrier C., 2014. Emotionality Modulates the Effect of Chronic Stress on Feeding Behaviour in Birds. PLoS ONE 9, e87249.

Forkman B., Boissy A., Meunier-Salaün M.-C., Canali E., Jones R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. Physiol. Behav., 92, 340-374.

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

Gelez H., Fabre-Nys C., 2006. Neural pathways involved in the endocrine response of anestrous ewes to the male or its odor. Neuroscience, 140, 791-800.

Grandin T., Shivley C., 2015. How Farm Animals React and Perceive Stressful Situations Such As Handling, Restraint, and Transport. Animals, 5, 1233-1251.

Guesdon V., Ligout S., Delagrange P., Spedding M., Lévy F., Laine A.-L., Malpaux B., Chaillou E., 2012. Multiple exposures to familiar conspecific withdrawal is a novel robust stress paradigm in ewes. Physiol. Behav., 105, 203-208.

Guesdon V., Malpaux B., Delagrange P., Spedding M., Cornilleau F., Chesneau D., Haller J., Chaillou E., 2013. Rapid effects of melatonin on hormonal and behavioral stressful responses in ewes. Psychoneuroendocrinology, 38, 1426-1434.

Guesdon V., Meurisse M., Chesneau D., Picard S., Lévy F., Chaillou E., 2015. Behavioral and endocrine evaluation of the stressfulness of single-pen housing compared to group-housing and social isolation conditions. Physiol. Behav., 147, 63-70.

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

Hargreaves A.L., Hutson G.D., 1990. The effect of gentling on heart rate, flight distance and aversion of sheep to a handling procedure. Appl. Anim. Behav. Sci., 26, 243-252.

Holstege G., 1987. Some anatomical observations on the projections from the hypothalamus to brainstem and spinal cord: an HRP and autoradiographic tracing study in the cat. J. Comp. Neurol., 260, 98-126.

Jean A., Car A., 1979. Inputs to the swallowing medullary neurons from the peripheral afferent fibers and the swallowing cortical area. Brain Res., 178, 567-572.

Kania B.F., Miert A., 1992. Beta-endorphin-induced inhibition of rumen contractions in sheep. The effect of hypothalamic de-efferentiation. J. Vet. Pharmacol. Ther., 15, 379-385.

Keay K.A., Bandler R., 2001. Parallel circuits mediating distinct emotional coping reactions to different types of stress. Neurosci. Biobehav. Rev., Elsevier 25, 669-678.

Kirouac G., 1989. Les émotions (Monographies de psychologie). Presses de l'Université du Québec.

Koolhaas J.M., Van Reenen C.G., 2016. Animal behavior and well-being symposium: Interaction between coping style/personality, stress, and welfare: Relevance for domestic farm animals. J. Anim. Sci., 94, 2284-2296.

Krause A., Zebunke M., Bellmann O., Mohr E., Langbein J., Puppe B., 2016. Surgical implantation and functional assessment of an invasive telemetric system to measure autonomic responses in domestic pigs. Vet. J. 207, 140-146.

Lampe J.F., André J., 2012. Cross-modal recognition of human individuals in domestic horses (Equus caballus). Anim. Cogn., 15, 623-630.

Lansade L., 2016. Sensibiliser les cavaliers à la pratique du pansage : état des lieux et proposition d'une pratique adaptée. 43ème Journ. Rech. Equine. 16 mars 2017 (soumis).

Laurence A., Houdelier C., Petton C., Calandreau L., Arnould C., Favreau-Peigné A., Leterrier C., Boissy A., Richard-Yris M.A., Lumineau S., 2012. Japanese quail's genetic background modulates effects of chronic stress on emotional reactivity but not spatial learning. PLoS ONE 7, e47475.

Laurence A., Lumineau S., Calandreau L., Arnould C., Leterrier C., Boissy A., Houdelier C., 2014. Short- and long-term effects of unpredictable repeated negative stimuli on japanese quail's fear of humans. PLoS ONE 9, e93259.

Laurence A., Houdelier C., Calandreau L., Arnould C., Favreau-Peigné A., Leterrier C., Boissy A., Lumineau S., 2015. Environmental enrichment reduces behavioural alterations induced by chronic stress in Japanese quail. Animal, 9, 331-338.

LeDoux J.E., 2000. Emotion circuits in the brain. Annu. Rev. Neurosci., 23, 155-184.

Leliveld L.M.C., Düpjan S., Tuchscherer A., Puppe B., 2016. Behavioural and physiological measures indicate subtle variations in the emotional valence of young pigs. Physiol. Behav., 157, 116-124.

Leventhal H., Scherer K., 1987. The relationship of emotion to cognition: A functional approach to a semantic controversy. Cogn. Emot., 1, 3-28.

Leventhal H., Patrick-Miller L., 2000. Emotions and physical illness: Causes and indicators of vulnerability. In: Handbook of emotions. Second edition, New York: Guilford Press, Lewis M., Haviland-Jones J.M. (Eds), 523-537.

Lévy F., Meurisse M., Ferreira G., Thibault J., Tillet Y., 1999. Afferents to the rostral olfactory bulb in sheep with special emphasis on the cholinergic, noradrenergic and serotonergic connections. J. Chem. Neuroanat., 16, 245-263.

Ligout S., Porter R.H., 2004. The role of visual cues in lambs' discrimination between individual agemates. Behaviour, 141, 617-632.

Linnman C., Moulton E.A., Barmettler G., Becerra L., Borsook D., 2012. Neuroimaging of the periaqueductal gray: State of the field. NeuroImage, 60, 505-522.

Manser C.E., 1996. Effects of lighting on the welfare of domestic poultry: a review. Animal welfare 5, 341-360.

Manteca X., Deag J.M., 1993. Use of physiological measures to assess individual differences in reactivity. Appl. Anim. Behav. Sci., 37, 265-270.

Matthews S.G., Parrott R.F., Sirinathsinghji D.J.S., 1993, Isolation- and dehydration-induced changes in neuropeptide gene expression in the sheep hypothalamus. J. Mol. Endocrinol., 11, 181-189.

McNaughton N., 1989. Biology and Emotion. 1rt edition, Cambridge/New york, Cambridge University Press.

Mellor D.J., Stafford K.J., 2001. Integrating practical, regulatory and ethical strategies for enhancing farm animal welfare. Aust. Vet. J., 79, 762-768.

Menant O., Andersson F., Zelena D., Chaillou E., 2016. The benefits of magnetic resonance imaging methods to extend the knowledge of the anatomical organisation of the periaqueductal gray in mammals. J. Chem. Neuroanat., 77, 110-120.

Meunier-Salaün M.-C., Bizeray D., Colson V., Courboulay V., Lensink J., Prunier A., Remience V., Vandenheede M., 2007. Bien-être et élevage des porcs. In : Bien-être animal. Numéro spécial, INRA Prod. Anim. 20, 73-80.

Migaud M., Dardente H., Keller M., Batailler M., Meurisse M., Pillon D., 2016. Contrôle Neuroendocrinien de la Reproduction chez les mammifères. In : Neurobiologie des fonctions et des comportements. Chaillou E., Tillet Y., Baumont T. (Eds). Dossier, INRA Prod. Anim., 255-256.

Murone C., Paxinos G., McKinley M.J., Oldfield B.J., Müller-Esterl W., Mendelsohn F.A.O., Chai Y., 1997. Distribution of bradykinin B2 receptors in sheep brain and spinal cord visualized by in vitro autoradiography. J. Comp. Neurol., 381, 203-218.

Niezgoda J., Bobek S., Wronska-Fortuna D., Wierzchos E., 1993. Response of Sympatho-Adrenal Axis and Adrenal Cortex to Short-Term Restraint Stress in Sheep. J. Vet. Med. Ser., A 40, 631-638.

Parent J.-P., Meunier-Salaün M.-C., Vasseur E., Bergeron R., 2012. Stability of social hierarchy in growing female pigs and pregnant sows. Appl. Anim. Behav. Sci., 142, 1-10.

Parrott R.F., Vellucci S.V., 1994. Stress-induced changes in c-Fos immunoreactivity in the porcine brain. Br. Vet. J., 150, 355-363.

Paul E.S., Harding E.J., Mendl M., 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. Neurosci. Biobehav. Rev., 29, 469-491.

Pierzchala K., Niezgoda J., Bobek S., 1985. The Effect of Isolation on Plasma Cortisol, Glucose and Free Fatty Acids in Sheep. Zentralblatt Für Veterinärmedizin, 32, 140-145.

Poindron P., Lévy F., Nowak R., 2007. Comportement de la mère et du nouveau-né chez les mammifères : mécanismes d'activation. INRA Prod. Anim., 20, 393-408.

Qi Y., Iqbal J., Oldfield B.J., Clarke I.J., 2008. Neural Connectivity in the Mediobasal Hypothalamus of the Sheep Brain. Neuroendocrinology, 87, 91-112.

Ralph C.R., Tilbrook A.J., 2016. The hypothalamo-pituitary-adrenal (HPA) axis in sheep is attenuated during lactation in response to psychosocial and predator stress. Domest. Anim. Endocrinol., 55, 66-73.

Ramchandra R., Hood S.G., Frithiof R., McKinley M.J., May C.N., 2013. The role of the paraventricular nucleus of the hypothalamus in the regulation of cardiac and renal sympathetic nerve activity in conscious normal and heart failure sheep: Differential control of sympathetic nerve activity by the paraventricular nucleus. J. Physiol., 591, 93-107.

Rivalland E.T.A., Clarke I.J., Turner A.I., Pompolo S., Tilbrook A.J., 2007. Isolation and restraint stress results in differential activation of corticotrophin-releasing hormone and arginine vasopressin neurons in sheep. Neuroscience, 145, 1048-1058.

Rolls E.T., 2000. On the brain and emotion. Behav. Brain Sci., 23, 219-228.

Romeyer A., Bouissou M.-F., 1992, Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. Appl. Anim. Behav. Sci., 34, 93-119.

Ruggiero D.A., Zhao N., Anwar M., Sica A.L., 2004. Organization of the newborn piglets vagal motor complex: insights into integrated autonomic control mechanisms. Auton. Neurosci., 115, 41-53.

Russell J.A., Mehrabian A., 1977. Evidence for a three-factor theory of emotions. J. Res. Personal., 11, 273-294.

Saito S., Tachibana T., Choi Y., Denbow D., Furuse M., 2005. ICV melatonin reduces acute stress responses in neonatal chicks. Behav. Brain Res., 165, 197-203.

Santurtun E., Moreau V., Marchant-Forde J.N., Phillips C.J.C., 2015. Physiological and behavioral responses of sheep to simulated sea transport motions. J. Anim. Sci., 93, 1250.

Schachter S., Singer J.E., 1962. Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. Psychol. Rev., 69, 379-399.

Schwaber J.S., Kapp B.S., Higgins G.A., Rapp P.R., 1982. Amygdaloid and basal forebrain direct connections with the nucleus of the solitary tract and the dorsal motor nucleus. J. Neurosci., 2, 1424-1438.

Scott C.J., Rawson J.A., Pereira A.M., Clarke I.J., 1998. The distribution of oestrogen receptors in the brainstem of female sheep. Neurosci. Lett., 241, 29-32.

Scott C.J., Clarke I.J., Tilbrook A.J., 2003. Neuronal inputs from the hypothalamus and brain stem to the medial preoptic area of the ram : Neurochemical correlates and comparison to the ewe. Biol. Reprod., 68, 1119-1133.

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

Sèbe F., Aubin T., Boue A., Poindron P., 2008. Mother-young vocal communication and acoustic recognition promote preferential nursing in sheep. J. Exp. Biol., 211, 3554-3562.

Tillet Y., 1995. Distribution of neurotransmitter in the sheep brain. J. Reprod. Fertil. Suppl., 49, 199-220.

Tillet Y., Batailler M., Thiéry J., Thibault J., 2000. Neuronal projections to the lateral retrochiasmatic area of sheep with special reference to catecholaminergic afferents : immunohistochemical and retrograde tract-tracing studies. J. Chem. Neuroanat., 19, 47-67.

Turner A.I., Rivalland E.T.A., Clarke I.J., Tilbrook A.J., 2010. Stressor Specificity of Sex Differences in Hypothalamo-Pituitary-Adrenal Axis Activity: Cortisol Responses to Exercise, Endotoxin, Wetting, and Isolation/Restraint Stress in Gonadectomized Male and Female Sheep. Endocrinology, 151, 4324-4331.

Valance D., Boissy A., Després G., Constantin P., Leterrier C., 2007. Emotional reactivity modulates autonomic responses to an acoustic challenge in quail. Physiol. Behav., 90, 165-171.

Vandenheede M., Bouissou M.F., 1993. Sex differences in fear reactions in sheep. Appl. Anim. Behav. Sci. 37, 39-55.

Vandenheede F., Bouissou M.F., 1996. Effects of castration on fear reactions of male sheep. Appl. Anim. Behav. Sci., 47, 211–224.

Vanhonacker F., Verbeke W., Van Poucke E., Tuyttens F.A.M., 2008. Do citizens and farmers interpret the concept of farm animal welfare differently? Livest. Sci., 116, 126-136.

Vellucci S.V., Parrott R.F., 1997. Vasopressin and oxytocin gene expression in the porcine forebrain under basal conditions and following acute stress. Neuropeptides, 31, 431-438.

Viérin M., Bouissou M.F., 2001. Pregnancy is associated with low fear reactions in ewes. Physiol. Behav., 72, 579-587.

Viérin M., Bouissou M.F., 2002. Influence of maternal experience on fear reactions in ewes. Appl. Anim. Behav. Sci., 75, 307-315.

Vogt M.B., Mistretta C.M., 1990. Convergence in mammalian nucleus of solitary tract during development and functional differentiation of salt taste circuits. J. Neurosci., 10, 3148-3157.

Wood S.M.W., Wood J.N., 2015. Face recognition in newly hatched chicks at the onset of vision. J. Exp. Psychol., 41, 206-215.

Yayou K., Nakamura M., Ito S., 2009. Effects of AVP V1a and CRH receptor antagonist on psychological stress responses to frustrating condition in sheep. J. Vet. Med. Sci., 71, 431-439.

Résumé

La question des émotions des animaux d'élevage s'inscrit dans la volonté d'améliorer les conditions d'élevage en prenant en compte leur bien-être. La genèse des émotions repose sur la capacité cognitive des individus à percevoir, évaluer et réagir à leur environnement. La capacité de perception met en jeu différentes sensorialités et participe à la reconnaissance des éléments de l'environnement de l'animal sans nécessairement déclencher d'émotions. Les situations déclenchantes d'émotion les plus étudiées chez les animaux d'élevage sont la nouveauté, la séparation sociale ou la présence d'un être humain. De plus, les réactions émotionnelles, évaluées par les réponses comportementales, endocriniennes et neurovégétatives sont modulées par le genre, l'état physiologique ou certaines hormones comme la mélatonine. Les structures cérébrales du réseau neuronal des émotions sont impliquées dans la perception et le traitement des informations de l'environnement, et/ou dans l'expression des réponses émotionnelles. Chez les animaux d'élevage, les structures cérébrales les plus étudiées sont le système olfactif pour la perception, le cortex frontal et l'amygdale pour le traitement des informations,

le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus pour les réponses endocriniennes. D'autres travaux suggèrent le rôle potentiel de structures du tronc cérébral dans les réponses neurovégétatives et de la substance grise périaqueducale dans les réponses comportementales et plus largement dans les stratégies d'adaptation. En perspective, il est maintenant nécessaire d'étudier l'impact de l'expérience précoce sur le développement du réseau neuronal des émotions et de mieux comprendre la part de l'évaluation cognitive dans la genèse des émotions.

Abstract

Regulation of emotion in farm animals: focus on neurobiological actors

The interest for emotion in farm animals is motivated by the aim to improve welfare in livestock production. The study of emotions is based on the cognitive capacities of animals to perceive, evaluate and react to their environment. The perception capacity involves different senses, allows the animal to recognize its environment, and not necessarily induces emotion. Emotions are induced by specific situations as novelty, social separation or predator. Moreover, emotional reactions, evaluated by behavioural, endocrine and neurovegetative responses, are modulated by gender, physiological state or some hormones such as melatonin. The brain structures of the neuronal network of emotions are involved in perception, integrative levels and expression of emotional responses. In farm animals, the most studied brain structures are those of the olfactory system for perception, the frontal cortex and amygdala for integration of the environment, the paraventricular nucleus of the hypothalamus for endocrine responses. Other studies hypothesize the role of the brainstem nuclei in neurovegetative responses, and those of the periaqueductal grey for its putative role in behavioural responses and more generally in the coping strategy. In perspective, it is necessary to better understand the development of the neuronal network of emotions in farm animals, especially the effect of early experience, and the cognitive evaluation involved in emotion.

MENANT O, DESTREZ A., DEISS V., BOISSY A., DELAGRANGE P., CALANDREAU L., CHAILLOU E., 2016. Régulation des émotions chez l'animal d'élevage : focus sur les acteurs neurobiologiques. In : Neurobiologie des fonctions et des comportements. Chaillou E., Tillet Y., Baumont R. (Eds). Dossier, INRA Prod. Anim., 29, 241-254.