

Comportement de la mère et du nouveau-né chez les mammifères : mécanismes d'activation

P. POINDRON, F. LÉVY, R. NOWAK

INRA, CNRS, Université de Tours, Haras Nationaux, UMR85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France

Courriel : poindron@tours.inra.fr

Chez les mammifères, une période sensible de haute réceptivité maternelle est activée par des facteurs physiologiques liés à la parturition, permettant à la mère de s'attacher à son jeune. Dans le même temps, le nouveau-né établit une préférence précoce pour certaines caractéristiques de sa mère grâce au renforcement positif des premières tétées. Ces principes se retrouvent chez l'ensemble des espèces étudiées, y compris chez l'humain, même si leur importance et la nature des facteurs impliqués varient entre les espèces.

Le succès reproductif d'un animal peut se déterminer par son aptitude à transmettre ses gènes dans la génération suivante, le plus souvent grâce à ses descendants directs. Chez les mammifères, qui font l'objet de la présente revue, la capacité à élever les jeunes est probablement l'élément primordial dans ce processus, même si la fertilisation représente une première étape indispensable. En effet, l'énergie nécessaire à la lactation et aux soins des jeunes représente un investissement bien supérieur à celui nécessaire à la conception. De plus, la présence d'un comportement maternel bien adapté à la parturition est indispensable à la survie du nouveau-né, la mère étant sa seule source de nourriture pendant plusieurs semaines. Les soins que la femelle apporte à sa progéniture conditionnent par conséquent autant que la fécondation le succès reproductif des parents, d'autant plus que c'est en général la mère qui s'occupe de l'élevage des jeunes, mises à part quelques espèces dans lesquelles les deux parents dispensent des soins (González-Mariscal et Poindron 2002). L'importance de la phase d'élevage des jeunes pour le succès reproductif est encore plus marquée chez les espèces à reproduction saisonnée et à durée de gestation longue, comme c'est le cas chez beaucoup d'ongulés, chez lesquels la perte du jeune peut retarder la reproduction d'un an, alors que l'échec de la fertilisation au cours d'un cycle ovarien ne la retarde souvent que de quelques semaines.

Dans la présente revue, nous ne nous intéresserons qu'au cas le plus général, à savoir celui des soins dispensés par la mère, le père ne pouvant pas subvenir aux besoins nutritionnels du jeune au tout début de sa vie. Après avoir décrit dans la première section la variété des soins maternels chez les mammifères, la seconde partie du texte se focalisera sur les mécanismes d'activation du comportement maternel chez quelques espèces particulièrement bien étudiées. La troisième partie traitera du développement comportemental du nouveau-né et de sa régulation par des facteurs périnataux. Les soins au nouveau-né sont critiques pour stimuler et orienter le comportement de celui-ci, aboutissant ainsi à une complémentarité et une synergie des relations entre la mère et son jeune ou sa portée. Si nous nous limitons à la phase d'initiation des interactions entre la mère et sa portée, c'est qu'elle joue un rôle déterminant dans la survie du jeune. Ces interactions représentent la première expérience sociale du jeune qui va lui permettre de s'ouvrir au monde extérieur, mais elles ont également des répercussions bien au-delà de la phase d'allaitement. Ainsi, en plus de ses conséquences sur la survie et la croissance de sa progéniture, l'influence de la mère va s'exercer sur les comportements ultérieurs du jeune en orientant ses préférences alimentaires, mais aussi sexuelles, et en modifiant son comportement maternel (Mirza et Provenza 1992, Kendrick *et al* 1998, Gonzalez *et al* 2001, Meaney 2001).

1 / La nature des soins aux jeunes

Tous les mammifères ne naissent pas avec le même degré de maturité, que ce soit au niveau moteur, sensoriel, ou thermorégulateur. Par conséquent, le comportement de la mère sera différent en fonction du degré de développement du nouveau-né. Parmi les espèces donnant naissance à des jeunes très peu développés (nouveau-nés «altriciaux» ou «nidicoles») on trouve les marsupiaux, le lapin, et beaucoup de rongeurs comme le rat et la souris. Chez celles donnant naissance à des jeunes autonomes aux plans sensoriel et moteur (nouveau-nés «précoces» dont les mères ne construisent pas de nid) on trouve les Ongulés, les Pinnipèdes, les Cétacés, mais également certains rongeurs comme le cobaye. Chez les Primates, la situation



A. Fleming

est intermédiaire : le développement moteur des nouveau-nés est relativement faible, quoique meilleur que chez les altriciaux ; par contre, leur développement sensoriel est plus élevé. Les jeunes altriciaux sont sourds et aveugles à la naissance, alors que les Primates ont une perception visuelle et acoustique fonctionnelle. Chez les espèces à jeunes altriciaux, le comportement de la mère est focalisé et structuré en fonction de l'existence d'une poche marsupiale ou d'un nid. Par exemple, un comportement caractéristique des mères construisant un nid est d'y ramener tout jeune qui en sort (hormis la lapine). L'allaitement a également lieu à l'intérieur du nid. De plus, la mère dispense ses soins (léchages, défense et allaitement) à tous les jeunes qui sont à l'intérieur du nid, même s'ils proviennent d'une autre mère (comportement maternel non sélectif ; Rosenblatt *et al* 1979, González-Mariscal et Poindron 2002, Numan *et al* 2006). Ce n'est qu'à l'émergence des jeunes hors du nid que la femelle exprimera un comportement maternel sélectif (Holmes 1990).

Chez les Primates, la relation est essentiellement caractérisée par le transport du jeune par la mère. Chez les humains ce transport s'effectue souvent dans un landau dans les sociétés occidentales, encore que les harnais ventraux deviennent plus fréquents, se rapprochant ainsi du type de transport souvent rencontré dans certaines sociétés traditionnelles, comme une étoffe attachée en bandoulière et permettant le transport sur le ventre ou sur le dos. Chez les Primates non-humains, le jeune est soit porté dans les bras, ou bien agrippé au pelage de la mère, ce type de relation étant connu sous le terme de matricolie. Enfin, chez les espèces donnant naissance à des jeunes précoces, la mère ne construit généralement pas de nid, mais développe une relation exclusive avec son ou ses jeunes. Après la parturition la femelle apprend en quelques heures, voire moins dans certains cas, à reconnaître son jeune (Keller *et al* 2003, Poindron *et al* 2007a). Elle s'occupe alors uniquement de celui-ci, rejetant tout autre jeune qui essaie de téter. Cette relation mère-jeune sélective a été particulièrement bien décrite chez la brebis et chez la chèvre. Une exception notable à cette règle est le comportement maternel observé chez le porc. Bien que dans ce cas le nouveau-né soit l'un des plus développés sur les plans moteur et sensoriel, la mère construit un nid dans lequel les jeunes séjournent pendant

environ une semaine et le comportement maternel est peu sélectif (Jensen 1989). Ceci est probablement lié à la présence d'une portée nombreuse, ainsi qu'au fait que les jeunes ont une faible capacité de thermorégulation dans la première semaine de vie. Il faut aussi souligner au passage que relation non-exclusive ne signifie pas nécessairement absence de reconnaissance. Indépendamment du caractère sélectif du comportement maternel, les mères de toutes ces espèces sont capables de reconnaître leur jeune (González-Mariscal et Poindron 2002, Poindron *et al* 2007a).



P. Poindron

2 / L'activation de la motivation maternelle et l'existence d'une période sensible

Le comportement maternel doit être à la fois présent immédiatement après la parturition et adapté aux besoins du nouveau-né, que celui-ci soit de type précoce ou de type altricial. Chez certaines espèces, comme la souris, la femelle est en permanence capable d'exprimer très rapidement un comportement maternel dès qu'elle est en présence de nouveau-nés. Dans ce cas, l'activation du comportement maternel dépend essentiellement d'un contrôle sensoriel (Noirot 1972). Chez d'autres espèces, comme les ovins, l'activation de la motivation maternelle est totalement contrôlée par les événements physiologiques qui accompagnent la parturition, quel que soit le niveau d'expérience de la mère. Il en résulte une synchronie parfaite entre la naissance du nouveau-né et l'état de réceptivité maternelle maximal de la femelle. Entre ces deux extrêmes, nous trouvons des espèces comme le rat, chez laquelle la dépendance vis-à-vis d'une facilitation hormonale pour l'expression du comportement maternel est très forte lors de sa toute première parturition, mais s'estompe fortement lors des parturitions suivantes. Grâce à l'expérience maternelle acquise lors du premier

cycle parental, la rate peut ensuite manifester un comportement maternel avec une latence très courte (24 heures ou moins) quel que soit son état physiologique et même en dehors de la gestation (Bridges 1990, Lévy et Fleming 2006).

Qu'il s'agisse d'un contrôle essentiellement sensoriel ou physiologique, la parturition représente toujours une période privilégiée pour l'expression du comportement maternel et la mise en place de la relation avec le jeune (Rosenblatt et Siegel 1981). Le contact entre la mère et son (ses) nouveau-né(s) dans les premières heures qui suivent la parturition permet une expression et un maintien du comportement maternel meilleurs que si ce contact est différé. Ceci indique donc que les événements physiologiques associés à la parturition jouent un rôle facilitateur de la motivation maternelle à ce moment. C'est vrai même chez la souris, malgré l'apparente indépendance de son comportement maternel envers les facteurs physiologiques. En fait, il existe bien chez la souris un niveau de motivation élevé indépendamment de son état physiologique mais, malgré tout, certains facteurs endocriniens peuvent encore renforcer la réceptivité de la mère à des signaux sensoriels spécifiques des souriceaux. C'est vrai aussi chez l'humain où il semblerait que certains facteurs liés à la grossesse ou à l'accouchement, puissent faciliter la réceptivité à des informations sensorielles émanant du nouveau-né, en particulier les informations tactiles du contact peau à peau, les informations olfactives et les informations acoustiques (De Chateau et Wiberg 1977a et b, Schaal et Porter 1991, Lévy et Fleming 2006).

2.1 / L'activation du comportement maternel chez la brebis

Chez la brebis, deux facteurs principaux agissent en synergie pour permettre la manifestation du comportement maternel. Ce sont l'œstradiol et la stimulation cervico-vaginale causée par l'expulsion du fœtus. La sécrétion d'œstradiol par le placenta augmente chez la femelle en fin de gestation, pour culminer dans les dernières 24 heures précédant la naissance de l'agneau. L'expulsion du fœtus provoque une libération d'ocytocine périphérique qui renforce les contractions utérines, ainsi qu'une libération de cette hormone au niveau cérébral, qui déclenche la manifestation du comportement maternel. Ces deux hormones prises séparément sont peu efficaces, comme l'ont montré

les expériences d'induction du comportement maternel chez des brebis non gravides (Poindron *et al* 1988, Kendrick et Keverne 1991). En revanche, leur action synergique permet l'expression immédiate d'un comportement maternel complet. La sécrétion d'oestradiol dans les jours qui précèdent la parturition prépare le système nerveux à pouvoir répondre de manière optimale à la stimulation cervico-vaginale, entre autres en facilitant la synthèse intracérébrale d'ocytocine et de ses récepteurs (Kendrick 2000). Il n'est pas certain en l'état actuel de nos connaissances que le pic d'oestradiol qui prend place le jour de la mise bas joue par lui-même un rôle très important pour l'expression du comportement maternel à la parturition. D'ailleurs, des résultats récents chez la brebis indiquent qu'au moment même de la parturition, l'expression des récepteurs aux oestrogènes est très faible dans les structures cérébrales impliquées dans l'activation du comportement maternel (aire préoptique médiane, noyau paraventriculaire de l'hypothalamus, amygdale, Meurisse *et al* 2005).

En plus de ces deux facteurs clés, certains autres paramètres physiologiques périphériques et centraux participent également à l'activation du comportement maternel à la parturition, bien que leur rôle soit moins déterminant. Par exemple la baisse de la concentration périphérique de progestérone, mais également les opiacés et la *Cortico-Releasing-Hormone*, facilitent l'action de la stimulation cervico-vaginale (Kendrick et Keverne 1991, Kendrick 2000). La mise en jeu de ces différents facteurs, et vraisemblablement d'autres encore non étudiés, résulte en une rapide augmentation de la motivation maternelle dans les 3 ou 4 dernières heures qui précèdent la parturition, pour culminer au moment de l'expulsion du fœtus. Le maintien de cette motivation va ensuite dépendre de la possibilité pour la mère d'interagir avec le nouveau-né. Si on empêche la brebis d'avoir tout contact avec son agneau dès sa naissance, la motivation maternelle décroît très rapidement : 24 heures après la parturition, plus de 3/4 des mères ne sont déjà plus capables de manifester un comportement maternel lorsqu'on les remet en présence de leur jeune (Poindron *et al* 2007a). On parle de période sensible parce que les effets de la séparation sont d'autant moins marqués que celle-ci est effectuée plus tard (Keller *et al* 2005). Donc, l'expérience que la mère

acquiert en interagissant avec le nouveau-né pendant ces premières heures est essentielle pour ce qu'on peut appeler la «consolidation» de la motivation maternelle. Il faut souligner cependant que si la durée de séparation est augmentée (par exemple 36 ou 48 heures), on observe alors une perte du comportement maternel, même chez des brebis ayant pu interagir avec leur jeune pendant les 24 premières heures (Lévy *et al* 1991, Keller *et al* 2003). En d'autres termes, le contact avec le jeune est important aussi pour le maintien du comportement maternel pendant la lactation. De fait, même si la durée de séparation que la mère peut supporter sans dommage pour sa capacité à s'occuper de son jeune augmente en fonction du temps de contact préalable, cette séparation ne peut excéder quelques jours.

2.2 / L'activation du comportement maternel chez d'autres mammifères

Les mécanismes physiologiques d'activation du comportement maternel sont bien connus chez la rate (Fleming 2007). Certaines similarités existent avec les mécanismes trouvés chez la brebis. Là aussi, la baisse de progestérone facilite l'action d'autres facteurs. L'oestradiol est généralement considéré comme jouant un rôle prépondérant, dans la mesure où chez des femelles nullipares, son administration est suffisante pour induire un comportement maternel avec une latence de moins de 24 heures (contre 7 jours en l'absence d'oestradiol). Cependant, il faut remarquer que les critères d'induction utilisés sont généralement moins stricts que chez la brebis, pour laquelle des latences de 2 heures sont considérées comme anormales. Si des critères aussi exigeants étaient appliqués chez la rate, peut-être en conclurait-on que l'oestradiol seul n'est pas suffisant pour induire un comportement de manière aussi efficace que la parturition.

D'ailleurs, de nombreuses études ont montré que plusieurs autres facteurs agissent de façon convergente. Les études de Bridges (1996) indiquent que la prolactine stimule le comportement maternel, mais seulement après imprégnation par les oestrogènes. La prolactine joue également un rôle facilitateur chez la lapine (González-Mariscal *et al* 2000). En ce qui concerne la stimulation cervico-vaginale, à notre connaissance une seule étude a démontré son rôle facilitateur chez la rate (Yeo et Keverne 1986). Cependant, ces résul-

tats sont sans doute très significatifs, dans la mesure où c'est l'une des rares études où les latences d'induction rapportées sont effectivement très courtes (de l'ordre de 30 mn), ce qui devient compatible avec la survie des jeunes. Ces résultats prennent également toute leur valeur au regard du rôle de l'ocytocine intracérébrale dans l'activation du comportement maternel dans cette espèce. En fait, c'est chez la rate que son action a été démontrée en premier. Tout d'abord controversé, le rôle de ce neuropeptide est maintenant bien reconnu, même si son effet peut être plus ou moins marqué en fonction des souches de rats utilisées et des conditions expérimentales (Rosenblatt *et al* 1988, Numan *et al* 2006).

La cholécystokinine (CCK) aussi peut faciliter la manifestation du comportement maternel, dans la mesure où elle facilite la sécrétion d'ocytocine. Bien qu'ils présentent des concentrations élevées à la parturition, les opiacés sont généralement considérés comme ayant un rôle inhibiteur chez la rate (Rubin et Bridges 1984, Bridges 1996). Cependant, un effet facilitateur des opiacés sur le comportement maternel a été rapporté dans certaines conditions expérimentales (Mayer *et al* 1985, Thompson et Kristal 1996). D'autres hormones, comme la corticostérone, ne sont pas indispensables à l'induction du comportement maternel, mais modulent l'intensité de certains comportements comme le léchage des jeunes (Rees *et al* 2004). Enfin, les prostaglandines, qui jouent un rôle dans le déclenchement de la parturition, peuvent également faciliter l'apparition du comportement maternel chez des rates pseudo-gravides et chez la truie ; cependant, les structures exactes sur lesquelles elles agissent restent à préciser (González-Mariscal et Poindron 2002).

L'effet combiné de ces différents facteurs est similaire à celui rapporté chez la brebis, et résulte en l'existence d'une période sensible de réceptivité aux nouveau-nés. Le comportement maternel apparaît dans les 3 heures environ qui précèdent la mise bas, avec un taux d'acceptation maximum au moment de la parturition, suivi d'une décroissance progressive de la motivation. Toutefois chez des rates privées de leurs ratons dès la parturition, il faut attendre environ 7 jours pour que la motivation maternelle retrouve son niveau de base. L'activation par les facteurs physiologiques dure donc plus longtemps que chez la brebis. Néanmoins comme chez

Tableau 1. Résumé des principaux facteurs endocriniens impliqués dans le contrôle du comportement maternel à la parturition chez quelques Mammifères.

	Rate	Souris	Lapine	Campagnol	Opossum	Brebis	Chèvre	Truie	Primates	
									non-humains	humain
Œstradiol	+	+*	+			+			+	
Progestérone	-	+*				0				
SCV	+					+	+		+ ?	
Ocytocine ic	+	+		+	+**	+				
Opiacés	- ?					+				
Prolactine	+	+	+			0		+		
CRH						+ ?				
CCK	+									
Prostaglandines	+				+			+		
Cortico-stéroïdes	+									+

SCV : stimulation cervico-vaginale ; ic : intracérébrale ; CRH : corticotrophin releasing hormone ; CCK: cholécystokinine

+ : Action facilitatrice

- : Action inhibitrice

0 : Sans rôle démontré d'après les travaux existants

? : Rôle à confirmer

* : Action nécessitant la présence conjointe de l'oestradiol et de la progestérone

** : Activité en injection périphérique

la brebis, l'interaction avec les nouveau-nés immédiatement après la parturition assure un maintien du comportement maternel pendant au moins 10 jours (Bridges 1990). L'importance de ces interactions précoces a également bien été démontrée chez la lapine (González-Mariscal *et al* 1998).

Un résumé des principaux facteurs impliqués dans le contrôle du comportement maternel à la parturition chez les mammifères est présenté dans le tableau 1. On peut remarquer que beaucoup de facteurs n'ont pas encore été étudiés dans plusieurs espèces. C'est sans conteste chez la rate, la souris et la brebis que l'on dispose le plus de connaissances. Dans pratiquement toutes les espèces étudiées à ce jour, l'œstradiol joue un rôle facilitateur. C'est également le cas chez les Primates non humains (Pryce 1996, Maestripieri et Zehr 1998, Maestripieri 1999). C'est vrai aussi chez la souris, encore que dans cette espèce il faille une action conjointe de cette hormone avec la progestérone. Chez d'autres espèces, la progestérone est soit inhibitrice, soit n'a pas d'action claire. La stimulation cervico-vaginale est très importante dans toutes les espèces où son rôle a été recherché, de même que la libération intra-cérébrale d'ocytocine, qui peut même agir en périphérique chez les marsupiaux (Rose et MacFayden 1997, Rose et Fadem 2000). La prolactine est impliquée chez plusieurs espèces, son rôle ayant été bien démontré chez la rate et chez la lapine (Bridges et Mann 1994, González-Mariscal *et al* 2000). Quelques données suggèrent un rôle des prostaglandines, entre autres chez

le porc. Chez l'humain, le cortisol est associé à une affectivité plus élevée de la mère vis-à-vis d'éléments fournis par le nouveau-né comme ses cris ou son odeur (Fleming *et al* 1997a et b).

2.3 / Informations sensorielles émanant du jeune impliquées dans l'activation du comportement maternel

La période sensible représente le passage d'un contrôle de type neuroendocrinien à un contrôle de type neurosensoriel (Rosenblatt *et al* 1979). C'est donc une phase de réceptivité particulière à des informations sensorielles pertinentes émanant du nouveau-né, auxquelles la mère est rendue plus sensible sous l'influence de facteurs internes. La nature de ces signaux sensoriels n'est pas nécessairement la même dans toutes les espèces, puisque la nature des relations mère-jeune varie en fonction du degré de maturité des jeunes à la naissance. Chez la souris, la mère réagit mieux à des fréquences d'ultrasons de 50 KHz, qui sont celles émises par le nouveau-né, qu'une femelle non gravide, et cette sensibilité est sous l'influence des œstrogènes (Koch et Ehret 1989). Chez la rate, on sait que les facteurs physiologiques agissent principalement sur la perception et le traitement des signaux tactiles autour du museau et au niveau du ventre. Ils agissent aussi sur la perception et/ou le traitement des signaux olfactifs (Numan et Nagle 1983). En effet, les jeunes rats sont très répulsifs pour une femelle vierge sans expérience, et l'œstradiol pourrait permettre une baisse de cette répulsion. Il semble même que la partu-

rition induise une attraction pour l'odeur des jeunes (Fleming *et al* 1989), comme cela a été clairement établi chez les ovins (Lévy *et al* 2004).

Chez la brebis en effet, la période sensible est associée à un traitement bien particulier de certaines informations olfactives. Ainsi, les brebis sont totalement repoussées par l'odeur du liquide amniotique à n'importe quel moment de leur cycle reproductif, sauf pendant une très courte période autour de la parturition, pendant laquelle le liquide amniotique devient très attractif (Poindron *et al* 2007a). Cette attraction dépend de la stimulation cervico-vaginale causée par l'expulsion du fœtus et de la libération intracérébrale d'ocytocine qui en résulte. Cet attrait olfactif facilite le début des contacts avec le nouveau-né, son léchage et son acceptation de manière générale. La présence du liquide amniotique est même indispensable chez des brebis primipares (sans expérience maternelle), qui rejettent leur nouveau-né si celui-ci en a été débarrassé avant de leur être présenté (Poindron *et al* 2007a). La période sensible représente également une phase d'apprentissage olfactif d'une grande importance pour la brebis, puisqu'au cours des premières 60 à 120 mn environ, elle mémorise la signature olfactive individuelle de son jeune. Cette odeur devient alors le signal sensoriel indispensable pour que la mère accepte de l'allaiter. C'est également le cas chez la chèvre (Poindron *et al* 2007a et b). Comme pour l'activation du comportement maternel, cet apprentissage est facilité par des facteurs physiologiques maternels tels que l'ex-

pulsion du fœtus et la libération de certains neurotransmetteurs qui en résulte. La facilitation de ces processus d'apprentissage par des facteurs internes ne se limite probablement pas à la modalité olfactive, puisque des résultats récents obtenus chez la brebis et chez la chèvre ont permis de mettre en évidence une reconnaissance visuelle et/ou acoustique du jeune en 6 heures ou moins après la parturition (Keller *et al* 2003, Poindron *et al* 2003) et une reconnaissance sur la seule base des signaux acoustiques dès 24 heures (Sèbe *et al* 2007).

2.4 / Mécanismes neurobiologiques d'activation du comportement maternel

Les mécanismes neurobiologiques mis en jeu dans l'activation du comportement maternel chez les mammifères et la mise en place de la sélectivité chez la brebis ont été rapportés dans différentes revues (Lévy *et al* 1996,

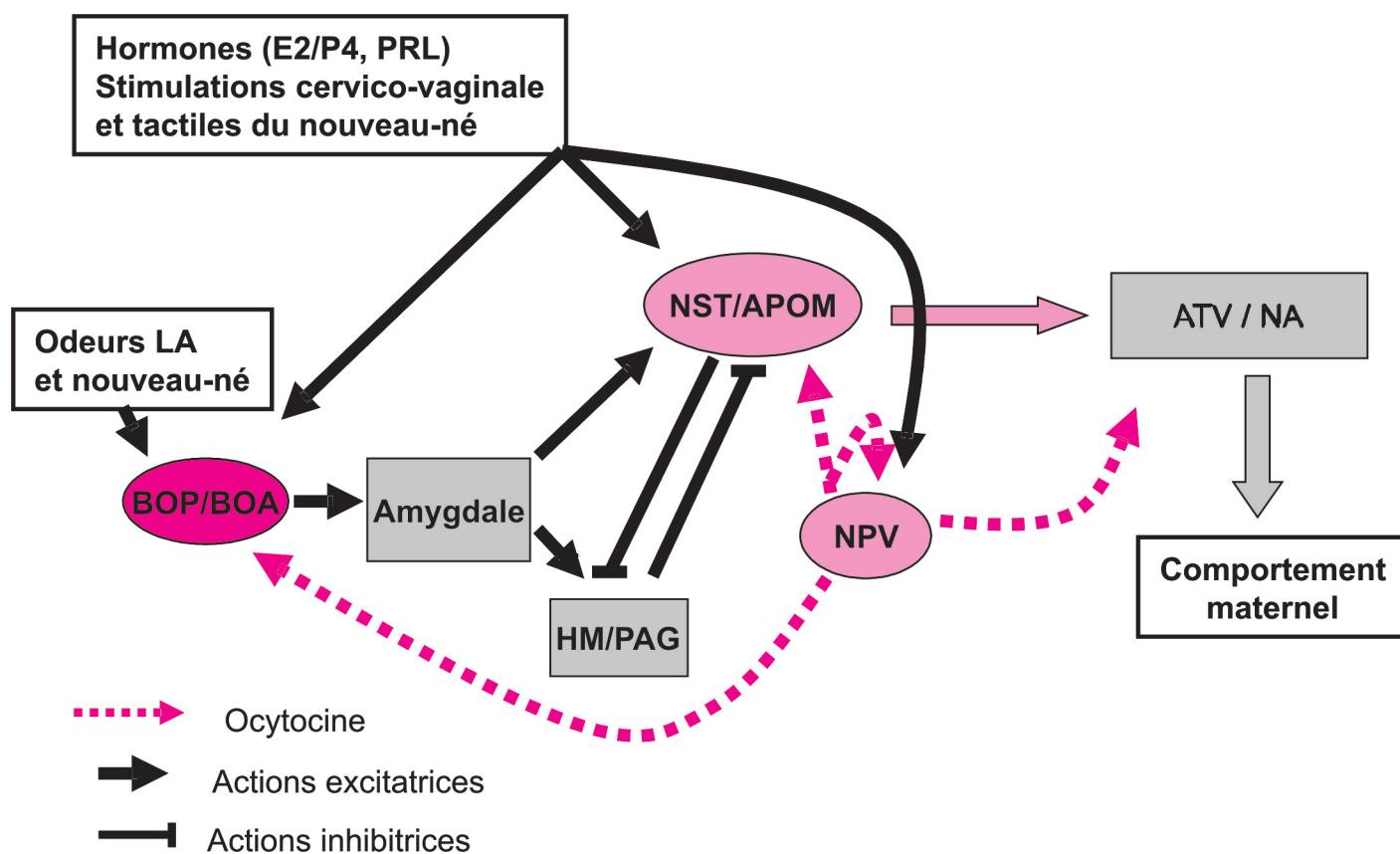
Kendrick 2000, González-Mariscal et Poindron 2002, Numan et Insel 2003, Lévy et Fleming 2006, Numan *et al* 2006). Ils sont sommairement rappelés ci-dessous et résumés dans la figure 1.

Chez la rate non maternelle, l'amygdale médiane et l'hypothalamus médian exercent une action inhibitrice sur l'aire préoptique médiane (APOM), sous l'influence des systèmes olfactifs principal et accessoire. Cet effet doit être contrecarré, voire inversé au moment de la parturition pour permettre l'expression des soins aux jeunes. Dans cette espèce, l'APOM et le noyau de la strie terminale (NST) forment un continuum fonctionnel indispensable à l'activation du comportement maternel à la parturition. La lésion de cet ensemble conduit à la perte totale de la motivation maternelle. Par ailleurs, c'est le principal lieu d'action des oestrogènes. Le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus (NPV) joue également un rôle important puisque sa lésion chez des

fémmes gravides induit d'importantes perturbations du comportement maternel à la parturition (Insel et Harbaugh 1989). Ce noyau libère de l'ocytocine dans un certain nombre de structures cérébrales, en particulier le bulbe olfactif. L'injection d'un antagoniste des récepteurs de l'ocytocine dans cette région bloque l'apparition du comportement maternel à la parturition (Yu *et al* 1996). Par ailleurs, les projections du système ocytocinergique dans d'autres sites, comme l'APOM ou bien l'aire tegmentale ventrale, semblent également impliquées dans la motivation maternelle (Pedersen *et al* 1994, Lévy et Fleming 2006, Numan *et al* 2006).

Chez la brebis, les mécanismes neurobiologiques connus à l'heure actuelle sont semblables à ceux rapportés chez la rate. L'inactivation de l'APOM chez des brebis parturientes conduit à un désintérêt total vis-à-vis de l'agneau (Perrin *et al* 2007). Par ailleurs, l'activation du comportement

Figure 1. Représentation synthétique des mécanismes physiologiques et neurobiologiques d'activation du comportement maternel chez les mammifères.



E2/P4 : Rapport œstrogène/progestérone ; PRL : prolactine ; LA : liquide amniotique ; BOP/BOA : bulbe olfactif principal/bulbe olfactif accessoire ; NST/APOM : noyau de la strie terminale/aire préoptique médiane ; HM/PAG : hypothalamus médian/périalaqueudal gris ; NPV : noyau paraventriculaire de l'hypothalamus ; AVT/NA aire ventrale tegmentale/nucleus accumbens. Schéma élaboré d'après les données existant chez la rate et la brebis. L'effet facilitateur de l'ocytocine dépend de sa libération intracérébrale à partir du PVN sous l'action de la stimulation cervico-vaginale causée par l'expulsion du fœtus. L'œstrogène agit à la fois directement sur l'aire préoptique médiane et également en facilitant la synthèse d'ocytocine et de ses récepteurs. Les odeurs de liquide amniotique et des jeunes sont répulsives en dehors de la parturition, mais deviennent attractives pour la femelle sous l'action combinée des facteurs hormonaux et de la stimulation cervico-vaginale.

maternel par l'ocytocine dépend essentiellement du NPV (Kendrick 2000). Bien que les sites d'action de l'oestradiol restent à préciser, une étude récente montre en particulier que l'APOM présente une augmentation du nombre de neurones possédant des récepteurs aux oestrogènes quelques jours avant la parturition (Meurisse *et al* 2005).

2.5 / Mécanismes neurobiologiques de mise en place de la sélectivité maternelle chez la brebis

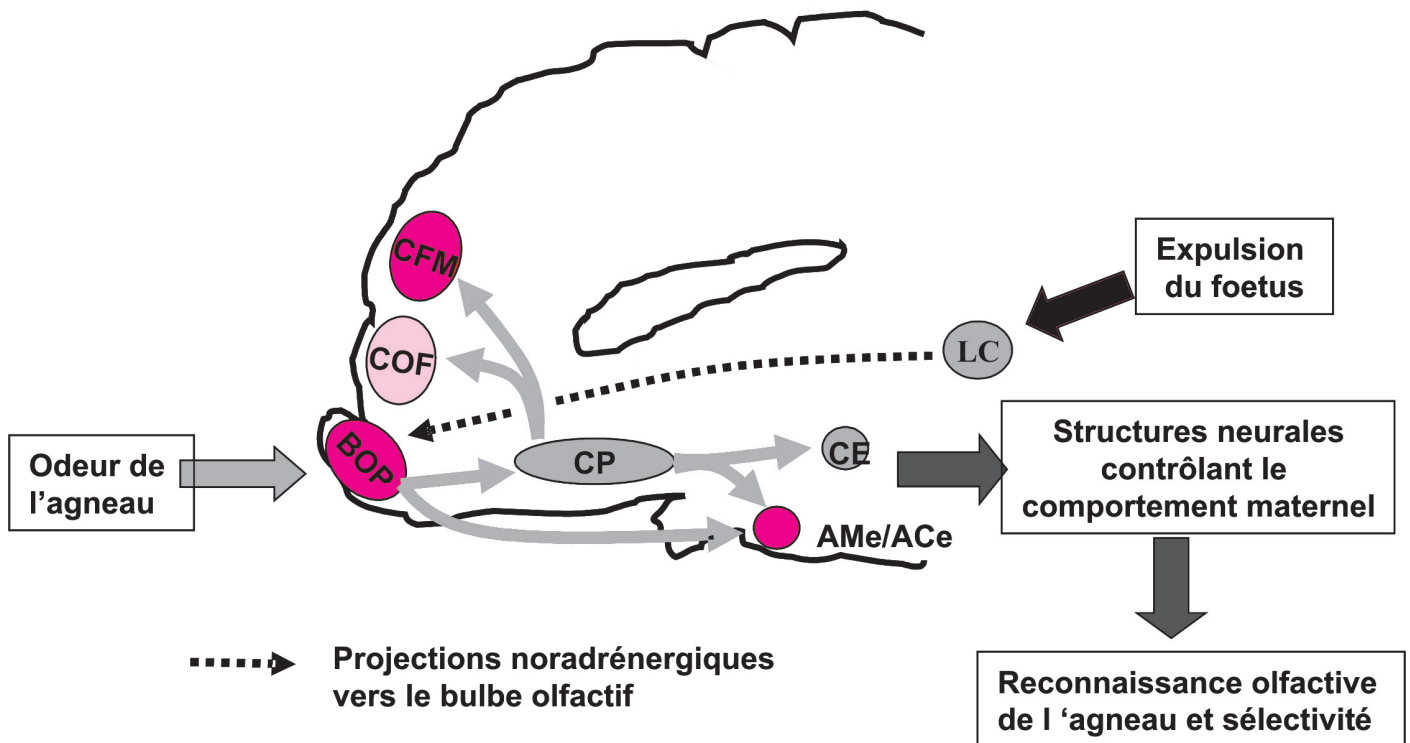
L'étude du comportement maternel chez la brebis représente une opportunité unique pour comprendre les mécanismes sensoriels, physiologiques et neurobiologiques contrôlant l'attachement exclusif de la mère à son jeune. Le développement de la relation sélective avec l'agneau a été étudié, en comparant l'acceptation à l'allaitement de l'agneau familial et d'un agneau étranger à différents temps de contact mère-jeune, de la parturition à 4 heures post-partum (Keller *et al* 2003). Cette sélectivité à l'allaitement se met en place très rapidement, puisqu'au bout de 30 mn de contact avec l'agneau

familier 65 % des mères refusent d'allaiter un agneau étranger et au bout de 2 heures de contact cette proportion est de 85 %. Cette sélectivité repose sur l'apprentissage et la mémorisation des caractéristiques de l'odeur du jeune, qui est une véritable signature individuelle olfactive. La lésion chimique de la muqueuse olfactive chez des brebis gravides entraîne une absence de reconnaissance de l'agneau familial dans les premières heures post-partum (Lévy *et al* 2004). En revanche, la lésion du système olfactif accessoire n'a pas de conséquence sur la sélectivité à l'allaitement. La brebis est capable également de reconnaître son agneau en utilisant les caractéristiques visuelles et auditives de son jeune (Poindron *et al* 2007a) lorsqu'elle ne peut pas détecter son odeur, laquelle n'est perceptible qu'à très faible distance (moins de 50 cm). Cet apprentissage non olfactif est opérationnel dès 6 heures post-partum. Cependant, la reconnaissance sur la seule base des signaux acoustiques est fonctionnelle plus tardivement, à savoir à 24 heures post-partum (Sèbe *et al* 2007). La mémorisation de la signature olfactive de l'agneau semble indépendante de celle des

caractéristiques visuelles et auditives, puisque des brebis anosmiques non sélectives à l'allaitement sont capables de reconnaître leur jeune à distance (Ferreira *et al* 2000).

Les mécanismes neurobiologiques conduisant à la reconnaissance olfactive du jeune ont fait l'objet de nombreuses études (figure 2), principalement au niveau du bulbe olfactif, premier relais central de l'information olfactive. La mesure des activités électrophysiologique et neurochimique a montré qu'à la parturition le bulbe olfactif répond très fortement aux odeurs de l'agneau, alors que ces odeurs n'ont que très peu d'effets avant cette période (Kendrick *et al* 1992). De plus, des réponses électrophysiologiques et neurochimiques plus importantes ont été enregistrées à la présentation de l'odeur de l'agneau familial en comparaison à la présentation de l'odeur d'un agneau étranger. Il apparaît donc que quand le jeune devient une « priorité biologique », les neurones du bulbe olfactif deviennent très sensibles à son odeur et que dès ce premier relais, s'opère un codage de l'identité olfactive de l'agneau familial. Cette sensibilité par-

Figure 2. Structures cérébrales impliquées dans la mémorisation de l'odeur de l'agneau et la sélectivité maternelle chez la brebis. Ces structures sont activées pendant la mémorisation de l'odeur du nouveau-né. Cependant seul le rôle des structures en rouge sur la sélectivité a été démontré par des études comportementales (voir Lévy *et al* 2004 pour plus de détails).



BOP : Bulbe olfactif principal ; AMe/Aco : Amygdale médiane/Amygdale corticale ; CP : Cortex piriforme ; CE : Cortex enthorinal ; COF : cortex orbito-frontal ; CFM : cortex fronto-médian ; LC : *Locus coeruleus*. L'expulsion du fœtus produit entre autres une libération de noradrénaline (NA) au niveau des bulbes olfactifs par l'intermédiaire du *Locus coeruleus*, qui facilite l'apprentissage de l'odeur du jeune. Cet apprentissage est également facilité par une libération cholinergique (non représentée ici).

ticulière et le codage des signaux olfactifs correspondants sont sous la dépendance de l'activation du système noradrénergique qui se projette dans le bulbe olfactif, cette activation étant produite par la stimulation génitale liée à l'expulsion du fœtus (Lévy *et al* 1996, 2004, Lévy et Fleming 2006). Bien évidemment le bulbe olfactif n'est pas seul à participer à la mémorisation de l'identité olfactive du jeune. Des études de cartographie de l'activation du cerveau pendant cet apprentissage ont indiqué que les cortex olfactifs et certains noyaux de l'amygdale qui traitent les informations olfactives seraient de bons candidats (Da Costa *et al* 1997, Keller *et al* 2004). Les structures réellement indispensables à la mémorisation de l'odeur du jeune ont été en partie identifiées par inactivation réversible suite à l'infusion intracérébrale d'un anesthésique. L'inactivation du cortex frontal médian n'empêche par la formation de la reconnaissance olfactive de l'agneau mais inhibe les comportements agressifs vis-à-vis d'un agneau étranger (Broad *et al* 2002). En revanche, l'anesthésie des noyaux corticaux ou médians de l'amygdale pendant les 8 premières heures post-partum empêche la mise en place de cette reconnaissance olfactive, de telle sorte que l'agneau familial et l'agneau étranger sont acceptés à l'allaitement (Keller *et al* 2004).

2.6 / Influence de l'expérience sur la manifestation du comportement maternel

La capacité de la mère à manifester un comportement maternel envers le nouveau-né est également influencée par l'expérience. Bien sûr, comme nous l'avons déjà mentionné, celle-ci a des effets à court terme puisque l'expérience acquise par le contact avec le nouveau-né pendant la période sensible conditionne l'expression du comportement pendant le reste de la lactation. Mais l'expérience maternelle acquise au cours du premier cycle parental, peut aussi avoir des répercussions à plus long terme, par exemple sur la manifestation des soins aux jeunes lors des cycles suivants. L'induction du comportement maternel par la présentation répétée de rats et en dehors de toute stimulation hormonale, passe de 7 jours chez des rates sans expérience maternelle à 24 heures ou moins chez des multipares ayant déjà élevé une portée. Les perturbations de comportement maternel observées à la parturition chez des brebis primipares (plus de 50 % dans certaines races) ne se retrou-

vent plus lors de la seconde mise bas (Poindron *et al* 1984).

Les interactions avec les jeunes dans les toutes premières heures qui suivent la parturition jouent un rôle déterminant dans l'acquisition de cette «mémoire maternelle» (Lévy et Fleming 2006). Une heure de contact avec les rats au moment de la parturition est suffisante pour qu'une mère puisse exprimer de nouveau rapidement un comportement maternel dix jours plus tard en l'absence de stimulation hormonale. En revanche, les expériences acquises par des femelles vierges lors d'une sensibilisation non hormonale, ou par la seule expérience «physiologique» de la gestation et de la parturition sont insuffisantes pour la mise en place de cette mémoire maternelle (Bridges 1978, Orpen et Fleming 1987, Bridges 1990, Lee *et al* 1999). L'importance des premières interactions mère-jeune se constate également au niveau neurobiologique. La libération de neurotransmetteurs dans le bulbe olfactif induite par la parturition chez des brebis primipares est toujours inférieure à celle de brebis multipares. Cependant après 6 heures d'interaction avec le jeune, une stimulation vagino-cervicale pratiquée chez ces femelles primipares conduit à un niveau de libération identique à celle de femelles multipares (Keverne *et al* 1993, Lévy *et al* 1993).

L'expérience maternelle se traduit également par une plus grande aptitude chez des femelles expérimentées à compenser l'absence d'un facteur de contrôle du comportement maternel que chez des femelles sans expérience. Par exemple, la suppression de la stimulation proprioceptive provoquée par l'expulsion du fœtus a des conséquences beaucoup plus marquées chez des brebis primipares (Krehbiel *et al* 1987). Il en est de même de la suppression des informations olfactives fournies par l'agneau nouveau-né (Lévy et Poindron 1987). La capacité des seuls stéroïdes sexuels à induire un comportement maternel est plus faible chez des brebis nullipares, que chez des femelles expérimentées (Lévy *et al* 1996). L'expérience correspondrait donc à une augmentation des capacités de redondance entre les différents facteurs de contrôle.

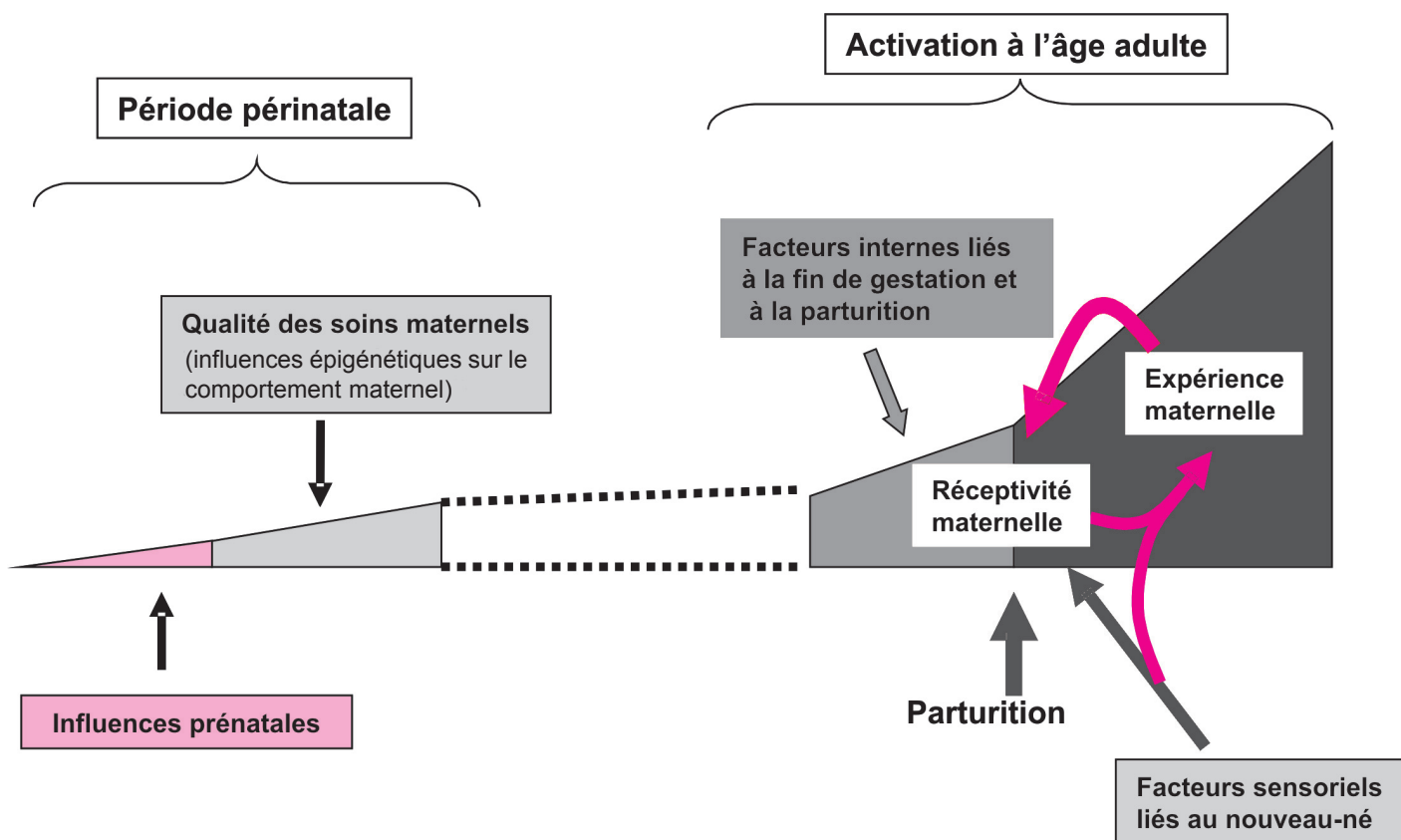
Les mécanismes neurobiologiques qui sous-tendent cette «mémoire maternelle» associée au premier cycle parental commencent à être identifiés. Ainsi, la capacité de certains facteurs hormonaux à activer le comportement maternel dépendrait en partie d'une expres-

sion plus importante des récepteurs correspondants. Chez la souris, on sait que l'expression des récepteurs à l'oestradiol augmente avec l'expérience maternelle (Koch 1990, Ehret et Buckenmaier 1994). C'est également le cas chez la brebis, non seulement pour les récepteurs aux oestrogènes dans des structures clés telles que l'APOM et le NPV (Meurisse *et al* 2005), mais aussi pour les récepteurs à l'ocytocine (Broad *et al* 1999). Dans cette espèce, il existe également une plus forte libération de certains neurotransmetteurs dans le bulbe olfactif chez les mères multipares que chez les primipares, ainsi qu'une réponse plus marquée à une stimulation par l'ocytocine (Lévy *et al* 1993, 1995). Par ailleurs, il semble que l'expérience conduise à une plasticité gliale, comme en témoigne une plus grande augmentation d'un marqueur des cellules astrocytaires dans l'APOM chez des rates multipares que chez des rates primipares (Featherstone *et al* 2000). C'est aussi chez la rate qu'a été démontré le rôle essentiel du noyau *accumbens* dans la rétention de la mémoire maternelle à long terme (Lee *et al* 1999).

La moins bonne aptitude des femelles primipares à prodiguer des soins adaptés à leurs jeunes – ou plus généralement à assurer leur survie – peut aussi dépendre de facteurs qui ne sont pas directement liés à leur manque d'expérience maternelle proprement dite. Par exemple chez la rate, l'absence d'expérience maternelle chez les femelles vierges est aussi associée à une émotionnalité ou une «timidité» plus élevée que chez des femelles multipares, ce qui peut inhiber leur prise de contact avec les jeunes (Fleming et Luebke 1981, Fleming *et al* 1989). Des résultats allant dans le même sens ont également été obtenus chez la brebis, les femelles nullipares étant plus émotives que les multipares (Vierin et Bouissou 2002). Qui plus est, dans cette espèce l'influence de l'émotivité ne semble pas se limiter au seul cas des brebis sans expérience maternelle. En effet, le tempérament «calme» ou «nerveux» des brebis paraît influencer leur comportement maternel et la survie des jeunes, indépendamment de la parité des mères (Murphy *et al* 1994, 1998).

Enfin, la manifestation du comportement maternel lors de la première mise bas peut également dépendre d'influences prenant place très tôt dans la vie d'une femelle (figure 3). Par des mécanismes de transmission inter-générationnelle non génomique, les rates peu-

Figure 3. Résumé des principaux facteurs susceptibles d'influencer la capacité de la femelle à manifester un comportement maternel à l'âge adulte chez les Mammifères.



Pendant la période périnatale certains facteurs prénataux (stress maternel pendant la gestation, influences hormonales) et postnatals (nature des soins dispensés par la mère) peuvent avoir des répercussions à long terme sur l'expression du comportement maternel à l'âge adulte. Chez l'adulte, la manifestation du comportement maternel est stimulée par les facteurs physiologiques internes à la femelle en fin de gestation (stéroïdes sexuels, expulsion du fœtus), ainsi que par les stimulations sensorielles fournies par le nouveau-né (informations olfactives, acoustiques, tactiles). Enfin, ces interactions entre la mère et son nouveau-né fournissent à la mère une expérience maternelle qui va encore renforcer sa capacité à manifester son comportement maternel.

vent transmettre à leurs filles certains traits de leur comportement de soin : les mères montrant un comportement de léchage soit élevé, soit faible, auront des filles présentant les mêmes caractéristiques (Champagne *et al* 2001, Gonzalez *et al* 2001). Il s'agit bien d'effets non génétiques puisque ces traits peuvent être inversés par adoptions croisées : l'intensité du comportement développé par les filles (et qui à son tour peut être transmis à la génération suivante) dépend de celui de la mère adoptive et non pas de celui de la mère biologique. En fait, une forte activité de léchage par la mère pendant la phase de maturation des jeunes est associée à une augmentation de l'expression des récepteurs à l'estradiol à l'âge adulte dans l'aire préoptique médiane, dont nous avons mentionné le rôle essentiel dans l'expression du comportement maternel (Champagne *et al* 2006). Des processus similaires existent également en ce qui concerne la sensibilité au stress et l'émotivité (Meaney 2001, Fish *et al* 2004).

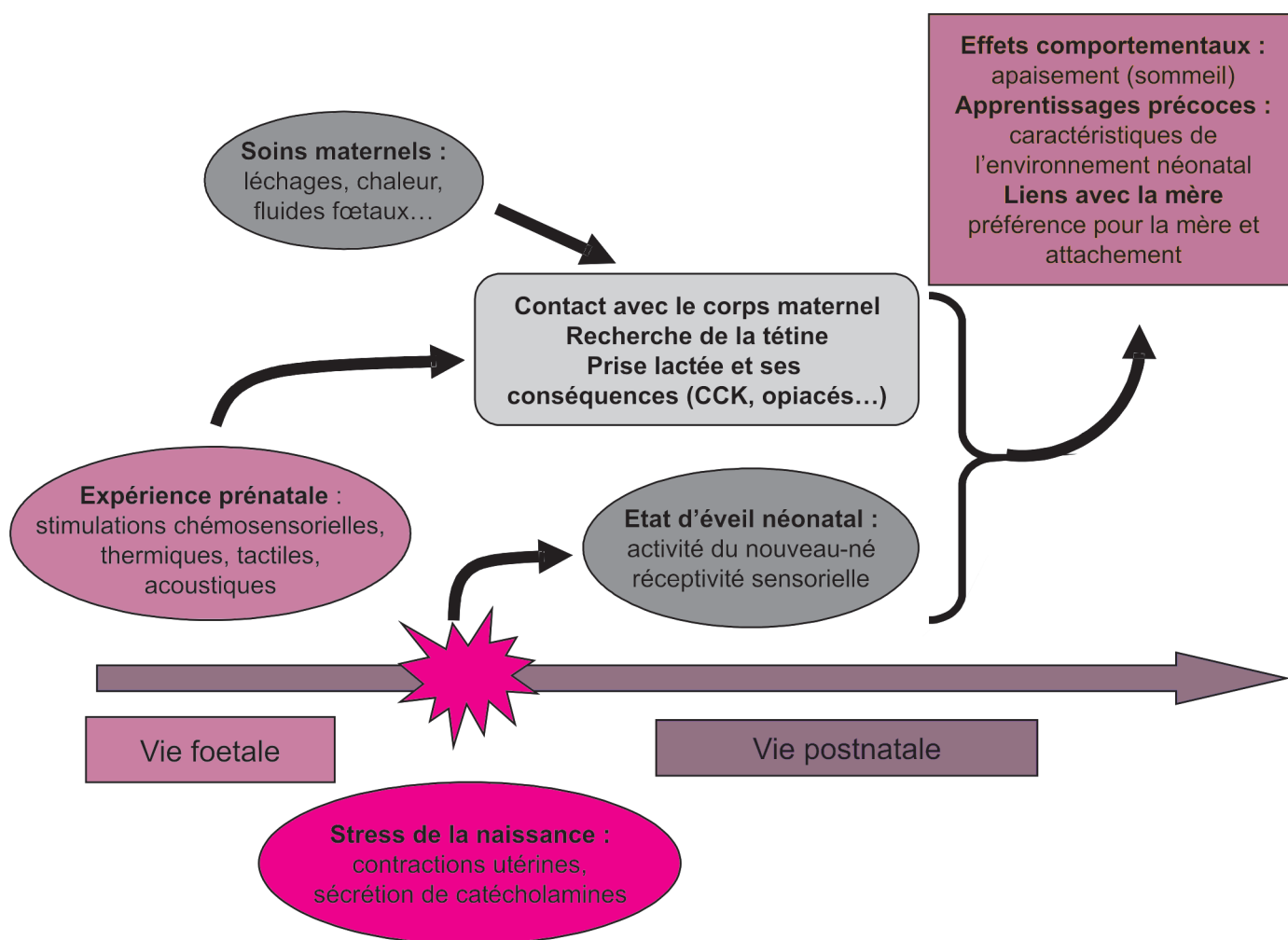
3 / Le nouveau-né, système hautement réceptif aux informations maternelles

Qu'il soit immature ou précoce, le jeune mammifère doit faire face à la naissance à un impératif incontournable : localiser la mamelle et s'alimenter. Il dispose pour cela de systèmes sensoriels fonctionnels, d'une expérience et une mémoire prénatales, de capacités d'apprentissage spécialisées et hautement efficaces, et enfin d'une motricité adaptée pour réaliser des réponses d'approche et de retrait. A un niveau très général, le nouveau-né est attiré vers certaines stimulations que l'on peut qualifier de «plaisantes» (celles qui favorisent son équilibre psychobiologique et sa survie) et se détourne de stimulations porteuses de nouveauté ou de nocivité. Il se montre d'emblée réactif à deux sources de renforcements positifs : le contact avec la mère, avec ses conséquences tactiles et thermiques, et les sécrétions nutritives

qu'elle lui offre (colostrum et lait). Grâce à ces éléments, il va rapidement apprendre à se nourrir efficacement et aussi dans certains cas développer un véritable attachement pour la figure maternelle. L'ensemble de ces interactions est représenté dans la figure 4.

3.1 / La recherche de la mamelle

Certains indices maternels possédant une valeur de signal pour le nouveau-né, vont contrôler le développement de réponses différenciées. Ces réponses sont d'abord exprimées envers le corps de la mère, les nouveau-nés devant localiser la mamelle. Pour cela, ils sont guidés par des signaux sensoriels dont la nature peut varier selon les espèces. Rats et lapereaux s'appuient essentiellement sur des indices olfactifs (Hudson et Distel 1983, Blass 1990, Schaal *et al* 2003), alors que les ongulés nouveau-nés, de par leur développement sensoriel et moteur complet, utilisent plusieurs sensorialités. Par exemple, l'orientation de l'agneau vers le corps maternel repose sur des indices

Figure 4. Synthèse des principales influences contrôlant le développement précoce chez les jeunes mammifères.

La combinaison des expériences sensorielles prénatales, de l'activation psychophysologique liée au stress de la naissance et des renforcements postnatals fournis par la mère (principalement les stimulations tactiles et la tétée) conduit à l'acquisition rapide de réponses vitales pour le nouveau-né (localisation de la mamelle, attachement à la mère ou aux autres membres de la fratrie). De plus ces apprentissages précoces et l'influence de la mère tout au long de la lactation sont également susceptibles d'influencer les choix sociaux ou alimentaires des jeunes à l'âge adulte. CCK : cholécystokinine.

visuels et auditifs alors que la localisation de la mamelle dépend davantage d'informations perceptibles par contact proximal (odeurs, température cutanée, pilosité, texture ; Vince 1993, Nowak 1998, Orgeur *et al* 2002). Les nouveau-nés de Primates sont généralement assistés par la mère qui les prend dans ses bras et les dirige vers sa mamelle. Néanmoins, chez la femme, les propriétés tactiles et olfactives du sein facilitent la localisation et la préhension du mamelon par le bébé (Varendi *et al* 1994, Varendi et Porter 2001).

Les travaux concernant la perception olfactive du nouveau-né ont mis l'accent sur l'expérience chimiosensorielle prénatale. Il est clair que chez le rat, le lapin, le mouton et l'humain, les chémorécepteurs nasaux foetaux sont fonctionnels. L'expérience olfactive en fin de gestation prépare le nouveau-né à réagir positivement aux indices issus de

la zone mammaire (Porter et Winberg 1999, Schaal 2005). En effet, il existe une certaine continuité dans les caractéristiques biochimiques entre les environnements intra-utérin et aérien, constituant un fil conducteur qui facilite les premiers échanges avec la mère. Ainsi, l'agneau et le bébé âgés d'un jour réagissent aussi bien à l'odeur du liquide amniotique qu'à celle du colostrum et, pour le lapereau, le placenta et le colostrum déclenchent tous deux un comportement d'orientation (Vince et Ward 1984, Marlier *et al* 1998, Coureaud *et al* 2002). Il est à remarquer que dans des situations de choix, les stimuli pré- et postnatals ont la même valence hédonique le jour de la naissance, après quoi une préférence s'installe pour les caractéristiques olfactives postnatals renforcées par la tétée. Chez le raton, la nature des signaux significatifs suit, entre la tétée initiale et la fin de la première semaine, une

séquence où se succèdent l'odeur du liquide amniotique, des salives maternelle et juvénile, puis du lait lui-même, ou toute odeur associée à la tétée (Blass 1990). Cette évolution des préférences du raton révèle à la fois leur dépendance vis-à-vis d'acquisitions prénatales, au moins au stade le plus précoce, et la plasticité postnatale des apprentissages olfactifs. A l'inverse, le lapin est un exemple où le nouveau-né localise la tétine sur des indices sensoriels uniquement postnatals auxquels il est spontanément sensible. C'est une phéromone mammaire, présente dans le lait mais totalement absente du milieu foetal, qui guide le lapereau vers la tétine dans les minutes qui suivent sa naissance (Schaal *et al* 2003).

L'activité de tétée s'organise en un décours temporel imposé par la mère : les nouveau-nés apprennent vite à localiser la source de lait, mais aussi le

moment où celle-ci est disponible. Cette structuration temporelle s'installe en quelques jours, voire en quelques heures, et est déterminée par des signaux perçus à distance (vocalisations, postures). Ainsi, la truie émet un grognement spécifique qui signale sa réceptivité et a pour effet immédiat le réveil des porcelets et leur orientation rapide vers les tétines (Orgeur *et al* 2002). Chez les ruminants, le comportement de tétée est dicté par la sélectivité maternelle (Nowak 1998). Mais un des modes d'allaitement le plus surprenant est sans nul doute celui qui est observé chez le lapin. Les interactions mère-jeune se limitent à une période de 3 à 5 mn chaque jour avec un cycle circadien d'une extraordinaire précision, la venue de la mère étant anticipée par les petits (Hudson et Distel 1982). Durant ce bref laps de temps, les lapereaux localisent la tétine à l'aide de la phéromone mammaire et ingèrent suffisamment de lait pour couvrir leurs besoins jusqu'au prochain allaitement 24 heures plus tard (Hudson et Distel 1983). La réponse des lapereaux envers cette phéromone est indépendante de l'état prandial jusqu'à la seconde semaine de vie postnatale, après quoi l'ingestion de lait module la motivation alimentaire des jeunes (Montigny *et al* 2004). En plus des contraintes liées à la réceptivité maternelle, il faut signaler que dans certaines espèces, chaque jeune doit identifier une tétine particulière parmi 12 à 16 à cause de l'établissement d'une hiérarchie au sein de la portée. L'ordre de tétée que mettent en place les porcelets au cours des jours suivant la naissance illustre bien cette individualisation des tétines (Orgeur *et al* 2002). Le signal qui permet cette discrimination est de nature olfactive et trouve probablement sa source dans la salive des porcelets eux-mêmes.

3.2 / La préférence pour la mère

Chez les espèces nidicoles, les échanges s'organisent au sein du nid, quelle que soit l'identité des individus qui interagissent, plutôt qu'entre individus particuliers. La fréquence des vocalisations ultrasonores des rats préalablement séparés de leur mère est diminuée lorsqu'ils sont remis en présence de leur mère, mais également en présence d'une femelle non familière anesthésiée, ou d'un mannequin chauffant et dégageant des odeurs familières (Hofer 1994). De manière similaire, si les rats et les souris sont capables de distinguer entre femelles allaitantes et femelles vierges, ils ne discriminent pas leur mère d'une autre femelle allaitante, à moins que celles-ci soient soumises à des régimes alimentaires différents (Leon et

Moltz 1972, Breen et Leshner 1977) et un phénomène similaire existe chez le lapereau. L'attraction pour une rate allaitante est déterminée par un signal olfactif présent dans des excréments anales issues du cæcum contenant des substances volatiles d'origine bactérienne : les cæcotrophes (Leon 1974). Cependant, même chez des jeunes altriciaux une certaine discrimination inter-individuelle est possible : rats et lapereaux reconnaissent bien les caractéristiques olfactives de leur nid et les préfèrent à celles d'un nid étranger (Carr *et al* 1979, Serra et Nowak 2005). La plus forte attraction pour des indices supra-individuels (phéromone mammaire, chaleur corporelle de n'importe quelle femelle allaitante par exemple) que pour les caractéristiques individuelles de la mère (son odeur individuelle) pourrait expliquer en partie l'absence d'orientation préférentielle vers celle-ci de la part des jeunes immatures dans un test de choix (Serra et Nowak, non publié). Ces signaux maternels de l'espèce (chaleur, phéromone mammaire) seraient recherchés en priorité car ils répondent aux besoins immédiats du nouveau-né (induisant satiété et accalmie) et favorisent directement son équilibre psychobiologique. Cependant, si les lapereaux ne choisissent ni leur mère ni leur fratrie dans un test de choix, ils sont tout à fait capables de reconnaître l'odeur de leur congénère familial (Serra et Nowak non publié).

Les espèces ne construisant pas de nid sont caractérisées par une reconnaissance de la mère permettant le développement d'une relation préférentielle avec celle-ci, selon une dynamique plus ou moins rapide en fonction de chaque espèce (Gubernick 1981, Nowak *et al* 2000). Mis dans une situation de choix entre deux femelles maternelles, agneaux, chevreaux et porcelets nouveau-nés montrent une claire préférence pour leur mère dès 12-24 heures après la naissance (Horrel et Hodgson 1992, Val-Laillet *et al* 2006, Poindron *et al* 2007b). Si la reconnaissance olfactive est un fait établi chez plusieurs espèces, il semble tout de même que la localisation de la mère chez les ongulés s'effectue surtout sur la base de critères auditifs et visuels, voire de signaux comportementaux d'acceptation. La période néonatale est particulièrement riche en stimulations maternelles, notamment en vocalisations de faible intensité et en postures d'allaitement qui vont constituer la base de la reconnaissance précoce (Nowak 1991). Il est clair par exemple, que dès 48 heures, les porcelets et les agneaux répondent différemment aux appels de la

mère par rapport à ceux d'une autre femelle (Shillito-Walser 1986, Sèbe *et al* 2007). Les études chez le bébé humain ont permis de démontrer que la reconnaissance olfactive et auditive de la mère était effective à 3 jours, et la reconnaissance visuelle observable à environ un mois (Porter 1991).

3.3 / Mécanismes de contrôle des apprentissages précoces

a) Les stimulations maternelles facilitatrices des apprentissages

D'une façon générale, les stimulations associées aux soins maternels facilitent les apprentissages précoces. Dans les conditions naturelles, ces apprentissages permettent l'acquisition d'une préférence pour les caractéristiques individuelles de la mère ou du nid, et la mise en place de leur reconnaissance. Les renforcements positifs clés pour les nouveau-nés mammaliens sont de deux ordres : le contact thermotactile avec la mère (ou la fratrie) et la tétée. Des stimulations tactiles mimant le léchage ano-génital du raton par la mère (Sullivan et Hall 1988, Wilson et Sullivan 1994) ou le massage corporel chez le bébé humain permettent l'acquisition d'une préférence pour une odeur initialement aversive en l'espace de quelques heures (Sullivan *et al* 1991). De plus chez le bébé, les stimulations tactiles stimulent son développement physique, en particulier chez les prématurés (Scafidi *et al* 1990). Le processus de naissance lui-même joue également un rôle facilitateur important. Les contractions utérines et l'expulsion du fœtus favorisent les apprentissages olfactifs du bébé humain (Varendi *et al* 2002). Les bébés développent une préférence envers une nouvelle odeur d'autant plus marquée qu'ils auront été extraits par césarienne tardivement (et donc qu'ils auront subi plus longtemps la stimulation des contractions utérines). La tétée possède les mêmes propriétés renforçatrices que les stimulations tactiles (Nowak 2006). Ainsi, les rats et les lapereaux âgés d'un jour établissent une préférence pour des odeurs nouvelles par suite de leur association avec une prise de lait (Brake 1981, Hudson 1985). De telles capacités d'apprentissage précoce existent aussi chez le bébé humain ; celui-ci peut après quatre épisodes de tétée seulement, effectuer des mouvements d'orientation en direction d'une voix féminine qui avait été associée aux repas lactés (Noirot et Alegria 1983). Par ailleurs, comme pour les stimulations tactiles du massage, chez les pré-

maturés, la stimulation olfactive par l'odeur du colostrum a des effets positifs très marqués sur leur développement (Raimbault *et al* 2007).

Toutefois, seules les études réalisées chez les ovins ont permis de démontrer un rôle renforçateur de la tétée dans l'ontogenèse de l'attachement filial. Privé de tétées au cours des quelques heures qui suivent la naissance, un agneau n'exprime pas de préférence pour sa mère à l'âge d'un jour (Nowak *et al* 1997). A l'inverse, la substitution de la tétée par une ingestion de colostrum permet la mise en place de cette relation (Nowak *et al* 2001, Val-Laillet *et al* 2004). Les composants du colostrum semblent essentiels pour la mise en place du lien préférentiel avec la mère, puisque que les aspects hydrique et énergétique sont sans effet. Il faut toutefois faire remarquer que la simple succion, même non nutritive, est aussi renforçatrice et intervient aussi bien dans les aspects relationnels avec la mère chez l'agneau que dans les apprentissages olfactifs chez le raton et le lapereau (Brake 1981, Hudson *et al* 2002, Val-Laillet *et al* 2006). Plus surprenant encore, chez le lapereau, la phéromone mammaire est en elle-même suffisante pour induire des préférences olfactives (Coureaud *et al* 2006). Chez le nouveau-né humain, la succion, même lorsqu'elle est découplée de l'ingestion, module l'équilibre des hormones gastro-intestinales et favorise ainsi la croissance. Cet effet de la succion a été utilisé pour améliorer la croissance chez l'enfant prématuré alimenté par voie parentérale (Field *et al* 1982, Bernbaum *et al* 1983).

b) Facteurs physiologiques de régulation du comportement du jeune

Certains composants du lait ont des effets apaisants et atténuent les réponses nociceptives. Ces effets ont en partie pour origine la sphère buccopharyngée et agissent par l'intermédiaire du système opioïdérique (Blass 1996). C'est le cas notamment pour les aspects gustatifs du lait dont les effets calmants sont bloqués par l'utilisation d'antagonistes comme la naltrexone, et sont mimés par une injection de morphine. L'apaisement provoqué par la présence maternelle est également sous la dépendance des opiacés endogènes (Nelson et Panksepp 1998). Au niveau viscéral, le contact du lait ou du colostrum avec la muqueuse gastro-intestinale déclenche la libération d'hormones peptidiques et de neuropeptides qui

sont impliquées dans la physiologie digestive, mais également dans certains aspects comportementaux ; c'est le cas notamment de la CCK (Blass 1996) qui induit l'apaisement et facilite les apprentissages précoces aussi bien chez le raton que chez l'agneau (Nowak *et al* 2006). La CCK agit au niveau périphérique et active certaines structures centrales par l'intermédiaire des afférences viscérales, en particulier le nerf vague. Celui-ci, ainsi que les afférences en provenance de la sphère buccopharyngée se projettent dans une structure bulbaire, le noyau du tractus solitaire (NTS). Chez l'agneau nouveau-né, tétée, colostrum, distension gastrique et CCK induisent tous une activation neuronale dans le NTS (Nowak *et al* 2007). Il est clair qu'en dépit de sa complexité, le NTS n'est pas la seule structure d'intérêt ; l'hypothalamus et l'amygdale par exemple, qui reçoivent des connexions du NTS, sont également susceptibles d'être impliqués dans la mise en place d'apprentissages précoces (Sullivan et Wilson 1993, Nowak *et al* 2007).

Les processus neurobiologiques responsables des apprentissages olfactifs précoces ont fait l'objet de nombreuses études chez le raton. Les stimulations tactiles provoquent des modifications importantes de l'activité métabolique des neurones du bulbe olfactif (Wilson et Sullivan 1994). Par ailleurs, l'importance du système catécholaminergique est à souligner, à l'image de ce qui a été observé chez la brebis, en particulier à la naissance. Il est admis que le processus de naissance induit un état d'éveil néonatal par une activation du système catécholaminergique fœtal (Lagercrantz 1996). Cet état d'éveil optimise les interactions précoces avec la mère, d'une part en rendant le nouveau-né plus réceptif aux signaux maternels (Varendi *et al* 2002) et d'autre part, plus attractif pour sa mère en déclenchant la dilatation des pupilles de celui-ci (Lagercrantz et Slotkin 1986). Il pourrait également expliquer les meilleures performances d'apprentissage olfactif du bébé humain juste après sa naissance (Romantshik *et al* 2007). C'est aussi la stimulation périnatale qui facilite le comportement de recherche de la tétine du raton (Abel *et al* 1998). Ceci n'exclut pas la mise en jeu d'autres systèmes, en particulier des circuits GABAergique et opioïdérique (Wilson et Sullivan 1994, Nelson et Panksepp 1998, Roth *et al* 2004).

Conclusion

Cette revue fait ressortir à la fois une grande variété dans les facteurs sensoriels et hormonaux qui contrôlent l'expression des interactions mère-jeune à la parturition chez les mammifères, mais aussi quelques règles générales qui semblent communes à l'ensemble des espèces étudiées.

Du côté maternel, la parturition est associée à une augmentation de la motivation maternelle par des facteurs physiologiques internes à la femelle. Simultanément, le traitement des informations sensorielles fournies par le nouveau-né est modifié à ce moment, sous l'influence de ces mêmes facteurs physiologiques maternels internes. C'est vrai y compris chez une espèce comme la souris, chez laquelle les facteurs sensoriels jouent un rôle prépondérant. C'est vrai aussi chez les Primates non humains et même chez l'homme, même si dans notre espèce l'importance des facteurs socioculturels, d'éducation et d'expérience en général reste prépondérante. De fait, même chez l'animal, les études récentes sur les effets des expériences précoces chez les Rongeurs montrent bien que la capacité de manifester un comportement maternel adéquat n'est pas seulement conditionnée par des facteurs génétiques ou purement physiologiques liés à la parturition. Elle dépend aussi de l'expérience du sujet, qu'il s'agisse de l'expérience d'avoir soigné des jeunes avant, ou du type de soins reçus dans le jeune âge. C'est la prise en compte de la combinaison de tous ces paramètres qui permet de comprendre l'existence de différences interindividuelles plus ou moins marquées.

Les travaux sur le développement comportemental du nouveau-né illustrent combien celui-ci est un système hautement réceptif aux stimulations maternelles. Les interactions avec la mère sont donc déterminantes pour le développement physiologique et comportemental du jeune à court terme et les premières tétées ont un impact majeur à ce titre. Ici, comme dans la plupart des revues concernant les facteurs de contrôle physiologiques et sensoriels de la relation mère-jeune, nous nous sommes intéressés exclusivement au développement initial de la relation. De fait, il existe peu d'études concernant les mécanismes de maintien et d'extinction de cette relation. Une telle focalisation des recherches sur les mécanismes assurant l'initiation des

interactions entre la mère et son (ses) nouveau-né(s) est sans aucun doute due à l'importance primordiale de la phase initiale de soins aux jeunes pour leur survie. Ceci ne doit pas cependant masquer le fait que très rapidement chaque acteur de la dyade devient un facteur supplémentaire de contrôle du comportement de l'autre. Certaines données montrent en effet que si l'on traite un jeune avec certaines drogues, le comportement maternel sera modifié. De la même manière, si on modifie le comportement de la mère, par exemple chez la brebis par une suppression du sens de l'odorat et donc de la sélectivité, c'est le jeune qui va adapter son comportement en conséquence au moment de la tétée. Un véritable dialogue comportemental existe entre la mère et sa progéniture, qui permet l'ajustement des soins au cours du temps et aboutit fina-

lement au sevrage. A l'inverse des mécanismes d'activation de la relation mère-jeune, les processus qui conduisent à la rupture du lien en fin de lactation ont été très peu étudiés, en dépit de l'intérêt qu'il y aurait à comprendre les facteurs qui contrôlent le sevrage spontané. Pour conclure, s'il est possible de comprendre l'activation du comportement maternel ou le comportement du nouveau-né en étudiant la mère et le jeune de manière séparée, il est impossible d'ignorer leur rôle réciproque lorsqu'on étudie la régulation de la motivation maternelle et l'émancipation du jeune pendant la lactation et au sevrage. En effet, même si nos connaissances sur ces points restent limitées, il est bien établi que les interactions avec le jeune sont essentielles pour le maintien d'une forte motivation maternelle, que les nouveau-nés soient de type pré-

coce ou immature (Leon *et al* 1990, Poindron *et al* 2007b).

Remerciements

Cette revue est inspirée de celle publiée dans *Reproduction, Nutrition, Développement*, 45 (3), 341-351, à l'occasion du Symposium réalisé en hommage au Professeur Charles Thibault les 18-19 Mars 2004 à Paris. Nous tenons à remercier les nombreuses personnes qui ont collaboré à nos recherches sur les ovins et les caprins mentionnées dans cette revue, en particulier Pierre Le Neindre qui a été l'un des initiateurs des recherches sur le comportement maternel chez les ovins, ainsi que nos collègues en France, en Australie et au Mexique.

Références

- Abel R.A., Ronca A.E., Alberts J.R., 1998. Perinatal stimulation facilitates suckling onset in newborn rats. *Dev. Psychobiol.*, 32, 91-99.
- Bernbaum J.C., Pereira G.R., Watkins J.B., Peckman G.J., 1983. Nonnutritive sucking during gavage feeding enhances growth and maturation in premature infants. *Pediatrics*, 71, 41-45.
- Blass E.M., 1990. Suckling: determinants, changes, mechanisms, and lasting impressions. *Dev. Psychol.*, 26, 520-533.
- Blass E.M., 1996. Mothers and their infants: peptide-mediated physiological, behavioral and affective changes during suckling. *Regul. Pept.*, 66, 109-112.
- Brake S.C., 1981. Suckling infant rats learn a preference for a novel olfactory stimulus paired with milk delivery. *Science*, 211, 506-508.
- Breen M.F., Leshner A.I., 1977. Maternal pheromone: a demonstration of its existence in the mouse (*Mus musculus*). *Physiol. Behav.*, 18, 527-529.
- Bridges R.S., 1978. Retention of rapid onset of maternal behavior during pregnancy in primiparous rats. *Behav. Biol.*, 24, 113-117.
- Bridges R.S., 1990. Endocrine regulation of parental behavior in Rodents. In: *Mammalian parenting: biochemical, neurobiological and behavioral determinant*. Krasnegor N.A., Bridges R.S. (Eds), Oxford University Press, New-York, USA, 93-117.
- Bridges R.S., 1996. Biochemical basis of parental behavior in the rat. *Adv. Study Behav.*, 25, 215-242.
- Bridges R.S., Mann P.E., 1994. Prolactin-brain interactions in the induction of maternal behavior in rats. *Psychoneuroendocrinol.*, 19, 611-622.
- Broad K.D., Lévy F., Evans G., Kimura T., Keverne E.B., Kendrick K.M., 1999. Previous maternal experience potentiates the effect of parturition on oxytocin receptor mRNA expression in the paraventricular nucleus. *Eur. J. Neurosci.*, 11, 3725-3737.
- Broad K.D., Hinton M.R., Keverne E.B., Kendrick K.M., 2002. Involvement of the medial prefrontal cortex in mediating behavioural responses to odour cues rather than olfactory recognition memory. *Neurosci.*, 114, 715-729.
- Carr W.J., Marasco E., Landauer M.R., 1979. Responses by rat pups to their own nest versus a strange conspecific nest. *Physiol. Behav.*, 23, 1149-1151.
- Champagne F., Diorio J., Sharma S., Meaney M.J., 2001. Naturally occurring variations in maternal behavior in the rat are associated with differences in estrogen-inducible central oxytocin receptors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98, 12736-12741.
- Champagne F.A., Weaver I.C., Diorio J., Dymov S., Szyf M., Meaney M.J., 2006. Maternal care associated with methylation of the estrogen receptor- α 1b promoter and estrogen receptor- α expression in the medial preoptic area of female offspring. *Endocrinology*, 147, 2909-2915.
- Coureaud G., Schaal B., Hudson R., Orgeur P., Coudert P., 2002. Transnatal olfactory continuity in the rabbit: behavioral evidence and short-term consequence of its disruption. *Dev. Psychobiol.*, 40, 372-390.
- Coureaud G., Moncomble A.S., Montigny D., Dewas M., Perrier G., Schaal B., 2006. A pheromone that rapidly promotes learning in the newborn. *Cur. Biol.*, 16, 1956-1961.
- Da Costa A.P., Broad K.D., Kendrick K.M., 1997. Olfactory memory and maternal behaviour-induced changes in c-fos and zif/268 mRNA expression in the sheep brain. *Mol. Brain Res.*, 46, 63-76.
- De Chateau P., Wiberg B., 1977a. Long term effect on mother-infant behavior of extra-contact during the first hour post-partum. I: First observation at 36 hours. *Acta Paediat. Scand.*, 66, 137-143.
- De Chateau P., Wiberg B., 1977b. Long term effect on mother-infant behavior of extra-contact during the first hour post-partum. II: Follow-up at three months. *Acta Paediat. Scand.*, 66, 145-151.
- Ehret G., Buckenmaier J., 1994. Estrogen-receptor occurrence in the female mouse brain: Effects of maternal experience, ovariectomy, estrogen and anosmia. *J. Physiol.*, 88, 315-329.
- Featherstone R.E., Fleming A.S., Ivy G.O., 2000. Plasticity in the maternal circuit: effects of experience and partum condition on brain astrocyte number in female rats. *Behav. Neurosci.*, 114, 158-172.
- Ferreira G., Terrazas A., Poindron P., Nowak R., Orgeur P., Lévy F., 2000. Learning of olfactory cues is not necessary for early lamb recognition by the mother. *Physiol. Behav.*, 69, 405-412.
- Field T., Ignatoff E., Stringer S., Brennan J., Greenberg R., Widmayer S., Anderson G.C., 1982. Nonnutritive sucking during tube-feedings: effects on preterm neonates in an intensive care unit. *Pediatrics*, 70, 381-384.
- Fish E.W., Shahrokh D., Bagot R., Caldji C., Bredy T., Szyf M., Meaney M.J., 2004. Epigenetic programming of stress responses through variations in maternal care. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1036, 167-180.
- Fleming A., 2007. The three faces of Jay S. Rosenblatt. *Dev. Psychobiol.*, 49, 2-11.
- Fleming A.S., Luebke C., 1981. Timidity prevents the nulliparous female from being a good mother. *Physiol. Behav.*, 27, 863-868.
- Fleming A.S., Cheung U., Myhal N., Kessler Z., 1989. Effects of maternal hormones on «timidity» and attraction to pup-related odors in female rats. *Physiol. Behav.*, 46, 440-453.
- Fleming A.S., Steiner M., Corter C., 1997a. Cortisol, hedonics, and maternal responsiveness in human mothers. *Horm. Behav.*, 32, 85-98.
- Fleming A.S., Ruble D., Krieger H., Wong P.Y., 1997b. Hormonal and experiential correlates of maternal responsiveness during pregnancy and the puerperium in human mothers. *Horm. Behav.*, 31, 145-158.

- Gonzalez A., Lovic V., Ward G.R., Wainwright P.E., Fleming A.S., 2001. Intergenerational effects of complete maternal deprivation and replacement stimulation on maternal behavior and emotionality in female rats. *Dev. Psychobiol.*, 38, 11-32.
- González-Mariscal G., Poindron P., 2002. Parental care in Mammals: Immediate internal and sensory factors of control. In: *Hormones, Brain and behavior*. Pfaff D.W., Arnold A.P., Etgen A.M., Fahrbach S.E., Rubin R.T. (Eds), Academic Press, New York, USA, 1, 215-298.
- González-Mariscal G., Melo A.I., Parlow A.F., Beyer C., Rosenblatt J.S., 2000. Pharmacological evidence that prolactin acts from late gestation to promote maternal behaviour in rabbits. *J. Neuroendocrinol.*, 12, 983-992.
- González-Mariscal G., Melo A.I., Chirino R., Jiménez P., Beyer C., Rosenblatt J.S., 1998. Importance of mother/young contact at parturition and across lactation for the expression of maternal behavior in rabbits. *Dev. Psychobiol.*, 32, 101-111.
- Gubernick D.J., 1981. Parent and infant attachment in Mammals. In: *Parental care in Mammals*. Gubernick D.J., Klopfer P.H. (Eds), Plenum Press, New-York, USA, 243-305.
- Hofer M.A., 1994. Early relationships as regulators of infant physiology and behavior. *Acta Paediat.*, Suppl 397, 9-18.
- Holmes W.G., 1990. Parent-offspring recognition in mammals: a proximate and ultimate perspective. In: N.A. Krasnegor, R.S. Bridges (Eds.), *Mammalian Parenting: Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinants*. Oxford University Press, New-York, USA, 441-460.
- Horrel I., Hodgson J., 1992. The bases of sow-piglet identification. 2. Cues used by piglets to identify their dam and home pen. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 33, 329-343.
- Hudson R., 1985. Do newborn rabbits learn the odor stimuli releasing nipple-search behavior? *Dev. Psychobiol.*, 18, 575-585.
- Hudson R., Distel H., 1982. The pattern of behaviour of rabbit pups in the nest. *Behaviour*, 79, 255-271.
- Hudson R., Distel H., 1983. Nipple location by newborn rabbits: Behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour*, 85, 260-275.
- Hudson R., Labra-Cardero D., Mendoza-Soylova A., 2002. Sucking, not milk, is important for the rapid learning of nipple-search odors in newborn rabbits. *Dev. Psychobiol.*, 41, 226-235.
- Insel T.R., Harbaugh C.R., 1989. Lesions of the hypothalamic paraventricular nucleus disrupt the initiation of maternal behavior. *Physiol. Behav.*, 45, 1033-1041.
- Jensen P., 1989. Nest choice and nest-building of free-ranging domestic pigs due to farrow. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 22, 13-21.
- Keller M., Meurisse M., Poindron P., Nowak R., Ferreira G., Shayit M., Lévy F., 2003. Maternal experience influences the establishment of visual/auditory, but not olfactory recognition of the newborn lamb by ewes at parturition. *Dev. Psychobiol.*, 43, 167-176.
- Keller M., Perrin G., Meurisse M., Ferreira G., Lévy F., 2004. Cortical and medial amygdala are both involved in the formation of olfactory offspring memory in sheep. *Eur. J. Neurosci.*, 20, 3433-3441.
- Keller M., Meurisse M., Lévy F., 2005. Mapping of brain networks involved in consolidation of lamb recognition memory. *Neurosci.*, 133, 359-369.
- Kendrick K.M., 2000. Oxytocin, motherhood and bonding. *Exp. Physiol.*, 85S, 111-124.
- Kendrick K.M., Keverne E.B., 1991. Importance of progesterone and estrogen priming for the induction of maternal behavior by vaginocervical stimulation in sheep: effects of maternal experience. *Physiol. Behav.*, 49, 745-750.
- Kendrick K.M., Lévy F., Keverne E.B., 1992. Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sheep. *Science*, 256, 833-836.
- Kendrick K.M., Hinton M.R., Atkins K., Haupt M.A., Skinner J.D., 1998. Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 395, 229-230.
- Keverne E.B., Lévy F., Guevara-Guzman R., Kendrick K.M., 1993. Influence of birth and maternal experience on olfactory bulb neurotransmitter release. *Neurosci.*, 56, 557-565.
- Koch M., 1990. Effects of treatment with estradiol and parental experience on the number and distribution of estrogen-binding neurons in the ovariectomized mouse brain. *Neuroendocrinology*, 51, 505-514.
- Koch M., Ehret G., 1989. Estradiol and parental experience, but not prolactin, are necessary for ultrasound recognition and pup-retrieving in the mouse. *Physiol. Behav.*, 45, 771-776.
- Krehbiel D., Poindron P., Lévy F., Prud'Homme M.J., 1987. Peridural anesthesia disturbs maternal behavior in primiparous and multiparous parturient ewes. *Physiol. Behav.*, 40, 463-472.
- Lagercrantz H., 1996. Stress, arousal, and gene activation at birth. *News in Psychological Sciences*, 11, 214-218.
- Lagercrantz H., Slotkin T.A., 1986. The «stress» of being born. *Scient. Am.*, 254, 100-107.
- Lee A., Li M., Watchus J., Fleming A.S., 1999. Neuroanatomical basis of maternal memory in postpartum rats: selective role for the nucleus accumbens. *Behav. Neurosci.*, 113, 523-538.
- Leon M., 1974. Maternal pheromone. *Physiol. Behav.*, 13, 441-453.
- Leon M., Moltz H., 1972. The development of the pheromonal bond in the albino rat. *Physiol. Behav.*, 8, 683-686.
- Leon M., Coopersmith R., Beasley L.J., Sullivan R.M., 1990. Thermal aspects of parenting. In: *Mammalian parenting: Biochemical, neurobiological, and behavioral determinant*. Krasnegor N.A., Bridges R.S. (Eds), Oxford University Press, New-York, USA, 400-415.
- Lévy F., Fleming A.S., 2006. The neurobiology of maternal behavior in Mammals. In: *The development of social engagement. Neurobiological perspectives*. Marshall P.J., Fox N.A. (Eds), Oxford University Press, New York, USA, 197-246.
- Lévy F., Poindron P., 1987. The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in experienced and inexperienced ewes. *Anim. Behav.*, 35, 1188-1192.
- Lévy F., Gervais R., Kindermann U., Litterio M., Poindron P., Porter R., 1991. Effects of early post-partum separation on maintenance of maternal responsiveness and selectivity in parturient ewes. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 31, 101-110.
- Lévy F., Guevara-Guzman R., Hinton M.R., Kendrick K.M., Keverne E.B., 1993. Effects of parturition and maternal experience on noradrenaline and acetylcholine release in the olfactory bulb of sheep. *Behav. Neurosci.*, 107, 662-668.
- Lévy F., Kendrick K.M., Goode J.A., Guevara-Guzman R., Keverne E.B., 1995. Oxytocin and vasopressin release in the olfactory bulb of parturient ewes: changes with maternal experience and effects on acetylcholine, gamma-aminobutyric acid, glutamate and noradrenaline release. *Brain Res.*, 669, 197-206.
- Lévy F., Kendrick K., Keverne E.B., Porter R.H., Romeyer A., 1996. Physiological, sensory and experiential factors of parental care in sheep. *Adv. Study Behav.*, 25, 385-473.
- Lévy F., Keller M., Poindron P., 2004. Olfactory regulation of maternal behavior in mammals. *Horm. Behav.*, 46, 284-302.
- Maestripieri D., 1999. The biology of human parenting: insights from nonhuman primates. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 23, 411-422.
- Maestripieri D., Zehr J.L., 1998. Maternal responsiveness increases during pregnancy and after estrogen treatment in macaques. *Horm. Behav.*, 34, 223-230.
- Marlier L., Schaal B., Soussignan R., 1998. Neonatal responsiveness to the odor of amniotic and lacteal fluids: a test of perinatal chemosensory continuity. *Child Dev.*, 69, 611-623.
- Mayer A.D., Faris P.L., Komisaruk B.R., Rosenblatt J.S., 1985. Opiate antagonism reduces placentophagia and pup cleaning by parturient rats. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 22, 1035-1044.
- Meaney M.J., 2001. Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations. *Ann. Rev. Neurosci.*, 24, 1161-1192.
- Meurisse M., Gonzalez A., Delsol G., Caba M., Lévy F., Poindron P., 2005. Estradiol receptor- α expression in hypothalamic and limbic regions of ewes is influenced by physiological state and maternal experience. *Horm. Behav.*, 48, 34-43.
- Mirza S.N., Provenza F.D., 1992. Effects of age and conditions of exposure on maternally mediated food selection by lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 33, 35-42.
- Montigny D., Coureaud G., Patris B., Schaal B., 2004. The response of neonatal rabbits to the mammary pheromone: shift from automatism to prandial control. *Dev. Psychobiol.*, 45, 278.
- Murphy P., Purvis I.W., Lindsay D.R., Le Neindre P., Orgeur P., Poindron P., 1994. Measures of temperament are highly repeatable in merino sheep and some are related to maternal behaviour. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.*, 20, 247-250.
- Murphy P.M., Lindsay D.R., Le Neindre P., 1998. Temperament of Merino ewes influences maternal behaviour and survival of lambs, *Proc. 32nd Cong. Int. Soc. Appl. Ethol.*, 131.
- Nelson E.E., Panksepp J., 1998. Brain substrates of infant-mother attachment: contributions of opioids, oxytocin, and norepinephrine. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 22, 437-452.
- Noirot E., 1972. The onset and development of maternal behavior in rats, hamsters and mice. *Adv. Study Behav.*, 4, 107-145.

- Noirot E., Alegria J., 1983. Neonate orientation towards human voice differs with type of feeding. *Behav. Process.*, 8, 65-71.
- Nowak R., 1991. Senses involved in the discrimination of Merino ewes at close contact and from a distance by their newborn lambs. *Anim. Behav.*, 42, 357-366.
- Nowak R., 1998. Développement de la relation mère-jeune chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 11, 115-124.
- Nowak R., 2006. Suckling, milk and the development of preferences towards maternal cues by neonates: from early learning to filial attachment? *Adv. Study Behav.*, 36, 1-58.
- Nowak R., Murphy T.M., Lindsay D.R., Alster P., Andersson R., Uvnäs-Moberg K., 1997. Development of a preferential relationship with the mother by the newborn lamb: importance of the suckling activity. *Physiol. Behav.*, 62, 681-688.
- Nowak R., Porter R.H., Levy F., Orgeur P., Schaal B., 2000. Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Rev. Reprod.*, 5, 153-163.
- Nowak R., Breton G., Mellot E., 2001. CCK and development of mother preference in sheep: a neonatal course study. *Peptides*, 22, 1309-1316.
- Nowak R., Poindron P., Sèbe F., Hart K.W., Chadwick A., Blache D., 2006. Divergent selection on temperament affects vocal and locomotor activity in isolated newborn lambs. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.*, 26, Abst 45. http://www.asap.asn.au/livestocklibrary/2006/S_C45-nowak.pdf
- Nowak R., Keller M., Val-Laillet D., Lévy F., 2007. Perinatal visceral events and brain mechanisms involved in the development of mother young bonding in sheep. *Horm. Behav.*, 52, 92-98.
- Numan M., Nagle D.S., 1983. Preoptic area and substantia nigra interact in the control of maternal behavior in the rat. *Behav. Neurosci.*, 97, 120-139.
- Numan M., Insel T.R., 2003. *The neurobiology of parental behavior*. Springer-Verlag, New York, USA, 418p.
- Numan M., Fleming A.S., Levy F., 2006. Maternal behavior. In: *The physiology of reproduction*, Neill J.D.(Ed), Third Edition, Elsevier, New York, USA, 2, 1921-1993.
- Orgeur P., Le Dividich J., Colson V., Meunier-Salaun M.C., 2002. La relation mère-jeune chez les porcs : de la naissance au sevrage. *INRA Prod. Anim.*, 15, 185-198.
- Orpen B.G., Fleming A.S., 1987. Experience with pups sustains maternal responding in postpartum rats. *Physiol. Behav.*, 40, 47-54.
- Pedersen C.A., Caldwell J.D., Walker C., Ayers G., Mason G.A., 1994. Oxytocin activates the postpartum onset of rat maternal behavior in the ventral tegmental and medial preoptic areas. *Behav. Neurosci.*, 108, 1163-1171.
- Perrin G., Meurisse M., Lévy F., 2007. Inactivation of the medial preoptic area or the bed nucleus of the stria terminalis differentially disrupts maternal behavior in sheep. *Horm. Behav.*, 52, 461-473.
- Poindron P., Raksanyi I., Orgeur P., Le Neindre P., 1984. Comparaison du comportement maternel en bergerie à la parturition chez des brebis primipares ou multipares de race Romanov, Préalpes de Sud et Ile-de-France. *Génét., Sél., Evol.*, 16, 503-522.
- Poindron P., Lévy F., Krehbiel D., 1988. Genital, olfactory, and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. *Psychoneuroendocrinol.*, 13, 99-125.
- Poindron P., Gilling G., Hernandez H., Serafin N., Terrazas A., 2003. Early recognition of newborn goat kids by their mother: I - Non-olfactory discrimination accepted for publication. *Dev. Psychobiol.*, 43, 82-89.
- Poindron P., Keller M., Levy F., 2007a. Maternal responsiveness and maternal selectivity in domestic sheep and goats: the two facets of maternal attachment. *Dev. Psychobiol.*, 49, 54-70.
- Poindron P., Terrazas A., Navaro Montes de Oca M.L., Serafin N., Hernandez H., 2007b. Sensory and physiological determinants of maternal behavior in the goat (*Capra hircus*). *Horm. Behav.*, 52, 99-105.
- Porter R.H., 1991. Mutual mother-infant recognition in humans. In: *Kin recognition*. Hepper P.G. (Ed), Cambridge University Press, Cambridge, U.K., 413-432.
- Porter R.H., Winberg J., 1999. Unique salience of maternal breast odors for newborn infants. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 23, 439-449.
- Pryce C.R., 1996. Socialization, hormones, and the regulation of maternal behavior in nonhuman primates. *Adv. Study Behav.*, 25, 423-473.
- Raimbault C., Saliba E., Porter R.H., 2007. The effect of the odour of mother's milk on breastfeeding behaviour of premature neonates. *Acta Paediat.*, 96, 368-371.
- Rees S.L., Panesar S., Fleming A.S., Steiner M., 2004. The effect of adrenalectomy and corticosterone replacement on maternal behavior in the postpartum female rat. *Horm. Behav.*, 46, 411-419.
- Romantshik O., Porter R.H., Tillmann V., Varendi H., 2007. Preliminary evidence of a sensitive period for olfactory learning by human newborns. *Acta Paediat.*, 96, 372-376.
- Rose R.W., MacFayden A.S., 1997. Oxytocin and prostaglandin F2-alpha induce birth behavior in the bettong, *Bettongia gaimardi*. *Horm. Behav.*, 31, 120-125.
- Rose R.W., Fadem B.H., 2000. The hormonal control of birth behavior in the gray short-tailed Opossum (*Monodelphis domestica*). *Horm. Behav.*, 37, 163-167.
- Rosenblatt J.S., Siegel H.I., 1981. Factors governing the onset and maintenance of maternal behavior among nonprimate Mammals. In: *Parental Care in Mammals*. Gubernick D.J., Klopfer P.H. (Eds), Plenum Press, New-York, USA, 13-76.
- Rosenblatt J.S., Siegel H.I., Mayer A.D., 1979. Progress in the study of maternal behavior in the rat: hormonal, nonhormonal, sensory, and developmental aspects. *Adv. Study Behav.*, 10, 225-311.
- Rosenblatt J.S., Mayer A.D., Giordano A.L., 1988. Hormonal basis during pregnancy for the onset of maternal behavior in the rat. *Psychoneuroendocrinol.*, 13, 29-46.
- Roth T.L., Wilson D.A., Sullivan R.M., 2004. Neurobiological development of infant learning and memory: implications for infant attachment. *Adv. Study Behav.*, 34, 103-133.
- Rubin B.S., Bridges R.S., 1984. Disruption of ongoing maternal responsiveness in rats by central administration of morphine sulfate. *Brain Res.*, 307, 91-97.
- Scafidi F.A., Field T.M., Schanberg S.M., Bauer C.R., Tucci K., Roberts J., Morrow C., Kuhn C.M., 1990. Massage stimulates growth in preterm infants: A replication. *Infant Behav. Dev.*, 13, 167-188.
- Schaal B., 2005. From amnion to colostrum: odor bridging in early development transitions. Chapter 3. In: *Prenatal development of postnatal functions*. Hopkins B., Johnson S.P. (Eds), Praeger Publisher, Westport, UK, 51-102.
- Schaal B., Porter R., 1991. «Microsmatic Humans» revisited: The generation and perception of chemical signals. *Adv. Study Behav.*, 20, 135-199.
- Schaal B., Coureaud G., Langlois D., Giniès C., Sémon E., Perrier G., 2003. Chemical and behavioural characterization of the rabbit mammary pheromone. *Nature*, 424, 68-72.
- Sèbe F., Aubin T., Nowak R., Poindron P., 2007. Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. *Dev. Psychobiol.*, 49, 375-386.
- Serra J., Nowak R., 2005. Développement d'une préférence pour l'environnement postnatal chez le lapereau nouveau-né. 11^{èmes} Journ. Rech. Cunicole, 29-30 novembre, Paris, France, 41-44.
- Shillito-Walser E.E., 1986. Recognition of the sow's voice by neonatal piglets. *Behaviour*, 99, 177-187.
- Sullivan R.M., Hall W.G., 1988. Reinforcers in infancy: classical conditioning using stroking or intra-oral infusions of milk as UCS. *Dev. Psychobiol.*, 21, 215-223.
- Sullivan R.M., Wilson D.A., 1993. Role of the amygdala complex in early olfactory associative learning. *Behav. Neurosci.*, 107, 254-263.
- Sullivan R.M., Taborsky-Barba S., Mendoza R., Itano A., Leon M., Cotman C.W., Payne T.F., Lott I., 1991. Olfactory classical conditioning in neonates. *Pediatrics*, 87, 511-518.
- Thompson A.C., Kristal M.B., 1996. Opioid stimulation in the ventral tegmental area facilitates the onset of maternal behavior in rats. *Brain Res.*, 743, 184-201.
- Val-Laillet D., Simon M., Nowak R., 2004. A full belly and colostrum: two major determinants of filial love. *Dev. Psychobiol.*, 45, 163-173.
- Val-Laillet D., Giraud S., Tallet C., Boivin X., Nowak R., 2006. Non nutritive sucking: one of the major determinants of filial love. *Dev. Psychobiol.*, 48, 220-232.
- Varendi H., Porter R.H., 2001. Breast odour as the only maternal stimulus elicits crawling towards the odour source. *Acta Paediat.*, 90, 372-375.
- Varendi H., Porter R.H., Winberg J., 1994. Does the newborn baby find the nipple by smell? *Lancet*, 344, 989-990.
- Varendi H., Porter R.H., Winberg J., 2002. The effect of labor on olfactory exposure learning within the first postnatal hour. *Behav. Neurosci.*, 116, 206-211.
- Vierin M., Bouissou M.F., 2002. Influence of maternal experience on fear reactions in ewes. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 75, 307-315.
- Vince M.A., 1993. Newborn lambs and their dams: the interaction that leads to suckling. *Adv. Study Behav.*, 22, 239-268.

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

Wilson D.A., Sullivan R.M., 1994. Neurobiology of associative learning in the

neonate: early olfactory learning. *Behav. Neural Biol.*, 61, 1-18.

Yeo J.A., Keverne E.B., 1986. The importance of vaginal-cervical stimulation for maternal behaviour in the rat. *Physiol. Behav.*, 37, 23-26.

Yu G.Z., Kaba H., Okutani F., Takahashi S., Higuchi T., 1996. The olfactory bulb: a critical site of action for oxytocin in the induction of maternal behaviour in the rat. *Neuroscience*, 72, 1083-1088.

Résumé

L'élevage des jeunes est une étape importante pour le succès reproductif des mammifères. La survie postnatale dépend de l'activation du comportement maternel et de l'orientation du comportement des nouveau-nés. Les déclencheurs du comportement maternel diffèrent entre les espèces, mais il existe certaines règles générales. Chez certaines espèces, les informations sensorielles fournies par les nouveau-nés suffisent à déclencher un comportement maternel immédiat, mais dans d'autres les facteurs endocriniens maternels et proprioceptifs liés à la parturition sont indispensables. L'aptitude des femelles à s'occuper d'un jeune est généralement améliorée par l'expérience maternelle. Dans toutes les espèces étudiées, la parturition représente une période sensible de réceptivité au nouveau-né accrue, y compris chez les Primates et l'espèce humaine. Les facteurs activateurs internes à la femelle peuvent aussi varier entre espèces. Cependant les estrogènes, la progestérone, l'expulsion du fœtus et la libération intracérébrale d'ocytocine qui l'accompagne, sont les facteurs le plus souvent retrouvés. Les structures nerveuses cibles sont principalement le complexe aire préoptique médiane/noyau de la strie terminale, le noyau paraventriculaire de l'hypothalamus, les bulbes olfactifs et l'amygdale. Enfin, dans la plupart des espèces dont les jeunes sont bien développés à la naissance, la mère apprend à reconnaître son nouveau-né en quelques heures, principalement à son odeur, et rejette alors tout jeune étranger à la mamelle. Cet apprentissage dépend du système olfactif principal et est facilité par le processus d'expulsion du fœtus. Il met également en jeu l'amygdale et plusieurs structures corticales. Quant au comportement du nouveau-né, il est guidé par un certain nombre d'informations sensorielles maternelles. La valeur de certaines de ces informations peut être déjà déterminée à la naissance (phéromone maternelle de la lapine) ou acquise par renforcement lors de la tétée (préférence pour la mère chez l'agneau). Il en résulte des interactions réciproques entre la mère et son jeune, où chacun des membres de la dyade devient un facteur de contrôle du comportement de l'autre.

Abstract

Behaviour of the mother and the neonate in mammals: physiological factors of activation

Raising young is an important step of reproductive success in Mammals. Postnatal survival depends on the presence of maternal behaviour and an adequate behaviour of the neonate. The determinants of maternal care differ between species, but some general rules do exist. In some species, the sensory cues provided by the neonates suffice to trigger immediate maternal care while in others, maternal endocrine and proprioceptive factors of parturition are also necessary. The aptitude of females to care for the young is improved generally by maternal experience. In all species studied, parturition is a sensitive period of increased receptivity to the neonate, including in primates and humans. The activating factors internal to the female can also differ between species. Nonetheless, estrogens, progesterone, expulsion of the foetus and its resulting intracerebral liberation of oxytocin are the most commonly encountered factors. The nervous target structures are mainly the medial-preoptic-area/bed-nucleus-of-the-stria-terminalis complex, the hypothalamic paraventricular nucleus, the olfactory bulbs and the amygdala. Also, in most species that have mature neonates, the mother learns to recognise her young within a few hours, mainly by its smell and then rejects any alien young at the udder. This learning depends on the main olfactory system and is facilitated by the expulsion process. It also involves the amygdala and other cortical structures. As for the neonate, its behaviour is guided by maternal sensory cues. The value of some of these cues can already be determined at birth (maternal pheromone in rabbits) or acquired through reinforcement by suckling (preference for the mother in lambs). The outcome leads to reciprocal interactions between the mother and her young in which each member of the dyad becomes a factor of control of the other's behaviour.

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.

