

La reconnaissance sociale chez les mammifères : mécanismes et bases sensorielles impliquées

S. LIGOUT, R.-H. PORTER

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

Courriel : sligout@clermont.inra.fr

Chez les mammifères les interactions sociales ne sont pas distribuées de façon aléatoire. Les animaux sont en effet capables de discriminer leurs congénères qu'ils leur soient apparentés ou non. De nombreux travaux ont mis en évidence la complexité et la variété des mécanismes et bases sensorielles impliqués dans cette reconnaissance sociale. Ils permettent de mieux comprendre le monde cognitif social des animaux.

Le terme de reconnaissance sociale est généralement utilisé dans un sens large définissant la capacité à distinguer entre des classes sociales d'individus (Colgan 1983, Gheusi *et al* 1994). Cette reconnaissance est une composante essentielle de l'organisation sociale puisqu'elle entre en jeu dans de nombreux comportements sociaux. La reconnaissance à proprement parler correspond à des processus neuraux qui ne peuvent être directement observés. C'est l'observation d'interactions discriminatives entre animaux qui permet donc de déduire son existence. Il est évident même pour des observateurs occasionnels du comportement animal, que les membres d'une même espèce n'interagissent pas de façon indiscriminée. La nature ou la fréquence des interactions échangées peuvent différer de façon notable selon l'identité des individus (Colgan 1983, Veissier *et al* 1998, Aron et Passera 2000) ou leur appartenance à une classe sociale. Ainsi les animaux peuvent interagir préférentiellement avec les membres de leur propre groupe, de leur famille et souvent répondre de manière différente aux mâles *versus* femelles ou à des congénères d'âges différents (Holmes et Sherman 1983, Porter 1987, Porter et Blaustein 1989, Hepper 1991a, Tang-Martinez 2001). Les comportementalistes interprètent généralement ces interactions sociales discriminatives comme des preuves d'une reconnaissance sociale. La reconnaissance sociale comme définie ci-dessus n'implique pas obligatoirement que les individus sont perçus comme des entités distinctes. Ils peuvent plutôt être discriminés

du fait de leur appartenance à différentes catégories sociales comme par exemple des congénères familiaux *vs* non familiaux. La véritable reconnaissance individuelle fait, elle, référence à la discrimination d'individus appartenant à une même catégorie sociale sur la base de leurs caractéristiques idiosyncrasiques. Ainsi chaque individu est alors perçu comme une catégorie sociale distincte (Gheusi *et al* 1994, Mateo 2006, Johnston et Jernigan 1994).

Cette revue s'intéresse uniquement à la reconnaissance sociale en tant que reconnaissance de catégories sociales et plus particulièrement de catégories de familiarité et d'appartenance.

1 / La reconnaissance d'individus apparentés et non apparentés : mise en évidence et intérêt biologique

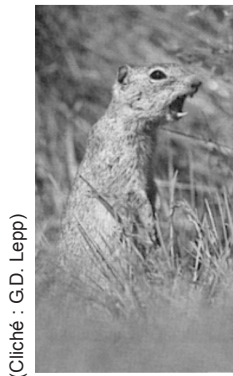
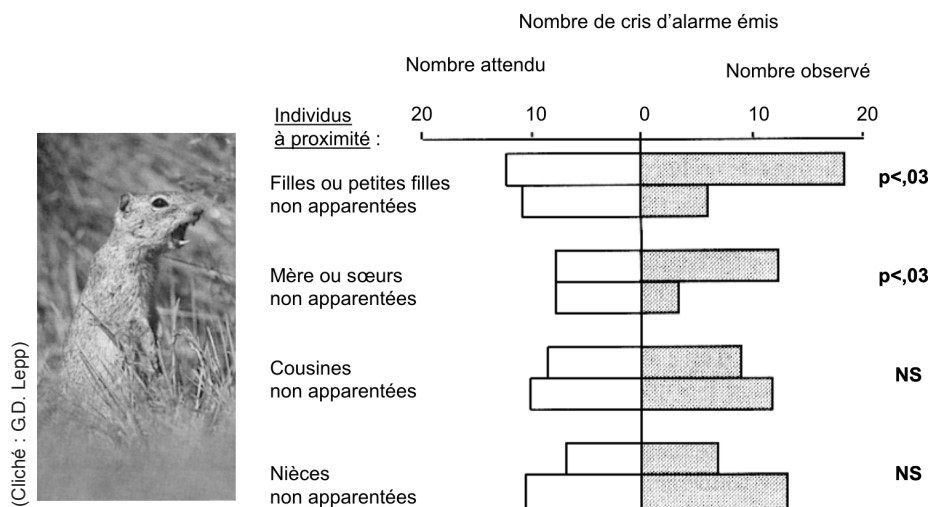
1.1 / La reconnaissance d'individus apparentés ou reconnaissance de parentèle

Des invertébrés marins coloniaux aux insectes sociaux, en passant par de nombreuses espèces de rongeurs et primates, la fréquence et les caractéristiques des interactions varient en fonction du degré de proximité génétique entre les individus. Par exemple, chez les écureuils terrestres, les femelles proches parentes (mères et filles, sœurs) tendent à vivre en plus grande proximité et à échanger plus d'interac-

tions amicales qu'elles ne le font avec des animaux non apparentés ou plus distants génétiquement (Holmes et Sherman 1983). Chez de nombreuses espèces de primates, le toilettage est préférentiellement observé entre les mères et leur descendance et entre les jeunes nés de la même mère (Aron et Passera 2000). Ce toilettage préférentiel des apparentés existe aussi chez d'autres espèces comme chez le cheval (Sigurjónsdóttir *et al* 2003). Un tel traitement des individus génétiquement proches par rapport à des non apparentés implique que les premiers sont discriminés, soit en tant qu'individus soit en tant que membres d'une classe distincte. Ce sont donc les interactions discriminatives observables entre individus apparentés qui permettent de conclure à l'existence d'une reconnaissance de parentèle.

Les animaux capables de discriminer individus apparentés et non apparentés peuvent alors se comporter de façon altruiste vis-à-vis des premiers, c'est-à-dire de faire preuve de népotisme. Ainsi, les écureuils terrestres femelles adultes émettent davantage de cris d'alarme à l'approche d'un prédateur quand des individus proches leur sont apparentés (Sherman 1977, figure 1). Ce comportement a aussi été mis en évidence chez d'autres espèces (Wittenberger 1981). Comme de tels cris d'alarme augmentent les chances de survie de l'apparenté qui y répond, l'animal émetteur peut en retirer un avantage indirect par la propagation de copies de ses propres gènes qu'il partage avec cet apparenté et ainsi aug-

Figure 1. Altruisme chez l'écureuil à terrier de Belding en fonction de la corrélation génétique des individus à proximité (modifié d'après Aron et Passera 2000 repris de Sherman 1980).



menter sa propre «*inclusive fitness*» ou «*adéquation adaptative globale*» (Hamilton 1964, Jaisson 1993). Celle-ci correspond à la somme du succès d'un individu lié à son propre effort de reproduction et de son impact sur le succès reproducteur de ses apparentés. On peut aussi observer un investissement maternel sélectif chez certaines espèces comme chez les ovins (Poindron *et al* 1993) qui nourrissent exclusivement leur propre petit. D'autres exemples de népotisme ont été rapportés comme le plus grand partage de ressources entre apparentés chez le macaque du Japon (Belisle et Chapais 2001), des alliances lors d'interactions sociales toujours chez les primates (Bernstein 1991) ou entre soeurs chez les écureuils terrestres pour chasser les intrus de leur territoire (Trivers 1985) ou encore des comportements tels que l'aide à l'élevage de jeunes apparentés chez les lions (Packer *et al* 1991) et les souris (König 1994).

La capacité à discriminer ses proches apparentés pourrait également être un avantage dans le cadre de la recherche de partenaire sexuel. Les animaux qui distinguent leurs apparentés (ex : frères et sœurs, parents) de non apparentés pourraient ainsi éviter l'endogamie et les conséquences génétiques négatives de la consanguinité. De plus, les individus qui préfèrent des partenaires sexuels qui ressemblent (mais pas de façon trop proche) à leurs apparentés pourraient ainsi atteindre un équilibre optimal entre des croisements consanguins et une exogamie élevée (Bateson 1983).

1.2 / La reconnaissance d'individus familiaux non apparentés

La discrimination des individus familiaux non apparentés est la base de divers types d'interactions sociales chez de nombreuses espèces (Bekoff 1981, Colgan 1983). L'existence de groupements stables d'individus est un moyen simple d'évaluer l'existence d'une reconnaissance des congénères familiaux. Chez les herbivores et notamment les ovins, les affinités existant entre ces individus sont probablement largement responsables de la cohésion du groupe (Le Pendu *et al* 1995, Veissier *et al* 1998, Boissy *et al* 2001). Des moutons familiaux maintiennent par exemple entre eux des distances inter-individuelles moins grandes que des animaux étrangers (Boissy et Dumont 2002).

La reconnaissance d'individus familiaux peut également apparaître par l'existence de coalitions, c'est-à-dire d'alliances entre certains individus familiaux qui joignent leurs forces contre d'autres chez les primates (Watts 1998) ou les lions (Packer *et al* 1990). Ces animaux bénéficient ainsi d'un soutien lors de conflits, qui peut leur permettre d'accéder plus facilement à certaines ressources (ex : alimentation, partenaires sexuels).

Chez les écureuils à terrier de Richardson, la discrimination du cri d'alarme d'un voisin familial par rapport à celui d'un étranger permet aux individus d'ajuster leur comportement (Hare 1998a). En effet, l'alerte donnée par un voisin indique un danger plus proche que celle venant d'un non

voisin. La reconnaissance du familial est alors un gage de meilleure survie.

D'autres bénéfices sont associés à la discrimination d'individus familiaux. En effet celle-ci peut permettre, comme l'évoquait Wilson (1975), de diminuer l'énergie dépensée et les risques de blessures engendrées par les combats qui sont alors minimisés entre ces «*chers ennemis*» alors que les comportements de tolérance sont favorisés. Par exemple, chez le homard (Karavanich et Atema 1998) ou le hamster (Lai et Johnston 2002), les animaux vaincus lors d'une confrontation avec un congénère évitent alors cet individu lors de rencontres ultérieures. Les écureuils à terrier de Richardson quant à eux sont moins agressifs et expriment plus de comportements de cohésion envers leurs voisins qu'envers des étrangers (Hare 1998b).

Enfin, la discrimination des individus familiaux peut être importante dans l'établissement de relations à long terme entre les membres d'un même groupe social (ex : relations de dominance, liens préférentiels) et participe donc à la stabilité des groupes sociaux.

Ces quelques exemples illustrent la large répartition et les avantages de la reconnaissance d'individus apparentés ou non chez les Mammifères. Mais sur quoi l'existence de la reconnaissance sociale repose-t-elle ? Cette question suscite un grand intérêt depuis de nombreuses années et peut être abordée de deux façons différentes. Tout d'abord en recherchant les processus ontogénétiques qui modulent la reconnaissance des signatures essentielles c'est-à-dire comment la reconnaissance *per se* se développe (ex : nécessité ou non d'un contact direct, durée et type de contact nécessaire, persistance après séparation des individus etc...). Il peut également s'agir de savoir par quels traits phénotypiques ou signatures les congénères sont discriminés (apparence physique, odeur, voix). Ces deux composants, dissociables mais nécessaires à la reconnaissance sociale ont fait l'objet de nombreuses recherches.

2 / les mécanismes et bases sensorielles impliqués dans la reconnaissance sociale

Les études portant sur les mécanismes et bases sensorielles de la reconnaissance sociale se sont intéressées à de nombreuses espèces. Dans cette par-

tie, les connaissances actuelles seront présentées en faisant plus particulièrement appel aux résultats concernant les ovins. Les ongulés, tout comme les rongeurs sont en effet de bons modèles d'étude de la reconnaissance sociale.

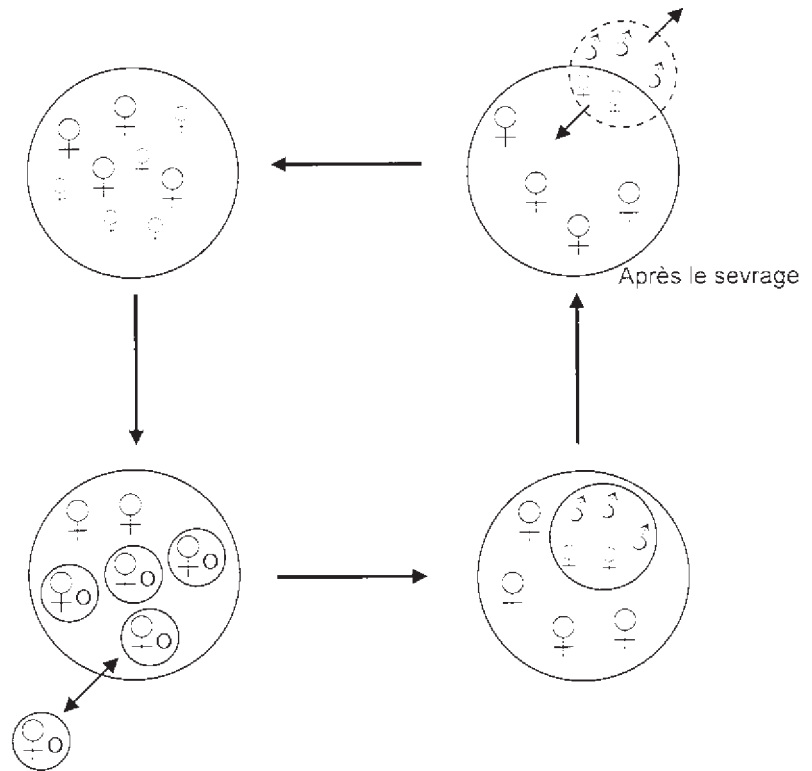
2.1 / Intérêt du modèle ovin pour l'étude de la reconnaissance sociale

Le mouton étant une espèce sociale qui établit des relations stables, il doit reconnaître ses partenaires au moins pour les catégoriser (Veissier *et al* 1998). Chez cette espèce, il existe en effet d'une part des relations de dominance et d'autre part des liens d'affinité qui assurent la cohésion du groupe et augmentent la tolérance entre congénères familiaux (Lynch *et al* 1992, Boissy *et al* 2001, Jensen 2002). Ces deux types de relations régissent l'organisation sociale. Elles suggèrent que les interactions ne se distribuent pas de façon aléatoire et donc que des individus familiaux se reconnaissent.

Chez le mouton, la majorité des études ont concerné la reconnaissance mère-jeune. Il existe en effet un lien exclusif entre la mère et son jeune ou ses jeunes (Poindron *et al* 1993) et plusieurs modalités sensorielles entrent en jeu dans cette reconnaissance telles que l'olfaction (Alexander et Stevens 1982), la vision (Kendrick 1998) ou l'audition (Searby et Jouventin 2003).

D'autres études suggèrent aussi l'existence d'interactions discriminatives entre agneaux mais celles-ci ont fait l'objet de peu d'investigations jusque là. Ceci semble d'autant plus singulier que ces derniers interagissent fréquemment que ce soit entre jumeaux ou avec d'autres agneaux non apparentés de même âge. En effet, les jeunes ovins sont des jeunes précoces (espèce nidifuge), c'est-à-dire mobiles et dont toutes les sensorialités sont fonctionnelles à la naissance. Dès la naissance, ils se re-trouvent en contact avec de nombreux autres jeunes du fait de l'organisation matriarcale des troupeaux et de la reproduction saisonnière de l'espèce (figure 2). Dans le contexte de l'élevage, les pratiques de mise en allaitement artificiel favorisent aussi le contact entre jeunes, cette fois en l'absence de la mère. Le jeune âge étant la période la plus favorable à l'établissement de relations sociales (Veissier *et al* 1998, Boissy *et al* 2001), l'existence d'une reconnais-

Figure 2. Evolution saisonnière des groupes matriarcaux chez les ongulés (Signoret et Bouissou 1986).



A la parturition la femelle s'écarte du groupe pour mettre bas puis le réintègre

♀ femelle adulte ; ♀o femelle adulte et son jeune à la parturition ; ♀ jeune femelle ; ♂ jeune mâle

ce sociale entre agneaux apparentés, ou non, est donc très probable.

En résumé, l'organisation sociale des ovins basée notamment sur l'existence de relations de dominance et de liens d'affinités, l'organisation en groupes matriarcaux et l'écologie de l'espèce (reproduction saisonnière, naissances gémellaires, dispersion des mâles à la maturité sexuelle...) font qu'il existe des interactions entre différentes catégories d'individus. Ainsi, des animaux familiaux non apparentés jeunes ou adultes, les brebis et leurs jeunes agneaux, leurs filles adultes ou encore leurs sœurs adultes peuvent par exemple interagir de façon continue ou périodique au cours de leur vie. Cette diversité des interactions sociales ainsi que l'implication de plusieurs canaux sensoriels dans la communication (olfaction, vision, audition) font des ovins un bon modèle pour l'étude de la reconnaissance sociale et des mécanismes et bases sensorielles qui la sous-tendent.

C'est sur l'aspect plus particulier de la reconnaissance sociale entre agneaux qui a été jusque là peu étudié, que de récents travaux ont portés.

2.2 / Les mécanismes de la reconnaissance sociale

Les mécanismes sur lesquels repose la reconnaissance sociale et notamment la reconnaissance de parentèle ont fait l'objet d'un grand intérêt depuis les années 80 (Holmes et Sherman 1983, Porter et Blaustein 1989, Hepper 1991a, Tang-Martinez 2001). Quatre grands mécanismes de base ont tout d'abord été proposés et largement illustrés dans le règne animal : la reconnaissance basée sur la localisation spatiale, l'existence de gènes de reconnaissance, la familiarisation directe et la familiarisation indirecte.

Aujourd'hui certains auteurs comme Halpin (1991) et Tang-Martinez (2001) suggèrent que la reconnaissance spatiale ne soit plus considérée comme un mécanisme de reconnaissance sociale puisqu'elle implique une discrimination qui ne repose pas sur des signaux venant des individus eux-mêmes mais sur des indices fournis par l'environnement : tous les individus se situant par exemple sur un même territoire seront traités différemment des autres. Dans ces conditions, le comportement discri-

minatif observé n'est pas basé sur une réelle discrimination de l'appartenance à une classe sociale puisqu'un individu occupant habituellement le même territoire sera traité comme un étranger s'il est rencontré dans un autre lieu.

En ce qui concerne la théorie de l'existence de gènes de reconnaissance, celle-ci suppose que la reconnaissance est encodée directement par les gènes d'un individu (Hamilton 1964). Aucune expérience préalable avec les individus apparentés n'est donc nécessaire à leur discrimination puisque cette théorie suppose l'existence d'une image de référence stockée dans le cerveau. L'existence de tels gènes a été largement discutée (Bekoff 1981, Holmes et Sherman 1983, Blaustein 1983, Hepper 1986, Waldman 1987, Tang-Martinez 2001). Le manque d'indices directs supportant la théorie ainsi que la quasi-impossibilité de mettre ces gènes en évidence par l'expérimentation fait que leur existence n'a pu ni être prouvée ni être totalement écartée.

Les deux mécanismes aujourd'hui validés de la reconnaissance sociale reposent sur l'existence d'une familiarisation et donc sur l'expérience. C'est Porter qui en 1988 a le premier proposé l'utilisation des termes de reconnaissance par familiarisation directe ou indirecte (figure 3).

a) La familiarisation directe

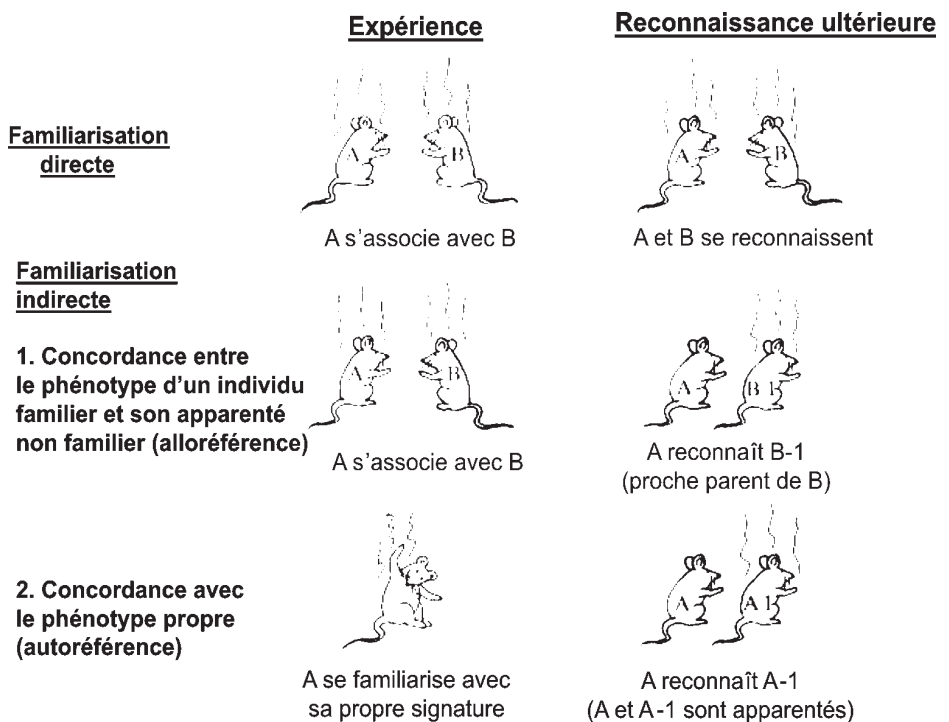
La reconnaissance par familiarisation directe repose sur l'apprentissage et la mémorisation de caractéristiques individuelles des partenaires auxquels un individu est exposé même sans contact physique direct (Porter et Blaustein 1989). Ils sont donc ensuite susceptibles de les discriminer (eux ou leurs signatures) lors de rencontres futures. Les caractères phénotypiques mémorisés par un individu sont ensuite utilisés comme modèles ou gabarits (Jaisson 1993) et comparés au phénotype des congénères qu'il rencontre ultérieurement. En cas de correspondance, le partenaire est discriminé comme étant un individu familier.

- Familiarisation directe et reconnaissance de parentèle

Apprentissage post-natal

Dans le cadre de la reconnaissance de parentèle la familiarisation directe est probablement le mécanisme le plus répandu (Bekoff 1981, Beecher 1982, Waldman 1987, Porter et Blaustein 1989, Halpin 1991). En effet chez les espèces à naissances multiples, qu'elles

Figure 3. Mécanismes de reconnaissance sociale basés sur l'expérience (d'après Porter et Blaustein, 1989).



soient nidicoles ou nidifuges, les petits d'une même famille sont généralement en contact direct les uns avec les autres (et avec les parents), par exemple au sein d'un même terrier ou plus généralement à proximité de la mère comme c'est le cas pour les agneaux (Arnold et Pahl 1974, Graves *et al* 1977). Les apparentés sont alors discriminés grâce au fait qu'il y a naturellement une corrélation fiable entre l'apparentement génétique et l'association spatio-temporelle (Halpin 1991). La reconnaissance de parentèle par familiarisation directe a été mise en évidence chez de nombreux mammifères grâce notamment à des expériences d'adoptions croisées ou de transfert d'embryons (*rongeurs* : Holmes 1995, Paz-Y-Miño et Tang-Martinez 1999, *ovins* : Shillito Walser *et al* 1982, Lévy *et al* 1996, Dwyer et Lawrence 1999, Kendrick *et al* 2001b) : le lien mère-jeune ou les interactions entre agneaux jumeaux sont identiques qu'il s'agisse effectivement des agneaux biologiques de la brebis ou de jeunes non apparentés nés après transplantation embryonnaire ou adoption. C'est donc le contact, la familiarisation directe entre les individus qui entraîne la discrimination et prime sur la proximité génétique.

Comme le remarque Halpin (1991), ce mécanisme de reconnaissance n'empêche pas les erreurs d'identification. Ainsi, si un jeune non apparenté est accidentellement présent avec les frères

et sœurs d'une même portée pendant la période de familiarisation, il sera ensuite traité comme un apparenté. Toutefois de telles situations dans lesquelles un non apparenté est introduit dans une portée doivent être relativement rares en conditions naturelles. Pour les espèces nidifuges chez lesquelles les jeunes sont relativement matures et mobiles à la naissance et peuvent donc interagir avec d'autres partenaires que leurs proches apparentés la nécessité de reconnaître ses apparentés rapidement est grande. Chez les ongulés, la tendance des femelles à s'éloigner du troupeau pour mettre bas pourrait contribuer à limiter les risques pour la mère de s'attacher à un nouveau né autre que le sien et inversement (*ovins* : Poindron *et al* 1994, 1997, Nowak 1996, Boissy *et al* 2001). Comme les brebis rejoignent généralement le troupeau dans les 12 heures suivant la parturition (Lynch *et al* 1992, Lévy *et al* 1996), le lien avec les petits doit donc s'établir très rapidement. De récentes études ont en effet montré que la sélectivité de la brebis (*i.e.* rejet de tout agneau autre que le sien à la mamelle) peut être établie dès seulement 30 minutes après la naissance (Keller *et al* 2003). Les agneaux sont aussi capables de reconnaître leur mère dans les 12 à 24 heures suivant la naissance et leur frère dès 7 jours d'âge (Nowak *et al* 1987, 1989, Nowak 1990, Poindron *et al* 1993). Chez les espèces nidicoles comme les rongeurs chez qui les nouveau-nés sont souvent nom-

breux et peu développés, la nécessité de reconnaissance rapide n'est pas si grande et souvent elle ne se développe que lorsque les jeunes sortent du nid (Holmes 1984).

Apprentissage prénatal

Dans le cadre de la reconnaissance de parentèle, l'hypothèse d'un possible apprentissage prénatal peut être envisagée. Le fœtus *in utero* dispose en effet de différentes informations sensorielles (*i.e.* tactiles, auditives, chimiques) qu'il peut généralement percevoir comme cela a été montré chez le mouton (Lecanuet et Schaal 1996, Vince 1993). Il est en outre capable d'apprentissage, ce qui peut favoriser son orientation après la naissance vers sa mère et ses frères (Robinson et Smotherman 1991, Porter et Schaal 2003). Chez le mouton les capacités d'apprentissage olfactif du fœtus ont été confirmées par des expériences au cours desquelles un odorant pouvant atteindre le liquide amniotique a été ajouté à la nourriture des brebis gestantes (Schaal *et al* 1995b). Après la naissance, les agneaux s'orientent alors préférentiellement vers les odorants avec lesquels ils ont été en contact *in utero* (ex : son propre liquide amniotique) (Schaal et Orgeur 1992, Schaal *et al* 1995a, c). On ne peut donc écarter l'hypothèse selon laquelle l'expérience prénatale pourrait contribuer au développement de la reconnaissance de parentèle (Hepper 1991b, Robinson et Smotherman 1991).

- Familiarisation directe et reconnaissance d'individus non apparentés

La familiarisation par exposition directe est à la base de la discrimination des partenaires familiers non apparentés. Cette reconnaissance s'établit plus ou moins vite selon les espèces. Ainsi chez les campagnols, 24 heures de contact avec un individu de sexe opposé suffisent à réduire le nombre d'agressions dirigées vers ce partenaire par rapport à un étranger (Parker *et al* 2001). Chez les ongulés, des indices suggèrent que dans un groupe de vaches adultes la familiarisation met entre 5 à 15 jours pour être effective. C'est en effet le délai nécessaire pour que le nombre d'interactions agonistiques, qui augmente lors de l'introduction d'une étrangère, revienne au niveau auquel il était avant cette introduction (Bøe et Færevik 2003). Chez les moutons, la familiarisation semble être plus rapide. En effet, si on introduit une brebis inconnue dans l'enclos de deux brebis familières, les interactions agonistiques diminuent progressive-

ment, la tolérance lors d'un test de compétition alimentaire augmente et la nouvelle arrivante sera préférée à une brebis inconnue dans un test de choix après seulement 3 jours de contact (Lévy *et al* non publié). Il a aussi été montré que des agneaux parqués avec leur mère en petits groupes de congénères non familiers durant 5 jours discriminent ensuite les jeunes de ce groupe par rapport à des étrangers (Porter *et al* 2001).

- Facteurs de variation de la reconnaissance par familiarisation directe

Le développement de la reconnaissance sociale par familiarisation directe peut être influencé par différents facteurs. En effet des animaux mis en contact par paire peuvent développer une discrimination du partenaire plus rapide que s'ils sont en contact dans un groupe comprenant de nombreux individus.

La rapidité de mise en place de la reconnaissance peut également dépendre de l'identité de l'individu à reconnaître. Les agneaux discriminent par exemple plus rapidement leur mère (dès 12 à 24 h à proximité et 3 jours à distance) que leur jumeau (dès 7 jours à distance) dans un test de choix (Nowak 1990). Cette différence pourrait venir du fait que la mère a une signification biologique plus importante que le jumeau pour le jeune puisque c'est d'elle que dépend directement sa survie.

La période à laquelle a lieu la familiarisation est un élément important de la rapidité d'établissement et de la persistance de la reconnaissance sociale. Chez les ongulés comme les ovins ou bovins, la période du sevrage (*i.e.* séparation d'avec la mère) constitue un moment privilégié pour le rapprochement et la familiarisation avec des individus non apparentés (Veissier *et al* 1998, Boissy *et al* 2001).

La durée de la période de familiarisation peut, elle aussi, influencer l'expression d'une discrimination notamment à travers les comportements de tolérance. Chez les chats par exemple, le nombre d'agressions entre deux individus non apparentés vivant dans la même maison depuis au moins 3 mois est inversement proportionnelle à la durée de vie commune de ces animaux (Barry et Crowell-Davis 1999).

La reconnaissance par familiarisation directe est sujette à l'oubli puisqu'elle nécessite un rappel des caractéristiques

des partenaires. L'occurrence d'une ou plusieurs périodes de séparation entre des individus familiers a des conséquences variables sur la rétention de la reconnaissance sociale selon les espèces. Ainsi, chez les écureuils de Belding la reconnaissance des non apparentés ne persiste pas après les neuf mois d'hibernation (Mateo et Johnston 2000b). Cet oubli pourrait venir du fait que le rétablissement de la reconnaissance au sortir de l'hibernation n'est pas coûteuse ou que l'absence d'interactions avec les mêmes non apparentés au cours des années successives rend sa rétention inutile. Chez le mouton par contre les possibilités de mémorisation à long terme semblent importantes. Kendrick *et al* (2001a) ont effectivement montré que les adultes pouvaient discriminer après deux ans de séparation cinquante individus familiers avec lesquels ils avaient été en contact pendant 12 à 15 mois. Des travaux ont montré que des agneaux de même âge familiarisés pendant une semaine se reconnaissent après au moins 5 jours de séparation bien qu'élevés avec de nouveaux partenaires durant ce laps de temps (Ligout *et al* 2002). En outre il a été montré que des agneaux de 6 mois sont capables de reconnaître leur mère après 6 semaines de séparation (Hinch *et al* 1987).

Le mécanisme de familiarisation directe peut aussi être influencé par l'environnement social de l'animal. De récentes études ont mis en évidence que la présence de la mère est un élément indispensable pour la mise en place d'un lien privilégié entre agneaux jumeaux (Ligout et Porter 2004a). En effet, des agneaux jumeaux de 4 semaines élevés en groupes avec leur mère préfèrent leur jumeau à un agneau familial non apparenté issu du même groupe d'élevage lors d'un test de choix (figure 4). En revanche, des agneaux élevés en groupe avec leur jumeau sans leur mère n'expriment aucune préférence lors de ce même test de choix. La présence de la mère, «catalyseur social», favoriserait directement ou indirectement le contact proche et donc la familiarisation entre ses agneaux jumeaux (ex : sélectivité de la brebis qui repousse les agneaux non apparentés, tétée ou repos commun entre jumeaux, figure 5a, b). De plus Napolitano *et al* (2003) ont montré que la présence de la mère avait un effet inhibiteur sur la familiarisation de ses jeunes avec d'autres agneaux non apparentés. Des résultats similaires sont obtenus même si la mère est physiquement absente lors des périodes de

Figure 4. Test de choix entre deux agneaux stimuli. La latence d'approche vers chaque individu stimulus ainsi que le temps passé à proximité de chacun permettent d'évaluer l'existence d'une préférence pour l'un des deux individus.



Cliché : S. Ligout

Figure 5. Proximité entre les jumeaux.

a) à la mamelle



Cliché : S. Ligout

b) lors des périodes de repos



Cliché : S. Ligout

contact entre jeunes. Ceci a pu être démontré en soumettant des agneaux maternés ou élevés en allaitement artificiel au protocole suivant : à l'âge de 4 semaines chaque agneau est mis en

contact pendant 5 jours consécutifs avec un seul congénère inconnu. Puis chaque individu est soumis à un test par paire visant à évaluer s'il discrimine l'individu avec lequel il a été apparié

les jours précédents (figure 6). Ce test élaboré par Porter *et al* (1995, 1997, 2001) repose sur le fait que les agneaux isolés de leur groupe d'élevage émettent moins de bêlements de détresse en présence d'un partenaire familial qu'en présence d'un agneau étranger. Il est alors apparu que seuls les agneaux élevés sans leur mère discriminent l'individu avec lequel ils ont été mis en contact durant les 5 jours précédents puisqu'ils émettent moins de bêlements de détresse en sa présence qu'en présence d'un étranger (figure 7). L'absence de discrimination par les agneaux maternés pourrait résulter du fait qu'ils auraient moins interagi avec ce partenaire lors des périodes de contact comparativement aux agneaux d'allaitement artificiel.

La capacité à discriminer des congénères grâce à la familiarisation directe peut donc être modulée par divers facteurs. Les futures voies de recherche visant à mieux comprendre ce mécanisme sont donc encore nombreuses.

b) La familiarisation indirecte

La reconnaissance par familiarisation indirecte ou concordance de phénotypes suppose l'apprentissage d'indices provenant du sujet lui-même (autoréférence) ou d'autres individus apparentés et familiaux (alloréférence) par contact direct, utilisés ultérieurement lors de rencontre de congénères inconnus.

- Familiarisation indirecte par alloréférence

La familiarisation indirecte par alloréférence permet à un individu de discriminer parmi des inconnus ceux qui sont apparentés à des congénères qui lui sont familiers et le cas échéant apparentés (figure 3). Il s'agit d'un mécanisme appelé concordance de phénotypes ou «*phenotype matching*». La discrimination se fait grâce à des similitudes entre les signatures de différents apparentés qui sont corrélées de façon fiable au génotype (Hepper 1991b). Ainsi, un apparenté jamais rencontré auparavant peut donc être discriminé en tant que tel sur la base de ressemblances phénotypiques avec le modèle appris grâce à un processus de généralisation. Ce mécanisme sera d'autant plus efficace et fiable que les indices utilisés seront l'expression directe du génome (Halpin 1991).

De nombreuses observations ont confirmé l'existence de ce mécanisme de concordance de phénotypes (Porter

Figure 6. Test par paire évaluant l'effet de la présence d'un partenaire social sur l'émission de bêlements de détresse.



Cliché : S. Ligout

1987, Hepper 1991a, Hauber et Sherman 2001, Tang-Martinez 2001). Chez la brebis, Porter *et al* (1991) ont par exemple mis en évidence que dans le cas de naissances gémellaires, la reconnaissance du premier né facilite la discrimination du second par la mère. En effet, si on retire immédiatement le deuxième jumeau dès la naissance, la brebis lui manifèstera malgré tout plus de réponses positives par rapport à un agneau étranger lors de son retour. Dans le cas d'une naissance unique l'agneau retiré dès la naissance et ramené plus tard à la mère sera par contre rejeté comme un agneau étran-

ger (Poindron *et al* 1993, Lévy *et al* 1996).

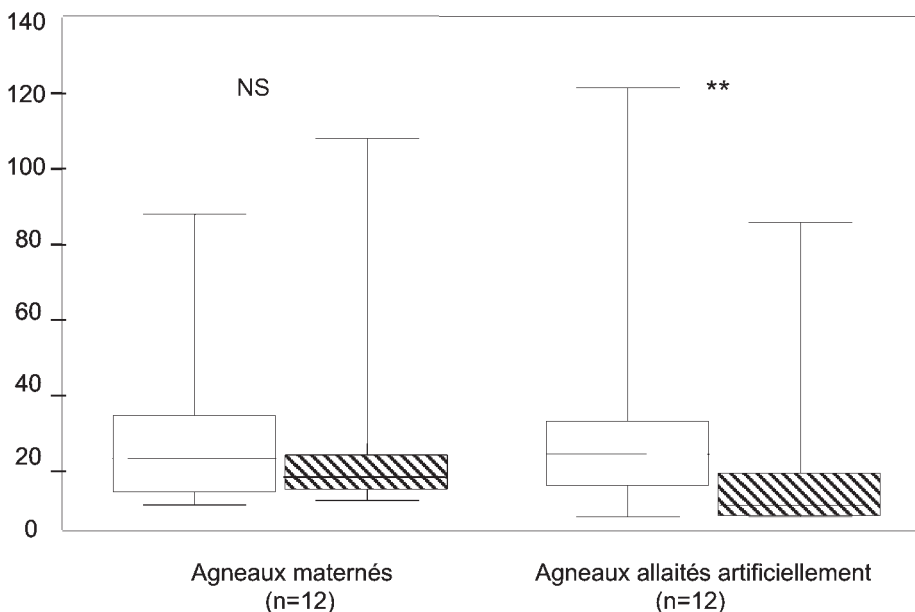
Ce mécanisme est décrit par Jaisson (1993) comme une reconnaissance par alloréférence puisque l'animal se réfère au phénotype connu d'un tiers pour discriminer l'individu nouvellement rencontré.

La discrimination d'un apparenté non familial par le mécanisme de concordance de phénotypes dépend grandement de l'aptitude à évaluer la similarité entre le phénotype de ce dernier et le modèle appris à partir des individus

familiers de sa famille (Beecher 1982). Une expérience menée par Hepper (1987) a permis de montrer que les individus étaient capables de discriminer différents degrés de parenté. Des rats confrontés simultanément à des individus inconnus qui leur étaient apparentés à différents degrés (frères, demi-frères, cousins ou étrangers) passent alors plus de temps à flairer les individus les moins apparentés. Cette variation dans la durée d'exploration olfactive est en outre proportionnelle au degré d'apparentement. Cette capacité à discriminer des individus non familiers en fonction de leur degré de parenté a aussi été mise en évidence par Heth *et al* (1998) chez les hamsters et Mateo (2002) chez les écureuils à terrier de Belding. Cette aptitude semble aussi exister chez les moutons. En effet, lorsqu'un jumeau monozygote est retiré au moment de la mise bas et rendu plus tard, il sera mieux accepté par la mère qu'un jumeau dizygote. La brebis est donc capable d'une discrimination fine basée sur le degré de proximité génétique de ses agneaux (Romeyer *et al* 1993).

Cette familiarisation indirecte peut aussi permettre aux animaux de discriminer des individus qui ne leur sont pas génétiquement liés comme décrit ci-dessus mais sont apparentés à des congénères familiers. C'est le cas entre autres chez les rongeurs (*rat* : Hepper 1991b, *écureuil* : Holmes 1986, *souris* : Porter 1988, *castors* : Sun et Müller-Schwartz 1997) mais aussi chez les ovins. En effet des agneaux sont capables de discriminer le jumeau inconnu d'un de leurs partenaires familiers d'un agneau sans parenté avec ces derniers (Ligout et Porter 2003, figure 8a).

Figure 7. Fréquence de bêlements des agneaux maternés ou élevés en allaitement artificiel, en présence d'un partenaire familial (hachuré) et non familial (non hachuré).

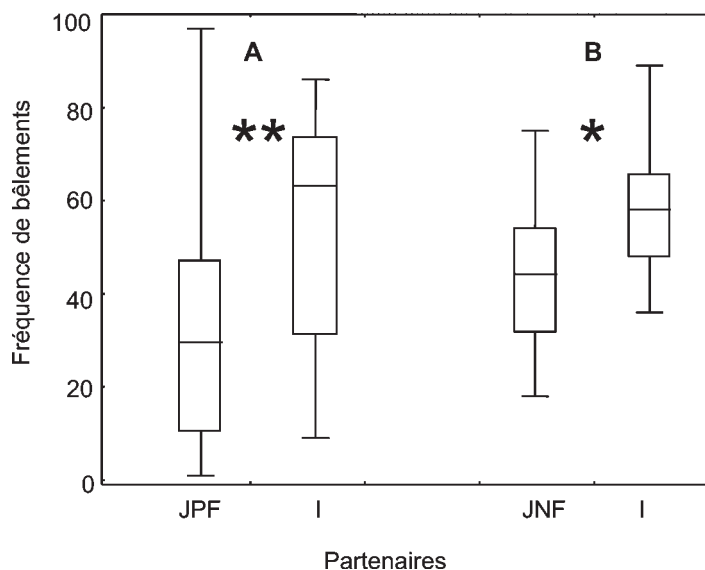


Le sujet et l'individu familial ont été élevés par paire pendant 5 jours avant le test. NS $p > 0,05$, ** $p < 0,01$ (test de Wilcoxon).

- Familiarisation indirecte par autoréférence

Il existe une variante du mécanisme de concordance de phénotypes qui consiste à utiliser en tant que modèle non pas le phénotype de parents auxquels l'animal a été exposé mais son propre phénotype. Ce processus de concordance avec le phénotype propre appelé reconnaissance par autoréférence (Jaisson 1993) ou «*self matching*» a été mis en évidence chez différentes espèces (Hauber et Sherman 2001). Ligout et Porter (2003) ont montré que des agneaux de 3 semaines élevés en allaitement artificiel sont par exemple, capables de discriminer leur jumeau dont ils ont été séparés à la naissance d'un individu étranger (figure 8b).

Figure 8. Fréquence de bêlements d'agneaux testé avec **A)** le jumeau non familial d'un partenaire familial (JPF) ou un individu inconnu (I) ; $n=22$ agneaux dans chaque condition et **B)** leur jumeau non familial (JNF) ou un agneau inconnu (I); $n=12$ agneaux dans chaque condition.



* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$ (test U de Mann-Whitney).

Dans cette reconnaissance par autoréférence deux hypothèses sont possibles : soit le sujet mémorise son propre phénotype en tant que modèle et il se le rappelle lors d'une nouvelle rencontre, soit il le compare directement à celui du congénère nouvellement rencontré. Dans ce dernier cas, cela implique que ce mécanisme est plus efficace que ceux de reconnaissance par familiarisation directe ou concordance de phénotypes (*i.e.* phénotype appris d'un tiers) qui nécessitent de se rappeler le modèle de référence et sont donc sujets à l'oubli (Paz-Y-Miño et Tang-Martinez 1999).

c) Ecologie de l'espèce et mécanismes de reconnaissance

Les mécanismes de reconnaissance par familiarisation directe ou indirecte peuvent coexister au sein d'une même espèce. Ainsi, comme nous l'avons vu, grâce à un contact direct avec un partenaire A, l'agneau peut discriminer cet individu lors d'une rencontre ultérieure : c'est le mécanisme de familiarisation directe qui entre alors en jeu. Connaissant cet individu A l'agneau pourra également discriminer ses frères ou sœurs A sans les avoir rencontrés auparavant : c'est le mécanisme de familiarisation indirecte qui est alors utilisé (Ligout et Porter 2003). Ainsi, une expérience unique, ici le contact direct avec l'individu A, peut permettre la mise en place de mécanismes de reconnaissance variés.

Des variables écologiques et sociales peuvent favoriser la mise en place d'un

mécanisme de reconnaissance par rapport à un autre (Porter et Blaustein 1989). Si les individus se dispersent de leur site de naissance avant d'avoir été suffisamment exposés à leurs apparentés ou s'ils vivent dans des groupes de grande taille, la familiarisation directe ne serait alors pas un mécanisme efficace pour la reconnaissance de parentèle. De même, si les portées sont constituées à la fois de frères, demi-frères, cousins voire de non apparentés dans le cas d'élevage commun des petits, un mécanisme précis tel que la familiarisation indirecte et notamment la concordance avec le phénotype propre serait plus fiable que la familiarisation directe pour assurer la reconnaissance des apparentés (Mateo et Johnston 2000a).

Des différences de dispersion et d'opportunités d'interactions avec des congénères entre les mâles et femelles peuvent éventuellement expliquer la mise en place de mécanismes de reconnaissance différents selon le sexe. Chez la souris, D'Amato (1997) a en effet montré que des frères se reconnaissent à l'âge adulte même s'ils ont été élevés séparément alors que des sœurs élevées ensemble ne se reconnaissent pas après 40 à 50 jours de séparation après le sevrage. L'auteur suggère que cette différence dans les mécanismes de reconnaissance utilisés (*i.e.* familiarisation indirecte pour les mâles et familiarisation directe pour les femelles) découlerait du fait que les femelles en conditions naturelles ne restreignent pas leur activité au sein d'un seul territoire

contrairement aux mâles. Elles entrent donc assez souvent en contact avec leurs voisines et sont donc probablement familières avec la majorité des femelles de leur environnement. Ces interactions fréquentes avec leurs voisines (et probablement parentes) rendraient inutile la mise en place d'un mécanisme de reconnaissance résistant à l'oubli comme la familiarisation indirecte. On pourrait se demander si l'organisation des ovins en troupeaux matriarcaux, qui implique que les femelles apparentées restent en contact les unes avec les autres alors que les mâles se dispersent, ne pourrait pas de même favoriser la discrimination par familiarisation directe entre femelles et indirecte entre sexes opposés.

L'écologie de l'espèce peut non seulement influencer le type de mécanisme de reconnaissance mais aussi à l'extrême conditionner l'existence de cette reconnaissance de parentèle. Ainsi, si le coût de cette reconnaissance est supérieur aux avantages pouvant en découler, elle ne sera pas sélectionnée. Pour des espèces chez lesquelles les membres d'une même fratrie se dispersent après le sevrage et ont très peu de chances de se rencontrer par la suite, il pourra ne pas y avoir de reconnaissance à long terme des apparentés contrairement à d'autres où les apparentés interagissent à long terme (Paz-Y-Miño *et al* 2002).

L'existence d'une reconnaissance de parentèle peut, elle aussi, influencer significativement les processus écologiques régulant la structure de la communauté (ex : compétition intra-spécifique) et jouer sur la dynamique des populations (Porter et Blaustein 1989).

En résumé, la reconnaissance par familiarisation apparaît comme étant le mécanisme fondamental de la reconnaissance sociale. Il permet de discriminer des animaux familiers (apparentés ou non à l'individu sujet) par un apprentissage préalable de leurs caractéristiques individuelles par familiarisation directe. Il permet également de discriminer des animaux inconnus grâce à des caractéristiques phénotypiques partagées avec des individus connus de la même famille (le sujet lui-même ou un de ses partenaires familiers), par familiarisation indirecte.

Ce mécanisme de reconnaissance par familiarisation directe ou indirecte requiert l'apprentissage d'indices phénotypiques provenant des congénères ou de soi. Si les mécanismes neuraux

permettant aux individus de reconnaître ultérieurement des classes sociales de congénères ne sont pas exactement connus, on suppose toutefois que l'animal construit des modèles de référence qu'il garde en mémoire. Malgré quelques avancées (Tang-Martinez 2001), le développement de ces modèles, leur lieu de stockage et la façon dont se fait l'évaluation de la concordance entre le phénotype rencontré et le modèle sont inconnus (Hauber et Sherman 2001).

2.3 / Les bases sensorielles de la reconnaissance sociale

a) Le concept de signature

La reconnaissance sociale nécessite comme nous l'avons vu l'apprentissage de caractéristiques phénotypiques de congénères. Pour cela les individus doivent (1) porter des labels qui renseignent sur leur identité individuelle ou sur le groupe familial auquel ils appartiennent, (2) être capables de percevoir les labels de leurs congénères et de former une représentation interne, c'est-à-dire un modèle regroupant les traits des individus connus avec lesquels les labels perçus vont être comparés, et enfin (3) déterminer la correspondance ou non des individus rencontrés au modèle connu grâce à une «règle de décision» (Waldman *et al* 1988). Beecher (1982) emploie le terme de «signature» pour définir les traits phénotypiques complexes qui sont jusqu'à un certain degré individuellement distinctifs, c'est-à-dire qui présentent une variation inter-individuelle plus importante que la variation intra-individuelle, et vont servir de base à la reconnaissance. Pour permettre d'identifier un grand nombre d'individus, ces signatures doivent être composées de différents traits pouvant varier en qualité ou dans leur combinaison d'un individu à l'autre (Beecher 1982, Waldman 1987, Halpin 1991). Différents composants chimiques associés selon des combinaisons variées constituent par exemple la signature olfactive (Halpin 1986).

b) Les modalités sensorielles utilisées

Comme le remarque Porter (1987), les modalités sensorielles impliquées dans la reconnaissance des congénères tendent à être celles qui sont prépondérantes dans la communication au sein de l'espèce concernée telles que l'olfaction chez les rongeurs, ou la vision et l'audition chez les oiseaux, etc (Halpin 1991, Todrank *et al* 1998).

Chez les rongeurs des individus rendus anosmiques, c'est-à-dire privés d'odorat, ne discriminent alors plus leurs frères familiers d'animaux étrangers (Porter *et al* 1978). Une expérience menée par Hepper en 1983 a aussi montré que les rats peuvent discriminer leurs frères par rapport à des étrangers sur la seule base de leur odeur et cela même en l'absence de contact post-natal.

La reconnaissance sociale peut aussi reposer sur plusieurs canaux sensoriels. Cette discrimination multimodale n'est pas très répandue dans les différentes espèces. Il existe en effet généralement une sensorialité prépondérante comme par exemple l'olfaction chez les rongeurs comme nous venons de le voir (Gheusi *et al* 1994), la vision chez les primates (Dasser 1987, 1988) ou l'audition chez les pinnipèdes (Charrier *et al* 2001). Néanmoins chez le mouton, de nombreuses études ont pu mettre en évidence le rôle des indices visuels (Alexander et Shillito 1977, Alexander et Shillito Walser 1978, Kendrick 1998), olfactifs (Alexander et Stevens 1981, 1982) et auditifs (Shillito Walser *et al* 1981, Shillito Walser et Walters 1987, Searby et Jouventin 2003) dans la reconnaissance mère-jeune (Nowak 1991, Poindron *et al* 1993, Terrazas *et al* 1999, 2002). L'utilisation de différentes sensorialités n'est pas limitée à la reconnaissance entre mères et jeunes. Les moutons adultes sont par exemple capables de discriminer des adultes familiers non apparentés par rapport à des inconnus sur la base de leur odeur seule (Baldwin et Meese 1977) ou de leur visage seul (Kendrick 1990, 1994, 1998, Pierce *et al* 2000). Kendrick *et al* ont en outre pu mettre en évidence que certains neurones du cortex temporal répondent préférentiellement à des visages familiers. La capacité à utiliser différentes signatures pour discriminer

ses congénères n'est pas limitée aux animaux adultes ou au contexte de la reconnaissance mère-jeune et elle peut même varier en fonction du type de partenaire à discriminer. Ainsi les agneaux peuvent utiliser différentes modalités sensorielles pour discriminer des congénères de même âge, mais la discrimination est plus efficace quand elle concerne le jumeau plutôt qu'un agneau familial non apparenté. En effet on a pu montrer que des agneaux d'environ 3 semaines élevés en groupe avec leur mère étaient capables de discriminer leur jumeau d'un agneau inconnu quand ils n'ont accès qu'à un seul type d'indice phénotypique provenant du congénère. Ceci a été mis en évidence en présentant les individus stimuli anesthésiés afin de supprimer les vocalisations et de minimiser les indices visuels (figure 9, Ligout *et al* 2004a), des repasses de leurs vocalisations (Ligout *et al* 2004b) ou des projections de photos (figure 10, Ligout et Porter 2004b). Lorsque ces tests sont réalisés à partir d'indices phénotypiques provenant d'un agneau familial non apparenté, seules les vocalisations sont suffisantes pour l'expression d'une discrimination. Quand on supprime un seul type d'indice sensoriel comme l'olfaction en réalisant une anosmie par pulvérisation locale de lidocaïne (Ligout *et al* 2004a), les vocalisations en anesthésiant les cordes vocales par injection de lidocaïne (Porter *et al* 1997) ou la vision en réalisant des tests de discrimination dans l'obscurité (Ligout et Porter 2004b) la discrimination du congénère n'est pas perturbée. Chaque sensorialité n'est donc pas indispensable à la discrimination si les deux autres modalités sensorielles sont disponibles. Si la discrimination du jumeau semble plus efficace que celle



Figure 9. Test de choix simultané entre deux agneaux stimuli anesthésiés. Les fréquences et durées de flairage de chaque individu stimulus ainsi que le temps passé à proximité sont mesurés.



Figure 10. Dispositif du test de réaction à l'image d'un congénère: l'image grandeur nature du congénère est projetée par l'arrière sur un écran délimitant une extrémité du parc de test. Les bêtiments de détresse du sujet, durées de regards vers l'image, flairages de l'image et temps passé à proximité de l'image sont mesurés.

d'un familier non apparenté chez l'agneau, il convient toutefois de remarquer que l'absence d'expression d'une discrimination du familier non apparenté sur la base de la vision ou l'olfaction seules ne signifie pas obligatoirement qu'il n'y a pas reconnaissance de ce dernier. En effet peut-être cela vient-il seulement du fait que la motivation à répondre à ces signatures est différente selon le type de congénère duquel elles proviennent. Cependant dans tous les cas, ces résultats indiquent une discrimination préférentielle du jumeau par rapport à un non apparenté. L'intérêt éventuel pour l'animal d'une telle discrimination préférentielle ainsi que les facteurs pouvant la favoriser ne sont pas encore connus et nécessiteraient de plus amples études.

Le caractère multimodal de la discrimination du jumeau chez l'agneau en fait un modèle propice à l'étude des interactions entre modalités sensorielles. Il serait en effet intéressant d'évaluer si la discrimination basée sur un seul type d'indice phénotypique indique une véritable reconnaissance de l'individu dont la signature est issue ou seulement un intérêt plus marqué pour une signature familière par rapport à une autre. En d'autres termes, l'animal a-t-il une représentation mentale de son congénère comme cela a été mis en évidence chez les chimpanzés qui sont capables de transfert intermodal vision-audition c'est-à-dire d'asso-

cier la voix d'un individu à son image (Bauer et Philip 1983 cités par Bovet et Vauclair 2000). Ces questions restent pour l'instant en suspens.

c) L'origine des signatures

Pour que des signatures phénotypiques puissent servir à la discrimination des apparentés, cela suppose qu'elles possèdent une base génétique. Elles peuvent toutefois être également modulées par l'environnement (Porter et Blaustein 1989).

- Les signatures génétiquement acquises

De nombreux traits morphologiques utilisés pour la reconnaissance sont manifestement régulés par le génome (Porter 1987). Le Complexe Majeur d'Histocompatibilité, groupe hautement polymorphique d'une cinquantaine de gènes liés et impliqués dans les réponses immunologiques chez tous les Vertébrés, est par exemple impliqué dans la composition des odeurs (Boyse *et al* 1991). Hepper (1987) a mis en évidence l'existence chez le rat d'une discrimination fine entre des individus apparentés à différents degrés qui s'exprime par une durée d'exploration olfactive du congénère d'autant plus grande que le degré d'apparentement avec l'animal sujet est faible. De nombreuses autres études ont été menées chez les rongeurs (Mateo 2002, Heth *et*

al 2003). Chez le hamster doré la quantité de marquage territorial, qui est un comportement associé avec la compétition et l'agression, augmente avec l'éloignement génétique du congénère dont on présente l'odeur (*i.e.* frère, demi-frère non familier, étranger) et cela indépendamment de la familiarité des donneurs (Heth *et al* 1998). Heth et Todrank (2000) ont évoqué la notion de covariance odeur-gènes pour traduire la relation existant entre le génotype des animaux et le phénotype olfactif individuel exprimé (Todrank et Heth 2003). Todrank *et al* (1998) ont en outre pu mettre en évidence l'existence d'odeurs familiales chez les hamsters en démontrant que les individus ne sont pas capables de différencier deux congénères non familiers apparentés entre eux (*i.e.* frères) sur la base de leur odeur.

Chez les moutons, les travaux de Porter *et al* (1991) et Romeyer *et al* (1993) suggèrent aussi l'existence d'une base génétique des signatures phénotypiques des agneaux : un jumeau monozygote séparé de sa mère à la naissance sera mieux accepté à la mamelle qu'un agneau non apparenté. La simple observation d'agneaux jumeaux permet également parfois d'observer des ressemblances physiques évidentes entre frères (figure 11). Chez le mouton, des travaux plus poussés basés sur une approche comportementale évaluant la réponse

Figure 11. Ressemblances physiques entre un agneau et son jumeau versus un non apparenté.



Jumeau A



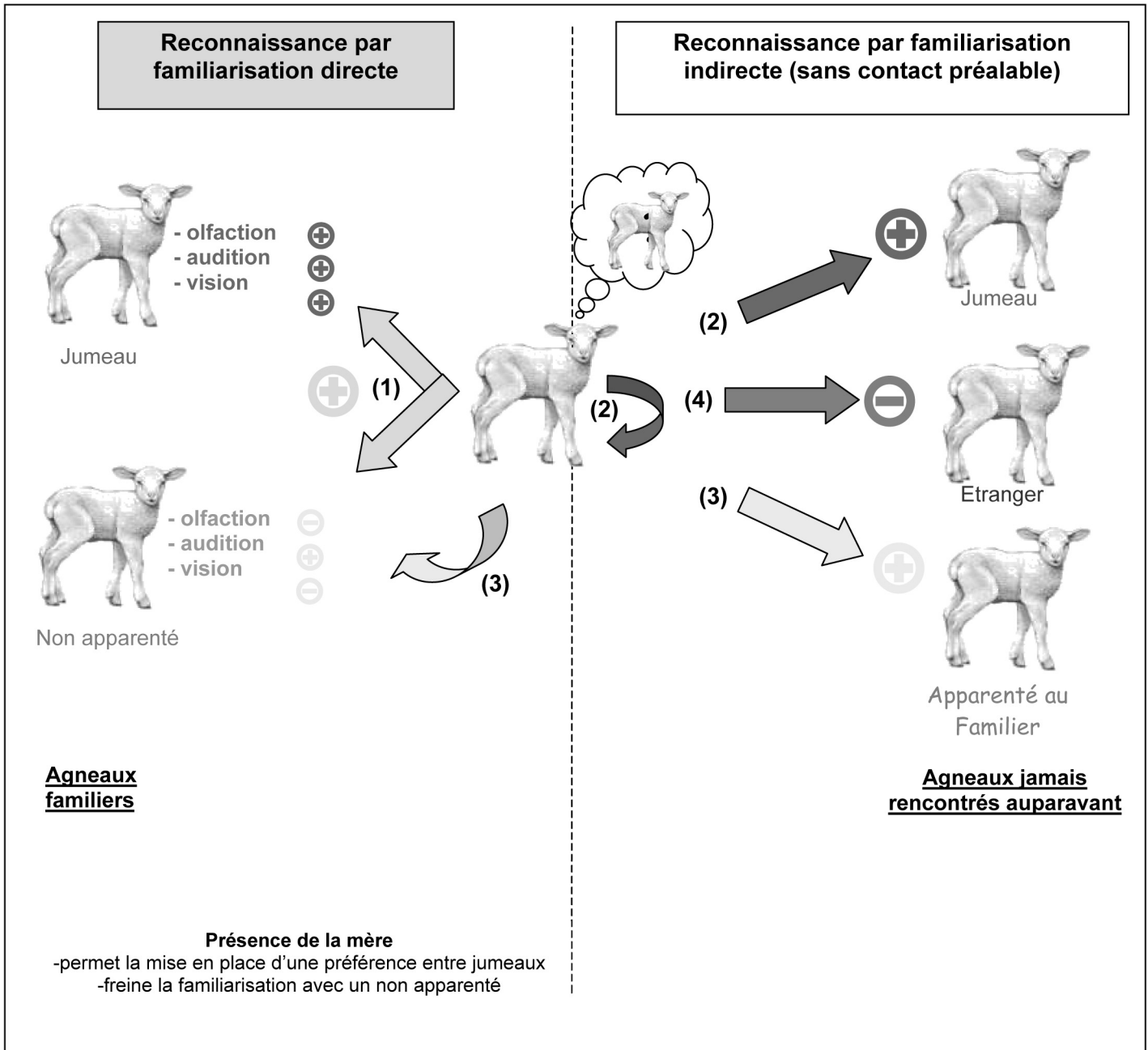
Jumeau B



Non apparenté

Photos S. Ligout

Figure 12. Mécanismes et bases sensorielles de la reconnaissance. Les agneaux peuvent reconnaître un agneau avec lequel ils sont en contact (leur jumeau ou un non apparenté) par familiarisation directe (1). L'efficacité de ce mécanisme est influencée par la présence de la mère. Dans le cas de la reconnaissance du jumeau, quand les agneaux sont élevés sous la mère, chaque base sensorielle suffit à elle seule à la discrimination ; dans le cas d'un non apparenté, seule l'audition peut suffire à la discrimination de ce partenaire. Un deuxième mécanisme de reconnaissance, le mécanisme de familiarisation indirecte permet la reconnaissance d'individus non familiers sur la base de ressemblances entre ces animaux et l'individu sujet lui-même (2) ou un de ses partenaires familiers (3). Les individus étrangers ne sont pas reconnus (4).



(+) Discrimination

(-) Pas de discrimination

des animaux aux phénotypes d'individus apparentés à différents degrés, et une analyse fine du signal sensoriel mesurant la ressemblance entre les signaux provenant d'individus apparentés à différents degrés seraient nécessaires pour vérifier l'existence d'une base génétique des signatures phénotypiques.

- Les signatures acquises depuis l'environnement

Les signatures phénotypiques découlant du génome des individus ne sont pas insensibles à des influences environnementales. Le régime alimentaire et la flore bactérienne peuvent notamment influencer les odeurs corporelles

(Halpin 1986). Chez la souris épineuse, Porter et Blaustein (1989) ont montré que des frères élevés ensemble jusqu'au sevrage, puis séparés, interagissent ensuite ainsi plus positivement s'ils ont été nourris de façon identique pendant la séparation. Des étrangers ayant le même type d'alimentation que l'individu sujet sont aussi préférés à des

étrangers ayant un régime alimentaire différent. Toutefois, le régime alimentaire n'agit pas seul et les facteurs génétiques sont aussi importants puisqu'un individu interagira préférentiellement avec un frère familial par rapport à un étranger si tous les deux sont soumis au même régime alimentaire. La signature olfactive est donc une mosaïque complexe d'éléments régulés par les gènes et l'environnement.

L'influence environnementale peut aussi venir non pas du régime alimentaire mais de la mise en place d'un «label» caractéristique d'un groupe d'individus comme le marquage olfactif résultant des léchages de la mère chez le chat (Jensen 2002) ou l'imprégnation de l'odeur du nid chez les rongeurs (Halpin 1991). Chez les moutons, l'existence d'un label maternel (*i.e.* odeur transférée depuis la mère après la naissance) conditionnant la discrimination de ses petits par la brebis a été écartée (Porter *et al* 1994, Lévy *et al* 1996). Toutefois, il semble que la signature olfactive des jeunes soit malgré tout composée d'un mélange d'éléments génétiquement déterminés mais aussi acquis depuis l'environnement par l'ingestion de lait maternel et le contact physique avec la mère qui les imprègne de son odeur. En effet, si la brebis est capable de discriminer olfactivement ses deux jumeaux monozygotes dont l'un lui a été retiré à la naissance, cette capacité disparaît si l'agneau qu'on lui a laissé n'a pas de contact physique direct avec elle (*i.e.* placé dans une cage grillagée). La signature olfactive des deux agneaux dans ce dernier cas est constituée uniquement de

composants découlant du génome (Romeyer *et al* 1993). L'odeur des agneaux est donc une mosaïque complexe de sous-produits chimiques corporels à base génétique ou métabolique, et d'odeurs acquises depuis la mère.

Conclusion générale

Les travaux récents montrent que la reconnaissance sociale est un processus à la fois multimodal et flexible que ce soit au niveau des mécanismes ou des bases sensorielles impliqués (cf figure 12 pour un exemple chez le mouton). En effet, deux mécanismes de reconnaissance (la familiarisation directe et indirecte) peuvent être utilisés selon les espèces ou coexister chez certaines. Leur efficacité (ex : rapidité d'établissement et persistance de la reconnaissance) et leur prépondérance peuvent en outre varier selon les espèces. Les modalités sensorielles utilisées pour la reconnaissance sociale sont quant à elles généralement celles qui sont typiquement impliquées dans la communication au sein de l'espèce. La reconnaissance peut donc reposer sur une seule sensorialité prédominante ou sur plusieurs sensorialités.

De façon générale, les études menées chez de nombreuses espèces de mammifères montrent que la reconnaissance sociale revêt une grande importance dans les interactions discriminatives entre individus sous-tendant l'organisation en société. La capacité à reconnaître des congénères ou classes

de congénères permet en effet la formation de liens sociaux stables, tels que ceux qui se développent par exemple entre la mère et ses jeunes, entre partenaires sexuels monogames ou entre membres de groupes exclusifs. Ces interactions discriminatives basées sur la reconnaissance sociale pourraient avoir un effet positif sur le bien-être des individus. Le jeune bénéficiant de soins exclusifs prodigués par sa mère voit par exemple ses chances de survie augmentées. La mise en place de relations de dominance au sein des groupes sociaux permet quant à elle une diminution des combats et donc des risques de blessures. Dans le cadre de l'élevage une meilleure connaissance des capacités cognitives sociales des diverses espèces de rente pourrait donc constituer une nouvelle piste de recherche dans un objectif d'amélioration du bien-être animal. Les récents travaux menés chez les jeunes ovins ont par exemple, montré que ces derniers avaient tout comme les adultes des capacités de discrimination sociale poussées et que des liens sociaux pouvaient s'établir dès le jeune âge entre agneaux. Ils ont également permis d'avoir un premier élément de réponse sur la façon dont les pratiques d'élevage comme la mise en allaitement artificiel peuvent influencer l'établissement de liens sociaux ultérieurs. Quels peuvent alors être les effets de la rupture de tels liens que ce soit dans le jeune âge ou lors de réallotements ultérieurs sur le bien-être de l'animal ? Une connaissance plus précise du monde cognitif social des animaux pourrait permettre une meilleure compréhension et prise en compte de leurs besoins dans le cadre de l'élevage.

Références

- Alexander G., Shillito E.E., 1977. Importance of visual clues from various body regions in maternal recognition of the young in merino sheep (*Ovis aries*). *Appl. Anim. Ethol.*, 3, 137-143.
- Alexander G., Shillito Walser E.E., 1978. Visual discrimination between ewes by lambs. *Appl. Anim. Ethol.*, 4, 81-85.
- Alexander G., Stevens D., 1981. Recognition of washed lambs by merino ewes. *Appl. Anim. Ethol.*, 7, 77-86.
- Alexander G., Stevens D., 1982. Odour cues to maternal recognition of lambs: an investigation of some possible sources. *Appl. Anim. Ethol.*, 9, 165-175.
- Arnold G.W., Pahl P.J., 1974. Some aspects of social behaviour in domestic sheep. *Anim. Behav.*, 22, 592-600.
- Aron S., Passera L., 2000. Les sociétés animales, évolution de la coopération et organisation sociale. De Boeck Université, 336p.
- Baldwin B.A., Meese B., 1977. The ability of sheep to distinguish between conspecifics by means of olfaction. *Physiol. Behav.*, 18, 803-808.
- Barry K.J., Crowell-Davis S.L., 1999. Gender differences in the social behavior of the neutered indoor-only domestic cat. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 64, 193-211.
- Bateson P., 1983. Optimal outbreeding. In: *Mate choice*. Bateson P. (Ed), Cambridge University Press, 257-277.
- Beecher M.D., 1982. Signature systems and kin recognition. *Am. Zool.*, 22, 477-490.
- Bekoff M., 1981. Mammalian sibling interactions. In: *Parental care in mammals*. Gubernick D.G., Klopfer P.H. (Eds), New York, Plenum Press, 307-346.
- Belisle P., Chapais B., 2001. Tolerate co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques. *Behaviour*, 138 (4), 487-509.
- Bernstein I.S., 1991. The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. In: *Kin recognition*. Hepper P.G. (Ed), Cambridge University Press, 6-29.
- Blaustein A.R., 1983. Kin recognition mechanisms: phenotypic matching or recognition alleles? *Am. Nat.*, 121, 749-754.
- Bøe K.E., Færevik G., 2003. Grouping and social preferences in calves, heifers and cows. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 80, 175-190.
- Boissy A., Nowak R., Orgeur P., Veissier I., 2001. Les liens sociaux chez les ruminant d'élevage : limites et moyens d'action pour favoriser l'intégration de l'animal dans son milieu. *INRA Prod. Anim.*, 14, 79-90.
- Boissy A., Dumont B., 2002. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 79, 233-245.

- Bovet D., Vauclair J., 2000. Picture recognition in animals and humans. *Behav. Brain Res.*, 109, 143-165.
- Boyes E.A., Beauchamp G.K., Yamazaki K., Bard J., 1991. Genetic components of kin recognition in mammals. In: *Kin recognition*. Hepper P.G. (Ed), Cambridge University Press, 148-161.
- Charrier I., Mathevon N., Jouventin P., 2001. Mother's voice recognition by seal pups. *Nature*, 412 (6850), 87.
- Colgan P., 1983. *Comparative Social Recognition*. New York: John Wiley Sons, 216p.
- D'Amato F.R., 1997. Neurobiological and behavioural aspects of recognition in female mice. *Physiol. Behav.*, 62 (6), 1311-1317.
- Dasser V., 1987. Slides of group members as representations of the real animal (*Macaca fascicularis*). *Ethology*, 76, 65-73.
- Dasser V., 1988. A social concept in Java monkeys. *Anim. Behav.*, 36, 225-230.
- Dwyer C.M., Lawrence A.B., 1999. Ewe-ewe and ewe-lamb behaviour in a hill and a lowland breed of sheep: a study using embryo transfer. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 61, 319-334.
- Gheusi G., Bluthé R.-M., Goodall G., Dantzer R., 1994. Social and individual recognition in rodents: methodological aspects and neurobiological bases. *Behav. Process.*, 33, 59-88.
- Graves H.B., Wilson L.L., Hess C.E., 1977. Some observations on activities of a small group of confined ewes with single, twin, or triplet lambs. *Appl. Anim. Ethol.*, 3, 83-88.
- Halpin Z.T., 1986. Individual odors among mammals: origins and functions. *Adv. Stud. Behav.*, 16, 39-70.
- Halpin Z.T., 1991. Kin recognition cues of Vertebrates. In: *Kin recognition*. Hepper P.G. (Ed), Cambridge University Press, UK, 220-258.
- Hamilton W.D., 1964. The genetical evolution of social behaviour, I and II. *J. Theor. Biol.*, 7, 1-16; 17-52.
- Hare J.F., 1998a. Juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) discriminate among individual alarm callers. *Anim. Behav.*, 55, 451-460.
- Hare J.F., 1998b. Juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) manifest both littermate and neighbour/stranger discrimination. *Ethology*, 104 (12), 991-1002.
- Hauber M.E., Sherman P.W., 2001. Self-referent phenotype matching: theoretical considerations and empirical evidence. *Trends Neurosci.*, 24, 609-616.
- Hepper P.G., 1983. Sibling recognition in the rat. *Anim. Behav.*, 31, 1177-1191.
- Hepper P.G., 1986. Can recognition genes exist? In: *The individual and society*. Passera L., Lachaud J.P. (Eds), Privat, I.E.C., Toulouse, France, 31-35.
- Hepper P.G., 1987. The discrimination of different degrees of relatedness in the rat: evidence for a genetic identifier? *Anim. Behav.*, 35, 549-554.
- Hepper P.G., 1991a. Kin recognition. Hepper P.G. (Ed), Cambridge University Press, UK, 469p.
- Hepper P.G., 1991b. Recognizing kin: ontogeny and classification. In: *Kin recognition*. Hepper P.G. (Ed), Cambridge University Press, UK, 259-288.
- Heth G., Todrank J., 2000. Individual odour similarities across species parallel phylogenetic relationships in the *S. ehrenbergi* superspecies of mole rats. *Anim. Behav.*, 60, 789-795.
- Heth G., Todrank J., Johnston R.E., 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for phenotype matching. *Anim. Behav.*, 56, 409-417.
- Heth G., Todrank J., Busquet N., Baudoin, C., 2003. Genetic relatedness assessment through individual odour similarities in mice. *Biol. J. Linn. Soc.*, 78, 595-603.
- Hinch G.N., Lecrivain E., Lynch J.J., Elwin R.L., 1987. Changes in maternal-young associations with increasing age of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 17, 305-318.
- Holmes W.G., 1984. Ontogeny of dam-young recognition in captive Belding's ground squirrels. *J. Comp. Psychol.*, 98, 246-256.
- Holmes W.G., 1986. Kin recognition by phenotype matching in female Belding's ground squirrels. *Anim. Behav.*, 34, 38-47.
- Holmes W.G., 1995. The ontogeny of littermate preferences in juvenile golden-mantled ground squirrels: effects of rearing and relatedness. *Anim. Behav.*, 50(2), 309-322.
- Holmes W.G., Sherman P.W., 1983. Kin recognition in animals. *Am. Sci.*, 71, 46-55.
- Jaisson P., 1993. *La fourmi et le sociobiologiste*. Editions Odile Jacob, Paris, France, 312p.
- Jensen P., 2002. *The Ethology of domestic animals: an introductory text*. Jensen P. (Ed), CAB International, 200p.
- Johnston R.E., Jernigan P., 1994. Golden hamsters recognize individuals, not just individual scents. *Anim. Behav.*, 48, 129-136.
- Karavanich C., Atema J., 1998. Individual recognition and memory in lobster dominance. *Anim. Behav.*, 56, 1553-1560.
- Keller M., Meurisse M., Poindron P., Nowak 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. *Develop. Psychobiol.*, 43, 167-176.
- Kendrick K.M., 1990. Through a sheep's eye. *New Scientist*, 1716, 62-65.
- Kendrick K.M., 1994. Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. *Behav. Process.*, 33, 89-112.
- Kendrick K.M., 1998. Intelligent perception. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 57, 213-231.
- Kendrick K.M. da Costa A.P., Leigh A.E., Hinton M.R., Peirce J.W., 2001a. Sheep don't forget a face. *Nature*, 414, 165-166.
- Kendrick K.M., Haupt M.A., Hinton M.R., Broad K.D., Skinner J.D., 2001b. Sex differences in the influence of mothers on the sociosexual preferences of their offspring. *Horm. Behav.*, 40, 322-338.
- König B., 1994. Fitness effects of communal rearing in house mice: the role of relatedness versus familiarity. *Anim. Behav.*, 48, 1449-1457.
- Lai W.S., Johnston R.E., 2002. Individual recognition after fighting by golden hamsters: a new method. *Physiol. Behav.*, 76(2), 225-239.
- Lecanuet J.-P., Schaal B., 1996. Fetal sensory competencies. *Eur. J. Obstet. Gyn. R. B.*, 68, 1-23.
- Le Pendu Y., Briedermann L., Gerard J.F., Maublanc M.L., 1995. Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Process.*, 34, 67-80.
- Lévy F., Kendrick K., Keverne E.B., Porter R.H., Romeyer A., 1996. Physiological, sensory, and experiential factors of parental care in sheep. In: *Adv. Stud. Behav.*, vol. 25. Rosenblatt J.S., Snowdon C.T. (Eds), New York: Academic Press, 385-422.
- Ligout S., Porter R.H., 2003. Social discrimination in lambs: the role of indirect familiarization and methods of assessment. *Anim. Behav.*, 65, 1109-1115.
- Ligout S., Porter R.H., 2004a. Effect of maternal presence on the development of social relationships among lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 88, 47-59.
- Ligout S., Porter R.H., 2004b. The role of visual cues in the discrimination of agemates by lambs. *Behaviour*, 141, 617-632.
- Ligout S., Porter R.H., Bon R., 2002. Social discrimination in lambs: persistence and scope. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 76, 239-248.
- Ligout S., Keller M., Porter R.H., 2004a. The role of olfactory cues in the discrimination of agemates by lambs. *Anim. Behav.*, 68, 585-592.
- Ligout S., Sèbe F., Porter R.H., 2004b. Vocal discrimination of kin and non-kin agemates among lambs. *Behaviour*, 141, 355-369.
- Lynch J.J., Hinch G.N., Adams D.B., 1992. The behaviour of sheep. Biological principles and implications for production. CAB International, 220p.
- Mateo J.M., 2002. Kin recognition abilities and nepotism as a function of sociality. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 269(1492), 721-727.
- Mateo J.M., 2006. The nature and representation of individual recognition in Belding's ground squirrels. *Anim. Behav.*, 71, 141-154.
- Mateo J.M., Johnston R.E., 2000a. Kin recognition and the "armpit effect": evidence of self-referent phenotype matching. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 267(1444), 695-700.
- Mateo J.M., Johnston R.E., 2000b. Retention of social recognition after hibernation in Belding's ground squirrels. *Anim. Behav.*, 59, 491-499.
- Napolitano F., Annicchiarico G., Caroprese M., De Rosa G., Taibi L., Sevi A., 2003. Lambs prevented from suckling their mothers display behavioral, immune and endocrine disturbances. *Physiol. Behav.*, 78, 81-89.
- Nowak R., 1990. Mother and sibling discrimination at a distance by three- to seven-day-old lambs. *Develop. Psychobiol.*, 23, 285-295.
- Nowak R., 1991. Senses involved in discrimination of merino ewes at close contact and from a distance by their newborn lambs. *Anim. Behav.*, 42, 357-366.
- Nowak R., 1996. Neonatal survival: contribution from behavioural studies in sheep. *Appl. Anim. Behav.*, 49, 61-72.
- Nowak R., Poindron P., Le Neindre P., Putu I.G., 1987. Ability of 12-hour-old Merino and crossbred lambs to recognize their mothers. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 17, 263-271.
- Nowak R., Poindron P., Putu I.G., 1989. Development of mother discrimination by single

- and multiple newborn lambs. *Develop. Psychobiol.*, 22(8), 833-845.
- Packer C., Scheel D., Pusey A.E., 1990. Why lions form groups: food is not enough. *Am. Nat.*, 136, 1-19.
- Packer C., Gibert D.A., Pusey A.E., O'Brien, S.J., 1991. A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature*, 351, 562-565.
- Parker K.J., Phillips K.M., Lee T.M., 2001. Development of selective partner preferences in captive male and female meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Anim. Behav.*, 61, 1217-1226.
- Paz-Y-Miño G., Tang-Martinez Z., 1999. Social interactions, cross-fostering, and sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster*. *Can. J. Zool.*, 77 (10), 1631-1636.
- Paz-Y-Miño G., Leonard S.T., Ferkin M.H., Trimble J., 2002. Self-grooming and sibling recognition in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, and prairie voles, *M. ochrogaster*. *Anim. Behav.*, 63, 331-338.
- Pierce J.W., Leigh A.E., Kendrick K.M., 2000. Configurational coding, familiarity and the right hemisphere advantage for face recognition in sheep. *Neuropsychologia*, 38 (4), 475-483.
- Poindron P., Nowak R., Lévy F., Porter R.H., Schaal B., 1993. Development of exclusive mother-young bonding in sheep and goats. In: *Oxford Reviews of Reproductive Biology*. Milligan S.R. (Ed), Oxford University Press, Oxford, UK, 15, 361-364.
- Poindron P., Caba M., Gomora Arrati P., Krehbiel D., Beyer C., 1994. Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation? *Behav. Process.*, 31 (1), 97-110.
- Poindron P., Soto R., Romeyer A., 1997. Decrease of response to social separation in preparturient ewes. *Behav. Process.*, 40, 45-51.
- Porter R.H., 1987. Kin recognition: functions and mediating mechanisms. In: *Sociobiology and psychobiology: ideas, issues and applications*. Crawford, C., Smith, M., Krebs, D. (Eds), 175-203.
- Porter R.H., 1988. The ontogeny of sibling recognition in rodents: superfamily Muroidea. *Behav. Genet.*, 18, 483-494.
- Porter R.H., Blaustein A.R., 1989. Mechanisms and ecological correlates of kin recognition. *Sci. Prog.*, 73, 53-66.
- Porter R.H., Schaal B., 2003. Olfaction and the development of social behavior in neonatal mammals. In: *Handbook of olfaction and gestation*. 2nd ed. Doty, R.L. (Ed), Marcel Dekker, Inc., New-York, USA, 309-327.
- Porter R.H., Wyrick M., Pankey J., 1978. Sibling recognition in spiny mice (*Acomys cahirinus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 3, 61-68.
- Porter R.H., Lévy F., Poindron P., Litterio M., Schaal B., Beyer C., 1991. Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. *Develop. Psychobiol.*, 24, 151-158.
- Porter R.H., Romeyer A., Lévy F., Krehbiel D., Nowak R., 1994. Investigation of lambs individual odour signatures. *Behav. Process.*, 31, 301-308.
- Porter R.H., Nowak R., Orgeur P., 1995. Influence of a conspecific agemate on distress bleating by lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 45, 239-244.
- Porter R.H., Nowak R., Orgeur P., Lévy F., Schaal B., 1997. Twin/non-twin discrimination by lambs: an investigation of salient stimulus characteristics. *Behaviour*, 134, 463-475.
- Porter R.H., Désiré L., Bon R., Orgeur P., 2001. The role of familiarity in the development of social recognition by lambs. *Behaviour*, 138, 207-219.
- Robinson S.R., Smotherman W.P., 1991. Fetal learning: implications for kin recognition. In: *Kin recognition*. Hepper, P.G. (Ed), Cambridge University Press, UK, 308-334.
- Romeyer A., Porter R.H., Poindron P., Orgeur P., Chesné P., Poulin N., 1993. Recognition of dizygotic and monozygotic twin lambs by ewes. *Behaviour*, 127, 119-139.
- Schaal B., Orgeur P., 1992. Olfaction in utero: can the rodent model be generalized? *Q. J. Exp. Psychol.*, 44, 245-278.
- Schaal B., Orgeur P., Arnoult C., 1995a. Olfactory preferences in newborn lambs: possible influence of prenatal experience. *Behaviour*, 132, 351-365.
- Schaal B., Orgeur P., Desage M., Brazier J.L., 1995b. Transfer of the aromas of the pregnant and lactating mother's diet to fetal and neonatal environments in the sheep. *Chem. Senses*, 20, 93-94.
- Schaal B., Orgeur P., Marlier L., 1995c. Influences prénatales sur le traitement postnatal des informations olfactives chez les mammifères. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 120 (3), 277-287.
- Searby A., Jouventin P., 2003. Mother-lamb acoustic recognition in sheep: a frequency coding. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 270, 1765-1771.
- Sherman P.W., 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 197(4310), 1246-1253.
- Shillito Walser E., Walters, D.E., 1987. Vocal responses of lambs to sound recordings of ewe bleats. *Behaviour*, 100, 50-60.
- Shillito Walser E., Hague P., Walters E., 1981. Vocal recognition of recorded lambs voices by ewes of three breeds of sheep. *Behaviour*, 78, 260-272.
- Shillito Walser E., Willadsen S., Hague P., 1982. Maternal recognition in lambs born to Jacob and Dalesbred ewes after embryo transplantation between breeds. *Appl. Anim. Ethol.*, 8, 479-486.
- Signoret J.P., Bouissou M.F., 1986. The individual, kinship and society in ungulates. In: *The individual and society*. Luc Passera, Jean-Paul Lachaud, (Eds), Privat, I.E.C., Toulouse, France, 50-59.
- Sigurjónsdóttir H., van Dierendonck M.C., Snorrason S., Thórhallsdóttir A.G., 2003. Social relationship in a group of horses without a mature stallion. *Behaviour*, 140 (6), 783-804.
- Sun L., Müller-Schwartz D., 1997. Sibling recognition in the beaver: a field test for phenotype matching. *Anim. Behav.*, 54, 493-502.
- Tang-Martinez Z., 2001. The mechanisms of kin discrimination and the evolution of kin recognition in vertebrates: a critical re-evaluation. *Behav. Process.*, 53, 21-40.
- Terrazas A., Ferreira G., Lévy F., Nowak R., Serafin N., Orgeur P., Soto R., Poindron P., 1999. Do ewes recognize their lambs within the first day postpartum without the help of olfactory cues? *Behav. Process.*, 40, 409-418.
- Terrazas A., Nowak R., Serafin N., Ferreira G., Lévy F., Poindron P., 2002. Twenty-four-hold-lambs rely more on maternal behavior than on the learning of individual characteristics to discriminate between their own and an alien mother. *Develop. Psychobiol.*, 40, 409-418.
- Todrank J., Heth G., 2003. Odor-genes covariance and genetic relatedness assessments: rethinking odor-based "recognition" mechanisms in rodents. *Adv. Stud. Behav.*, 32, 77-130.
- Todrank J., Heth G., Johnston R.E., 1998. Kin recognition in golden hamsters: evidence for kinship odours. *Anim. Behav.*, 55, 377-386.
- Trivers R., 1985. *Social evolution*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park, CA, USA, 462p.
- Veissier I., Boissy A., Nowak R., Orgeur P., Poindron P., 1998. Ontogeny of social awareness in domestic herbivores. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 57, 233-245.
- Vince M.A., 1993. Newborn lambs and their dam: the interaction that leads to sucking. *Adv. Stud. Behav.*, 22, 239-268.
- Waldman B., 1987. Mechanisms of kin recognition. *J. Theor. Biol.*, 128, 159-185.
- Waldman B., Frumhoff P.C., Sherman, P.W., 1988. Problems of kin recognition. *Trends Ecol. Evol.*, 3 (1), 8-13.
- Watts D., 1998. Coalitionary mate guarding by male chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44, 43-55.
- Wilson E.O., 1975. *Sociobiology, the abridged Edition*. Cambridge, Mass., The President and Fellows of Harvard College. (1987) Traduction française, La Sociobiologie, Edition Le Rocher, Paris, France, 672p.
- Wittenberger J.F., 1981. *Animal Social Behaviour*. Wadsworth, Inc. Duxbury Press, Boston. MA, USA, 722p.

Résumé

La reconnaissance sociale tient une grande place dans les interactions entre individus et donc dans l'organisation en société. La reconnaissance des individus apparentés ou non a suscité depuis les années 80 de nombreuses études portant sur les avantages adaptatifs ainsi que sur les mécanismes et bases sensorielles sur lesquels elle est basée. Ces travaux ont révélé que la reconnaissance sociale est un processus complexe et non rigide très largement répandu chez les Vertébrés. Elle peut en effet reposer sur différents mécanismes et bases sensorielles non mutuellement exclusifs et être influencée par divers facteurs. La familiarisation est le mécanisme fondamental de la reconnaissance. Elle permet l'apprentissage d'indices phénotypiques provenant des congénères ou de soi. Les apparentés de ces individus familiers peuvent également être reconnus du fait de leurs ressemblances avec ces derniers. Les indices phénotypiques qui servent de base à la reconnaissance peuvent appartenir à différentes modalités sensorielles comme l'olfaction, la vision ou l'audition et être modelés par le génome et l'environnement. De façon générale l'étude de la reconnaissance sociale permet d'avoir une meilleure connaissance du monde cognitif des animaux.

Abstract

Social recognition in mammals: mechanisms and sensorial bases

Social recognition plays a major role in the mediation of interactions between individuals and the organisation of societies. During the last 20 years, numerous studies have investigated the adaptive significance, underlying mechanisms and sensory basis of individual recognition of kin as well as non-kin. The results indicate that the recognition of conspecifics involves complex, flexible processes that are widespread throughout the vertebrate kingdom. Such recognition can be based upon different mechanisms and sensory modalities, and influenced by diverse factors. Learned phenotypic traits of conspecifics through familiarisation, including oneself, is the fundamental mechanism implicated in recognition. Animals become directly familiar with others with which they interact. Moreover, kin of familiar conspecifics may be discriminated because of their resemblance to the known individuals. An animal's genotype and environmental variables may both contribute to its recognisable individual signatures (e.g. distinctive olfactory, visual, or auditory characteristics). In general, the study of social recognition enhances our understanding of the cognitive world of animals.

LIGOUT S., PORTER R.-H., 2006. La reconnaissance sociale chez les mammifères : mécanismes et bases sensorielles impliquées. INRA Prod. Anim., 19, 119-134.

