

INRA Prod. Anim.,  
1997, 10 (5), 339-348

J.-P. Signoret, F. Lévy, R. Nowak,  
P. Orgeur, B. Schaal

INRA / CNRS URA 1291, Laboratoire  
de Comportement Animal, 37380 Nouzilly

# Le rôle de l'odorat dans les relations interindividuelles des animaux d'élevage

L'odorat joue un rôle essentiel dans les communications chez les mammifères. Les diverses formes de relations avec les congénères font largement appel aux odeurs, qu'il s'agisse de la reconnaissance individuelle ou de l'organisation des comportements sexuel et maternel. Les signaux chimiques ou phéromones peuvent aussi intervenir dans la régulation des phénomènes de la reproduction.

Les mammifères domestiques sont des animaux macrosomatiques : les structures nerveuses impliquées dans l'olfaction (perception et traitement de l'information chimique) sont très développées. Le sens de l'odorat joue un rôle essentiel dans les relations avec l'environnement (structuration de l'espace, recherche de

nourriture, évitement des prédateurs), aussi bien qu'avec les congénères. Cet article fait le point sur le rôle de l'odorat dans l'organisation et le fonctionnement des relations interindividuelles (relations sociales, comportement sexuel et maternel) dans les espèces domestiques, notamment chez les ovins et les porcins.

## Résumé

L'odorat joue un rôle essentiel dans les communications entre les mammifères. La reconnaissance individuelle peut se faire sur la seule base de signaux olfactifs provenant de diverses sécrétions ou excréments, même isolés. L'odeur d'un individu peut également informer sur son état émotionnel.

L'organisation des différentes étapes du comportement sexuel met en œuvre des odeurs venant du mâle comme de la femelle. Des signaux chimiques permettent d'identifier l'état d'œstrus de la femelle, mais celle-ci est alors très fortement attirée par l'odeur du mâle. Ces signaux interviennent dans le déclenchement des postures d'acceptation et de monte.

Les odeurs sexuelles interviennent également dans la régulation physiologique : l'odeur du bélier induit l'ovulation de la brebis en repos sexuel, celle de la femelle en œstrus produit une sécrétion d'hormone gonadotrope et de testostérone chez le mâle.

Les différentes phases de la relation de la mère et du jeune font appel aux communications olfactives. Chez la brebis, l'attraction pour le liquide amniotique produit le premier contact et le léchage du nouveau-né. L'odeur individuelle de l'agneau est à la base de la sélectivité de la relation maternelle, et c'est l'odorat qui guide l'agneau dans la première recherche de la mamelle.

Cependant, dans tous les cas étudiés, l'odorat agit en interaction avec les autres canaux sensoriels, dans une action cumulative et souvent redondante.

## 1 / Communication chimique et relations sociales

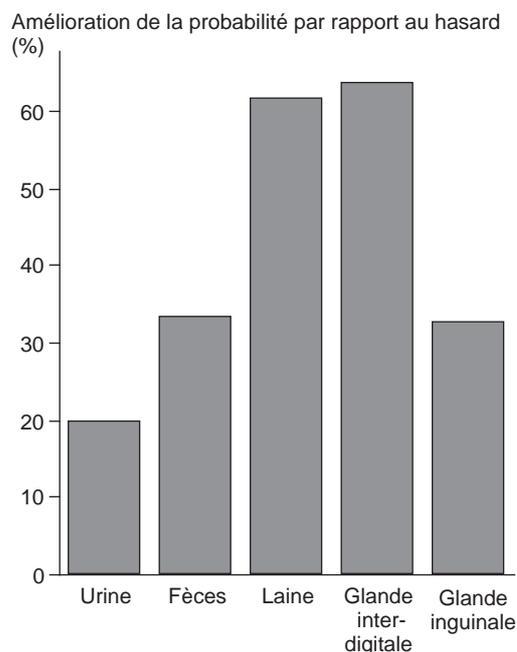
Dans de nombreuses espèces de mammifères, la répartition des animaux dans l'espace et la structuration du domaine vital font appel à la communication chimique, singulièrement par la mise en jeu du comportement de marquage. Il consiste en un dépôt de substances odorantes, souvent accompagné de postures ritualisées et permet la transmission d'une information sur l'identité et l'état physiologique de l'individu. Sa localisation et son évolution avec le temps donnent des indications sur l'utilisation spatio-temporelle du domaine vital. Ce phénomène, fréquent chez de nombreuses espèces sauvages, est présent chez les carnivores domestiques (émission d'urine par les mâles chez les chiens et les chats). Chez l'étalon, le dépôt d'urine et des excréments peut avoir signification de marquage. En revanche ce phénomène n'est pas apparent chez les autres ongulés domestiques, suidés et ruminants.

A coté de l'évidente odeur caractéristique de chaque espèce, la possibilité d'une identification individuelle par la seule odeur a été établie expérimentalement aussi bien chez les bovins et les ovins que chez les porcins (Müller-Schwarze 1974). Dans une épreuve de choix, l'animal est capable de discriminer entre un congénère connu et inconnu, sur la base de différentes sources d'odeur (voir par exemple Baldwin et Meese 1977 chez le mouton ; figure 1).

La reconnaissance individuelle semble jouer un rôle essentiel dans l'organisation sociale de l'espèce. Privés de la vue, les bovins ne modifient en rien leurs relations interindividuelles, même en situation de compétition. Les relations de dominance-subordination se maintiennent sans que le contact physique ne soit nécessaire, par des réactions d'évitement et de soumission qui apparaissent à distance (Bouissou 1985). Dans ce cas, il semble que la reconnaissance individuelle soit associée au rang de chacun dans la hiérarchie sociale.

L'odeur d'un individu, de ses sécrétions corporelles ou de ses urines peut apporter des informations importantes pour l'adaptation ou la survie des individus. C'est ainsi que le regroupement de jeunes porcs entraîne des combats souvent violents. Or, l'urine d'animaux qui se sont battus réduit la fréquence des combats lorsqu'elle est répandue dans un parc où des animaux sont mis en présence pour une première fois. L'odeur caractéristique du mâle adulte, due à l'androsténone, a un effet analogue (McGlone *et al* 1987). Ces observations suggèrent la possibilité d'une utilisation d'odeurs biologiques pour réduire les combats lors de mélanges de groupes de porcs.

**Figure 1.** Capacités de discrimination entre un congénère connu ou inconnu sur la base de différentes informations olfactives chez le mouton (d'après Baldwin et Meese 1977).



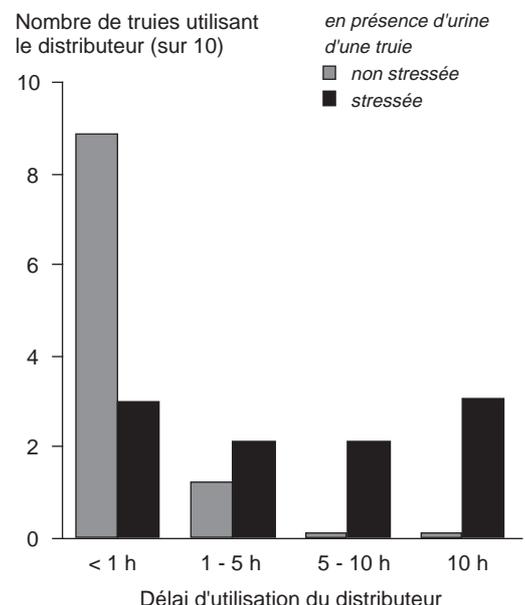
La peur ou une émotion forte induisent des réactions physiologiques qui sont accompagnées par une modification de l'odeur. Ainsi, l'urine d'une truie, recueillie après un stress important, induit chez un autre individu l'évitement du lieu où l'urine a été répandue (Vieuille-Thomas et Signoret 1992 ; figure 2). Un phénomène similaire a été mis en évidence chez les bovins : la présence d'un congénère stressé ou l'odeur de son urine modifie les réactions comportementales (Boissy *et al* 1998).

La signature chimique de l'individu a été étudiée en particulier chez les rongeurs de laboratoire. Elle comprend une base génétique, puisque chez la souris, le complexe majeur d'histocompatibilité est à l'origine d'une odeur qui caractérise la souche (Yamaguchi *et al* 1981). Des composantes acquises au cours de la vie jouent également un rôle : Brown *et al* (1990) ont montré qu'il fallait élever en milieu « germ-free » des rats consanguins pour que les odeurs ne puissent être différenciées entre individus. L'alimentation, aussi bien que la flore bactérienne des glandes à odeur, pourraient ainsi intervenir.

## 2 / Communication chimique et comportement sexuel

Quelle que soit la structure sociale, les partenaires sexuels potentiels ne sont pas en permanence en contact direct. Une recherche mutuelle est donc un préalable nécessaire à la mise en œuvre de l'activité sexuelle. La femelle peut y contribuer par l'émission passive ou active de signaux sensoriels qui attirent le mâle vers elle. Mais elle peut égale-

**Figure 2.** Effet de la présence d'urine d'une truie stressée ou non sur le délai d'utilisation d'un distributeur de nourriture (d'après Vieuille-Thomas et Signoret 1992).



ment jouer un rôle actif, en recherchant le contact du mâle à partir des signaux émis par celui-ci, conduite désignée sous le nom de proceptivité (Beach 1976), pour l'opposer à l'attractivité, ensemble de signaux qui orientent le mâle vers la femelle.

L'existence d'un indicateur chimique spécifique de l'état d'œstrus et l'origine génitale de ces signaux sont établies en faisant appel à des épreuves de discrimination. Le chien et le rat peuvent être conditionnés à discriminer l'état d'œstrus chez la vache à partir de produits biologiques comme les sécrétions vaginales ou l'urine (Kiddy *et al* 1978, Ladewig et Hart 1981). Toutefois, ce signal n'est pas nécessaire : la recherche de la femelle réceptive peut aboutir sans difficulté chez des béliers rendus expérimentalement anosmiques (Lindsay 1965), c'est-à-dire privés du sens de l'odorat.

Lorsqu'un mâle vient en contact avec un groupe de femelles, il multiplie les approches et les parades de type sexuel. Leur fréquence et leur intensité frappent l'observateur qui tend à lui attribuer un rôle déterminant dans la recherche du partenaire. Toutefois, une observation plus précise fait apparaître un rôle actif, beaucoup moins spectaculaire, mais très efficace, de la femelle. Des épreuves de discrimination mettent en évidence une très forte attraction vers le mâle, qui est rigoureusement liée à l'état de réceptivité sexuelle de la femelle, par exemple chez les ovins (Lindsay et Robinson 1961) et les porcins (Signoret 1970). L'implication de signaux chimiques - les sécrétions préputiales - dans cette attraction a été mise en évidence chez le porc (Signoret 1974). Un dérivé de la testostérone, l'androsténone, sécrété dans les glandes salivaires sous-maxillaires du verrat et qui diffuse dans les graisses et dans les sécrétions préputiales, est impliqué dans cette attraction de la femelle. Ce produit, conditionné sous

pression, a été proposé pour faciliter la détection de l'œstrus chez la truie. L'ablation des glandes sous-maxillaires du mâle perturbe l'attraction par le mâle (proceptivité) de la femelle en œstrus (Pearce et Hugues 1987 ; figure 3). Enfin, la discrimination d'un partenaire sexuel potentiel est beaucoup plus efficace chez la femelle que chez le mâle, lorsque l'un et l'autre sont soumis à une épreuve de choix du même type.

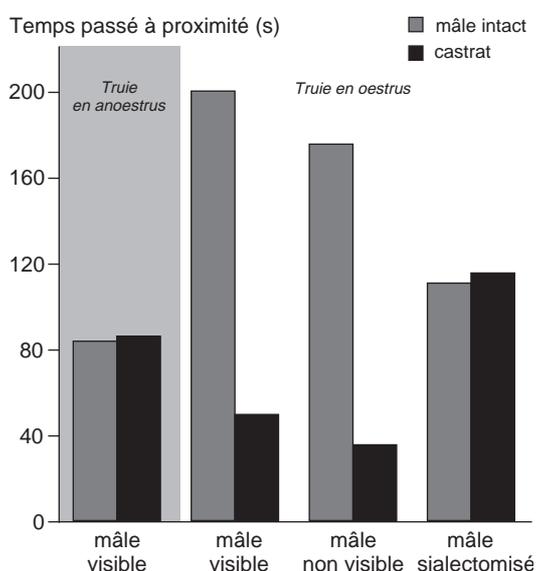
Les flairages mutuels de la région génitale font partie des interactions les plus fréquentes lors du contact entre mâle et femelle chez les ongulés. Il est donc possible d'émettre l'hypothèse d'une action « aphrodisiaque » de signaux chimiques perçus lors de ce contact. A partir de la réaction de flairage de la sécrétion vaginale de vache par le taureau, l'étude de produits spécifiques de l'œstrus a été abordée (Klemm *et al* 1987). Par ailleurs, chez les ruminants et les équidés, le flairage de la région génitale de la femelle est souvent suivi d'une réaction stéréotypée : la lèvre supérieure est retroussée et la tête est levée. Cette réaction est désignée sous le nom allemand de « flehmen » (réaction de moue). Cette réponse peut être déclenchée par le contact avec l'urine ou les sécrétions génitales (Ladewig *et al* 1980). Elle correspond à la stimulation de l'organe de Jacobson, ou organe voméronasal, ou encore système olfactif accessoire, qui perçoit des informations chimiques portées par un milieu liquide. Toutefois aucune approche expérimentale n'a permis d'attribuer à cette réaction un rôle dans la détection de signaux chimiques spécifiques de l'état d'œstrus. En fait, la réaction de flehmen est même plus fréquente lorsqu'un mâle interagit avec une femelle non réceptive, ce qui correspond à l'augmentation de la fréquence des émissions d'urine souvent observée lors d'une poursuite sexuelle.

Enfin, si les signaux chimiques ont une importance réelle, quoique variable selon les espèces, ils ne sont en général pas indispensables à la réalisation du comportement sexuel. La femelle non en œstrus est l'objet de tentatives d'accouplement de la part du mâle. De plus, chez les ovins (Signoret 1975), comme chez les bovins, espèce chez laquelle l'immobilisation est la posture sexuelle de la femelle, un mâle, même sexuellement expérimenté, ne choisit pas entre deux femelles immobilisées dont l'une est réceptive et l'autre pas (figure 4). Enfin, chez les bovins, la présence de sécrétions génitales de femelle en œstrus ne modifie pas les réactions du mâle, aussi bien envers une femelle stimulus non en œstrus qu'envers un mannequin (Hale 1966, Wallach et Price 1988).

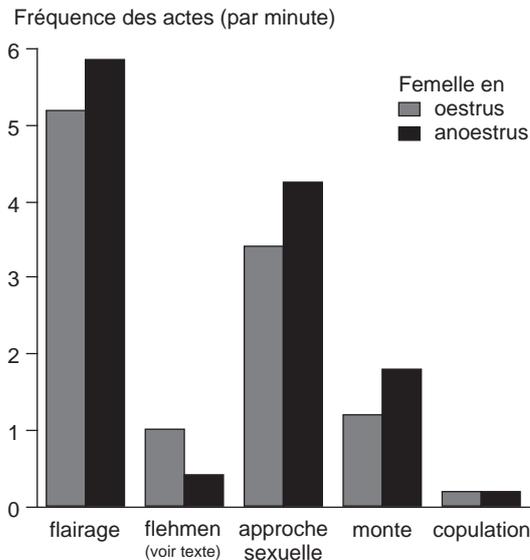
Une communication chimique peut, en revanche, agir pour faciliter la mise en œuvre de la posture sexuelle de la femelle. Lors de la séquence comportementale précopulatoire, chez le porc (Signoret et du Mesnil du Buisson 1961, Signoret 1970), l'apparition de la posture sexuelle d'immobilisation est facilitée par l'odeur du mâle et l'androsténone (Melrose *et al* 1971). Toutefois, les autres informations sen-

**Les signaux olfactifs sont importants pour la réalisation du comportement sexuel, mais ils ne sont généralement pas indispensables.**

**Figure 3.** Attraction de la femelle en œstrus par le mâle chez les porcins (d'après Signoret 1970, Pearce et Hughes 1987). La sialectomie est l'ablation des glandes salivaires sous-maxillaires.



**Figure 4.** Réaction d'un bélier sexuellement expérimenté lors d'une épreuve de choix entre deux femelles immobilisées (d'après Signoret 1975).



sorielles ont une action cumulative, et peuvent pallier l'absence de l'une d'entre elles (figure 5).

### 3 / Communication chimique et régulation physiologique de la reproduction

Les interactions sensorielles interviennent dans les mécanismes des régulations neuro-endocrines qui régissent la reproduction. Elles se traduisent par une modification dans le déroulement temporel des événements physiologiques.

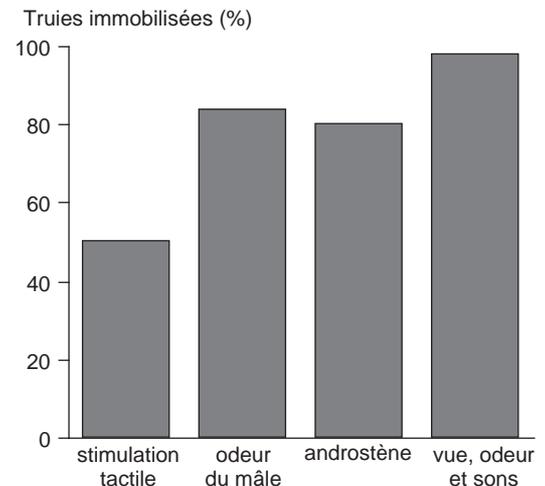
#### 3.1 / Chez la femelle

La mise en évidence d'une régulation neuro-sensorielle des processus physiologiques de la reproduction est plus facile chez la femelle en raison de l'existence de points de repère temporels précis : l'oestrus et l'ovulation, la régularité du cycle œstrien et des périodes d'anoestrus. C'est ainsi qu'une synchronisation de la reproduction au sein d'un groupe permanent de femelles est observée chez le sanglier (Delcroix *et al* 1990) ou les ovins semi-sauvages de Soay (Jewell et Grubb 1974).

En élevage, la mise en présence du mâle synchronise la reproduction de femelles préalablement isolées chez la souris et en fin de la période saisonnière d'anoestrus chez la brebis (Underwood *et al* 1944) et la chèvre (Chemineau 1983). La puberté peut être accélérée et synchronisée chez la truie (du Mesnil du Buisson et Signoret 1962), ou chez la vache (Izard et Vandenbergh 1982).

Dans chacun de ces cas, le rôle des communications chimiques est établi par des expé-

**Figure 5.** Signaux facilitant la mise en œuvre de la posture sexuelle d'immobilisation de la truie (d'après Signoret 1970).



riences simples consistant à substituer à la présence physique d'un congénère son odeur ou celle de certaines de ses sécrétions odorantes. L'odeur de la laine du bélier, présentée dans un masque maintenu sur la face de la brebis induit une ovulation en fin de période d'anoestrus (Knight et Lynch 1980). Chez la truie, l'androsténone intervient dans la stimulation de la puberté (Kirkwood et Hugues 1980).

Dans tous ces cas, la stimulation chimique agit sur les mécanismes nerveux hypothalamiques qui commandent la sécrétion gonadotrope de l'hypophyse. La réponse neuro-endocrine est très rapide : chez la brebis, l'odeur du bélier induit, avec une latence de quelques minutes seulement, une décharge de l'hormone LH (Poindron *et al* 1980 ; figure 6).

Divers essais ont eu pour but d'isoler les substances en jeu. Chez la brebis, il s'agit d'un mélange complexe au sein duquel deux substances ont une importance particulière : l'hexadécane-1, -2 et l'octadécane-1, -2. Cependant, elles doivent être associées à divers acides gras pour être efficaces (Cohen-Tannoudji *et al* 1994). Chez les caprins, la substance qui donne au mâle son odeur très caractéristique a été isolée : il s'agit de l'acide 4-éthyl-octanoïque (Sasada *et al* 1983). Or cette substance est absolument sans effet sur la stimulation physiologique de la femelle qui réagit à l'inverse au mélange complexe d'acides gras efficace chez la brebis. Une telle action interspécifique, mise en évidence entre les ovins et les caprins (Over *et al* 1990), est exceptionnelle chez les mammifères.

La stimulation du canal olfactif seul permet d'induire un épisode de sécrétion de LH chez la brebis. Cependant, dans cette espèce, la suppression complète de la perception olfactive par l'ablation chirurgicale des bulbes

olfactifs ne supprime pas la réponse physiologique lorsque la femelle peut interagir directement avec le mâle (Cohen-Tannoudji *et al* 1986). De plus, la réponse complète, l'ovulation, requiert le maintien de la stimulation pendant plusieurs jours. Qu'il s'agisse de la réponse ovulatoire de la brebis en période de repos sexuel ou de l'induction de la puberté de la truie, l'interaction directe et prolongée avec le mâle donne toujours une réponse très nettement supérieure à la seule stimulation olfactive ou visuelle. Il y a donc bien une action cumulative des différentes informations sensorielles venant du mâle pour induire une réponse physiologique chez la femelle.

L'effet mâle est utilisé comme une méthode efficace et simple de maîtrise de la reproduction chez les petits ruminants, constituant une alternative « biologique » aux méthodes hormonales, au moins à certaines périodes de l'année.

### 3.2 / Chez le mâle

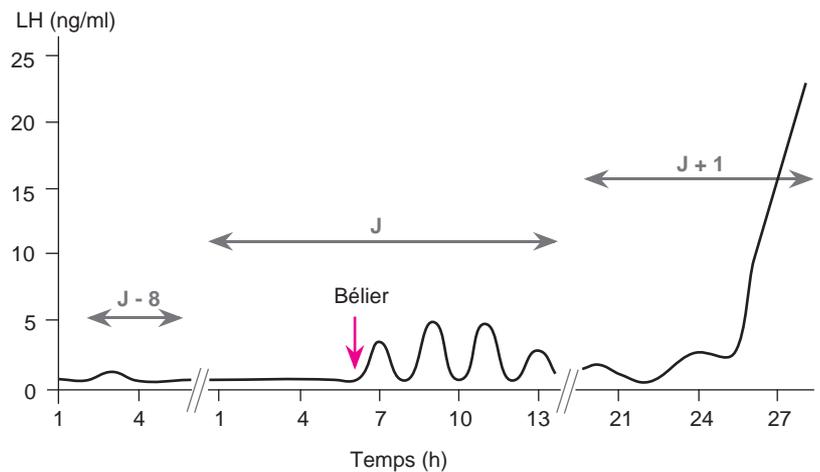
L'existence d'une modulation des fonctions physiologiques par les stimulations sensorielles chez la femelle pose la question de l'existence d'un phénomène équivalent chez le mâle. Des observations chez plusieurs espèces montrent un effet de la présence de femelles et de l'activité sexuelle sur le développement testiculaire et la sécrétion de testostérone du mâle (bélier : Sanford *et al* 1974, taureau : Katongole *et al* 1971). Des études plus précises montrent une augmentation de la sécrétion de LH, puis de la testostérone, chez le bélier mis en présence de brebis en œstrus (Gonzalez *et al* 1988).

Aussi bien chez le mâle que chez la femelle, la fonction de reproduction n'est pas seulement organisée par le jeu « automatique » des régulations physiologiques. Les interactions sensorielles peuvent en moduler d'une manière importante le déroulement temporel. Si le canal sensoriel olfactif paraît jouer un rôle important dans ces régulations, les différentes voies sensorielles interagissent dans un mécanisme complexe. Ces mécanismes peuvent améliorer l'ajustement des processus physiologiques à la rencontre d'individus séparés dans l'espace. Leur utilisation en élevage permet une maîtrise de la reproduction par une simple manipulation des contacts entre mâles et femelles.

## 4 / Odorat et comportement de la mère et du jeune

Chez les ruminants, les interactions de la mère et du jeune sont très fréquemment appelées à des flairages. Le rôle du canal sensoriel olfactif a été étudié expérimentalement chez les ovins. Après avoir passé en revue les différents aspects de l'intervention de l'odorat dans la relation mère-jeune de cette espèce, nous en envisageons la validité dans les autres espèces d'élevage.

**Figure 6.** Sécrétion de LH plasmatique chez une brebis en anœstrus avant, pendant et après le contact avec un bélier (d'après Poindron *et al* 1980). J-8 : 8 jours avant l'introduction du mâle, J : jour de l'introduction du mâle et J+1 : le lendemain. Dans chaque cas, les prélèvements de sang sont effectués à un intervalle de 20 minutes.



Chez les ovins, le comportement maternel apparaît à la parturition, mais disparaît en quelques heures en l'absence de nouveau-né (Poindron et Le Neindre 1980). Durant cette période, appelée période sensible, l'agneau de la mère peut être échangé avec tout agneau nouveau-né étranger sans modifier le comportement de la mère. Néanmoins, si le contact mère-jeune est maintenu pendant deux à quatre heures, une relation exclusive se forme entre la mère et l'agneau de telle sorte que tout agneau étranger est, alors, refusé à l'allaitement. Cette seconde phase du comportement maternel, appelée phase sélective, couvre au moins toute la période de lactation. Les odeurs participent aux deux phases du comportement maternel, c'est-à-dire à l'attraction qu'exerce n'importe quel nouveau-né sur la brebis, mais également à la reconnaissance individuelle de l'agneau. Les résultats obtenus par l'étude expérimentale des mécanismes de la relation de la mère et du jeune permettent de comprendre une partie des causes de mortalité périnatale, de tenter d'y remédier et d'améliorer de façon rationnelle les méthodes d'adoption.

### 4.1 / Rôle de la mère

#### a / Olfaction et mise en place du lien mère-jeune

La présentation d'un nouveau-né encore imprégné des fluides fœtaux est acceptée beaucoup plus facilement et plus longtemps que celle d'un jeune âgé de 24 heures. Cette observation d'un rôle particulier des liquides amniotique et allantoïdien est à rapprocher de l'attraction qu'exercent ces fluides sur la femelle parturiente. Une étude précise montre que, dans une situation de choix alimentaire, une très forte attraction pour ces fluides apparaît brusquement à l'approche de la parturition, alors qu'ils sont répulsifs à tout

**Chez la brebis en anœstrus, l'odeur du bélier induit une décharge de LH avec une latence de quelques minutes seulement. Cet « effet mâle » peut être utilisé pour la maîtrise de la reproduction en élevage.**

**Une très forte attraction, d'origine olfactive, pour le liquide amniotique apparaît à l'approche de la mise bas chez la brebis, même chez les primipares. Cette attirance n'implique pas une identification individuelle de l'origine de l'odeur.**

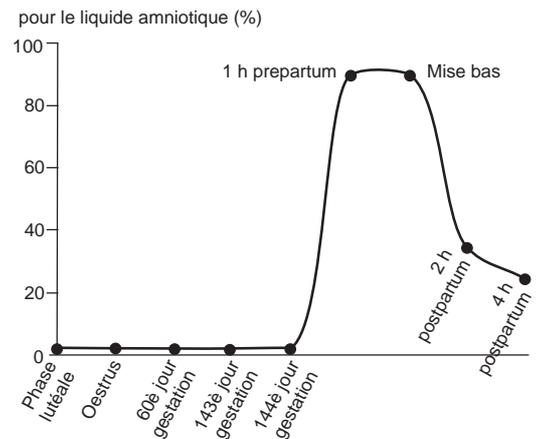
autre stade physiologique (Lévy *et al* 1983 ; figure 7). Ce comportement d'attraction-répulsion est dû à la perception, par le système olfactif principal, de molécules odorantes provenant du liquide amniotique. Des brebis rendues anosmiques ne manifestent ni attraction ni répulsion vis-à-vis du liquide amniotique (Lévy *et al* 1983) alors que la lésion du système olfactif accessoire n'entraîne pas de perturbations (Lévy *et al* 1995). Ce comportement apparaît immédiatement efficace chez les primipares et ne semble pas nécessiter un apprentissage.

Cette attraction à base olfactive permet une très rapide prise de contact avec l'agneau dès sa naissance ; elle constitue une étape importante de la mise en place du lien maternel. En effet, le lavage de l'agneau nouveau-né perturbe cette prise de contact, en particulier le comportement de léchage. De plus, chez la brebis sans expérience, le comportement maternel est totalement désorganisé : les léchages sont rares, les conduites agressives ainsi que le refus d'allaiter l'agneau sont fréquents (Lévy et Poindron 1987 ; figure 8). Le liquide amniotique est donc nécessaire à la brebis primipare pour établir les conduites de soins appropriées. La brebis multipare, de par son expérience, est néanmoins capable de compenser la perte d'informations olfactives par d'autres informations sensorielles (acoustiques et visuelles) provenant de l'agneau.

### **b / Olfaction et sélectivité du lien mère-jeune**

Le lien sélectif de la brebis avec son ou ses agneaux se met en place très rapidement dans la période qui suit immédiatement la parturition. Après deux à quatre heures de

**Figure 7.** Evolution de la réaction de la brebis envers le liquide amniotique au cours des diverses phases du cycle reproductif (d'après Lévy *et al* 1983).

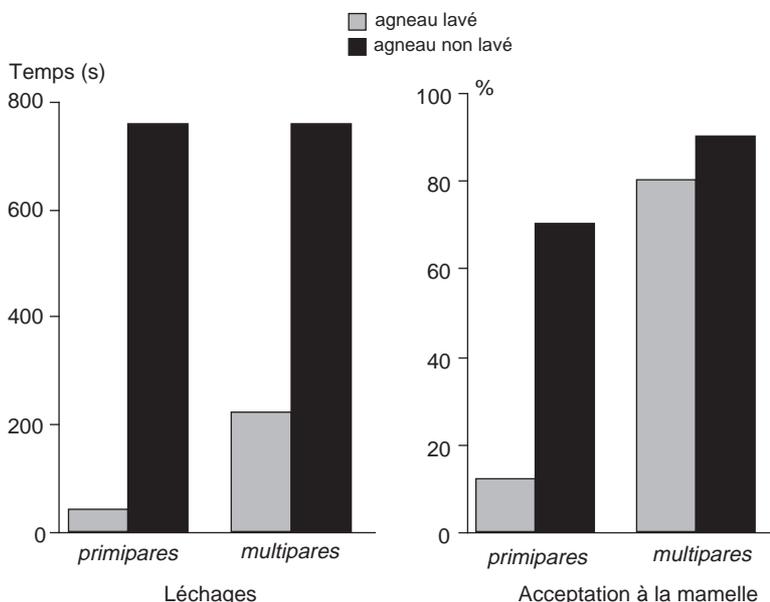


contact mère-jeune, toute tentative de tétée de la part d'un agneau étranger est rejetée (Poindron et Le Neindre 1980). Cette reconnaissance individuelle se fait à partir de signaux olfactifs. En effet, l'acceptation d'agneaux étrangers à l'allaitement n'est observable que chez des brebis privées d'odorat (Bouissou 1968, Poindron 1976, Lévy *et al* 1995). La lésion du système olfactif accessoire n'a, en revanche, aucune incidence sur la sélectivité (Lévy *et al* 1995). Le système olfactif principal intervient donc dans les deux phases du comportement maternel.

L'origine et la nature chimique des odeurs impliquées dans la sélectivité sont encore inconnues. L'odeur de l'agneau ne provient ni de l'urine ni des fèces mais probablement des sécrétions des glandes sébacées (Alexander et Stevens 1981, 1983). L'hypothèse d'un déterminisme génétique de l'odeur de l'agneau a été testée en observant les réponses des brebis à la présence de leurs jumeaux monozygotes dont l'un a été isolé pendant quatre heures. La proportion d'acceptation du jumeau isolé est voisine de celle du jumeau familial et, de plus, significativement supérieure à celle d'un agneau étranger non apparenté (Romeyer *et al* 1993). Entre les jumeaux monozygotes, il y aurait donc une ressemblance olfactive qui suggère que l'odeur du jeune serait déterminée par des facteurs génétiques.

L'odeur individuelle du jeune pourrait être acquise, en plus des diverses sécrétions cutanées de l'agneau, par un transfert par la mère de sa propre odeur lors du léchage ou de l'allaitement. Chez les ovins, les résultats obtenus ne sont toutefois pas en faveur de l'hypothèse d'un tel marquage maternel. La sélectivité se développe, par exemple, pour des agneaux nouveau-nés placés dans des cages grillagées qui empêchent les léchages ou les tétées (Poindron et Le Neindre 1980, Alexander et Stevens 1981).

**Figure 8.** Effet du lavage de l'agneau sur la réaction de brebis primipares ou multipares envers leur agneau : léchage et acceptation de la tentative de tétée (d'après Lévy et Poindron 1987).



### c / Mécanismes physiologiques de la mise en place du lien mère-jeune

Chez la brebis, l'équilibre hormonal caractéristique de la fin de la gestation et le processus du travail, c'est-à-dire les contractions utérines, sont responsables de l'apparition des réponses maternelles. Le traitement d'une femelle non gestante par une association de progestérone et d'œstradiol induit, chez une proportion importante de brebis, un comportement de soins en présence d'un nouveau-né. La stimulation du tractus génital lors de la parturition conduit à une augmentation de la libération d'ocytocine au niveau des structures du système nerveux central impliquées dans l'apparition du comportement maternel. En effet, des brebis parturientes ayant subi une anesthésie péridurale ne manifestent pas de comportement maternel. Cependant, une injection intracérébroventriculaire d'ocytocine restaure chez ces femelles la réponse de soins aux jeunes. La stimulation de la sphère génitale induit également l'attraction olfactive pour les fluides fœtaux (Lévy *et al* 1990b). Ces auteurs ont pu établir que c'est la sécrétion centrale d'ocytocine qui provoque ce changement de réactions envers les fluides fœtaux.

Il semble que la prolactine ne joue pas de rôle dans la mise en place et le maintien du comportement maternel des ovins, à l'inverse de ce qui a été proposé chez les rongeurs.

Les mécanismes neurobiologiques mis en jeu lors de l'apprentissage de l'odeur du jeune commencent à être partiellement compris. A la mise bas, le bulbe olfactif est le siège de profonds changements neurochimiques, en particulier d'une libération massive de noradrénaline et d'acétylcholine. Ces activations sont nécessaires à la mémorisation de l'odeur du jeune. En effet, la destruction des afférences noradrénergiques du bulbe olfactif ou le blocage des récepteurs  $\beta$ -adrénergiques perturbe la sélectivité maternelle (Pissonnier *et al* 1985, Lévy *et al* 1990a). Des résultats similaires sont obtenus quand l'activité du système cholinergique est perturbée par l'injection périphérique d'un antagoniste cholinergique des récepteurs muscariniques (Lévy *et al* 1997).

### 4.2 / Rôle de l'agneau - Évolution du lien mère-jeune

L'agneau doit, pour sa survie, être capable d'effectuer rapidement une première tétée qui lui assure, par la prise de colostrum, à la fois un apport énergétique essentiel et la transmission d'une protection immunitaire. Dès qu'il est capable de se tenir sur ses pattes, l'agneau recherche une zone corporelle en position supérieure et ayant des propriétés thermiques et olfactives particulières. L'odeur des fluides fœtaux est attractive pour l'agneau dès les minutes qui suivent sa naissance. Il est même capable à ce stade de discriminer les liquides provenant de sa mère de ceux d'une brebis étrangère (Schaal *et al* 1995). La sécrétion des glandes inguinales

attire également l'agneau (Orgeur *et al* 1995). L'odeur de la cire inguinale possède de plus un intense effet stimulateur sur l'activité orale et sur la respiration du jeune agneau, même avant un premier essai de tétée (Vince et Ward 1984).

Lorsque l'agneau a localisé un trayon, il tête activement en donnant des coups de tête dans la mamelle. Cette activité de tétée précoce est à la base de l'établissement rapide d'un lien privilégié entre l'agneau et sa mère. A l'âge de 24 heures, la majorité des agneaux est capable de se diriger, au cours d'épreuves de choix, vers des brebis post-parturientes et de reconnaître leur mère (Nowak *et al* 1990). Bien que les agneaux ne choisissent leur mère qu'une fois à proximité des brebis (moins de 50 cm), l'olfaction n'est pas indispensable pour l'identification du partenaire : des agneaux privés d'odorat reconnaissent tout aussi bien leur mère (Nowak 1991). Ainsi, chez les ovins, l'olfaction jouerait un rôle important dans les tout premiers stades de développement du jeune (au moment de la recherche de la mamelle). Par la suite d'autres canaux sensoriels prennent le relais, et l'attachement de l'agneau reposerait essentiellement sur l'apprentissage d'informations visuelles et acoustiques caractéristiques de sa mère. Toutefois un tel apprentissage n'est pas spontané : le renforcement qui résulte des premières tétées assure cette mise en place de l'attachement.

### 4.3 / Dans les autres espèces domestiques

L'organisation de la relation mère-jeune telle qu'elle a été étudiée chez les ovins semble similaire chez les autres ruminants. L'existence d'une période sensible pour l'établissement du lien dans le post-partum, le rôle de l'odorat dans l'établissement et le maintien de la sélectivité de ce lien ont été mis en évidence expérimentalement (caprins : Romeyer *et al* 1994a et 1994b, bovins : Le Neindre et Garel 1976). Il en est de même de l'importance des fluides fœtaux. Bien que moins étudiée expérimentalement, il semble que la relation mère-jeune soit comparable chez les équidés. Toutefois, tout comme chez les ovins, les informations olfactives ne sont pas essentielles pour permettre l'identification entre la mère et son jeune chez ces espèces (Wolski *et al* 1980).

La situation est toute autre chez les porcins. Aucun intérêt ni aucun soin direct de la truie aux nouveau-nés n'apparaît pendant et après la mise bas. Les porcelets se libèrent seuls des enveloppes fœtales et se déplacent pour atteindre la mamelle en suivant le corps de la mère. Toutefois, la truie ingère le placenta si elle en a l'occasion. Il est possible que la recherche de la mamelle soit basée sur des informations olfactives puisque, dès la naissance, le porcelet est attiré par des odeurs émanant du corps maternel telles que le liquide amniotique et le lait (Rohde Parfet et Gonyou 1991). Des indices olfactifs émis au

**Le lien sélectif agneau-brebis s'établit dès les premières heures post-partum. Il est d'abord basé sur la reconnaissance olfactive puis intègre des signaux visuels et sonores.**

**Chez les porcins, la relation mère-jeune est très différente de celle des ruminants. Elle est peu sélective et l'odorat y joue un rôle beaucoup moins important.**

niveau de la mamelle favorisent la prise de la tétine par les porcelets (Morrow-Tesch et McGlone 1990). Mais il est évident que la localisation de la mamelle dépend de stimulations multisensorielles. La relation mère-jeune s'établit progressivement, par un apprentissage relativement lent comparativement aux ovins. Mise dans une situation de choix, une truie ne semble pas pouvoir identifier ses porcelets avant sept jours post-partum (Horrell et Hodgson 1992a). En revanche, les porcelets discriminent leur mère d'une truie étrangère dès l'âge de 24 heures. Là aussi, les informations olfactives sont importantes pour identifier la mère bien que les porcelets puissent utiliser d'autres canaux sensoriels (Horrell et Hodgson 1992b). Les fèces sont alors porteurs d'informations sur l'identité olfactive de la mère (Morrow-Tesch et McGlone 1990).

En dépit de l'existence d'une reconnaissance mutuelle, il subsiste une très grande tolérance de la truie envers des porcelets étrangers : lorsque des femelles allaitantes sont élevées en groupe, elles peuvent tolérer le contact corporel de porcelets étrangers lors du repos, mais aussi dans la phase de stimulation mammaire qui précède l'allaitement. La compétition des porcelets de la mère avec les étrangers qui pourraient être présents et la synchronisation des allaitements entre les femelles du groupe maintiennent une relation mère-jeune dans un contexte de grande tolérance. Ceci n'est pas dû à une évolution dans les races domestiques puisque la même tolérance, pouvant aller jusqu'à des adoptions spontanées est observée chez le sanglier en liberté (Delcroix 1989). Ces résultats expliquent la grande facilité avec laquelle les adoptions peuvent être réalisées chez les porcins.

Il est intéressant, enfin, de mentionner le cas particulier du lapin. La femelle met bas dans le nid qu'elle a construit au cours des heures précédentes. Les soins de la lapine à sa progéniture se limitent d'ailleurs à la construction et à l'entretien du nid, et au positionnement au-dessus de la portée afin de l'allaiter (Zarrow *et al* 1965) à un rythme d'environ une fois toutes les 24 heures. La femelle reste alors sur le nid pendant trois à cinq minutes, durant lesquelles les 10 à 14 lapereaux nés aveugles et sourds doivent localiser et saisir l'une des huit à dix tétines maternelles. L'adaptation du nouveau-né à cette compétition intense est cruciale : s'il ne parvient pas à ses fins au cours des deux premiers jours, ses chances de survie sont compromises. Le succès des premières prises

lactées dépend de plusieurs facteurs physiologiques et comportementaux, parmi lesquels l'émission par la femelle allaitante d'une phéromone de recherche de la mamelle (Hudson et Distel 1983). Cette substance, dont la nature demeure inconnue, déclenche le comportement de recherche de la mamelle et de saisie d'une tétine chez le lapereau. Elle est présente sur le pelage abdominal de la femelle et aussi dans son lait (Hudson *et al* 1996).

## Conclusion

L'odorat semble être le canal sensoriel privilégié dans l'univers de relations intraspécifiques chez de nombreuses espèces de mammifères. Les informations chimiques fournissent des repères qui permettent la reconnaissance individuelle aussi bien dans la relation mère-jeune que chez les adultes. Elles contribuent à l'organisation spatio-temporelle de la rencontre des partenaires sexuels, à l'identification de l'état physiologique de l'un et de l'autre, à la réalisation de l'activité sexuelle, à la mise en place et au maintien de la relation mère-jeune. Mais la communication chimique intervient aussi au plus profond des mécanismes neuroendocriniens pour adapter les processus physiologiques aux possibilités de rencontre entre individus et à l'organisation sociale de l'espèce.

Toutefois, pour importants que soient ces rôles, ils ne s'exercent qu'en association avec l'ensemble des informations fournies par les autres canaux sensoriels. Dans la quasi-totalité des cas étudiés, à chacune des étapes des comportements de la reproduction (recherche de la femelle en œstrus, déclenchement des tentatives d'accouplement, relations mère-jeune), comme lors des actions sur le fonctionnement physiologique (effet mâle et effet femelle), une multiplicité d'informations transmises par les divers canaux sensoriels contribue à l'organisation des réponses. Ces informations peuvent avoir une action cumulative et sont souvent redondantes. Leur multiplicité et leur diversité sont une garantie de leur efficacité puisqu'une conduite nécessaire à la survie de l'espèce peut se réaliser même avec une information partielle.

Cet article, paru en février 1997 dans *Le Point Vétérinaire* n° 181, est publié avec l'aimable autorisation des éditions du Point Vétérinaire.

## Références bibliographiques

- Alexander G., Stevens D., 1981. Recognition of washed lambs by Merino ewes. *Appl. Anim. Ethol.*, 7, 77-86.
- Alexander G., Stevens D., 1983. Odour cues to maternal recognition of lambs : an investigation of some possible sources. *Appl. Anim. Ethol.*, 9, 165-175.

- Alexander G., Poindron P., Le Neindre P., Stevens D., Lévy F., Bradley L., 1986. Importance of the first hour post-partum for exclusive maternal bonding in sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 16, 295-300.

- Baldwin B.A., Meese G.B., 1977. The ability of sheep to distinguish between conspecifics by means of olfaction. *Physiol. Behav.*, 18, 803-808.

- Beach F.A., 1976. Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in female mammals. *Horm. Behav.*, 7, 105-138.
- Boissy A., Terlouw C., Le Neindre P., 1998. Presence of cues from stressed conspecifics increases reactivity to aversive events in cattle : Evidence for the existence of alarm substances in urine. *Physiol. Behav.*, sous presse.
- Bouissou M.F., 1968. Effet de l'ablation des bulbes olfactifs sur la reconnaissance du jeune par sa mère chez les Ovins. *Rev. Comp. Anim.*, 3, 77-83.
- Bouissou M.F., 1985. Contribution à l'étude des relations interindividuelles chez les Bovins domestiques femelles. Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Paris VI, 365 p.
- Brown R.E., Roser B., Singh, P.B., 1990. The MHC and individual odours in rats. In : D.W. Macdonald, D. Müller-Schwarze and S.E. Natynczuk (eds), *Chemical signals in Vertebrates*, 228-243. Oxford University Press, Oxford.
- Chemineau P., 1983. Effect on oestrus and ovulation of exposing creole goats to the male at three times of the year. *J. Reprod. Fertil.*, 67, 65-72.
- Cohen-Tannoudji J., Locatelli A., Signoret J.P., 1986. Non-pheromonal stimulation by the male of LH release in the anæstrous ewe. *Physiol. Behav.*, 36, 921-924.
- Cohen-Tannoudji J., Einhorn J., Signoret J.P., 1994. Ram sexual pheromone : first approach of chemical identification. *Physiol. Behav.*, 56, 955-961.
- Delcroix I., 1989. Etude du groupe social chez le sanglier (*Sus scrofa* L.) en condition de semi-liberté : sa fonction adaptative dans la reproduction et l'élevage des jeunes. Thèse Université de Paris XII, 154 p.
- Delcroix I., Mauget R., Signoret J.P., 1990. Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the European wild Boar (*Sus scrofa* L.). *J. Reprod. Fertil.*, 89, 613-617.
- Gonzalez R., Poindron P., Signoret J.P., 1988. Temporal variation in LH and testosterone responses of rams after the introduction of oestrous females during the breeding season. *J. Reprod. Fertil.*, 83, 201-208.
- Hale E.B., 1966. Visual stimuli and reproductive behavior in bulls. *J. Anim. Sci.*, 25 (suppl.), 36-44.
- Horrell I., Hodgson J., 1992a. The bases of sow-piglet identification. 1. The identification by sows of their own piglets and the presence of intruders. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 33, 319-327.
- Horrell I., Hodgson J., 1992b. 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., Distel H., 1983. Nipple location by newborn rabbits : behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour*, 85, 260-275.
- Hudson R., Schaal B., Bilko A., Altbäcker V., 1996. Just three minutes a day : The behaviour of young rabbits viewed in the context of limited maternal care. *Proceedings of the 6th World Rabbit Congress*, vol. 2, 395-403, Toulouse.
- Izard M.K., Vandenberg J.G., 1982. The effect of bull urine on puberty and calving date in crossbred beef heifers. *J. Anim. Sci.*, 55, 1160-1168.
- Jewell P.A., Grubb P., 1974. The breeding cycle, the onset of oestrus and conception in Soay sheep. In : P.A. Jewell, C. Milner and J. Martin Boyd (eds), *Island Survivors*, 224-241. Oxford University Press, Oxford.
- Katongole C.B., Naftolin F., Short, R.V., 1971. Relationship between blood levels of luteinizing hormone, and testosterone in bulls and the effect of sexual stimulation. *J. Endocrinol.*, 50, 457-466.
- Kiddy C.A., Mitchell D.S., Bolt D.J., Hawk H.W., 1978. Detection of estrus-related odors in cows by trained dogs. *Biol. Reprod.*, 19, 389-395.
- Kirkwood R.N., Hughes P.E., 1980. A note on the influence of boar effect component stimuli on puberty attainment in the gilt. *Anim. Prod.*, 31, 209-211.
- Klemm W.R., Hawkins G.N., de los Santos E., 1987. Identification of compounds in bovine cervico-vaginal mucus that evoke male sexual behavior. *Chemical Senses*, 12, 77-87.
- Knight T.W., Lynch P.R., 1980. Sources of ram pheromones that stimulate ovulation in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.*, 3, 133-136.
- Ladewig J., Hart B.L., 1981. Demonstration of estrus-related odors in cow urine by operant conditioning of rats. *Biol. Reprod.*, 24, 1165-1169.
- Ladewig J., Price E.O., Hart B.L., 1980. Flehmen in male goats : role in sexual behavior. *Behav. Neural Biol.*, 30, 312-322.
- Le Neindre P., Garel J.P., 1976. Existence d'une période sensible pour l'établissement du comportement maternel de la vache après la mise-bas. *Biol. Behav.*, 1, 217-221.
- 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., Poindron P., Le Neindre P., 1983. Attraction and repulsion by amniotic fluids and their olfactory control in the ewe around parturition. *Physiol. Behav.*, 31, 687-692.
- Lévy F., Gervais R., Kindermann U., Orgeur P., Piketty V., 1990a. Importance of  $\beta$ -Noradrenergic receptors in the olfactory bulb of sheep for recognition of lambs. *Behav. Neurosci.*, 104, 464-469.
- Lévy F., Keverne E.B., Piketty V., Poindron P., 1990b. Physiological determinism of olfactory attraction for amniotic fluids in sheep. In : D.W. McDonald, D. Müller-Schwarze and S.E. Natynczuck (eds), *Chemical Signals in Vertebrates*, 162-165. Oxford University Press, Oxford.
- Lévy F., Locatelli A., Piketty V., Tillet Y., Poindron P., 1995. Involvement of the main but not the accessory olfactory system in maternal behavior of primiparous and multiparous ewes. *Physiol. Behav.*, 57, 97-104.
- Lévy F., Richard Ph., Meurisse M., Ravel N., 1997. Scopolamine impairs the ability of parturient ewes to learn to recognize their lambs. *Psychopharmacology*, 129, 85-90.
- Lindsay D.R., 1965. The importance of olfactory stimuli in the mating behavior of the ram. *Anim. Behav.*, 13, 75-78.
- Lindsay D.R., Robinson T.J., 1961. Studies of the efficiency of mating in the sheep. II. The effect of freedom of rams, paddock size, and age of ewes. *J. Agric. Sci.*, 57, 141-145.
- McGlone J.J., Curtis S.E., Banks E.M., 1987. Evidence for aggression-modulating pheromones in prepuberal pigs. *Behav. Neural Biol.*, 47, 27-39.
- Melrose D.R., Reed H.C.B., Patterson R.L.S., 1971. Androgen steroids associated with boar odour as an aid to the detection of oestrus in pig artificial insemination. *Brit. Vet. J.*, 127, 497-502.

- Mesnil du Buisson F. (du), Signoret J.P., 1962. Influences de facteurs externes sur le déclenchement de la puberté chez la truie. *Ann. Zootech.*, 11, 53-59.
- Morrow-Tesch J., McGlone J.J., 1990. Sources of maternal odors and the development of odor preferences in baby pigs. *J. Anim. Sci.*, 68, 3563-3571.
- Müller-Schwarze D., 1974. Olfactory recognition of species groups, individuals and physiological states among mammals. In : M. C. Birch (ed), *Pheromones*, 316-326. North Holland, Amsterdam, London.
- 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., Poindron P., Putu I.G., 1990. Development of mother discrimination by single and multiple newborn lambs. *Dev. Psychobiol.*, 22, 833-845.
- Orgeur P., Nowak R., Schaal B., 1995. Le lien d'attachement entre l'agneau et la brebis : premières recherches sur les mécanismes de mise en place. Implications pour le bien-être néonatal. In : M. Picard, R.H. Porter et J.P. Signoret (eds), *Comportement et bien-être animal*, 47-59. INRA, Paris.
- Over R., Cohen-Tannoudji J., Dehnhardt M., Claus R., Signoret J.P., 1990. Effect of pheromones from male goats on LH-secretion in anoestrous ewes. *Physiol. Behav.*, 48, 665-668.
- Pearce G.P., Hughes P.E., 1987. An investigation of the roles of boar-component stimuli in the expression of proceptivity in the female pig. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 18, 287-299.
- Pissonnier D., Thiery J.C., Fabre-Nys C., Poindron P., Keverne E.B., 1985. The importance of olfactory bulb noradrenalin for maternal recognition in sheep. *Physiol. Behav.*, 35, 361-363.
- Poindron P., 1976. Effets de la suppression de l'odorat, sans lésion des bulbes olfactifs, sur la sélectivité du comportement maternel de la Brebis. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 282, 489-491.
- Poindron P., Le Neindre P., 1980. Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. *Adv. Study Behav.*, 11, 75-119.
- Poindron P., Cognié Y., Gayerie F., Orgeur P., Oldham C.M., Ravault J.P., 1980. Changes in gonadotrophins and prolactin levels in isolated (seasonally or lactationally) anovular ewes associated with ovulation caused by the introduction of rams. *Physiol. Behav.*, 25, 227-236.
- Rohde Parfet K.A., Gonyou H.W., 1991. Attraction of newborn piglets to auditory, visual, olfactory and tactile stimuli. *J. Anim. Sci.*, 69, 125-133.
- Romeyer A., Porter R.H., Poindron P., Orgeur P., Chesne P., Poulin N., 1993. Recognition of dizygotic and monozygotic twin lambs by ewes. *Behaviour*, 127, 119-139.
- Romeyer A., Poindron P., Orgeur P., 1994a. Olfaction mediates the establishment of selective bonding in goats. *Physiol. Behav.*, 56, 693-700.
- Romeyer A., Poindron P., Porter R.H., Lévy F., Orgeur P., 1994b. Establishment of maternal bonding and its mediation by vaginocervical stimulation in goats. *Physiol. Behav.*, 55, 395-400.
- Sanford L.M., Palmer W.M., Howland B.E., 1974. Influence of sexual activity on serum levels of LH and testosterone in the ram. *Can. J. Anim. Sci.*, 54, 579-585.
- Sasada H., Sugiyama T., Yamashita K., Masaki J., 1983. Identification of specific odor components in mature male goat during the breeding season. *Jap. J. Zootech. Sci.*, 54, 401-408.
- Schaal B., Orgeur P., Arnould C., 1995. Olfactory preferences in newborn lambs : Possible influence of prenatal experience. *Behaviour*, 132, 351-365.
- Signoret J.P., 1970. Reproductive behaviour of pigs. *J. Reprod. Fert.*, 11 (suppl.), 105-117.
- Signoret J.P., 1974. Rôle des différentes informations sensorielles dans l'attraction de la femelle en œstrus par le mâle chez les Porcins. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 14, 747-755.
- Signoret J.P., 1975. Influence of the sexual receptivity of a teaser ewe on the mating preferences in the ram. *Appl. Anim. Ethol.*, 1, 229-232.
- Signoret J.P., Mesnil du Buisson F. (du), 1961. Etude du comportement de la truie en œstrus. *Cong. Int. Reprod. Anim. La Haye*, 171-175.
- Underwood E.G., Shier F.L., Davenport N., 1944. Studies of sheep husbandry in WA : The breeding season of merino, crossbred, and british breedewes in the agricultural districts. *J. Agric. West. Austr.*, 11, 135-143.
- Vieuille-Thomas C., Signoret J.P., 1992. Pheromonal transmission of an aversive experience in the domestic pig. *J. Chem. Ecol.*, 18, 1551-1557.
- 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.
- Wallach S.J.R., Price E.O., 1988. Bulls fail to show preference for estrous females in serving capacity tests. *J. Anim. Sci.*, 66, 1174-1178.
- Wolski T.R., Hout K.A., Aronson R., 1980. The role of the senses in mare-foal recognition. *Appl. Anim. Ethol.*, 6, 121-138.
- Yamaguchi M., Yamazaki K., Beauchamp G.K., Bard J., Thomas Z., Boyse E.A., 1981. Distinctive urinary odors governed by the major histocompatibility locus in the mouse. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 78, 5817-5820.
- Zarrow M.X., Denenberg V.H., Anderson C.O., 1965. Rabbit : frequency of suckling in the pup. *Science*, 150, 1835-1836.

## Abstract

### *The role of the sense of smell in interindividual relationships in livestock.*

The sense of smell plays an essential role in communication in mammals. Individual recognition can be achieved on the sole basis of olfactory signals. The setting of the different stages in sexual behaviour involves smells coming from the male as well as the female. Sexual odours also interfere in the regulation of physiological pro-

cesses. The different phases in the relationship between mother and young involves a critical role for olfactory communication. In every case studied the sense of smell acts by interacting with the other senses, in a way that is cumulative and often redundant.

Signoret J.P., Lévy F., Nowak R., Orgeur P., Schaal B., 1997. Le rôle de l'odorat dans les relations interindividuelles des animaux d'élevage. *INRA Prod. Anim.*, 10 (5), 339-348.