

Relations sociales, conduites agressives et réactivité émotionnelle chez les ongulés : influence des stéroïdes sexuels

Les hormones sexuelles affectent de nombreux aspects du comportement animal : la reproduction évidemment, mais aussi les conduites agressives, l'établissement de relations de dominance, et la réactivité émotionnelle influence de nombreux comportements et intervient dans l'adaptation de l'animal à son milieu.

A côté de leurs effets sur la motivation sexuelle et la réalisation des conduites de reproduction (sexuelles et parentales), les sté-

roïdes sexuels affectent de nombreux autres aspects du comportement des animaux, comme de celui des humains ; par exemple, les relations sociales, les conduites agressives, le comportement territorial, la réactivité émotionnelle, les capacités cognitives, etc. Les études dans ces domaines ont surtout été faites chez les Rongeurs et les Primates, Homme inclus (voir les revues de Moyer 1974, Messent 1976, Rogers 1976, Brain 1979). Les Ongulés n'ont fait l'objet que de relativement peu d'études, alors que leur endocrinologie, en particulier celle des espèces domestiques, est très bien connue (cf. Levasseur et Thibault 1980). Cependant, nombre des comportements précédemment cités et susceptibles d'être influencés par les stéroïdes sexuels ont une importance pratique considérable dans la gestion des groupes d'Ongulés domestiques ; c'est le cas du comportement social (incluant les conduites agressives) et aussi de la réactivité émotionnelle.

Résumé

A côté de leurs effets sur la motivation sexuelle et la réalisation des conduites de reproduction, les stéroïdes sexuels affectent de nombreux autres aspects du comportement, en particulier les relations sociales, les conduites agressives et la réactivité émotionnelle.

Nos connaissances dans ce domaine, en ce qui concerne les Ongulés, ne sont que relativement récentes et souvent fragmentaires, bien que l'importance des comportements influencés par les stéroïdes sexuels soit évidente pour la gestion des espèces domestiques.

Il existe des différences sexuelles dans les comportements agressifs, le rôle social qu'exercent les individus, et la réactivité émotionnelle. Ces différences sont sous la dépendance des androgènes. On a en effet pu mettre en évidence des variations des comportements territoriaux et agressifs avec les variations naturelles des niveaux hormonaux. Par ailleurs, des interventions telles que la castration ou des traitements hormonaux chez l'adulte, le jeune ou même *in utero*, ont confirmé l'influence des stéroïdes sexuels. En particulier, les traitements par des androgènes accroissent l'aptitude à la dominance des mâles et des femelles, et réduisent les réactions de peur dans les deux sexes en situations sociales ou non sociales. De plus, cet effet persiste après l'arrêt des traitements et il est ainsi possible d'influencer à long terme le rang social d'un animal. Le mode d'action des androgènes est cependant mal connu.

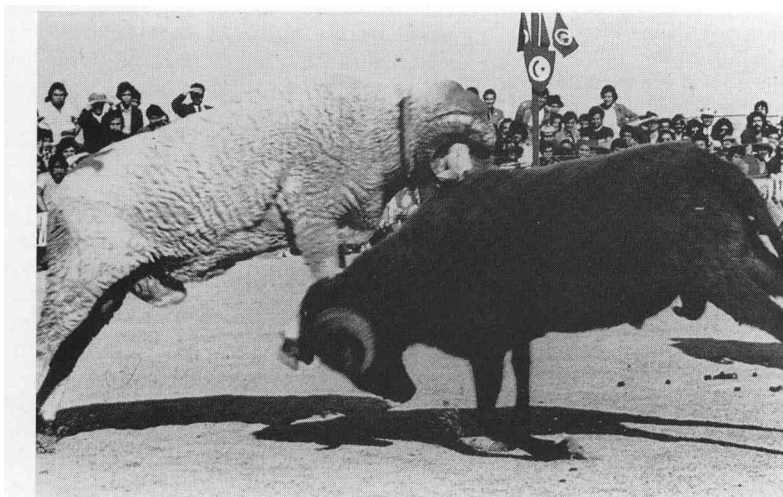
Compte tenu de la généralisation de l'élevage des mâles en groupes, l'étude des relations entre androgènes et conduites agressives s'avère nécessaire. Par ailleurs, la réactivité émotionnelle qui peut également être influencée par les stéroïdes sexuels, intervient dans l'adaptation de l'animal à son milieu. Son étude, ainsi que celle de ses facteurs de variation, s'inscrit donc dans le cadre des recherches qui visent à développer des techniques respectueuses du bien-être animal.

Les Ongulés domestiques appartiennent à des espèces sociales, mais les méthodes modernes d'élevage (en particulier en élevage intensif) ont complètement bouleversé les structures sociales naturelles, et entraînent pour l'animal des conditions de vie de plus en plus artificielles. La constitution d'unités de taille importante entretenues sur des surfaces très réduites s'est généralisée ; de plus les groupes constitués par l'Homme, sur des critères d'âge, de sexe ou de niveau de production, diffèrent considérablement de ceux

que l'on rencontre dans les espèces sauvages correspondantes : le jeune est souvent séparé de sa mère dès la naissance et élevé en groupes unisexués de jeunes de même âge. Les animaux des deux sexes sont le plus souvent séparés définitivement et les groupes sont fréquemment remaniés. A l'opposé, dans d'autres cas, les animaux sont élevés en cases individuelles ce qui, pour des animaux sociaux comme le sont les Ongulés domestiques, est une situation tout aussi anormale. Tout ceci a des conséquences défavorables, en particulier un accroissement de l'agressivité intra-spécifique pouvant aller jusqu'à des mutilations ou au cannibalisme, des perturbations des processus d'ontogenèse et d'attachement, aboutissant à des troubles du comportement social, sexuel et maternel et, enfin, à des réactions de stress. La production est bien évidemment affectée : réduction de la vitesse de croissance, augmentation de l'indice de consommation, chute de la production laitière, problèmes de fertilité, pathologies diverses et mortalité.

La réactivité émotionnelle (qui inclut les réactions de peur) peut être considérée comme une variable intermédiaire qui intervient dans tous les comportements fondamentaux (social, sexuel, parental...), mais également dans la relation Homme-Animal, les apprentissages, et plus généralement dans l'adaptation de l'animal à son milieu. Une réactivité émotionnelle élevée peut conduire à l'apparition de comportements inadaptés voire pathologiques et à un état de stress ayant pour conséquences à la fois des pertes économiques et une diminution du bien-être. L'élevage moderne se caractérise également par une réduction extrême des contacts entre l'éleveur et ses animaux, ce qui entraîne une absence de familiarisation et parfois des réactions de peur intense de l'animal. Une réactivité émotionnelle élevée, favorisant les réactions de peur, et/ou une tendance à l'agressivité peuvent poser des problèmes lors des inévitables manipulations et, outre des pertes de temps, être source d'accidents graves tant pour les animaux que pour les humains.

Combat de béliers en Afrique du Nord.



Cet article fait le point des connaissances sur l'influence des stéroïdes sexuels dans les relations sociales, sur les conduites agressives et la réactivité émotionnelle chez les Ongulés sauvages et domestiques.

1 / Influence des stéroïdes sexuels sur les relations sociales

La castration des animaux domestiques, dans le but de contrôler leur comportement sexuel mais aussi de réduire leur comportement agressif, remonte à l'Antiquité ; ceci met en évidence la relation intuitive que l'Homme avait faite entre ces comportements et la présence des organes sexuels bien avant toute étude systématique.

1.1 / Différences sexuelles dans les comportements agressif et territorial

Dans pratiquement toutes les espèces de Mammifères de la souris à l'Homme, le sexe mâle est le plus agressif (cf. revue de Moyer 1974). Les Ongulés ne font pas exception à cette règle, et il est d'observation courante que les taureaux, étalons, béliers et boucs sont plus agressifs et plus difficiles à manipuler que leurs castrats respectifs. Les cervidés mâles (cerf, chevreuil) entretenus en captivité sont également réputés agressifs et potentiellement dangereux. Le folklore de nombreux pays, en particulier méditerranéens et asiatiques, a d'ailleurs mis à profit cette agressivité inter-mâles lors de combats organisés en spectacles (par exemple combats de béliers ou de dromadaires). Une exception est constituée, en Suisse, par les combats de vaches qui sont organisés chaque année dans le Valais, lors de la montée à l'alpage et lors du retour dans la vallée.

Certaines espèces, comme les chevaux ou les cervidés, présentent des postures de combat sexuellement dimorphiques : par exemple les étalons se dressent sur les postérieurs et frappent avec les antérieurs, alors que les juments frappent presque exclusivement avec les postérieurs. Les cerfs mâles s'affrontent et luttent avec les bois (pendant la période où ils sont nettoyés), alors que les femelles se dressent sur les postérieurs.

La possession et la défense d'un territoire, en particulier par le marquage olfactif, sont presque exclusivement l'apanage des mâles. Enfin, comme dans d'autres espèces (y compris l'Homme), les différences sexuelles dans les comportements à caractère agressif apparaissent très tôt : les jeunes mâles sont plus impliqués dans des « jeux » de type agressif, pseudo-luttes, etc. Ceci a été mis en évidence chez le jeune zébu (Reinhardt *et al* 1978), l'agneau (Sachs et Harris 1978) et le poulain (Tyler 1972, Schœn *et al* 1976).

1.2 / Variations des comportements agressifs et territoriaux en relation avec les variations naturelles des niveaux hormonaux

a / Chez le mâle

Tous les Ongulés sauvages vivant au-delà du 20ème parallèle (Nord ou Sud) ont une reproduction saisonnière (période de rut). Les changements dans le comportement des mâles sont alors généralement spectaculaires : le comportement territorial se met en place chez les cervidés et les antilopes territoriales et s'accompagne d'un accroissement d'agressivité. Chez les espèces non territoriales, comme les moutons sauvages, les mâles se dispersent et l'accroissement d'agressivité entre eux est également la règle. On estime que chez le bœuf musqué 5 à 10 % des mâles meurent chaque année des blessures reçues durant la période de rut (Wilkinson et Shank 1976). Dans la population de cerfs élaphe de l'île de Rhum, 23 % des mâles sont blessés durant cette période, dont 6 % de manière permanente d'après Clutton-Brook *et al* (1979).

Il est bien établi que les variations d'agressivité et de comportement territorial sont associées à l'activité sexuelle, qui elle-même reflète les variations des taux circulants d'androgènes. Dans le passé, ou pour certaines espèces sauvages, seules des mesures indirectes ont été ou sont disponibles : poids des testicules, diamètre des tubes séminifères ou caractères sexuels secondaires tels que les bois des cervidés. Actuellement, les méthodes fiables de dosage dans le plasma ont permis de relier de manière non ambiguë les variations d'agressivité et les taux d'androgènes, en particulier chez le bélier (Illius *et al* 1976, Lincoln et Davidson 1977 ; figure 1), l'étalon (Kirkpatrick *et al* 1977), le chevreuil (Sempéré *et al* 1980 ; figure 2).

Cependant, chez le taureau, il a été impossible de mettre en relation les différences individuelles d'agressivité et les niveaux de testostérone (Price *et al* 1986).

Chez les espèces sauvages, l'éléphant et le dromadaire offrent deux exemples remarquables de relation entre agressivité et testostéronémie. Le phénomène du « musth » chez l'éléphant d'Asie domestiqué, se traduit par des épisodes agressifs et une sécrétion abondante des glandes temporales chez les mâles adultes. Pendant ces périodes ils sont extrêmement dangereux pour l'Homme et ne peuvent plus être utilisés pour le travail. Il a été clairement établi que le « musth » est associé à de très importants taux de testostérone (30 à 65 ng/ml contre environ 1 ng/ml en dehors de ces périodes). Un phénomène analogue a été décrit chez le dromadaire (Yagil et Etzion 1980).

Le cerf élaphe d'Europe offre un bon exemple du contrôle hormonal du comportement social (Lincoln 1971, Lincoln *et al* 1970, 1972). Dans cette espèce, une partie de l'effet des hormones sur le comportement social passe par un caractère sexuel secondaire, l'aspect des bois, qui est sous contrôle direct des androgènes. La pousse des bois, initialement recouverts d'un tissu hautement vascularisé (le velours) commence alors que les taux de testostérone plasmatique sont au plus bas. Généralement, la croissance des bois est terminée en juillet, alors que la testostéronémie augmente. Le dépouillement des velours survient au début du mois de septembre, sous l'influence des androgènes. Les bois sont complètement « nettoyés », et efficaces pour la période du rut en septembre-octobre dans nos régions. L'effondrement des taux de testostérone en février-mars est suivi, un mois après, de la chute des bois.

Le type de combats entre mâles dépend de l'état des bois : lorsque les bois sont « nettoyés », les animaux s'affrontent, alors que lorsqu'ils ont perdu leurs bois, ou que ceux-ci sont en velours, ils utilisent leurs membres

Figure 1. Taux de testostérone plasmatique et index d'agression chez le bélier entretenu en conditions d'éclairage contrôlées (d'après Lincoln et Davidson 1977). L'index d'agression est obtenu, sur des animaux entretenus en boxes individuels, grâce à un système mécanique enregistrant les coups dirigés vers les voisins.

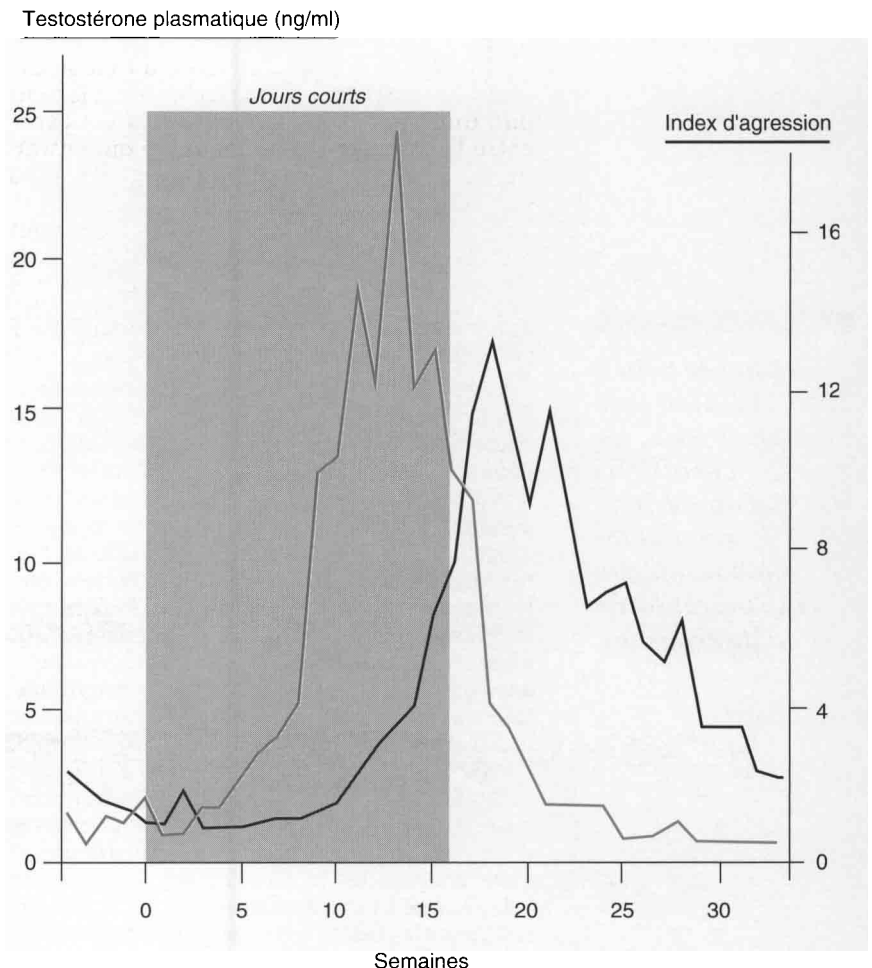
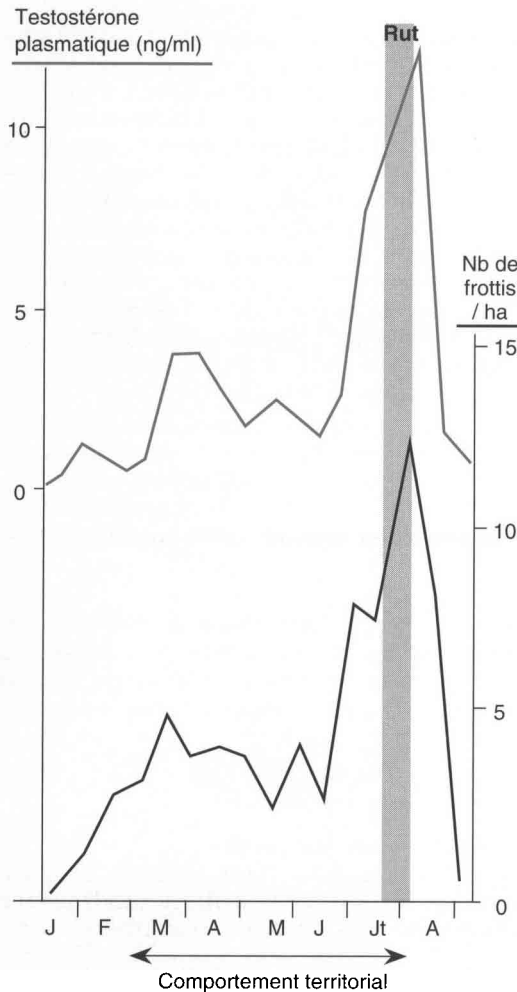


Figure 2. Taux de testostérone plasmatique et comportement territorial apprécié par la fréquence des « frottis » (c'est-à-dire frottements de la région frontale contre les arbres) chez le chevreuil (d'après Sempéré et al 1980).



Chez le bélier, l'étalon et le chevreuil, les variations d'agressivité suivent les variations des taux circulants d'androgènes.

antérieurs pour l'attaque et la défense ; les postures de menace changent également.

Le fait que, d'une part, le comportement des animaux change brusquement lors de la chute des bois alors que les changements hormonaux sont progressifs et que, d'autre part, il y a peu de changements comportementaux pendant la période où les bois sont nettoyés alors qu'il y a de grandes variations des niveaux hormonaux, a conduit à penser que le comportement n'est qu'indirectement influencé par les niveaux d'androgènes, et directement influencé par le développement des bois. Ceci a été confirmé par la manipulation expérimentale des niveaux hormonaux (castration, implants), ou la modification de l'aspect des bois sans modification des niveaux hormonaux (amputation, adjonction d'andouillers) : les études expérimentales (voir plus loin) ont montré que le comportement change dès le changement d'aspect des bois, et que la manipulation des niveaux hormonaux n'a d'effet que si elle induit un changement d'aspect des bois.

Alors que la relation directe entre androgènes, comportement agressif et territorial est bien documentée, celle entre androgènes et rang social n'a été que peu étudiée même chez l'animal domestique.

b / Chez la femelle

Il existe relativement peu de données en ce qui concerne les relations entre statut hormonal et agressivité chez les Ongulés femelles. Quelques études rapportent un accroissement d'agressivité lors de l'œstrus chez la brebis, la jument, la femelle du dromadaire. Nous n'avons personnellement pas mis en évidence un tel phénomène chez la vache, bien que la recherche de contact de la femelle en œstrus la conduise à être plus fréquemment impliquée dans des interactions agonistiques, et que la présence d'une ou plusieurs femelles en œstrus dans un groupe entraîne une plus grande agitation générale (Bouissou 1975).

Chez les Rongeurs, les femelles allaitantes sont beaucoup plus agressives que les femelles non allaitantes dans une variété de tests d'agressivité. Aucune donnée de ce type n'existe pour les Ongulés, bien que la femelle suitée puisse se montrer agressive pour défendre son jeune.

1.3 / Effet de la manipulation expérimentale des niveaux hormonaux sur les comportements agressifs

Les corrélations observées entre les niveaux hormonaux et les comportements agressifs n'impliquent pas de relation de cause à effet. Pour étudier les relations causales entre hormones et comportement, il est impératif de manipuler l'une des variables (par exemple : les niveaux hormonaux) et d'apprécier les changements parallèles de l'autre (le comportement). La manipulation expérimentale des niveaux hormonaux inclut leur suppression par castration ou ovariectomie, ainsi qu'un apport exogène sous forme d'injections ou d'implants, chez l'adulte, chez le jeune animal ou même *in utero*.

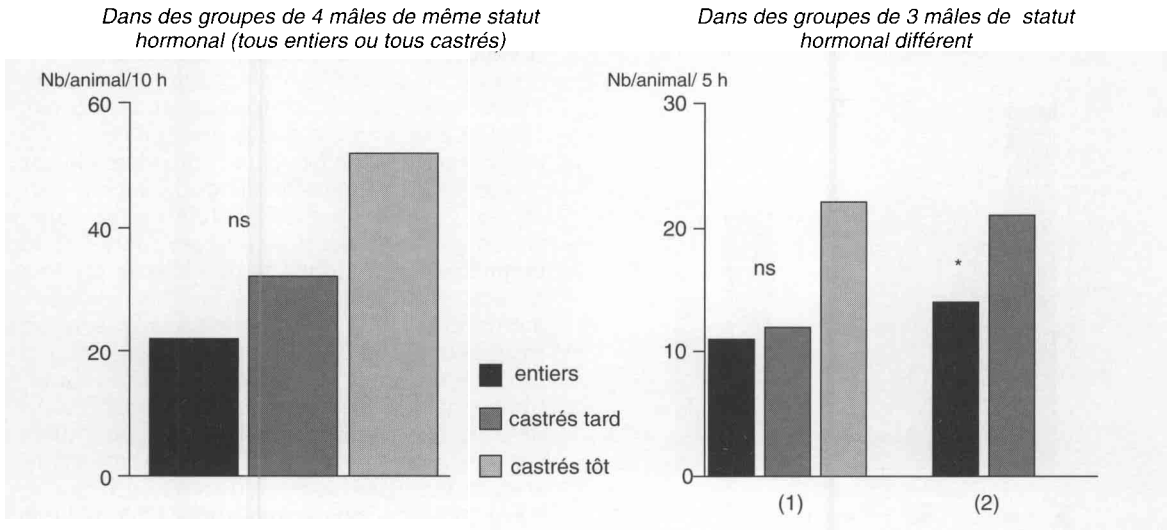
a / Castration

Bien que la castration des animaux domestiques pour en faciliter la manipulation et l'utilisation pour le travail soit pratiquée depuis l'Antiquité, curieusement, peu d'études systématiques ont été effectuées pour en apprécier l'effet sur les relations intraspécifiques.

Hinch (1978) et Hinch *et al* (1982) ont montré que les taureaux sont socialement plus actifs que les bœufs et initient plus d'interactions agressives, la différence étant surtout apparente au-delà de 15 mois. Les distances sociales sont supérieures pour les taureaux.

Cependant, une autre étude comparative du comportement de taureaux et de bœufs castrés à l'âge de 3 mois ou de 12 mois a montré que les taureaux, bien que socialement

Figure 3. Fréquence des agressions (coups et menaces) entre bovins mâles entiers et castrés (tard : à 12 mois, tôt : à 3 mois). 1 : dans les paires où les relations ne sont pas établies ; 2 : lorsqu'ils dominent un animal castré tôt. * : $P < 0,05$.



plus actifs et dominants par rapport aux castrés, n'étaient pas plus agressifs que les bœufs ni entre eux, ni vis-à-vis des animaux castrés qu'ils dominent (figure 3). Par contre, ils présentent une très faible fréquence de fuites (non consécutives à une agression) par comparaison aux deux autres catégories d'animaux (figure 4), et une très forte proportion d'absence de réponse à une agression ; en conséquence, la plupart des luttes restent entre eux sans issue (figure 5 ; Bouissou *et al* 1986). Une récente étude a également montré une absence de différence dans le comportement agressif de béliers et de mâles castrés avant l'âge de 3 mois (Bouissou, non publié ; figure 6).

La castration des cerfs mâles entraîne la chute des bois environ 20 jours plus tard ; ils repoussent immédiatement mais restent défi-

nitivement en velours. Les animaux castrés étudiés par Lincoln *et al* (1970, 1972) ont été relégués en bas de la hiérarchie, ils ont regagné quelques places lorsque les autres mâles ont également été en velours, mais n'ont jamais retrouvé leur statut initial.

b / Traitements hormonaux chez l'adulte et le jeune

Les résultats des études concernant l'effet d'un traitement par les stéroïdes sexuels chez les mâles sont variables selon les auteurs, les espèces, les stéroïdes utilisés (androgènes aromatisables ou non aromatisables ou œstrogènes). Cependant, on observe assez généralement un accroissement de l'agressivité consécutif à un traitement de testostérone, ou de dihydrotestostérone associée à de

Figure 4. Fréquence des fuites (non consécutives à une agression) entre bovins mâles entiers et castrés. 1 : dans les paires où les relations ne sont pas établies ; 2 : lorsqu'ils sont dominés par un taureau. a, b, c : valeurs différentes à $P < 0,05$.

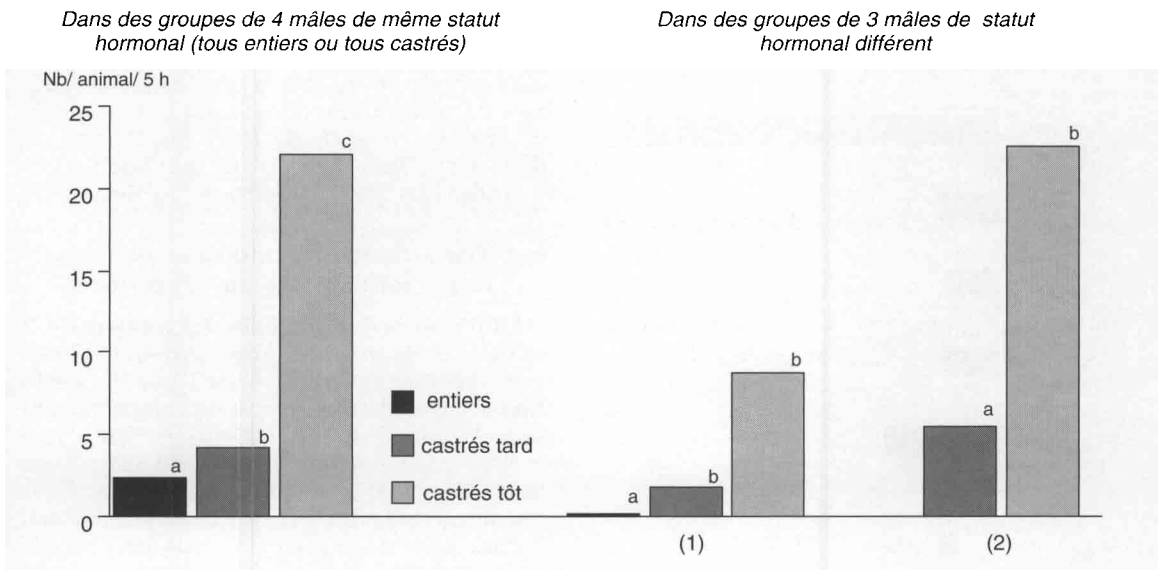
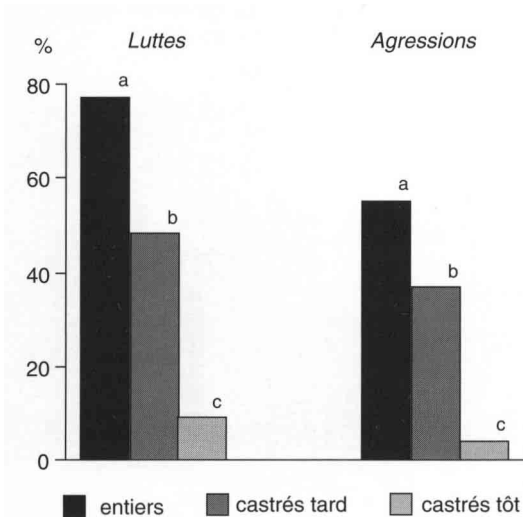


Figure 5. Proportion de luttes sans issues et d'agressions inefficaces (c'est-à-dire n'entraînant pas la fuite de l'animal attaqué) chez les mâles entiers ou castrés.



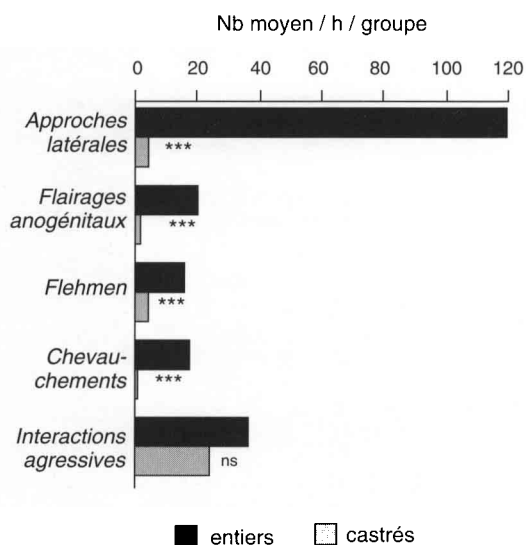
l'œstradiol. C'est le cas chez le mouton (Matter 1976, Lincoln et Davidson 1977, Parrott 1978, 1983), les cervidés (Lincoln *et al* 1970, 1972), et, d'après certains auteurs, chez les bovins (Dykeman *et al* 1982).

Le traitement par des androgènes de bœufs castrés à 3 mois augmente leur aptitude à la dominance : alors qu'ils étaient dominés de manière constante par des taureaux ou des mâles castrés à 12 mois, ils deviennent capables, après traitement, de les dominer, et ce malgré une longue expérience de défaite. De plus, la fréquence des fuites spontanées diminue, et la fréquence d'absence de réponse aux agressions augmente de manière drastique (Bouissou, résultats non publiés).

Chez le bélier castré, un traitement de 70 jours avec 10 mg/jour de propionate de testostérone ne modifie pas la fréquence des

Figure 6. Comportement sexuel et agressif de béliers et de mâles castrés.

*** : Différence significative à $P < 0,001$.



conduites agressives (Bouissou, résultats non publiés).

Les effets d'un traitement d'androgènes (ou d'œstrogènes) chez la femelle intacte ou ovariectomisée ont été étudiés chez la biche (Fletcher 1978), la jument (Cougouille-Gaufreteau *et al* 1981) et la vache (Bouissou 1978, 1985, 1990, Bouissou et Gaudioso 1982). Le traitement des femelles de ces trois espèces par des androgènes (et également par des œstrogènes dans le cas de la vache) leur confère une aptitude à la dominance supérieure qui les conduit à inverser toutes ou la majorité des relations de dominance au sein de leur groupe, et à en devenir les animaux dominants ou tout au moins à acquérir un rang social élevé (figure 7). Chez la vache, lorsque plusieurs animaux sont traités simultanément, leurs positions sociales respectives ne sont pas modifiées. Dans l'une ou l'autre espèce, il est remarquable que la structure sociale modifiée sous l'influence du traitement persiste longtemps après l'arrêt de ce dernier (parfois plus d'un an). Chez la jument, les comportements de type mâle acquis à la suite du traitement (par exemple le « herding » et les combats érigés) persistent également.

Chez la vache, il est en outre possible d'influencer les relations sociales futures par un traitement effectué dans le jeune âge : des génisses ayant reçu avant la puberté un traitement d'androgènes pendant 3 mois, dominent dans 85 % des cas, lorsqu'elles sont adultes, des animaux non familiers non traités. Plus surprenant encore, on peut influencer la position sociale future de vaches traitées à l'âge adulte : dans tous les cas, elles domineront des sujets inconnus non traités.

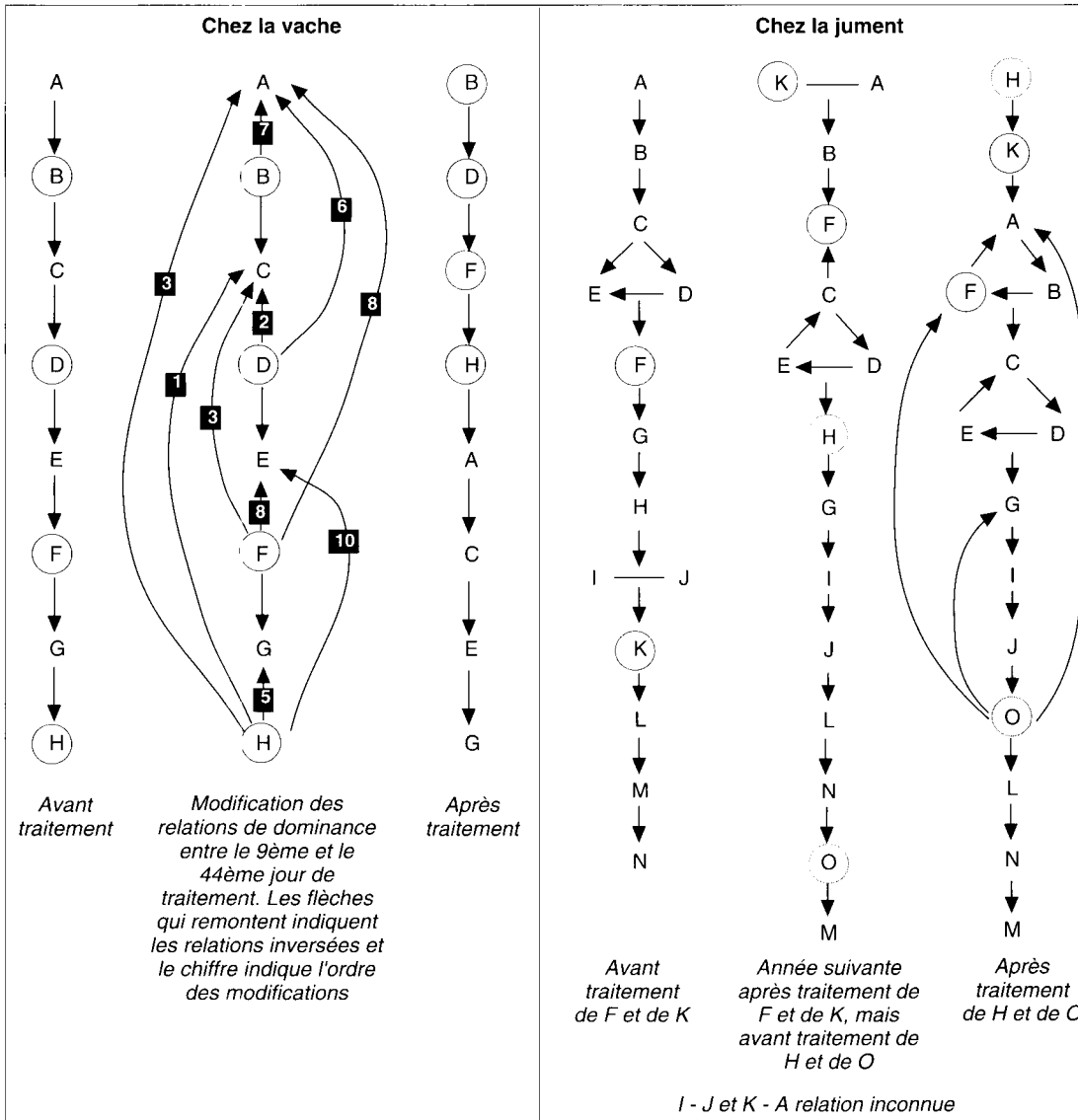
Dans ces deux cas, on ne peut invoquer le rôle joué par l'expérience (par exemple le fait d'avoir exercé un rôle de dominant sous l'influence du traitement) puisque les animaux traités vivaient en groupes au sein desquels il y avait un ordre de dominance, et avaient donc des expériences sociales différentes (de dominants ou de dominés).

Dans aucune des espèces étudiées, les changements dans les relations de dominance n'ont pu être attribués à une augmentation d'agressivité. Il semble qu'il faille attribuer la plus grande aptitude à la dominance des animaux traités à une diminution des réactions de crainte vis-à-vis de leurs supérieurs et, dans le cas des vaches, à une indifférence vis-à-vis des attaques dont elles sont l'objet.

c / Traitements hormonaux pendant la période fœtale ou néonatale

La présence d'androgènes durant la période critique de la différenciation sexuelle est responsable des modalités masculines de sécrétion des gonadotrophines et du comportement sexuel mâle (Jost 1965). Cette période a lieu *in utero* chez le mouton, mais peut s'étendre à la période néonatale chez les Rongeurs. Chez ces derniers, l'effet d'un traitement hormonal durant la période périnatale sur les compor-

Figure 7. Modifications du rang hiérarchique chez la vache et la jument à la suite d'un traitement d'androgènes. Les animaux sont représentés par des lettres ; les animaux traités sont encadrés. La direction des flèches indique le sens de la dominance et, si les relations ne sont pas précisées, un animal domine ceux placés en-dessous de lui sur le schéma (vache : d'après Bouissou 1978, jument : d'après Cougouille-Gauffreteau et al 1981).



tements agressifs est bien documentée (cf. revues de Leshner 1975, Brain 1979). De même, chez les Primates, la masculinisation des femelles par un traitement prénatal d'androgènes provoque à la fois des modifications anatomiques et une agressivité accrue (Dixson 1980).

La masculinisation de certains aspects du comportement de brebis par un traitement *in utero* a également été mise en évidence. L'implantation de 1 g de testostérone chez des brebis entre le 30^e et le 120^e jour de gestation provoque une masculinisation des organes génitaux externes et de la posture de miction urinaire de leurs filles. A l'âge adulte, ces femelles présentent des éléments de comportement sexuel mâle, et une fréquence d'agression supérieure aux témoins (Clarke 1977). Chez les espèces à gestation multiple (porc,

certaines races de moutons) on peut se demander si le comportement des femelles ne pourrait pas être modifié par les androgènes sécrétés par leurs frères, à l'image de ce qui a été mis en évidence chez la souris. Ce problème n'a reçu que peu d'attention chez le mouton, alors qu'il est connu que le fœtus mâle sécrète des taux importants d'androgènes (Attal 1969). Sachs et Harris (1978) n'ont pas trouvé de différences entre des agneaux femelles jumelles d'un mâle ou d'une femelle. Récemment cependant, Fitzgerald *et al* (1993) ont mis en évidence une influence de l'environnement intra-utérin (taille et composition de la portée) sur le comportement sexuel du bélier adulte.

L'exemple le plus classique de masculinisation des fœtus femelles est le phénomène du free-martinisme chez les bovins. Près de 90 %

Le traitement des vaches et des juments par des androgènes augmente leur aptitude à la dominance, ce qui les conduit à acquérir un rang social élevé au sein de leur groupe.

des femelles nées jumelles d'un mâle présentent divers degrés de masculinisation et sont le plus souvent stériles. Peu d'études du comportement de telles femelles ont eu lieu. Nous n'avons personnellement pas mis en évidence de différences de comportement agonistique ni d'aptitude à la dominance en comparant des groupes de 8 femelles free-martin (FM) et de 8 témoins (T) et des groupes mixtes (FM x T) (Bouissou et Gaudioso, non publié).

Chez le mâle, un traitement néonatal par des œstrogènes ne modifie pas le comportement agressif (Bass *et al* 1977).

2 / Influence des stéroïdes sexuels sur la réactivité émotionnelle

La manifestation des comportements « fondamentaux » (social, sexuel, parental, alimentaire) est contrôlée par un certain nombre de facteurs spécifiques de ces conduites : équilibre endocrinien particulier, informations sensorielles fournies par le milieu et les congénères, ainsi que par l'expérience passée, etc. Mais elle dépend également de paramètres plus généraux tels que les caractéristiques psychologiques des animaux, souvent désignées par les termes de « personnalité », « tempérament », etc. Parmi ces caractéristiques figure la réactivité émotionnelle qui peut influencer toutes ces conduites. Nous prendrons ici « réactivité émotionnelle » dans le sens restrictif de « susceptibilité à manifester des réactions de peur ou d'anxiété ». La réactivité émotionnelle rend compte en partie des différences interindividuelles et de la variabilité comportementale. Elle intervient également dans les apprentissages, la relation Homme-Animal et enfin dans les capacités d'adaptation des individus à leur milieu.

Si l'étude de la réactivité émotionnelle a donné lieu à de nombreuses recherches chez les Rongeurs en particulier, ce n'est que très récemment qu'elle a fait l'objet de travaux, fort peu nombreux au demeurant, chez les Ongulés domestiques. Or, dans ces espèces, on sait qu'elle joue un rôle fondamental dans l'acquisition du rang social chez les bovins (Bouissou 1978, 1985, 1990, Bouissou et Gaudioso 1982), et qu'elle intervient également dans la relation Homme-Animal (Boissy et Bouissou 1988), les capacités d'apprentissage (cheval : Heird *et al* 1986, bovins : Boissy et Le Neindre 1990), les conduites de reproduction, en particulier chez des sujets sans expérience (cheval : Arnold 1985, ovins : Putu 1990, porc : Kilgour et Dalton 1984). Par ailleurs, une réactivité émotionnelle élevée entraînant des réactions de peur intense peut, dans certains cas, conduire à des accidents tant pour les animaux que pour les

* score : mesure synthétique de la peur intégrant 26 comportements ayant été interprétés en terme de peur. Plus le score est élevé plus l'animal est considéré comme peureux.

humains, à l'apparition de comportements inadaptés, voire même pathologiques, et à un état de stress ayant pour conséquences à la fois des pertes économiques et une diminution du bien-être.

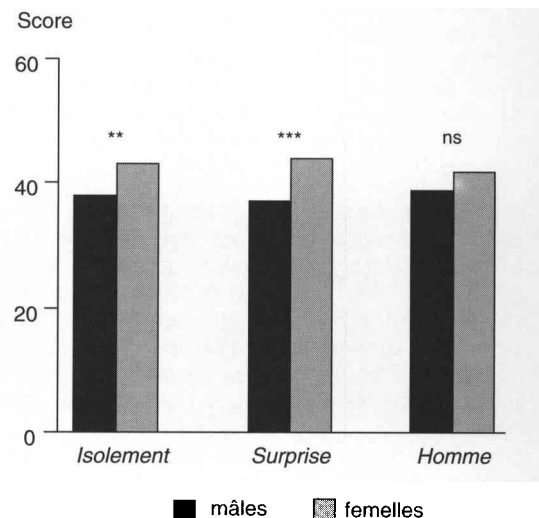
Nous avons mis au point une batterie d'épreuves destinées à quantifier les réactions de peur dans diverses situations à caractère anxiogène chez les bovins (Boissy et Bouissou 1992, 1995) et les ovins (Romeyer et Bouissou 1992). Les situations sont basées sur des stimuli classiquement reconnus pour engendrer la peur : l'isolement social, la nouveauté, un effet de surprise et la présence d'un humain. Nous avons pu mettre en évidence, dans une espèce comme dans l'autre, que la peur est un phénomène unitaire ; en d'autres termes un animal réagira selon une même tendance à différentes situations effrayantes. Cependant de nombreux facteurs génétiques (sexe, race) ou épigénétiques (âge, expérience, etc.) sont susceptibles de moduler la réactivité émotionnelle et les stéroïdes sexuels, en particulier, semblent impliqués.

Nous avons vu précédemment que les mâles ou les femelles traités par des androgènes ont une aptitude à la dominance supérieure, et que celle-ci peut s'expliquer par une diminution de la crainte vis-à-vis des congénères. Nous avons alors émis l'hypothèse que les androgènes pourraient réduire les réactions de peur de manière plus générale, dans des situations non sociales.

La première démarche a consisté à comparer des ovins mâles et femelles dans la batterie d'épreuves précédemment mise au point. Les résultats montrent que les mâles sont moins peureux que les femelles. Leurs « scores » * de peur sont significativement inférieurs, sauf pour le test en présence de l'homme (figure 8) ; cependant, même dans ce

Figure 8. Différences sexuelles dans les réactions de peur d'ovins confrontés à des situations anxiogènes. Le score est une mesure synthétique de la peur intégrant 26 comportements liés à la peur. Plus le score est élevé, plus l'animal est considéré comme peureux.

** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.



test, de nombreux comportements individuels vont dans le même sens (Vandenheede et Bouissou 1993a).

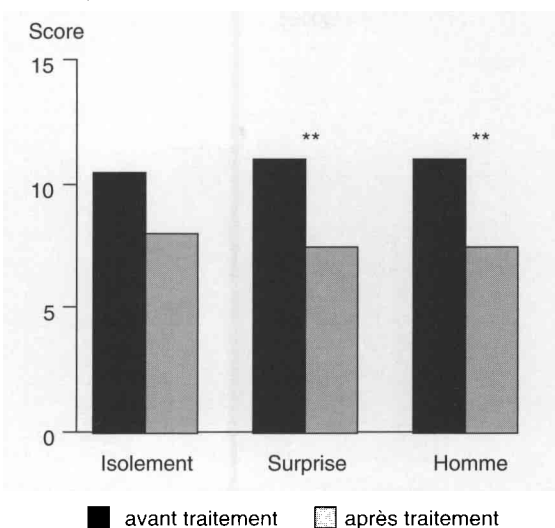
Ces différences peuvent être attribuées à la présence d'androgènes. En effet, la comparaison de mâles entiers ou castrés avant l'âge de 3 mois, montre que les premiers sont moins peureux. De plus, le traitement par des androgènes des animaux castrés abolit cette différence en diminuant significativement leurs réactions de peur (Bouissou et Vandenheede, non publié ; figure 9). Chez les bovins mâles, les animaux entiers ou castrés à 1 an présentent une latence d'entrée inférieure dans un environnement inconnu et une activité locomotrice moins importante que des animaux castrés avant l'âge de 3 mois, ce qui indique un niveau de peur moins élevé (Bouissou et Demurger, non publié). Enfin, des vaches traitées par des androgènes (à des doses identiques à celles provoquant les modifications du rang social) présentent des réactions de peur moindres que les témoins dans diverses situations, et en particulier face à la nouveauté (Boissy et Bouissou 1994 ; figure 10). Il en est de même de brebis recevant un traitement de testostérone (Vandenheede et Bouissou 1993b ; figure 11). De plus, dans cette dernière espèce, la réduction de la peur persiste longtemps (8 mois) après l'arrêt du traitement.

Conclusion

Bien que fragmentaire, la connaissance de l'influence des stéroïdes sexuels sur les conduites agressives est cependant la mieux documentée chez les Ongulés. Malgré les différences spécifiques et méthodologiques, il semble cependant bien établi que, dans une

Figure 9. Effet d'un traitement d'androgènes sur les réactions de peur de béliers castrés.

** $P < 0,01$.



certaine mesure, le comportement agressif des mâles soit sous la dépendance des androgènes. L'étude des relations entre androgènes, conduites agressives et dominance chez les espèces domestiques, s'avère nécessaire dans la mesure où l'on assiste à une généralisation de l'élevage des mâles en groupe.

Chez les femelles de toutes les espèces étudiées, les androgènes provoquent des modifications de l'ordre social qui ne peuvent pas être expliquées par un accroissement d'agressivité. L'hypothèse d'une réduction d'émotivité émise dans le cas de la vache s'est trouvée vérifiée. En effet, les androgènes réduisent les réactions de peur dans des situations non

Les réactions de peur sont plus importantes chez les béliers castrés qu'entiers. Un traitement par les androgènes annule les différences de réactions.

Figure 10. Effet d'un traitement d'androgènes sur les réactions de peur (réactions à la nouveauté et réactions à un effet de surprise) chez la vache. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

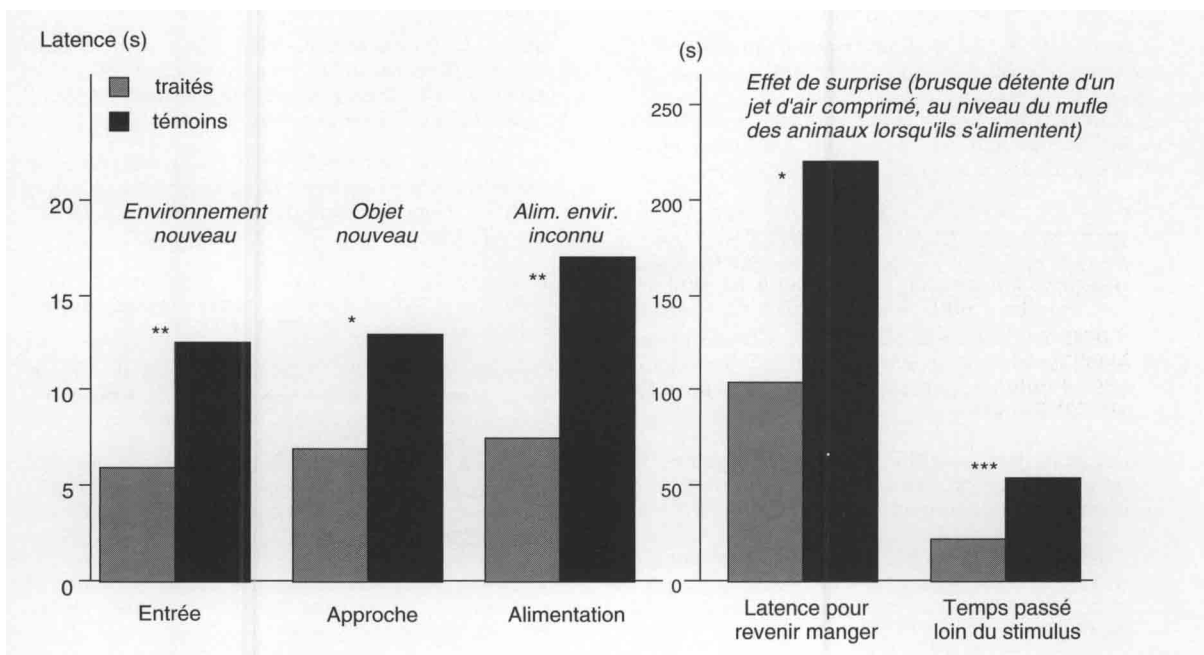
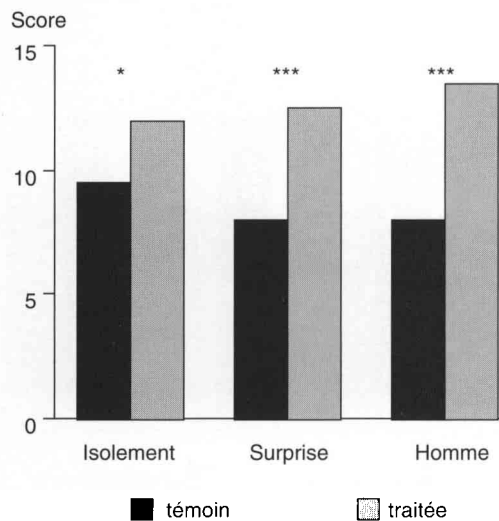


Figure 11. Effet d'un traitement d'androgènes sur les réactions de peur chez la brebis dans des situations anxiogènes (Score : cf. figure 8).
* $P < 0,05$; *** $P < 0,001$.



sociales chez les mâles comme chez les femelles, et leur effet est durable. Le mode d'action des androgènes sur ces phénomènes est encore mal connu.

Bien que les stéroïdes sexuels ne soient pas le seul facteur de variation de la réactivité émotionnelle, sa modification sous l'influence des fluctuations des niveaux hormonaux doit être prise en considération pour expliquer les différences sexuelles et, dans un même sexe, les différences individuelles. Par ailleurs, on peut émettre l'hypothèse qu'une partie de

l'action des hormones sur les conduites de reproduction passe par une modulation de l'état émotionnel de l'individu. L'étude des variations de la réactivité émotionnelle sous l'influence de l'équilibre endocrinien constitue un complément logique et nécessaire à l'étude de l'action des stéroïdes dans ces comportements.

Enfin, la réactivité émotionnelle est, nous l'avons vu, une variable intermédiaire qui peut influencer tous les comportements et est impliquée dans l'adaptation des animaux à leur milieu. Son étude ainsi que celle de ses facteurs de variation s'inscrit donc dans le cadre des recherches qui visent à développer des techniques d'élevage respectueuses du bien-être animal.

Les Ongulés, et en particulier leurs représentants domestiques, constituent un modèle particulièrement intéressant pour étudier les relations entre hormones et comportement. En effet, leur physiologie est bien connue et leur taille facilite les interventions telles que des prélèvements sanguins sériés ; l'anatomie du SNC est également bien connue chez les ovins, et des études neurophysiologiques et neuropharmacologiques sont envisageables. De plus, les Ongulés présentent une grande diversité dans leurs structures sociales (espèces territoriales ou non, groupes mixtes hiérarchisés, harems, etc.) que l'on ne retrouve pas chez les Rongeurs communément utilisés dans ce type d'études. Le rôle social des mâles et femelles y est très différent et les conduites agressives sont parfois sexuellement dimorphiques. Ils constituent donc un modèle alternatif et les résultats obtenus peuvent avoir des implications pratiques.

Références bibliographiques

- Arnold G.W., 1985. Parturient behaviour. *World Anim. Sci.*, A5, 335-347.
- Attal J., 1969. Levels of testosterone, androstenedione, estrone and estradiol-17 β in the testes of fetal sheep. *Endocrinology*, 85, 280-289.
- Bass J.J., Peterson A.J., Payne E., Jarnet M.P., 1977. The effect of neonatal estrogen treatment on plasma hormone levels and behavior in pre and post-pubertal bulls. *Theriogenology*, 8, 59-71.
- Boissy A., Bouissou M.F., 1988. Effects of early handling on heifer's subsequent reactivity to human and to unfamiliar situations. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 20, 259-273.
- Boissy A., Bouissou M.F., 1992. L'influence des réactions de peur sur les capacités d'adaptation des Bovins à leurs conditions d'élevage. *GTV*, 92, 59-68.
- Boissy A., Bouissou M.F., 1994. Effect of androgen treatment on behavioral and physiological responses of heifers to fear-eliciting situations. *Horm. Behav.*, 28, 66-83.
- Boissy A., Bouissou M.F., 1995. Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Appl. Anim. Behav. Sci.* (sous presse).
- Boissy A., Le Neindre P., 1990. Social influences on the reactivity of heifers : implications for learning abilities in operant conditioning. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 25, 149-165.
- Bouissou M.F., 1975. Interaction des motivations sexuelles et agressives chez les Bovins domestiques. *C.R. Acad. Sci. Série D*, 121-124.
- Bouissou M.F., 1978. Effect of injections of testosterone propionate on dominance relationships in a group of cows. *Horm. Behav.*, 11, 388-400.
- Bouissou M.F., 1985. Contribution à l'étude des relations interindividuelles chez les Bovins domestiques femelles. Thèse Doct. Etat, Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 366 pp.
- Bouissou M.F., 1990. Effects of estrogen treatment on dominance relationships in cows. *Horm. Behav. Sci.*, 24, 376-387.

- Bouissou M.F., Gaudio V., 1982. Effects of early androgen treatment on subsequent social behavior in heifers. *Horm. Behav.*, 16, 132-146.
- Bouissou M.F., Demurger C., Lavenet C., 1986. Social behaviour of bulls and steers : effect of age at castration. In : « Ethology of domestic animals », Ed. M. Nicklmann, Privat IEC Toulouse, 41-48.
- Brain P.F., 1979. Effects of the hormones of the pituitary-gonadal axis on behavior. In : « Chemical influences on behavior », Eds. R. Brown, S.J. Cooper, Academic Press, N.Y.
- Clarke I.J., 1977. The sexual behaviour of prenatally androgenized ewes observed in the field. *J. Reprod. Fert.*, 49, 311-315.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Gibson R.M., Guinness F.E., 1979. The logical stag : Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Anim. Behav.*, 27, 211-225.
- Cougouille-Gauffreteau B., Jussiaux M., Trillaud C., 1981. Etude, après arrêt du traitement, des conséquences de l'injection d'hormones mâles à des juments, sur leur comportement social et sur leur position hiérarchique. *C. R. Acad. Sci. (D)*, 292, 1073-1076.
- Dixon A.F., 1980. Androgens and aggressive behavior in primates : A review. *Aggress. Behav.*, 6, 37-67.
- Dykeman D.A., Katz L.S., Foote R.H., 1982. Behavioral characteristics of beef steers administered estradiol, testosterone and dihydrotestosterone. *J. Anim. Sci.*, 55, 1303-1309.
- Fitzgerald J.A., Perkins A., Hemenway K., 1993. Relationship of sex and number of siblings in utero with sexual behavior of mature rams. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 38, 283-290.
- Fletcher T.J., 1978. The induction of male sexual behavior in red deer (*Cervus elaphus*) by the administration of testosterone to hinds and estradiol-17 β to stags. *Horm. Behav.*, 11, 74-88.
- Heird J.C., Whitaker D.D., Bell R.W., Ramsey C.B., Lokey C.E., 1986. The effects of handling at different ages on the subsequent learning ability of 2-year-old horses. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 15, 15-25.
- Hinch, G.N., 1978. Social behaviour of young partially-castrated bulls and steers related to their management. *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod.*, 12, 265.
- Hinch G.N., Thwaites C.J., Lynch J.J., Pearson A.J., 1982. Spatial relationships within a herd of young sterile bulls and steers. *Appl. Anim. Ethol.*, 8, 27-44.
- Ilius A.W., Haynes N.B., Lamming G.E., 1976. Effects of ewe proximity on peripheral plasma testosterone levels and behaviour in the ram. *J. Reprod. Fert.*, 48, 25-32.
- Jost A., 1965. Gonadal hormones in the sex differentiation of the mammalian fetus. In R.L. de Haan & H. Ursprung (Eds.). *Organogenesis* New York : Holt, Rinehart & Winston.
- Kilgour R., Dalton C., 1984. *Livestock behaviour. A practical guide.* Granada, London, 320 pp.
- Kirkpatrick J.F., Wiesner L., Kenney R.M., Ganjam V.K., Turner J.W., 1977. Seasonal variation in plasma androgens and testosterone in the North American wild horse. *J. Endocrinol.*, 72, 237-238.
- Leshner A.I., 1975. A model of hormones and agonistic behavior. *Physiol. Behav.*, 15, 225-235.
- Lavasieur M.C., Thibault C., 1980. De la puberté à la sénescence : La fécondité chez l'homme et les autres mammifères. *Actualités Scientifiques de l'INRA*, Paris : Masson.
- Lincoln G.A., 1971. The seasonal reproductive changes in the red deer stag (*Cervus elaphus*). *J. Zool.*, 163, 105-123.
- Lincoln G.A., Davidson W., 1977. The relationship between sexual and aggressive behaviour, and pituitary and testicular activity during the seasonal sexual cycle of rams, and the influence of photoperiod. *J. Reprod. Fert.*, 49, 267-276.
- Lincoln G.A., Youngson R.W., Short R.V., 1970. The social and sexual behaviour of the red deer stag. *J. Reprod. Fert.*, 11 (Suppl.), 71-103.
- Lincoln G.A., Guinness F., Short R.V., 1972. The way in which testosterone controls the social and sexual behavior of the red deer stag (*Cervus elaphus*). *Horm. Behav.*, 3, 375-396.
- Mattner P.E., 1976. Effect of androgens and oestradial on libido and aggressiveness in rams castrated as adults. *Theriogenology*, 6, 612.
- Messent P.R., 1976. Female hormones and behaviour. In : *Exploring Sex Differences*. Lloyd B., Archer J. Eds Academic Press, London N.Y., 185-212.
- Moyer K., 1974. Sex differences in aggression. In : *Sex differences in behavior*. Friedman R.C., Richart R.M., Van De Wiele R.L., Eds. J. Wiley & sons, N.Y.
- Parrott R.F., 1978. Courtship and copulation in prepubertally by castrated sheep (wethers) treated with 17 β -estradiol, aromatizable androgens, or dihydrotestosterone. *Horm. Behav.*, 11, 20-27.
- Parrott R.F., 1983. A method for the quantification of butting activity in androgen-treated wethers. *Appl. Anim. Behav. Sc.*, 10, 319-324.
- Price E.O., Katz L.S., Moberg G.P., Wallach S.J.R., 1986. Inability to predict sexual and aggressive behaviors by plasma concentrations of testosterone and luteinizing hormone in Hereford bulls. *J. Anim. Sci.*, 62, 613-617.
- Putu I.G., 1990. Maternal behaviour in Merino ewes during the first two days after parturition and survival of lambs. Ph. D. thesis, The University of Western Australia.
- Reinhardt V., Mutiso F.M., Reinhardt A., 1978. Social behaviour and social relationships between female and male prepubertal bovine calves (*Bos indicus*). *Appl. Anim. Ethol.*, 4, 43-54.
- Rogers L., 1976. Male hormones and behaviour. In : *Exploring Sex Differences*. Lloyd B., Archer J. Eds Academic Press, London N.Y., 157-184.
- Romeyer A., Bouissou M.F., 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 34, 93-119.
- Sachs B.D., Harris V.S., 1978. Sex differences and developmental changes in selected juvenile activities (play) of domestic lambs. *Anim. Behav.*, 26, 678-684.

Schoen A.M.S., Banks E.M., Curtis S.E., 1976. Behavior of young Shetland and Welsh ponies (*Equus caballus*). *Biol. Behav.*, 1, 192-216.

Sempéré A., Garreau J.J., Boissin J., 1980. Variations saisonnières de l'activité de marquage territorial et de la testostéronémie chez le chevreuil mâle adulte (*Capreolus capreolus*, L.). *C. R. Acad. Sci. (D)*, 290, 803-806.

Tyler S.J., 1972. The behaviour and social organization of the New Forest ponies. *Anim. Behav. Monograph.*, 5, 87-196.

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

Vandenheede M., Bouissou M.F., 1993b. Effects of androgen treatment on fear reactions in ewes. *Horm. Behav.*, 27, 435-448.

Wilkinson P.F., Shank C.C., 1976. Rutting-fight mortality among musk oxen on Banks Island, Northwest Territories, Canada. *Anim. Behav.*, 24, 756-758.

Yagil R., Etzion Z., 1980. Hormonal and behavioural patterns in the male camel (*Camelus dromedarius*). *J. Reprod. Fert.*, 58, 61-65.

Abstract

Social relationships, aggressive behaviour and emotional reactivity in Ungulates : influences of sex steroids.

Aside from their effects on sexual motivation and reproductive behaviour, sex steroids influence a variety of other behaviours, especially social relationships, agonistic behaviour and emotional reactivity.

Our knowledge of the hormonal influences on these behaviours in ungulates is somewhat fragmentary despite the fact that the endocrine system of the domestic species is well known. However, the importance of understanding the behaviours that are susceptible to be influenced by sex steroids is evident for the efficient management of domestic species.

There are well established sex differences in aggressive behaviour, dominance ability, social role and fear reactions. These differences are influenced by androgens. Variations in agonistic and territorial behaviour related to natural variations in hormonal levels have been demonstrated in many species. Experimental manipulation of hormonal levels by castration and hormo-

ne replacement therapy, and experimental hormonal treatments have confirmed the role of sex steroids. In particular, treatment of both males and females with androgens enhances their dominance ability and reduces their fear reactions in both social and non social situations. Moreover, this effect persists long after the end of treatment. It is possible to influence the future social rank of an animal by giving it such a treatment. However, the mechanisms by which androgens act remain unclear.

Since male animals are being increasingly reared in groups, the study of the relationship between androgens and aggressiveness is of particular interest. In addition, emotional reactivity is involved in the ability of the animals to adapt to their environment. The study of the factors (including sex steroids) capable of influencing this intermediate variable is therefore important in order to develop management techniques which take animal welfare into account.

BOUISSOU M-F., 1995. Relations sociales, conduites agressives et réactivité émotionnelle chez les ongulés : influence des stéroïdes sexuels. *INRA Prod. Anim.*, 8 (2), 71-82.