

# RECHERCHE EN ÉTHOLOGIE APPLIQUÉE AUX ANIMAUX DE FERME : CONCILIER BIEN-ÊTRE ANIMAL ET PRODUCTION

## *ETHOLOGICAL RESEARCH APPLIED TO FARM ANIMALS: RECONCILING ANIMAL WELFARE AND PRODUCTION*

Par Alain BOISSY<sup>1</sup>

(Communication présentée le 26 Janvier 2012)

### **RÉSUMÉ**

Afin d'illustrer le caractère intégratif de l'éthologie, nous rapportons deux approches complémentaires appliquées aux animaux de ferme, l'une répondant à des objectifs de production, l'autre plus fondamentale répondant à une attente en matière de bien-être animal. La première concerne l'éthologie sociale. Les animaux de ferme appartenant tous à des espèces grégaires, leurs comportements individuels sont fortement façonnés par le groupe. L'organisation sociale est basée à la fois sur des relations stables de dominance-subordination qui assurent la résolution de nombreux conflits inhérents à la promiscuité entre les animaux, et sur des relations d'affinité qui assurent la cohésion du groupe et accroissent la tolérance entre les animaux dans les situations de conflit. Une meilleure connaissance des mécanismes régulant les relations sociales permet de proposer des systèmes de conduite d'élevage plus respectueux des besoins sociaux des animaux et de promouvoir des pratiques qui préservent les liens d'affinité garants d'une meilleure adaptation de l'animal aux conditions de vie ultérieures.

La seconde approche concerne l'éthologie cognitive. S'il est maintenant admis que les animaux sont des êtres sensibles capables de ressentir des émotions, la compréhension de leur expérience émotionnelle reste délicate. L'étude des relations entre émotions et cognition ouvre de nouvelles perspectives visant à mieux comprendre les conditions du bien-être des animaux. S'inspirant de théories en psychologie cognitive, un cadre conceptuel a été développé pour étudier les émotions chez les animaux de ferme à partir de processus d'évaluation. L'émotion dépend ainsi de la manière dont l'animal évalue la situation à partir du caractère soudain, connu, agréable et prévisible de la situation, de la correspondance ou non de la situation par rapport à ses propres attentes, et de sa possibilité ou non de contrôler la situation. De nouveaux travaux montrent que ces processus d'évaluation sont en retour influencés par une émotion et que l'accumulation d'émotions peut influencer durablement l'évaluation. Sur la base de ces travaux, des pratiques d'élevage innovantes peuvent être proposées non seulement pour réduire les états de stress des animaux mais surtout pour solliciter chez eux des émotions positives garant d'un véritable mieux-être.

**Mots-clés :** éthologie sociale, éthologie cognitive, affinité, tolérance, émotion, cognition, bien-être, production, animaux d'élevage.

(1) Directeur de recherche INRA - INRA, UMR1213 Herbivores, F-63122 Saint-Genès Champanelle - Clermont Université, VetAgro Sup, UMR Herbivores, BP 10448, F-63000 Clermont-Ferrand  
alain.boissy@clermont.inra.fr

## SUMMARY

*This paper illustrates the integrative feature of ethology with two complementary approaches in farm animals, one aiming at production targets and the other addressing concerns about animal welfare. The first approach is based on social ethology. As farm animals belong to gregarious species, their individual behaviour is strongly shaped by the group. Social organisation is based on both stable dominance relationships that ensure the resolution of many conflicts inherent to promiscuity among animals, and affinity relationships that ensure group cohesion and increase social tolerance in conflict situations. A better understanding of the behavioural mechanisms involved in the construction of social relationships, allows to providing animal husbandry practices that take into account the social needs of animals, highlights the importance of affinity relationships to alleviate problems due to social stress and ensures social support for a better adaptation.*

*The second approach relies on cognitive ethology. While it is now widely accepted that animals are sentient beings capable of feeling emotions, understanding their emotional experience remains a tricky issue. The analysis of the emotion - cognition relationships allows to assess emotional experiences in animals through a scientific approach and to open new perspectives for a better understanding animal welfare. Inspired by theories in cognitive psychology, we have developed a framework to facilitate the study of emotions in animals from their cognitive abilities. Emotion depends on how the animal evaluates the eliciting situation based on a limited numbers of checks: the relevance of the situation (i.e. suddenness, familiarity, predictability and pleasantness), the implications of the situation for the animal, including how far the situation is consistent with its own expectations, and the coping potential of the animal, including the control offered by the situation and its ability to react. The outcomes of this limited number of evaluative checks determine the negative or positive nature of the emotion. Furthermore, recent works have shown that an emotion transiently influences the way the animal evaluates its situation and that the accumulation of emotions can long-lasting influence the evaluation processes. Innovative husbandry practices may then be recommended to seek positive experiences of animals and so genuinely improve their level welfare.*

**Key words:** social ethology, cognitive ethology, social support, emotion, cognition, welfare, production, farm animals.

## INTRODUCTION

Contrairement aux pays anglo-saxons et aux pays d'Europe du Nord, l'éthologie appliquée reste peu connue en France, comme en témoigne le faible nombre d'ouvrages en langue française, qui sont dédiés à cette discipline<sup>2</sup>. L'éthologie appliquée recouvre de nombreux champs d'application définis selon les catégories animales, lesquelles sont décrites en fonction de leur utilité pour l'homme : animal de ferme, de compagnie, de laboratoire, de sport, ou encore animal sauvage maintenu en captivité et même entomofaune utile ou nuisible. L'éthologie appliquée aux animaux de ferme est de loin l'approche la plus développée en raison de ses nombreuses applications. L'évolution des pratiques d'élevage (réduction de la main-d'œuvre et augmentation de la taille des trou-

peaux), se traduit par un accroissement des tensions sociales au sein des lots d'élevage et une réduction de la surveillance et de l'assistance des animaux par l'homme dans les moments délicats comme la mise bas et l'adoption des jeunes. Les capacités comportementales des animaux sont alors considérablement sollicitées. La réduction des contacts avec l'homme pose également le problème de manipulation des troupeaux en raison d'un manque de familiarisation de l'animal à l'homme. Le comportement animal représente alors un outil privilégié pour accroître l'adaptation de l'animal à son environnement et faciliter le travail de l'éleveur. Par ailleurs, la protection des animaux d'élevage est devenue une préoccupation importante pour les citoyens : l'image des conditions de vie des animaux d'élevage est un facteur intervenant dans l'acceptabilité globale des produits animaux. Le concept de

(2) Citons un des rares ouvrages de langue française, qui vise à mieux faire connaître et reconnaître l'éthologie appliquée en tant que discipline scientifique à part entière : Boissy A., Pham Deleque M.-H., Baudoin C. (Eds.) 2009. *Éthologie appliquée : comportements animaux et humains, questions de Société*. QUAE-Éditions, Collection Synthèse, Versailles, 254 pp.

(3) <http://europa.eu.int/eur-lex/fr/treaties/dat/amsterdam.html#0001010001>

(4) *Rencontres animal - société* réalisée sous l'égide du Ministère de l'Agriculture et de la Pêche.

(5) Le Neindre P et al. (éditeurs) 2009 Douleurs animales : les identifier, les comprendre, les limiter chez les animaux d'élevage. Expertise scientifique collective Inra, 98 pp. [http://www.inra.fr/l\\_institut/expertise/expertises\\_realisees/douleurs\\_animales\\_rapport\\_d\\_expertise](http://www.inra.fr/l_institut/expertise/expertises_realisees/douleurs_animales_rapport_d_expertise)

bien-être animal s'appuie sur la notion de sensibilité des animaux : les animaux d'élevage sont reconnus comme étant des êtres sensibles (voir le Traité d'Amsterdam de l'Union européenne<sup>3</sup>). Ce concept a été au centre des Rencontres Animal et Société organisées par le ministère de l'Agriculture en 2008<sup>4</sup> et a été l'origine de l'expertise scientifique collective sur les douleurs animales<sup>5</sup> conduite par l'INRA en 2009.

L'éthologie étant avant tout une science intégrative, cette revue est organisée en deux parties complémentaires, l'une illustrant une approche finalisée qui place l'animal au centre du système de production, l'autre rapportant une approche plus fondamentale pour appréhender le bien-être animal. La première partie est consacrée à la place qu'occupe **l'éthologie sociale** dans le contexte de l'élevage. Étant donné que les animaux domestiqués appartiennent pour la plupart à des espèces grégaires et sont généralement élevés en lots de grande taille, les comportements individuels sont fortement façonnés par le groupe. L'organisation sociale de la plupart des espèces utilisées en élevage repose sur des relations d'affinité qui assurent la cohésion du groupe et accroissent la tolérance entre les animaux dans les situations de conflit. Ces relations d'affinité s'établissent essentiellement au cours de la période juvénile des animaux. L'organisation sociale est également basée sur des relations stables de dominance – subordination, qui assurent la résolution de nombreux conflits inhérents à la promiscuité entre les animaux. Ces relations de dominance – subordination n'apparaissent qu'avec la puberté. Nous verrons qu'une meilleure connaissance des mécanismes qui participent à la construction des relations sociales, permet de proposer des conduites d'élevage à la fois plus respectueuses des besoins sociaux des animaux et utilisant le groupe comme véritable levier d'action pour améliorer l'efficacité de la production. La seconde partie est consacrée à **l'éthologie cognitive** en tant qu'approche favorisant l'étude scientifique du bien-être animal. Après les demandes sociétales de production de viande ou de lait à bas coût, et de qualité sanitaire des produits animaux, le respect du bien-être des animaux considérés comme êtres sensibles à part entière correspond à une attente croissante au moins dans les sociétés occidentales. En effet, au fur et à mesure que nos connaissances du comportement animal se sont améliorées, la différence de sensibilité perçue entre l'homme et les animaux s'est considérablement réduite. Aborder la question du bien-être animal sur un plan scientifique permet de considérer l'attente sociétale en dépassionnant le débat et de tenter d'y apporter des réponses objectives. Nombre d'animaux sont capables d'interpréter le monde qui les entoure, voire de ressentir des émotions. Renouant avec les problématiques classiques de la psychologie animale mais à la lumière de l'éthologie, le bien-être peut alors être défini comme un état idéal d'harmonie entre un individu et son environnement. Il est atteint lorsque l'animal peut s'adapter aisément et satisfaire ses motivations, ce qui se traduit par l'absence d'émotions négatives prolongées, voire par des émotions positives. À l'inverse, l'accumulation d'émotions négatives entraîne un état

de « mal-être ». La recherche d'une appréciation objective du niveau de bien-être d'un animal a pour objet de déterminer où ce dernier se situe entre ces deux extrêmes. Une approche cognitive (passage de l'observé à l'inféré) s'est récemment développée pour formaliser les états émotionnels sous-tendant les réactions de peur, de douleur et de frustration des animaux et pour appréhender plus rigoureusement la construction des états de bien-être chez les animaux.

## UNE ÉTHOLOGIE SOCIALE POUR (RE-) CONSIDÉRER LES LIENS ENTRE L'ANIMAL ET SON GROUPE

La plupart des espèces domestiques utilisées en élevage vivent en groupe de manière permanente et établissent des relations sociales stables. Le haut niveau de socialisation de ces espèces est à la base de leur domestication (Price 1984). Tant chez le jeune que chez l'adulte, une séparation sociale, même temporaire, provoque une forte détresse qui s'exprime par une augmentation de l'activité vocale et locomotrice, une accélération de la fréquence cardiaque et une élévation du cortisol plasmatique (Romeyer & Bouissou, 1992 ; Hopster & Blockhuis, 1994 ; Boissy & Le Neindre, 1997 ; Rushen *et al.* 1999). Les troupeaux issus de l'élevage diffèrent de ceux que l'on observe chez les espèces sauvages apparentées. Ces différences résident dans les milieux où évoluent les animaux de ferme : surfaces souvent réduites, densités élevées, localisation dans l'espace et dans le temps des sources de nourriture... Elles résident également dans la structure même du groupe d'élevage : séparation plus ou moins précoce du jeune animal de sa mère et des autres adultes, constitution de lots homogènes, remaniements fréquents du groupe... En outre, les animaux de ferme sont parfois exposés à des environnements si contraignants que leurs capacités d'adaptation sont dépassées. Une bonne connaissance de la structure du groupe social et des mécanismes comportementaux qui sous-tendent les relations interindividuelles devient essentielle pour mettre à profit les potentialités des animaux domestiques et favoriser l'élaboration de techniques d'élevage plus respectueuses de leurs besoins comportementaux.

Dans cette première partie, nous montrons que le développement des liens sociaux favorise l'intégration de l'animal tant dans son groupe d'élevage que dans son monde extra-social. Il s'agit tout d'abord de décrire les bases de l'organisation sociale chez l'animal adulte. Par la suite, à l'aide de quelques exemples, nous montrons comment les relations sociales influencent les comportements de l'animal.

### Organisation sociale des animaux de ferme

Le grégarisme est considéré comme un pré-requis pour l'émergence des comportements sociaux (Aron & Passera, 2000). Il confère à l'individu des avantages en termes de survie, au moyen de stratégies anti-prédatrices et d'alimentation, et de reproduction (Krause & Ruxton, 2002). Au sein du groupe,

les interactions sociales ne sont pas distribuées de façon aléatoire et les animaux sont capables de reconnaissance sociale et individuelle (Ligout & Porter, 2006 ; Coulon *et al.*, 2009). Des mécanismes régulateurs ont évolué pour assurer la cohésion du groupe.

C'est ainsi que se sont développées les relations de dominance – subordination qui limitent ou orientent les conduites agressives vers des formes bénignes moins préjudiciables aux individus et à l'espèce. En conditions d'élevage, ces relations assurent la résolution de conflits à moindre coût en permettant la priorité d'accès de certains individus à des ressources limitées telles que l'aliment, l'aire de repos ou encore un partenaire sexuel, sans qu'ils aient besoin de recourir à la force (Bouissou *et al.* 2001 ; Bouissou & Boissy, 2005). La communication visuelle permet à l'animal d'affirmer sa dominance de manière non violente, le plus souvent à l'aide de menaces effectuées à distance ; de même, elle permet au subordonné de montrer son acceptation avant même toute démonstration agressive du dominant en engageant spontanément un évitement, voire une fuite. Les relations de dominance, qui n'apparaissent qu'après la puberté, sont structurées de manière hiérarchique : cette hiérarchie de dominance est la résultante de l'ensemble des relations de dominance dyadiques entre tous les individus du groupe. Elle peut revêtir différentes formes depuis les hiérarchies strictement linéaires, où un individu domine tous les autres et un autre est dominé par tous, jusqu'à des structures très complexes. Elles sont extrêmement stables et peuvent persister pendant plusieurs années si le groupe reste inchangé. Elles s'établissent très rapidement lorsque des animaux étrangers les uns aux autres sont réunis. Ni la vue, ni l'odorat ne sont nécessaires au maintien des relations alors que le contact physique est déterminant. La connaissance des facteurs qui déterminent ou influencent la position sociale d'un individu est au centre de l'analyse du fonctionnement du groupe. Bien que l'âge semble important dans l'acquisition du rang social, il est souvent indissociable de l'ancienneté de l'individu dans le groupe et de son expérience sociale. De nombreux attributs physiques (poids corporel, hauteur au garrot, présence ou absence de cornes...) ont également été invoqués pour rendre compte d'un rang social élevé. L'expérience précoce, incluant les conditions d'élevage, peut aussi influencer la position sociale à l'âge adulte. Il existe également une variabilité génétique dans les comportements liés à la dominance : ainsi, les vaches de certaines races dominant de manière constante les vaches d'autres races (Plusquellec & Bouissou, 2001). De même, le niveau circulant de stéroïdes sexuels influence la position hiérarchique (Bouissou 1990). Enfin, la sensibilité émotionnelle est probablement le facteur le plus important dans la détermination du rang social. En effet, les génisses de rang élevé fuient moins leurs congénères hiérarchiquement supérieures que ne le font les génisses fortement dominées du groupe, et les jeunes veaux qui deviendront dominants ne fuient pratiquement jamais lors de rencontres, bien avant qu'apparaissent les relations de dominance (Bouissou & Gaudio, 1982 ; Boissy & Bouissou, 1994).

En plus des relations de dominance, les animaux de ferme élaborent entre eux des relations d'affinité basées sur des interactions non-agressives (Bouissou & Boissy, 2005). Bien que plus discrètes, ces relations n'en sont pas moins la clef de voûte de l'organisation sociale du troupeau : elles en assurent la cohésion et accroissent la tolérance mutuelle dans les situations de compétition. Les relations d'affinité se traduisent généralement par une réduction de l'agressivité et une plus grande synchronisation des activités entre individus (Winfield *et al.* 1981), ainsi que par une fréquence élevée de léchages et de frottements réciproques et par une plus grande proximité spatiale (Bouissou & Hövels, 1976). Enfin, les animaux partageant des relations d'affinité font preuve d'une grande tolérance mutuelle dans une situation de compétition. L'origine de ces relations préférentielles est à rechercher dans un âge voisin, une histoire sociale commune ou encore, dans le fait que les animaux sont arrivés en même temps dans le groupe. L'élevage en commun depuis la naissance a effectivement des conséquences durables sur les affinités entre animaux parvenus ensemble à l'âge adulte. Des génisses non apparentées ayant été élevées ensemble depuis la naissance échangent avec des étrangères un nombre d'interactions agonistiques nettement supérieur à celui qu'elles échangent entre elles, alors que les interactions non-agressives sont moins nombreuses (Bouissou & Hövels, 1976). En outre, les génisses élevées ensemble depuis la naissance restent spatialement associées aussi bien en stabulation qu'au pâturage. Ces phénomènes persistent au moins un an après la réunion des groupes d'élevage. La période du jeune âge est donc une période privilégiée pour l'établissement des relations d'affinité.

Enfin, l'organisation du troupeau repose également sur les relations de « leadership » qui participent à la coordination des déplacements collectifs et des activités individuelles. Le leadership représente la capacité qu'ont certains individus à influencer les mouvements et les activités des autres membres du groupe. Le leadership est principalement étudié lors des déplacements provoqués : il s'agit de la persistance de l'ordre dans lequel par exemple des vaches laitières entrent dans la salle de traite ou dans lequel des animaux poussés par l'homme se déplacent. Cependant, les corrélations entre les différents ordres de déplacement sont faibles (Sato 1982). Quant au leadership au cours des déplacements spontanés des animaux au pâturage, peu d'études ont été réalisées. À partir de l'observation de plusieurs groupes de quatre bœufs, Bailey (1995) a montré que le déplacement vers une nouvelle zone de pâturage est déclenché, dans près de 60% des cas, par le même animal. De même, dans un groupe de quinze génisses de même âge, Dumont *et al.* (2005) ont identifié un animal leader en tête lors de la moitié des grands déplacements du troupeau. Des travaux récents ont permis de mieux identifier les processus d'influence et de recrutement par lesquels les animaux arrivent à des déplacements collectifs (Ramseyer *et al.* 2009a,b). Il n'existe, en général, qu'une faible relation entre leadership et dominance, alors que les animaux ayant de fortes

affinités entre eux ont un rôle important dans l'initiative des mouvements d'ensemble des troupeaux, tant chez les ovins que chez les bovins (Ramseyer *et al.* 2009c).

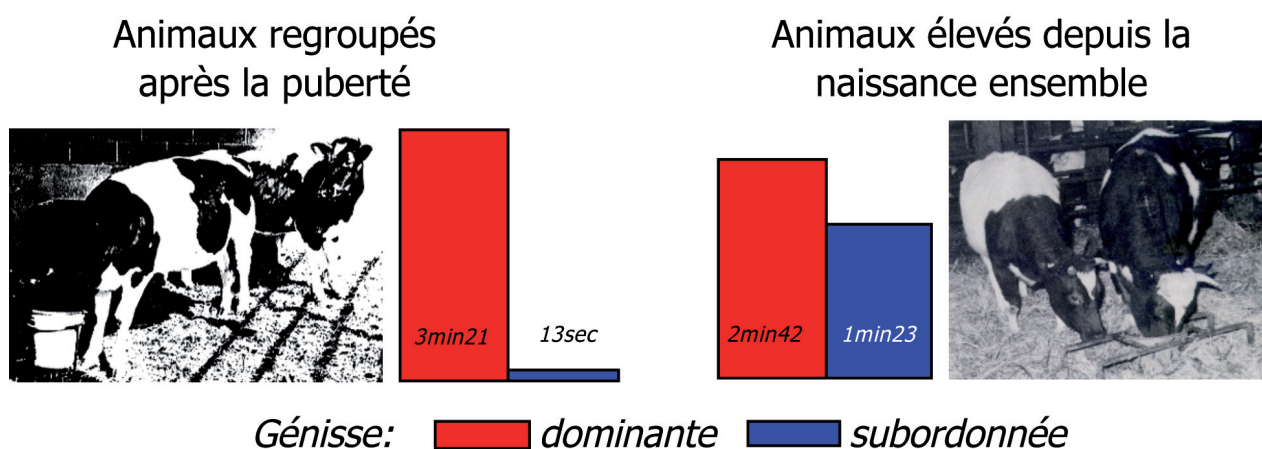
### Impacts des relations sociales sur les comportements individuels

L'intensification des conditions de vie des animaux de ferme est à l'origine de tensions sociales qui peuvent avoir des répercussions sur la productivité et le bien-être des animaux. Les relations de dominance, qui sont normalement adaptatives pour permettre la vie en groupe, deviennent alors source de problèmes graves lorsque les conditions d'élevage ne répondent plus aux exigences sociales des animaux. Ainsi, lorsque la densité sociale est trop forte, les subordonnés sont incapables de maintenir leurs distances sociales et ont du mal à éviter leurs supérieurs hiérarchiques, ce qui se traduit par un accroissement des conduites agressives (Bouissou *et al.* 2001). Dans les cas extrêmes de forte densité, les subordonnés peuvent subir un véritable stress social qui se traduit en particulier par une augmentation de l'activité des glandes surrénales et une chute de la productivité telle que le retard de croissance. Par ailleurs, le regroupement d'animaux non familiers, qui est une pratique courante en élevage pour homogénéiser les lots, peut conduire à d'importantes perturbations pour tous les animaux, du fait de l'impossibilité d'instaurer des relations de dominance. Par exemple, des réallotements successifs rendent les veaux plus émotifs (Boissy *et al.* 2001) et peuvent même induire un état de stress chronique (Veissier *et al.* 2001).

Les relations d'affinité permettent de réduire les conséquences défavorables de la dominance pour les animaux subordonnés. Ainsi, dans une situation de compétition alimentaire, des génisses subordonnées parviennent à s'alimenter à proximité des dominantes si elles ont de fortes affinités avec ces dernières (Bouissou & Hövels, 1976 ; **figure 1**). L'accroissement des relations d'affinité, grâce au maintien de

la structure du groupe établie dans le jeune âge, permet aux jeunes bovins en croissance de supporter plus facilement les fortes densités auxquelles ils sont soumis (Mounier *et al.* 2006; **tableau 1**). Plus généralement, la constitution d'un « noyau social » dès le plus jeune âge et son maintien au cours des différentes étapes de la vie de l'animal devraient permettre de réduire la fréquence des interactions agressives entre adultes et d'éviter ainsi les écarts de production, que ce soit chez les animaux en engraissement ou chez les animaux en lactation. L'intérêt est donc de maintenir les groupes stables pour que les relations de dominance jouent pleinement leur rôle régulateur à moindre coût dans les situations de conflits, tout en favorisant le développement des relations d'affinités dans le jeune âge.

Les partenaires peuvent également influencer les réponses de l'individu aux événements extra-sociaux. La modulation sociale des capacités d'adaptation de l'animal s'exprime de différentes manières (Rault 2012). Ainsi, lorsqu'une génisse est exposée à un événement nouveau, et donc anxiogène, la simple présence d'un partenaire familial suffit à diminuer ses réactions de peur (Boissy & Le Neindre, 1990). De même, des génisses acceptent d'être manipulées par un homme d'autant plus facilement qu'elles sont en présence de partenaires familiaux (Grignard *et al.* 2000). Les mêmes effets sont relevés chez les ovins conduits au pâturage. Les postures de vigilance et la concentration en cortisol diminuent avec l'accroissement de la taille du groupe (Michelena *et al.* 2012) et le maintien des relations d'affinité se traduit par une réduction des postures de vigilance (Boissy & Dumont, 2002) ; cette réduction du temps passé en vigilance permet alors aux animaux de consacrer plus de temps au pâturage et au repos, garant d'une meilleure efficacité alimentaire (pour revue : Treves 2000). Néanmoins, la modulation sociale de la réactivité de l'animal n'a pas toujours un effet apaisant puisqu'une génisse stressée peut transmettre par sa présence son état de stress à un partenaire, en l'absence de toute autre perturba-



**Figure 1** : Effet d'un contact social précoce vs tardif sur le temps d'alimentation de génisses en situation de compétition alimentaire (d'après Bouissou & Hövels 1976). Copyright : M.F. Bouissou

Interactions (n)	Animaux non-mélangés		Animaux mélangés		ES	P (mélange) <sup>1</sup>	P (poids) <sup>2</sup>	P (mélange x poids) <sup>3</sup>
	Poids homogènes	Poids hétérogènes	Poids homogènes	Poids hétérogènes				
Agonistiques <sup>4</sup>	0.9 <sup>a</sup>	1.5 <sup>a</sup>	22.0 <sup>c</sup>	13.7 <sup>b</sup>	1.4	0.003	0.05	0.03
Non-agonistiques <sup>5</sup>	2.2	4.0	4.3	6.2	0.7	0.04	0.07	0.98
Sexuelles <sup>6</sup>	1.9 <sup>a</sup>	1.5 <sup>a</sup>	11.3 <sup>c</sup>	7.9 <sup>b</sup>	0.4	<0.0001	0.01	0.02
Total des interactions	5.0 <sup>a</sup>	7.0 <sup>a</sup>	37.6 <sup>c</sup>	27.8 <sup>b</sup>	1.6	<0.0001	0.07	0.02

ES : Erreur standard; P: valeur du P

1: conditions de mélange (non-réaloté vs. mélangé en début d'engraissement)

2: conditions de poids (poids homogène vs. hétérogène au début de l'engraissement)

3: interactions entre les conditions de mélange et les conditions de poids

4: lutte, coup, menace, et fuite

5: tête contre tête, frottement, léchage autre que région ano-génitale

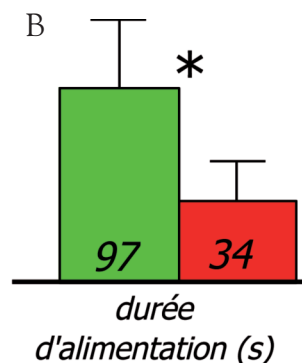
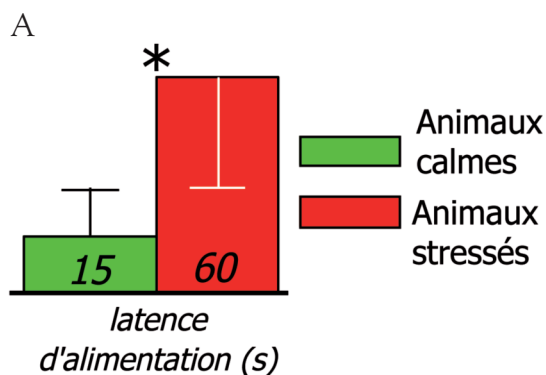
6: léchage de la région ano-génitale, tête sur la croupe ou sur le dos d'un autre animal, chevauchement, Flehmen

a, b, c dans une rangée: les données avec aucune lettre commune diffèrent significativement (P < 0,05)

**Tableau 1 :** Fréquence des interactions sociales au sein de lots de taurillons pendant les trois premières heures qui suivent la mise en atelier d'engraissement. Les taurillons étaient mélangés (issus de différents lots d'élevage) vs. non mélangés (issus du même lot d'élevage) et constituaient des lots d'animaux de poids homogènes vs. hétérogènes. Les relations d'affinité, grâce au maintien de la structure du groupe établie dans le jeune âge, permettent aux taurillons de supporter plus facilement les fortes densités auxquelles ils sont généralement soumis en atelier d'engraissement, en minimisant les tensions sociales (d'après Mounier et al. 2006).

tion (Boissy *et al.* 1998 ; **figure 2**). Outre leur action modulatrice sur la réactivité émotionnelle de l'animal, les relations sociales peuvent offrir à l'animal des modèles sociaux qui lui permettent d'acquérir de nouvelles activités et ce de manière plus efficace que par apprentissage individuel (Nicol 1995). Ces processus d'apprentissage par facilitation sociale assurent la propagation, au sein d'un groupe, des préférences et des évitements alimentaires. Ainsi, des agneaux nouveau-nés placés en allaitement artificiel apprennent à téter le distributeur de

lait d'autant plus rapidement qu'ils sont mis en présence d'agneaux expérimentés (Veissier & Stephanova, 1993). Cette influence sociale des préférences et des évitements alimentaires a un intérêt certain pour les animaux conduits en plein air, lorsqu'ils exploitent un pâturage hétérogène où de nombreux choix sont à faire. Par ailleurs, parvenir à contrôler les déplacements collectifs présente également un intérêt pratique pour l'exploitation des ressources herbagères dans un milieu hétérogène (Dumont *et al.* 2001).



**Figure 2 :** Transmission d'un état de stress entre bovins. Réactions de génisses mises à jeun et placées dans un environnement non familier dans lequel elles peuvent s'alimenter.

A. Latence pour s'alimenter lorsque la génisse est testée en présence de congénères stressés (en rouge) ou calmes (en vert). B. Durée d'alimentation lorsque la génisse est exposée en même temps à l'odeur d'urine prélevée sur des animaux stressés (en rouge) ou calmes (en vert), l'urine étant placée sous la nourriture (d'après Boissy, Terlouw, Le Neindre 1998).

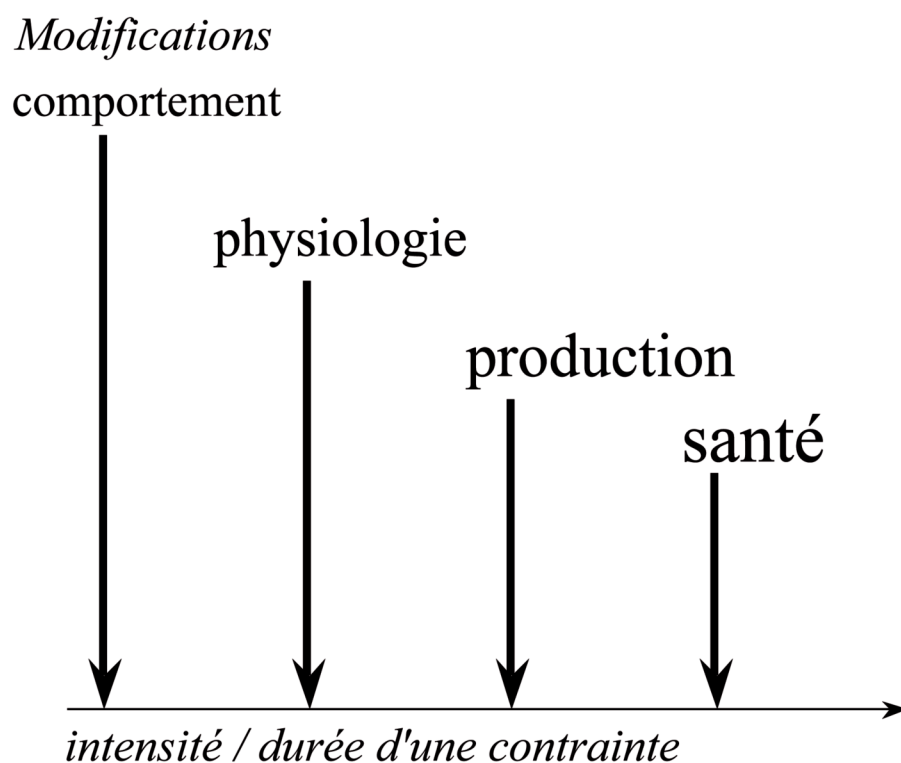
## UNE ÉTHOLOGIE COGNITIVE POUR ACCÉDER AU BIEN-ÊTRE DES ANIMAUX

Élaborer une réglementation sur le bien-être suppose que celui-ci soit objectivable. Contrairement à de nombreux concepts de biologie, il n'existe pas une définition du bien-être unanimement reconnue. La plupart des auteurs s'accordent néanmoins avec la définition selon laquelle le bien-être est un état de complète santé mentale et physique (Duncan 1993). Les émotions tiennent une place centrale dans la définition du bien-être : le bien-être d'un individu résulte de l'absence d'émotions négatives prolongées – telles la peur, la douleur, la frustration – et de la présence d'émotions positives – telles la joie ou le plaisir (Fraser & Duncan, 1998). Ainsi, comme le souligne Duncan (2002), le bien-être animal se réfère aux sentiments *per se* des animaux et non pas aux besoins primaires auxquels ces sentiments sont associés pour les protéger<sup>6</sup>. En plus des émotions qui sont par définition fugaces, le bien-être implique l'existence d'états affectifs persistants qui orientent la manière dont l'individu perçoit et réagit à son environnement (Lazarus 1993). Bien que l'on dispose désormais d'un ensemble d'outils pour connaître la façon dont un animal perçoit son environnement (Veissier & Boissy, 2009 ; **figure 3**), ces outils évaluent les conséquences du mal-être et non l'état de mal-être en tant que tel, c'est-à-dire l'état mental. Comme le soulignent Dawkins (2001) et Dantzer (2002), la recherche sur le bien-être des animaux d'élevage s'est généralement limitée à établir des indicateurs de stress sans pour autant pouvoir les relier à l'existence d'états affectifs. Il est désormais nécessaire de passer de la simple description des comportements de l'animal à la compréhension de ses propres états émotionnels (Désiré *et al.* 2002, Mendl & Paul, 2004).

De nombreuses inconnues subsistent dans l'exploration du monde subjectif de l'animal : quelles sont les émotions que peuvent ressentir les animaux ? Quels sont les liens entre émotions, réactions fugaces, et bien-être, état affectif durable ?... Si la continuité entre espèces a été démontrée depuis longtemps au plan de l'anatomie et de la physiologie, la continuité de la sensibilité émotionnelle entre l'homme et les autres espèces animales est plus rarement acceptée. Étant donné que les animaux sont démunis du

langage verbal, la compréhension de leur vécu émotionnel a toujours été délicate, et les arguments faisant état de la sensibilité des animaux et de la nécessité de respecter leur bien-être sont souvent taxés d'anthropomorphisme (Armengaud 2001). Si les animaux de ferme sont décrits comme des êtres sensibles qui éprouvent des émotions, peu d'efforts ont été entrepris pour étudier ce qu'ils sont capables de ressentir. Il est pourtant indispensable de montrer, de manière scientifique, l'existence d'une forme de sensibilité des animaux afin de donner corps aux initiatives visant à assurer leur bien-être.

Les animaux sont capables d'attribuer une valeur affective à leur environnement. Les études sur le stress montrent que c'est la manière dont l'animal se représente l'événement, et non l'événement en tant que tel, qui va déterminer sa réaction : par exemple, ce n'est pas tant l'absence de nourriture mais plutôt la perception d'une privation qui est à l'origine du stress (Mason 1971). D'où la nécessité de prendre en compte les processus cognitifs, i.e. le traitement de l'information et les représentations mentales, pour parvenir à mieux appréhender l'expérience émotionnelle ressentie par l'animal. Dans cette seconde partie du texte, nous faisons une revue des interactions entre émotions et cognition. Nous nous intéressons tout d'abord aux processus cognitifs impliqués dans le déclenchement



**Figure 3** : Évolution des troubles selon la durée ou l'intensité d'une contrainte. Les modifications comportementales sont généralement les plus précoces : elles peuvent apparaître dès qu'une contrainte mineure est imposée aux animaux. Les critères physiologiques semblent un peu moins sensibles. Les altérations de production n'apparaissent que sous l'effet d'une contrainte importante. Enfin, des maladies n'apparaissent sous l'effet d'un stress que lorsque celui-ci est extrême (d'après Veissier & Boissy 2009).

(6) "animal welfare is all to do with the feelings of animals and not the primary needs that these feelings have evolved to protect" (Duncan 2002).

et la différenciation des émotions. Par la suite, nous nous intéressons aux effets en retour des émotions sur ces mêmes processus cognitifs, en explorant plus particulièrement le rôle de filtre plus ou moins persistant que jouent les émotions dans la manière dont l'animal se représente les événements auxquels il est exposé.

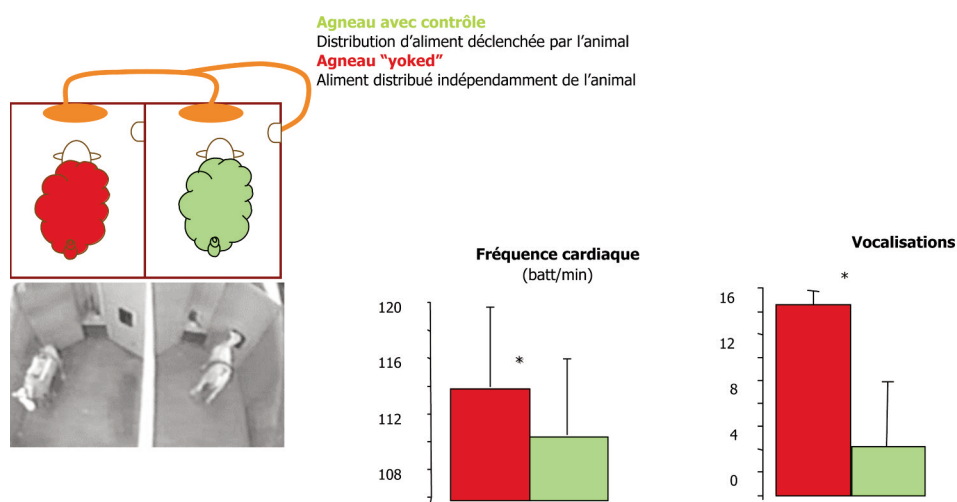
### De la cognition dans les émotions

Après avoir mis en place un cadre conceptuel inspiré de la psychologie humaine, nous conduisons depuis une dizaine d'années des travaux innovants en éthologie cognitive, afin de mieux décrypter les émotions qu'un animal peut ressentir. Il est admis chez l'homme que toute émotion est déclenchée par l'évaluation de la situation que l'individu entreprend de manière quasi-automatique sur la base de processus cognitifs élémentaires, telles que l'évaluation de la nouveauté et de la valence de la situation et la prise en compte de la possibilité de prévoir voire d'agir sur celle-ci (Scherer 1999). C'est la combinaison de ces processus cognitifs, qui détermine la nature même de l'émotion (Sander *et al.* 2005). Nous avons tout d'abord cherché à montrer chez des moutons que ces processus élémentaires cognitifs sont pertinents pour l'animal (Boissy 2005). Pour cela, une étude systématique des réactions comportementales et physiologiques, notamment la fréquence cardiaque, a été réalisée chez des agneaux en conditions expérimentales. Ainsi, les agneaux évaluent les caractéristiques intrinsèques de l'événement, à savoir son caractère soudain et familier (Désiré *et al.* 2006). Ils sont aussi capables d'anticipation et le fait de prévoir un événement soudain diminue leurs réactions émotionnelles (Greiveldinger *et al.* 2007). Ils sont également capables de construire des attentes et réagissent si la situation ne répond plus à leurs propres attentes (Greiveldinger *et al.* 2011). De même, ils sont sensibles à la possibilité de contrôler leur environnement : ainsi, un événement positif tel que la présentation d'aliment peut déclencher un stress si les animaux n'ont aucun moyen de contrôler sa distribution (Greiveldinger *et al.* 2009 ; **figure 4**). Enfin, ils tiennent compte également de leur

statut social vis-à-vis de leurs partenaires présents pour réagir à un événement surajouté (Boissy *et al.* 2007a). Par la suite, nous avons défini différents types d'émotions que les agneaux sont en mesure de ressentir, grâce au modèle regroupant les combinaisons des processus élémentaires préalablement identifiées chez l'homme : les agneaux sont ainsi en mesure de ressentir aussi bien des émotions négatives, telles que la peur et la colère, que des émotions positives, telles que le plaisir ou la joie (Veissier *et al.* 2009).

### Des émotions dans la cognition

Si des processus cognitifs sont à l'origine des émotions, les émotions peuvent en retour influencer ces mêmes processus cognitifs. De nombreux travaux en psychologie humaine montrent combien une émotion peut momentanément biaiser la manière dont l'individu traite les informations provenant de son environnement. Cela concerne à la fois des altérations de la manière d'évaluer la situation, de l'attention et de la mémoire. Des sujets ayant été exposés à une épreuve anxiogène tendent à évaluer négativement tout nouvel événement ambigu (Wright & Bower, 1992). De même, l'anxiété induit une attention excessive pour les informations menaçantes (Bradley *et al.* 1997) et les événements chargés émotionnellement sont plus facilement mémorisés que des événements neutres (Reisberg & Heuer, 1995). Enfin, une émotion modérée améliore les performances mnésiques, alors qu'une émotion excessive les détériore (Mendl *et al.* 2001). Plusieurs travaux en éthologie montrent que de telles modifications cognitives consécutives à une expérience émotionnelle existent également chez l'animal (Paul *et al.* 2005). Ainsi, des génisses fortement stressées sont incapables d'abandonner un comportement préalablement appris qui n'est plus récompensé, ce qui les empêche de mettre en place un nouveau comportement plus approprié (Lensink *et al.* 2006). Par contre, un stress plus modéré facilite les processus d'apprentissage : après avoir reçu une injection de catécholamines mimant la composante physiologique d'une émotion modérée, les rats sont plus attentifs et améliorent leurs performances mnésiques (Sandi et



**Figure 4 :** Réactions comportementales et physiologiques chez des agnelles recevant des distributions alimentaires intermittentes (moyenne et écart-type de la fréquence des vocalisations et de la fréquence cardiaque). Les agnelles sont testées par paires, l'une dispose du moyen de déclencher la distribution (agnelle avec contrôle), l'autre non (agnelle appariée sans contrôle). Lorsque l'agnelle avec contrôle déclenche la distribution, les deux agnelles reçoivent simultanément une même quantité d'aliment. Alors que les animaux reçoivent en même temps la même quantité d'aliments, les réactions de stress liées à la distribution intermittente sont plus prononcées chez l'agnelle appariée sans contrôle que chez l'agnelle avec contrôle (d'après Greiveldinger *et al.* 2009).



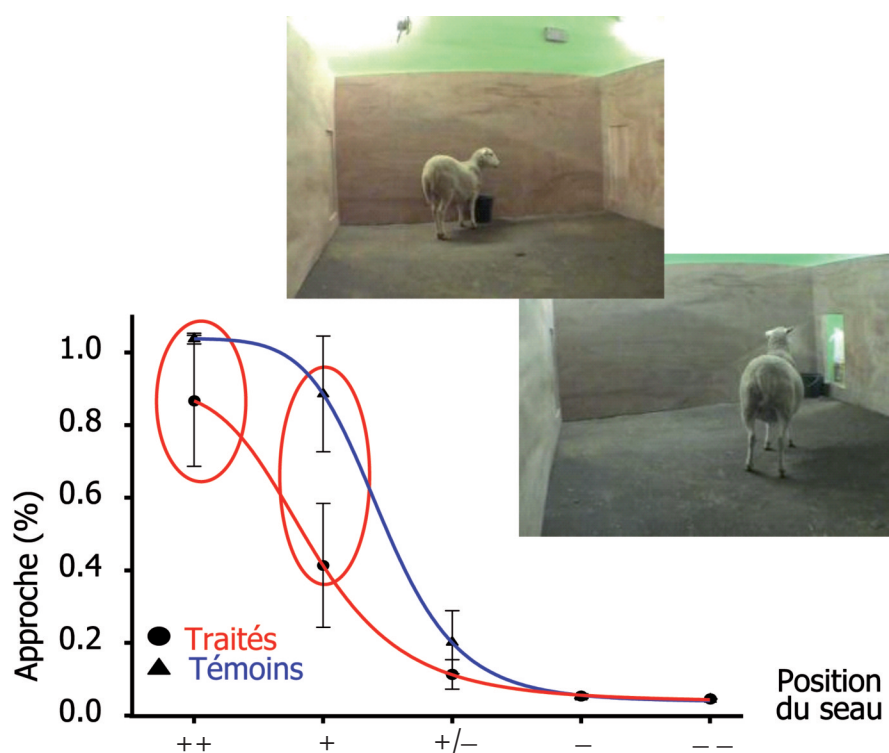
al. 1997). Des moutons venant d'être exposés à un événement positif interprètent de manière positive les événements plus ou moins ambigus (Doyle *et al.* 2010).

La mise en évidence de tels effets sur les processus cognitifs a stimulé le développement d'un nouvel axe de recherche prometteur pour mieux comprendre le bien-être des animaux. Il s'agit d'explorer comment l'accumulation d'émotions peut modifier de manière durable les fonctions cognitives de l'animal et par voie de conséquence, instaurer chez ce dernier un état affectif persistant. Chez les animaux de laboratoire, une expérience émotionnelle peut moduler durablement leurs capacités d'évaluation. Par exemple, des rats ou des souris soumis, de manière répétée, à des événements imprévisibles, connus pour induire un état de stress, présentent une altération de leurs capacités à juger et à prendre des décisions (respectivement : Harding *et al.* 2004 ; Pardon *et al.* 2000). À l'inverse, un rat, qui est capable de contrôler son environnement par un comportement appris, apparaît par la suite moins perturbé par de nouvelles contraintes qu'un animal ne pouvant maîtriser son environnement car imprévisible ou incontrôlable (Dantzer

1989). Nous développons actuellement une approche similaire chez les animaux de ferme. Ainsi, des moutons exposés durant plusieurs semaines à des événements aversifs, de manière imprévisible et incontrôlable, réduisent leur attente d'événements positifs et au contraire, interprètent de manière négative les événements plus ou moins ambigus, traduisant l'instauration d'un état pessimiste (Doyle *et al.* 2011 ; **figure 5**). La confirmation de tels biais systématiques dans la manière dont l'animal évalue son environnement permet d'envisager d'utiliser ces biais cognitifs comme autant d'indicateurs comportementaux et donc non invasifs d'un état d'inconfort.

L'analyse des processus élémentaires d'évaluation, que l'animal est amené à utiliser de manière rémanente en raison des caractéristiques de l'environnement d'élevage, devrait permettre de comprendre pourquoi un stress conduit dans certains cas à une apathie ou un éroussement affectif et dans d'autres cas, à une exacerbation de la réactivité émotionnelle (Boissy *et al.* 2001). Une apathie se développerait lorsque l'animal n'a plus aucun contrôle sur les événements négatifs (Danchev & Staneva-Stoytcheva, 1995), alors qu'une hyper-réactivité résulterait du

fait que l'animal soit parvenu à les contrôler (Dantzer, 1989). Par ailleurs, quelques expériences conduites chez les rongeurs suggèrent que l'induction répétée d'expériences émotionnelles positives peut compenser les effets néfastes d'une expérience stressante (Van der Harst *et al.* 2005). Or, l'induction d'émotions positives chez l'animal peut se faire de diverses façons : par le biais des interactions sociales d'affinité et de jeu ou encore par l'anticipation d'une récompense (Boissy *et al.* 2007). L'anticipation d'événements positifs est un comportement préparatoire qui se traduit par une activité tournée vers le but, reflétant une excitation durant cette phase appétitive (ou de désir de la récompense), avant l'accès à la récompense (Spruijt *et al.* 2001). L'ensemble de ces travaux analytiques sur les relations entre émotions et cognition montre qu'il est possible d'enrichir à moindre coût le milieu d'élevage par des événements et des pratiques qui génèrent des émotions positives chez l'animal. Le développement de ces pratiques d'enrichissement vise non seulement à réduire l'inconfort des animaux (diminution du stress), mais surtout à améliorer leur qualité de vie (augmentation du bien-être).



**Figure 5 :** Approches expérimentales de l'évaluation du biais de jugement chez les moutons à la suite d'une expérience émotionnelle négative (pourcentage d'approche d'un seau d'aliment par des agnelles en fonction de la localisation du seau). Les agnelles avaient au préalable été entraînées à approcher ou éviter un seau d'aliment : localisé d'un côté, le seau est associé à une punition (n'approche pas) alors que localisé du côté opposé, il est associé à une récompense alimentaire (approche). Par la suite, la moitié des animaux ont été soumis à un traitement anxiogène pendant six semaines qui consistait à les exposer dans leur milieu d'élevage à des événements aversifs, incontrôlables et imprévisibles (agnelles traitées). L'autre moitié des agnelles étaient soumises à des conditions d'élevage standards (agnelles témoins). À l'issue de cette période, les agnelles sont réexposées au seau désormais placé dans des zones intermédiaires (événements ambigus) plus ou moins proches des deux localisations apprises. L'exposition prolongée à des événements anxiogènes réduit l'attente d'événements positifs et renforce l'interprétation négative des événements ambigus (d'après Doyle *et al.* 2011). Copyright A. Boissy

## CONCLUSION

En associant ces deux approches, l'une finalisée et l'autre plus fondamentale, nous souhaitons montrer combien l'éthologie est une science intégrative permettant d'appréhender le comportement animal dans sa globalité. Les travaux d'éthologie sociale rapportés dans le texte mettent en évidence la dynamique des relations sociales et la nécessité de prendre en compte le groupe pour étudier la régulation des comportements individuels. Le groupe joue un véritable rôle d'interface entre l'animal et le milieu dans lequel il évolue, lui offrant protection et apprentissage. Une meilleure connaissance et une gestion raisonnée de la dynamique des relations sociales devraient conduire à mieux respecter les besoins sociaux des animaux et à faciliter leur adaptation aux milieux d'élevage.

Quant aux travaux d'éthologie cognitive rapportés dans le texte, ils illustrent la richesse des capacités affectives de l'animal permettant de mieux comprendre ses états de bien-être. Les relations que l'animal entretient avec son environnement, peuvent être biaisées par sa propre expérience émotionnelle. Une émotion positive induit un jugement optimiste, une émotion négative entraîne plutôt une vision pessimiste. Le pessimisme de l'animal, qui persiste si son expérience négative se prolonge, contribue à exacerber son mal-être induit par les contraintes

environnementales. Au contraire, un enrichissement du milieu semble favorable au développement d'une perception positive. La question du bien-être animal – état durable par définition – prend alors tout son sens, au delà de simples réactions émotionnelles fugaces.

Bien que de nature plutôt analytique, ces connaissances sur les dimensions sociale et affective des animaux permettent de promouvoir des pratiques d'élevage innovantes à la fois respectueuses du bien-être animal et économiquement viables. Compte tenu de la multiplicité des acteurs (organismes de recherche, établissements d'enseignement vétérinaire et agricole, filières de production et organismes de protection des animaux), la mise en place d'une stratégie cohérente de recherche, d'innovation et de développement dans le domaine du comportement animal est indispensable. Puisse ce texte convaincre le lecteur que l'éthologie est une véritable science intégrative et stimuler sa réflexion sur la place de l'animal de ferme dans nos sociétés.

## REMERCIEMENTS

*L'auteur remercie très chaleureusement tous les collègues de l'équipe Adaptation et Comportements Sociaux de l'UMR Herbivores pour leur implication sans faille dans les travaux rapportés dans le texte.*

*Une mention spéciale à Isabelle Veissier pour la collaboration conduite depuis de nombreuses années et à Lara Désiré, Lucile Greiveldinger, Rebecca Doyle et Alexandra Destrez, toutes les quatre ayant réalisé leur doctorat avec l'auteur.*

*Marie-France Bouissou et Robert Dantzer sont également associés à ces remerciements pour avoir fortement inspiré les deux approches rapportées dans le texte.*

## BIBLIOGRAPHIE

- Armengaud, F. 2001. L'anthropomorphisme : vraie question ou faux débat ? In *Les animaux d'élevage ont-ils droit au bien être?* (ed. F. Burgat & R. Dantzer), pp.165–187. Un point sur INRA Éditions, Paris.
- Aron, S. & Passera, L. 2000. *Les sociétés animales. Évolution de la coopération et organisation sociale*. Bruxelles, De Boeck Université.
- Bailey, D.W. 1995. Daily selection of feeding areas by cattle in homogeneous and heterogeneous environments. *Applied Animal Behaviour Science* 45: 183–200.
- Boissy, A., & Bouissou, M.F. 1994. Effects of androgen treatment on behavioural and physiological responses of heifers to fear-eliciting situations. *Hormones and Behavior* 28: 66–83.
- Boissy, A. & Le Neindre, P. 1997. Behavioral, cardiac and cortisol responses to brief separation and reunion in cattle. *Physiology and Behaviour* 61: 693–699.
- 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. *Physiology and Behaviour* 63: 489–495.
- Boissy, A., Veissier, I., Roussel, S. 2001. Emotional reactivity affected by chronic stress: an experimental approach in calves submitted to environmental instability. *Animal Welfare* 10: S175–S185.
- Boissy, A. & Dumont, B. 2002. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science* 79: 233–245.
- Boissy, A. 2005. Emotions et cognition : une stratégie originale pour mesurer les émotions chez l'animal. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* 158(3): 225–238.
- Boissy, A., Arnould, C., Chaillou, E., Désiré, L., Duvaux-Ponter, C., Greiveldinger, L., Leterrier, C., Richard, S., Roussel, S., Saint-Dizier, H., Meunier-Salaün, M.C., Valance, D., Veissier, I. 2007. Emotions and cognition: A new approach to animal welfare. *Animal Welfare* 16: 37–43.

- Boissy, A., Manteuffel, G., Jensen, M.B., Moe, R.O., Spruijt, B., Keeling, L., Winckler, C., Forkman, B., Dimitrov, I., Langbein, J., Bakken, M., Veissier, I., Aubert, A. 2007. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology and Behavior* 92: 375–397.
- Bouissou, M.F. & Hövels, J. 1976. Effet d'un contact précoce sur quelques aspects du comportement social des bovins domestiques. *Biology and Behaviour* 1: 17–36.
- Bouissou, M.F. & Gaudioso, V. 1982. Effect of early androgen treatment on subsequent social behavior in heifers. *Hormones and Behavior* 16: 132–146.
- Bouissou, M.F. 1990. Effects of estrogen treatment on dominance relationships in cows. *Hormones and Behavior* 24: 376–387.
- Bouissou, M.F., Boissy, A., Le Neindre, P., Veissier, I. 2001. The bovines among other bovids: social structure of wild bovines. In *Social Behaviour in Farm Animals* (ed. L.J. Keeling and H.W. Gonyou), pp.113–146. CABI Publishing
- Bouissou, M.F. & Boissy, A. 2005. Le comportement social des bovins et ses conséquences en élevage. *INRA Productions Animales* 18: 87–99.
- Bradley, B.P., Mogg, K., Lee, S.C. 1997. Attentional biases for negative information in induced and naturally occurring dysphoria. *Behavioural Research Therapies* 35: 911–927.
- Coulon, M., Deputte, B.L., Heyman, Y., Baudoin, C. 2009. Individual recognition in domestic cattle (*Bos taurus*): evidence from 2D-images of heads from different breeds. *PLoS ONE* 4(2): e4441.
- Danchev, N., & Staneva-Stoytcheva, D. 1995. Effects of the beta-adrenergic blockers propranolol and acebutolol on stress-induced learned helplessness behavior of rats. *Methods and Findings in Experimental and Clinical Pharmacology* 17: 463–467.
- Dantzer, R. 1989. *L'illusion psychosomatique*. Éditions Odile Jacob, Paris, 121 pp.
- Dantzer, R. 2002. Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science* 80: E1–E9.
- Dawkins, M.S. 2001. How can we recognise and assess good welfare? In *Coping with challenge: Welfare in animals including humans*. (ed. D.M. Broom), pp. 63–76. Dahlem University Press, Berlin.
- Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I. 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes* 60: 165–180.
- Désiré, L., Veissier, I., Després, G., Delval, E., Toporenko, G., Boissy, A. 2006. Appraisal process in sheep: interactive effect of suddenness and unfamiliarity on cardiac and behavioural responses. *Journal of Comparative Psychology* 120: 280–287.
- Doyle, R.E., Fisher, A.D., Hinch, G.N., Boissy, A., Lee, C. 2010. Release from restraint generates a positive judgement bias in sheep. *Applied Animal Behaviour Sciences* 122: 28–34.
- Doyle, R.E., Lee, C., Deiss, V., Fisher, A.D., Hinch, G.N., Boissy, A. 2011. Measuring judgement bias and emotional reactivity in sheep following long-term exposure to unpredictable and aversive events. *Physiology and Behavior* 102: 503–510.
- Dumont, B., Meuret, M., Boissy, A., Petit, M. 2001. Le pâturage vu par l'animal : mécanismes comportementaux et applications en élevage. *Fourrages* 166: 213–238.
- Dumont, B., Boissy, A., Achard, C., Sibbald, A.M., Erhard, H.W. 2005. Consistency of animal order in spontaneous group movements allows the measurement of leadership in a group of grazing heifers. *Applied Animal Behaviour Science* 95: 55–66.
- Duncan, I.J.H. 1993. Welfare is to do with what animals feel. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics* 6 (Supplement 2): 8–14.
- Duncan, I.J.H. 2002. Poultry welfare: Science or subjectivity? *British Poultry Science* 43: 643–652.
- Fraser, D. & Duncan, I.J.H. 1998. Pleasures, pains and animal welfare: toward a natural history of affect. *Animal Welfare* 7: 383–396.
- Greiveldinger, L., Veissier, I., Boissy, A. 2007. Emotional experiences in sheep: predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses. *Physiology and Behavior* 92: 675–683.
- Greiveldinger, L., Veissier, I., Boissy, A. 2009. Behavioural and physiological responses of lambs to controllable versus uncontrollable aversive events. *Psychoneuroendocrinology* 34: 805–814.
- Greiveldinger, L., Veissier, I., Boissy, A. 2011. The ability of lambs to form expectations and the emotional consequences of a discrepancy from their expectations. *Psychoneuroendocrinology* 36: 806–815.
- Grignard, L., Boissy, A., Boivin, X., Le Neindre, P. 2000. The social environment influences the behavioural responses of beef cattle to handling. *Applied Animal Behaviour Science* 68: 1–11.
- Harding, E.J., Paul, E.S., Mendl, M. 2004. Cognitive bias and affective state. *Nature* 427, 312.
- Hopster, H. & Blokhuis, H.J. 1994. Validation of a heart-rate monitor for measuring a stress response in dairy cows. *Canadian Journal of Animal Science* 74: 465–474.
- Krause, J. & Ruxton, G.D. 2002. *Living in groups*. Oxford, Oxford University Press.
- Lazarus, R.S. 1993. From psychological stress to the emotions: A history of changing outlooks. *Annual Review of Psychology* 44: 1–21.
- Lensink, B.J., Veissier, I., Boissy, A. 2006. Enhancement of performances in a learning task in suckler calves after weaning and relocation: Motivational versus cognitive control? A pilot study. *Applied Animal Behaviour Science* 100: 171–181.
- Ligout, S., Porter, R.H. 2006. La reconnaissance sociale chez les mammifères: mécanismes et bases sensorielles impliquées. *INRA Productions Animales* 19: 119–134.
- Mason, J.W. 1971. A re-evaluation of the concept of 'non-specificity' in stress theory. *Journal of Psychiatric Research* 8: 323–333.
- Mendl, M. & Paul, E.S. 2004. Consciousness, emotion and animal welfare: insights from cognitive science. *Animal Welfare* 13: S17–S25.
- Mendl, M., Burman, O., Laughlin, K., Paul, E. 2001. Animal memory and animal welfare. *Animal Welfare* 10: S17–S25.
- Michelena, P., Pillot, M.-H., Henrion, C., Toulet, S., Boissy, A. & Bon, R. 2012. Group size elicits specific physiological response in herbivores. *Biology Letters*, 11 April 2012, doi: 10.1098/rsbl.2012.0197.
- Mounier, L., Veissier, I., Andanson, S., Delval, E., Boissy, A. 2006. Mixing at the beginning of fattening moderates social buffering in beef bulls. *Applied Animal Behaviour Science* 96: 185–200.
- Nicol, C.J. 1995. The social transmission of information and behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 44: 79–98.
- Pardon, M.C., Perez-Diaz, F., Joubert, C., Cohen-Salmon, C. 2000. Influence of a chronic ultramild stress procedure on decision-making in mice. *Journal of Psychiatry and Neuroscience* 25: 167–177.
- Paul, E.S., Harding, E.J., Mendl, M. 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 469–491.
- Plusquellec, P. & Bouissou, M.F. 2001. Behavioural characteristics of two dairy breeds of cows selected (Hérens) or not (Brune des Alpes) for fighting and dominance ability. *Applied Animal Behaviour Science* 72: 1–21.

- Price, E.O. 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *Quarterly Review of Biology* 59: 1–32.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Thierry, B., Dumont, B. 2009a. Decision-making in group departures of sheep is a continuous process. *Animal Behaviour* 78: 71–78.
- Ramseyer, A., Boissy, A., Thierry, B., Dumont, B. 2009c. Individual and social determinants of spontaneous group movements in cattle and sheep. *Animal* 3: 1319–1326.
- Ramseyer, A., Thierry, B., Boissy, A., Dumont, B. 2009b. Decision-making processes in group departures of cattle. *Ethology* 115: 948–957.
- Rault, J.L. 2012. Friends with benefits: social supports and its relevance for farm animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 136: 1–14.
- Reisberg, D. & Heuer F. 1995. Emotion's multiple effects on memory. In *Brain and Memory: Modulation and Mediation of Neuroplasticity* (ed. J.L. Mc Gaugh, N.M. Weiberger and G. Lynch.), pp. 84–92. Oxford University Press, Oxford.
- Romeyer, A. & Bouissou, M.F. 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 34: 93–119.
- Rushen, J., Boissy, A., Terlouw, C., de Passillé, A.M.B. 1999. Opioid peptides and behavioral and physiological responses of dairy cows to social isolation in unfamiliar environment. *Journal of Animal Science* 77: 2918–2924.
- Sander, D., Grandjean, D., Scherer, K.R. 2005. A systems approach to appraisal mechanisms in emotion: *Emotion and Brain*. *Neural Networks* 18: 317–352.
- Sandi, C., Loscertales, M., Guaza, C. 1997. Experience-dependent facilitating effect of corticosterone on spatial memory formation in the water maze. *European Journal of Neurosciences* 9: 637–642.
- Sato, S. 1982. Leadership during actual grazing in a small herd of cattle. *Applied Animal Ethology* 8: 53–65.
- Scherer, K.R. 1999. Appraisal theories. In *Handbook of Cognition and Emotion* (ed. T. Dalgleish and M. Power), pp. 637–663. Wiley, Chichester.
- Spruijt, B.M., van den Bos, R., Pijlman, F.T.A. 2001. A concept of welfare based on reward evaluating mechanisms in the brain: anticipatory behaviour as an indicator for the state of reward systems. *Applied Animal Behaviour Science* 72: 145–171.
- Treves, A. 2000. Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour* 60: 771–722.
- Van der Harst, J.E., Baars, J.M., Spruijt, B.M. 2005. Announced rewards counteract the impairment of anticipatory behaviour in socially stressed rats. *Behavioural Brain Research* 161: 183–189.
- Veissier, I. & Stephanova, I. 1993. Learning to suckle from an artificial teat within groups of lambs: Influence of a knowledgeable partner. *Behavioural Processes* 30: 75–82.
- Veissier, I., Boissy, A., de Passillé, A.M., Rushen, J., van Reenen, C.G., Roussel, S., Andanson, S., Pradel, P. 2001. Calves' responses to repeated social regrouping and relocation. *Journal of Animal Science* 79: 2580–2593.
- Veissier, I. & Boissy, A. 2009. L'évaluation du bien-être des animaux en captivité ou en élevage. In *Éthologie Appliquée : Comportements Animaux et Humains, Questions de Société* (ed. A. Boissy, M.-H. Pham-Delegue, C. Baudoin), pp. 169–185. QUAE-Éditions, Collection Synthèse, Versailles.
- Veissier, I., Boissy, A., Désiré, L., Greiveldinger, L. 2009. Animals' emotions: studies in sheep using appraisal theories. *Animal Welfare* 18: 347–354.
- Winfield, C.G., Syme, G.J., Pearson, A.J. 1981. Effect of familiarity with each other and breed on the spatial behaviour of sheep in an open field. *Applied Animal Behaviour Science* 7: 67–75.
- Wright, W.F. & Bower, G.H. 1992. Mood effects on subjective probability assessment. *Organizational Behavior and Human Decision Processes* 52: 276–291.