



**Perception de l'humain et processus émotionnels et
cognitifs chez le porcelet :
Impact de l'expérience avec l'humain**

Thèse

Sophie Brajon

Doctorat en Sciences Animales
Philosophiae Doctor (Ph.D.)

Québec, Canada

© Sophie Brajon, 2015

Résumé

L'humain, faisant partie de l'environnement des animaux domestiques, peut avoir un impact profond sur leur bien-être. Au cours de cette thèse, le regard a été porté sur la période post-sevrage chez le porc, une période peu étudiée dans le contexte de relation homme-animal qui pourtant est associée au développement des comportements sociaux. La première partie était consacrée à la compréhension de processus impliqués dans la perception de l'humain par le porcelet sevré, à savoir la mémoire, la reconnaissance et la généralisation. Les résultats ont montré que les porcelets peuvent former une mémoire de l'individu humain qui persiste au moins 5 semaines. Ainsi, les porcelets adaptent leurs comportements selon la nature des contacts (Brusques ou doux) reçus par l'humain. L'ajout de récompenses alimentaires ou de stress physiques n'amplifie pas les réponses comportementales. L'humain inconnu n'est pas perçu positivement. De plus, la familiarisation à la présence passive de l'humain n'élimine pas la peur face à l'approche de l'humain, suggérant que les porcelets ont une mémoire spécifique au contexte. Il a été montré que les porcelets sont capables de discriminer et reconnaître les humains familiers sur la base de l'expérience, bien que leurs réactions dépendent de nombreux facteurs, incluant la constance de l'expérience et le contexte de test. En outre, ils sont capables de généraliser leurs réactions face à des inconnus et de former une mémoire globale de l'être humain. Dans une seconde partie, l'impact de l'expérience avec l'humain sur l'état émotionnel et les capacités cognitives du porcelet sevré a été investigué. Les résultats montrent que la manière dont l'humain se comporte avec les porcelets a un réel impact sur l'état émotionnel des jeunes animaux. Les porcelets recevant des contacts positifs par l'humain développent un bon état émotionnel et sont plus optimistes. En outre, la peur de l'humain est corrélée avec la motivation à explorer, un trait de tempérament aidant les animaux dans une tâche d'apprentissage. L'ensemble de ce travail montre que la nature des contacts donnés par l'humain joue un rôle dans la perception de l'homme, influence l'état émotionnel des porcelets et est aussi liée à la motivation du porcelet à apprendre et s'adapter à son environnement.

Mots-clefs : porcelet sevré, relation homme-animal, bien-être / mal-être, perception de l'humain, reconnaissance/généralisation, état émotionnel, biais cognitif, apprentissage.

Abstract

Humans are part of the environment of domestic animals and their impact on animal welfare is largely underestimated. This thesis focused on the human-animal relationship during the post-weaning period in pigs. This period has not been much studied in a context of human-animal relationship, although it is known to be associated with the development of social abilities. The first part of this thesis aimed at understanding some processes involved in the development of the perception of humans by weaned piglets, namely memory, recognition and generalisation. Results showed that weaned piglets are able to form a memory of a familiar human which persists at least 5 weeks. Moreover, piglets adapt their behaviour according to the movements (rough or gentle) of humans towards them. However, the addition of food rewards or physical stress does not amplify their behavioural responses. An unfamiliar handler is not perceived positively. In addition, familiarisation to a passive human is not sufficient to remove the fear of an approaching human, suggesting that piglets form a context-specific memory. Thereafter, it has been shown that piglets can discriminate and recognise familiar humans based on experience, although their reactions depend on numerous factors, including the consistency of the experience and the context of testing. It does not preclude that piglets are able to generalise their behavioural responses to unfamiliar humans and to form a general memory of humans. The second part of the thesis aimed at investigating the impact of the experience with humans on emotional states and cognitive abilities of weaned piglets. It has been demonstrated that the way humans behave with piglets modulates their emotional states. Piglets receiving positive interactions with humans develop a positive emotional state and are more optimistic. Fear of humans appears to be correlated with motivation to explore, a temperament trait helping animals in a learning task. Overall, it has been demonstrated that the nature of the contact given by humans plays a major role in the development of the perception of humans, but also influences emotional states and is linked with motivation of this young domestic animal to learn and adapt to its environment.

Key words: weaned piglet, human-animal relationship, welfare, perception of humans, recognition/generalisation, emotional state, cognitive bias, learning.

Table des matières

Résumé.....	III
Abstract.....	V
Table des tableaux	XV
Table des figures.....	XVII
Remerciements.....	XXIII
Avant-propos	XXVII
1. CONTEXTE DE LA THÈSE	1
2. REVUE DE LITTÉRATURE.....	5
2.1. Le bien-être en élevage	7
2.1.1. Concept de bien-être	7
2.1.2. Relation homme-animal et enjeux en production animale	8
2.1.2.1. Enjeux économiques.....	8
2.1.2.2. Enjeux sociaux.....	10
2.2. Facteurs impliqués dans la perception de l'autre et le développement de la relation interspécifique.....	11
2.2.1. L'environnement social	12
2.2.2. Facteurs intrinsèques à l'animal	13
2.2.2.1. La génétique	13
2.2.2.2. Le tempérament	14
2.2.2.3. L'âge et la période sensible	15
2.2.3. Facteurs intrinsèques à l'humain	16
2.2.3.1. Attitudes et croyances.....	16
2.2.3.2. Comportement et signaux émis	17

2.2.4.	L'expérience entre l'humain et l'animal	21
2.2.4.1.	Contact et expérience négative avec l'humain.....	21
2.2.4.2.	Contact et expérience positive avec l'humain	22
2.2.4.3.	Contact et expérience inconstante avec l'humain	23
2.3.	Perception de l'humain par l'animal	25
2.3.1.	Évaluer la perception de l'humain par l'animal	25
2.3.2.	Perception de l'individu humain	28
2.3.2.1.	Perception négative de l'humain.....	28
2.3.2.2.	Habituation à l'humain	29
2.3.2.3.	Perception positive de l'humain.....	30
2.3.3.	Discrimination et reconnaissance des individus humains par expérience.....	33
2.3.4.	Vers l'attribution d'une signification générale de l'humain	34
2.4.	L'expérience émotionnelle chez l'animal non-humain	38
2.4.1.	Différencier l'émotion de l'état émotionnel.....	38
2.4.2.	Les mesures courantes des états émotionnels	40
2.4.3.	Structure de l'expérience émotionnelle : le noyau affectif	43
2.4.4.	Fonctionnalité de l'expérience émotionnelle	45
2.4.5.	Bases neurophysiologiques de l'expérience émotionnelle.....	47
2.5.	L'étroite relation entre les processus cognitifs et émotionnels.....	50
2.5.1.	La cognition influence les émotions.....	50
2.5.1.1.	Les processus d'évaluation chez l'humain	50
2.5.1.2.	Les processus d'évaluation chez l'animal non-humain	52
2.5.2.	Les émotions influencent la cognition : le « biais cognitif »	54
2.5.2.1.	Les biais d'attention.....	54
2.5.2.2.	Les biais de mémoire	55

2.5.2.3.	Les biais de jugement.....	56
2.5.3.	Penser en terme d'adaptation à l'environnement.....	61
3.	PROBLÉMATIQUE.....	67
3.1.	Objectifs de la thèse et hypothèses de travail.....	70
4.	ARTICLE 1 : PERSISTANCE DE LA RÉACTIVITÉ À L'HUMAIN.....	73
4.1.	Résumé.....	77
4.2.	Abstract.....	79
4.3.	Introduction.....	81
4.4.	Materials and methods.....	83
4.4.1.	Animals and housing.....	83
4.4.2.	Treatments.....	83
4.4.2.1.	Positive treatments.....	84
4.4.2.2.	Negative treatments.....	85
4.4.3.	Behavioural measures.....	86
4.4.3.1.	Treatment period.....	86
4.4.3.2.	Reactivity to handler test.....	87
4.4.4.	Statistical analyses.....	88
4.5.	Results.....	89
4.5.1.	Reactivity of piglets along the treatment period with the handler.....	89
4.5.2.	Treatment effect on the subsequent reactivity to the handler.....	91
4.5.3.	Persistency of the reactivity to the handler.....	94
4.6.	Discussion.....	96
4.6.1.	Piglets' association of the handler with positive or negative experience.....	96
4.6.2.	Piglets' reactivity to the handler following the treatment period.....	98
4.6.3.	Persistency of the reactivity to the handler over time.....	100

4.7.	Conclusions	101
4.8.	Acknowledgements	102
4.9.	References	102
5.	ARTICLE 2 : PROCESSUS DE RECONNAISSANCE / GÉNÉRALISATION	107
5.1.	Résumé	111
5.2.	Abstract.....	113
5.3.	Introduction	115
5.4.	Materials and methods.....	118
5.4.1.	Animals and housing.....	118
5.4.2.	Treatments.....	119
5.4.3.	Reactivity tests to familiar and unfamiliar handlers.....	121
5.4.4.	Choice test between the two handlers	123
5.4.5.	Statistical analyses.....	124
5.5.	Results	126
5.5.1.	Part 1: Discrimination and recognition of familiar humans.....	126
5.5.1.1.	Conditioning periods: Associative learning process of the handlers' identity.....	126
5.5.1.2.	Reactivity to the handler A following the first conditioning period with her (A-FAM1 test).....	127
5.5.1.3.	Reactivity to the handler B following both conditioning periods (B-FAM test).....	130
5.5.1.4.	Recognition of handler A following both conditioning periods (A-FAM2 test vs A-FAM1 test)	132
5.5.1.5.	Discrimination of the two familiar handlers A and B following both conditioning periods (A-FAM2 vs B-FAM tests and choice test).....	132
5.5.2.	Part 2: Generalisation of behavioural responses to unfamiliar humans	135
5.5.2.1.	Reactivity to the unfamiliar handler A before any conditioned experience (A-UNFAM test)	135

5.5.2.2.	Generalisation of a first conditioning period with the handler A to the unfamiliar handler B (B-UNFAM test).....	135
5.5.2.3.	Generalisation of two conditioning periods to the unfamiliar handler C (C-UNFAM test)	138
5.6.	Discussion	142
5.6.1.	Discrimination and recognition of familiar handlers	142
5.6.2.	Generalisation of the experience to unfamiliar handlers	144
5.6.3.	General discussion	147
5.6.4.	Further considerations.....	149
5.7.	Acknowledgement.....	150
5.8.	References.....	150
6.	ARTICLE 3 : ÉTAT ÉMOTIONNEL ET BIAIS COGNITIF	157
6.1.	Résumé	161
6.2.	Abstract	163
6.3.	Introduction	165
6.4.	Material and Method	167
6.4.1.	Ethics statement	167
6.4.2.	Animals and housing conditions.....	167
6.4.3.	Experimental design	168
6.4.4.	Treatments	169
6.4.5.	Testing arena and apparatus design	170
6.4.6.	Testing procedure	172
6.4.6.1.	Habituation	172
6.4.6.2.	Training to the go/no-go task	172
6.4.6.3.	Cognitive Bias Test	174
6.4.7.	Statistical analyses	175

6.5.	Results	176
6.5.1.	Task learning.....	176
6.5.2.	Cognitive Bias Test	176
6.5.3.	Judgement bias	177
6.5.4.	Presence of the human observer.....	181
6.6.	Discussion.....	182
6.7.	Conclusion	186
6.8.	Acknowledgements	187
6.9.	References	187
7.	ARTICLE 4: MOTIVATION ET APPRENTISSAGE.....	191
7.1.	Résumé	195
7.2.	Abstract.....	197
7.3.	Introduction	199
7.4.	Method.....	202
7.4.1.	Subjects	202
7.4.2.	Housing and management	203
7.4.3.	Treatments	203
7.4.4.	Discrimination learning task	205
7.4.4.1.	Task learning arena and apparatus	205
7.4.4.2.	Training.....	205
7.4.5.	Behavioural tests	207
7.4.5.1.	Open-field test (OFT) and novel object test (NOT).....	208
7.4.5.2.	Reactivity to human test (RHT).....	208
7.4.6.	Data analyses.....	209
7.5.	Results	211

7.5.1.	Success in training and effect of treatments	211
7.5.2.	Learning speed and relationship between behavioural variables.....	213
7.6.	Discussion	217
7.7.	Acknowledgements.....	222
7.8.	References.....	223
8.	DISCUSSION GÉNÉRALE.....	229
8.1.	De la perception de l'individu humain vers la perception générale de l'être humain.	233
8.1.1.	Synthèse des principaux résultats sur la perception de l'humain	233
8.1.2.	Implications pour le domaine de l'élevage	239
8.1.3.	Aspects méthodologiques	241
8.1.4.	Perspectives de recherche	241
8.2.	Implication de la relation établie sur les états émotionnels et les capacités cognitives.....	244
8.2.1.	Synthèse des principaux résultats sur le biais cognitif	244
8.2.2.	Lien entre bien-être émotionnel et engagement dans le milieu	247
8.2.3.	Implications pour le domaine de l'élevage	249
8.2.4.	Le tempérament agit sur les capacités d'apprentissage	250
8.2.5.	Aspects méthodologiques	251
8.2.6.	Perspectives de recherche	252
8.3.	Conclusion.....	254
9.	LISTE DES OUVRAGES CITÉS.....	257

Table des tableaux

Tableau 2.1. Les cinq critères d'évaluation du stimulus ou de la situation, adapté de Leventhal & Scherer (1987).	51
Table 4.1. The behavioural response of weaned piglets in a reactivity test (R0) with the handler following the experience with the handler (transformed least square means \pm SEM with back-transformed means between brackets)	92
Table 5.1. Behavioural response of weaned piglets to the familiar handler A (A-FAM1) and the unfamiliar handler B (B-UNFAM) following the first conditioning period with the handler A (transformed least square means \pm SEM with back-transformed means between brackets)	137
Table 6.1. Main effects on approach behaviour following playback of trained (positive (P) and negative (N)) and ambiguous (AP, AM and AN) cues during cognitive bias tests, in presence or absence of a human observer, for piglets having previously experienced gentle (GEN), rough (ROU) and minimal contact (MIN).	178

Table des figures

Figure 2.1. Les trois conceptions du bien-être animal, selon Fraser (2008).....	8
Figure 2.2. Champ de vision binoculaire et monoculaire du porc.....	19
Figure 2.3. Images des divers indices visuels donnés par l’humain dans l’étude de Nawroth et al. (2013a).....	20
Figure 2.4. Zone de fuite et point d’équilibre du porc.....	27
Figure 2.5. Transition des réponses comportementales des porcs envers l’humain observées lors d’un traitement avec contacts tactiles réguliers, selon Tanida et al. (1994).....	32
Figure 2.6. Représentation schématique (A) bidimensionnelle et ; (B) tridimensionnelle des expériences émotionnelles.....	44
Figure 2.7. Les grandes interactions neurales qui caractérisent les systèmes émotionnels du cerveau, selon Panksepp (2005, pp. 48).....	49
Figure 2.8. Croquis présentant des tâches de go/no-go chez diverses espèces animales.	58
Figure 2.9. Croquis présentant des tâches de choix actif chez diverses espèces animales. ...	59
Figure 2.10. Photographie d’un porc dans une station d’alimentation par appel (de l’anglais « call feeding station ») dans l’étude de Manteuffel et al. (2009a).....	62
Figure 4.1. Average percentage of time spent in contact with the handler over the treatment period by piglets from positive treatments.	90
Figure 4.2. Survivor curve of piglets’ first contact during the first post-treatment period reactivity test (R0) (a), and 5 weeks later (R5) (b).....	93
Figure 4.3. Average percentage of time (back-transformed least square means) spent by piglets in contact with the handler during the motionless handler phase in reactivity tests for 5 weeks following the treatment period.....	95
Figure 4.4. Average reactivity scores (back-transformed least square means) of piglets during the handler approach phase in reactivity tests for 5 weeks following the treatment period.....	96
Figure 5.1. Timelines of the experiments from the weaning day (grey arrow) until the end of the experiments on the fourth week post-weaning.....	120
Figure 5.2. Schematic representation of the home pen during the choice test.....	124

Figure 5.3. Learning process of the identity of the positive handler B.	127
Figure 5.4. Latencies to approach familiar and unfamiliar handlers during the motionless handler phase of reactivity tests.	129
Figure 5.5. Discrimination and recognition of familiar handlers.	131
Figure 5.6. First choice of handler by piglets during the choice test.	134
Figure 5.7. Reactivity to unfamiliar handlers according to their experience of humans. ...	139
Figure 5.8. Generalisation of behavioural responses between familiar and unfamiliar handlers following the two conditioning periods.	141
Figure 6.1. Overview of the testing arena and the apparatus.	171
Figure 6.2. The nature of the experience with the handler biases the judgement of piglets towards AM cues.	179
Figure 6.3. Percentages of time spent inside the apparatus and in contact with the trough are affected by the presence of a human observer, and to a lesser extent, by treatments.	181
Figure 7.1. Relationship between the percentage of approach during positive trials and the percentage of approach during negative trials during the second training step.	212
Figure 7.2. Principal Component Analyses on the behavioural variables from the novel object test (NOT, long dashed line), the open-field test (OFT, short dashed line), the reactivity to humans test (RHT, dotted line) and the learning performance (full line); (A) for the first step of the training; (B) for the second step of the training.	214
Figure 7.3. Relationship between the percentage of approach of positive trials during the first training step and (A) the latency to first contact the motionless handler and; (B) the reactivity score to the handler's approach during the reactivity to human test (RHT).	216
Figure 7.4. Relationship between the number of areas crossed during the open-field test (OFT) and (A) the percentage of approach during P trials and; (B) the number of training sessions required to complete the second training step for piglets that successfully completed the training (SUCCESS piglets, n = 28).	217
Figure 8.1. Représentation schématique des objectifs proposés et des principales conclusions obtenues durant ce projet de doctorat.	232
Figure 8.2. Photographies de porcelets au cours des sessions standardisées d'expérience avec l'humain (Article 1).	234
Figure 8.3. Photographie de porcelets durant un test de choix entre les deux expérimentatrices (Article 2).	235

Figure 8.4. Photographie de porcelets qui généralisent leur expérience positive avec un humain inconnu (Article 2).....	235
Figure 8.5. Photographies de porcelets familiarisés à la présence passive de l'humain lors du test de réactivité à l'humain (Article 1).	237
Figure 8.6. Photographies de porcelets ayant reçu une expérience négative avec l'humain lors du test de réactivité à l'humain (Article 1 et 2).	238
Figure 8.7. Représentation schématique du protocole de test de go/no-go utilisé pour mesurer le biais de jugement des porcelets (Article 3).....	245
Figure 8.8. Photographies d'un porcelet lors du test de biais cognitif (Article 3).....	246
Figure 8.9. Photographies d'un porcelet lors des tests comportementaux effectués pour mesurer (A et B) les caractéristiques comportementales individuelles lors de tests de challenge et; (C) la réactivité à l'humain (Article 4).	249

- On ne connaît que les choses que l'on apprivoise, dit le renard. Les hommes n'ont plus le temps de rien connaître. Ils achètent des choses toutes faites chez les marchands. Mais comme il n'existe point de marchands d'amis, les hommes n'ont plus d'amis. Si tu veux un ami, apprivoise-moi !

- Que faut-il faire? dit le petit prince.

- Il faut être très patient, répondit le renard. Tu t'assoiras d'abord un peu loin de moi, comme ça, dans l'herbe. Je te regarderai du coin de l'œil et tu ne diras rien. Le langage est source de malentendus. Mais, chaque jour, tu pourras t'asseoir un peu plus près...

Le Petit Prince (Antoine de Saint Exupéry)



Remerciements

Au terme de ce travail, je tiens à remercier tous ceux qui m'ont permis, de près ou de loin, de donner forme et de concrétiser ce projet de thèse.

En premier lieu, je remercie du fond du cœur mes co-directeurs de thèse, Nicolas Devillers et Jean-Paul Laforest. Nicolas, je te remercie chaleureusement pour m'avoir accueilli dans la « petite famille éthologie » dès le premier jour, pour m'avoir soutenu à chaque épreuve, au travail comme en dehors, et pour avoir eu confiance en ta toute première doctorante (ce pour quoi je suis on ne peut plus fière !). Merci aussi pour ta disponibilité ! Malgré mon enthousiasme quasi-permanent, ton optimisme paré à toute épreuve et tes multiples idées m'ont permis de voir le verre à moitié plein quand je le voyais à moitié vide. Un grand merci à Jean-Paul ! Malgré la distance (somme toute courte pour le Québec, mais quand même !), tu as su m'accompagner dans ma thèse, m'encadrer et m'éclairer sur tous les aspects flous de la scolarité au Québec avec brio. Merci de m'avoir offert ta confiance et l'opportunité de m'initier à l'enseignement, cela aura été une belle expérience pour moi. Grâce à ta rigueur et ton expérience, tu as su me remettre dans le droit chemin scientifique à chaque fois que je partais dans mes élans artistiques...

J'exprime ma gratitude envers Agriculture et Agro-Alimentaire Canada pour avoir financé ce projet et m'avoir accueilli au sein du Centre de R & D sur le Bovin Laitier et le Porc à Sherbrooke.

J'adresse toute ma reconnaissance à Renée Bergeron, Céline Tallet et Maria-José Hötzel pour avoir collaboré à plusieurs des projets de cette thèse. Je remercie tout particulièrement Renée et Céline pour leur soutien et les nombreux échanges qui m'ont permis de prendre du recul sur mes projets, clarifier certains principes fondamentaux de l'éthologie et m'aider à mettre au point les expériences. Un grand merci aussi à Céline de participer à l'étape ultime de mon aventure d'étudiante en acceptant de faire partie de mon jury de thèse.

Je suis très honorée que M. Denis Réale et M. Daniel Weary aient accepté d'être rapporteurs de mon travail de thèse et de siéger dans mon jury. Merci de prendre du temps pour évaluer mon travail.

Certaines personnes au centre ont grandement contribué à l'aboutissement de ce travail. Ma première pensée va à Marjolaine St-Louis, la technicienne de labo dont tout le monde rêve ! Je n'en dirais pas trop car je ne veux pas qu'on nous la pique, mais elle est capable d'installer un système de vidéo surveillance digne des plus grands espions en deux temps trois mouvements et de créer des macros complexes pour sauver des semaines de travail (et poser des vacances ?) sans problème. Ma seconde pensée va à Steve Méthot, le fameux statisticien du Centre, sans qui les stats me seraient sûrement ressorties par les yeux. Malheureusement, malgré les grandes tentatives de persuasion mentale, les statistiques ne sont toujours pas mes amies. Mais grâce à ton aide incroyable, j'ai réussi à les observer, les comprendre et les dompter. Mille mercis à Sabine Conte pour avoir partagé le bureau

durant ces trois années, pour tous les bons moments passés ensemble et pour avoir bien voulu être mon « humain inconnu » dans mes expés.

Un énorme merci va à l'équipe du complexe porcin pour qui l'énergie et l'humour sont toujours de mise. Entre les vannes quotidiennes, vous avez toujours eu des idées excellentes à la Mc Gyver pour répondre à tous mes problèmes techniques. Merci aussi à Michel Dietrich pour avoir eu la patience de construire, peindre, fixer, reconstruire, installer, remodifier pour réinstaller les dispositifs expérimentaux et autres petits bidules dont on avait besoin pour nos projet. Bien que ce soit clair dans notre petite tête de scientifique, ce n'est pas toujours facile de donner vie à nos idées ! Merci à Sophie Boisvert pour m'avoir aidé dans mes démarches administratives et merci à Diane Roy pour avoir partagé avec moi sa passion des livres et des connaissances (et du thé !) et pour avoir su me dégoter des livres introuvables.

Je remercie mes jeunes padawans venus apprendre auprès de leur maître jedi (j'ai toujours rêvé de pouvoir dire ça un jour mais c'est sûr que ça aurait été plus simple de dire « stagiaires »), par ordre d'arrivée, Roberta Somnavilla, Océane Schmitt, Evelyne Savary et Aurélie Radiguet. Aurélie, tu as eu la (mal)chance d'être parmi nous sur mes dernières semaines avant le dépôt ! Quel courage que de me supporter et merci pour les « wheeeeeeeeeeeee » d'encouragements !

À tout le personnel du centre ! Aux membres du club social avec qui j'ai eu plaisir de m'impliquer dans l'amélioration substantielle du bien-être au travail ! À tous mes amis ! Avant de débiter ma thèse, je n'aurais jamais cru pouvoir autant voyager dans un si petit espace. Je n'aurais pas assez de lignes pour citer les nombreux étudiants et post-doc que j'ai rencontré, avec qui je suis sortie, avec qui j'ai vécu, avec qui j'ai ri, et avec qui j'ai partagé les cultures et traditions ! Cela ne fait aucun doute qu'on se recroisera quelque part sur notre petite planète ! Alors Merci, Thank you, Obrigada (on attend toujours le drapeau de la 1^{ère} langue officielle du centre...), Gracias, Grazie, شكرا (chokran), 非常感谢 (xièxie nǐde cháng xìn), 감사합니다 (gam sa hap ni da), धन्यवाद (dhanyavaad) !

Parce qu'une thèse ce n'est pas une expérience qui se vit seule, mais c'est une expérience qui rebondit sur l'entourage... Merci à mes parents d'avoir toujours cru en la petite fille qui voulait devenir « observatrice d'animaux », mais qui ne trouvait pas de nom à ce métier farfelus... Merci de m'avoir redonné courage même quand « le monde était contre moi », de m'avoir poussé à partir avec un mouchoir à la main et d'avoir même été jusqu'à relire ma thèse ! Merci aussi à mon grand frère et ma petite sœur pour avoir accepté de me voir partir et toujours m'accueillir les bras ouverts dans un mélange de larmes et de rires. Au terme de ces trois longues années passées, notre complicité n'en a pas été affectée et je crois que cela m'a bien aidé à garder le cap. D'ailleurs, je te l'avais promis JB : merci d'avoir pris le temps de relire la partie « Remerciements », car « 60 pages d'introduction de thèse, faut pas *exagérer* non plus ! ».

Jeanine, merci pour m'avoir transmis la passion des animaux. Bien que j'aurais souhaité le dire de vive voix, un énorme merci à mon grand-père Serge pour m'avoir donné le goût de la science et de la rigueur. Mon plus grand regret sera sûrement de ne pas avoir eu le temps de t'offrir ce travail de thèse.

Dire que je n'ai toujours pas remercié ceux sans qui rien n'aurait pu se faire ! Merci aux nombreux petits porcelets qui ont participé à mes expériences. Ce n'est franchement pas bien compliqué de retrouver le moral les jours d'hivers, il suffit de poser le regard sur ces petites bestioles pour comprendre pourquoi on est là.

Enfin, merci à ma plus belle rencontre au Québec... à Douglas, mon partenaire de route qui est toujours là pour me ramener sur terre.

Avant-propos

Le travail de cette thèse vise à étudier l'impact des interactions précoces avec l'homme sur la perception de l'être humain et la modulation des processus émotionnels et cognitifs chez le porcelet sevré. Cette thèse comprend une mise en contexte (Chapitre 1), une revue de littérature des travaux antérieurs (Chapitre 2), la problématique (Chapitre 3), quatre articles scientifiques (Chapitre 4 à 7), et une discussion (Chapitre 8). L'auteure de cette thèse est l'auteure principale de chacun des articles. Sa participation pour les premiers projets consistait à affiner le protocole, mettre en place et conduire l'expérience, récolter les données, analyser les vidéos, analyser les données, rédiger les articles et participer au processus de soumission et de révision des articles, sous la supervision de ses codirecteurs de thèse, M. Nicolas Devillers et M. Jean-Paul Laforest. En plus de l'ensemble de ces étapes, l'idée et la conception du dernier projet, divisé entre les deux derniers articles, était directement tributaire de l'auteure, sous la supervision de ses codirecteurs de thèse. Une partie de cette thèse a fait l'objet d'une collaboration avec Mme Renée Bergeron, Mme Céline Tallet et Mme Maria-José Hötzel, dont les noms figurent dans les articles pour lesquelles elles ont participé activement. Leur participation consistait à aider dans l'élaboration du protocole, conseiller dans la valorisation des résultats et participer au processus de révision des articles. Une stagiaire à la maîtrise, Melle Océane Schmitt, a participé aux expériences de biais cognitif, projet nécessitant le travail de deux personnes à temps complet. Elle a aussi analysé une partie des vidéos. Elle figure donc dans la liste des auteurs des deux articles découlant de ces travaux.

Chapitre 4 : Brajon, S., Laforest, J.-P., Bergeron, R., Tallet, C., Hötzel, M.-J., Devillers, N., 2015. Persistency of the piglet's reactivity to the handler following a previous positive or negative experience. *Applied Animal Behaviour Science*, 162:1, 9-19. doi : 10.1016/j.applanim.2014.11.009.

Chapitre 5 : Brajon, S., Laforest, J.-P., Bergeron, R., Tallet, C., Devillers, N. The perception of humans by piglets: Recognition of familiar humans and generalisation to unfamiliar humans. *Animal Cognition*, 18:6, 1299-1316. doi: 10.1007/s10071-015-0900-2.

Chapitre 6 : Brajon, S., Laforest, J.-P., Schmitt, O., Devillers, N. The way humans behave modulates the emotional states of piglets. Plos One, 10:8, e0133408. doi: 10.1371/journal.pone.0133408.

Chapitre 7 : Brajon, S., Laforest, J.-P., Schmitt, O., Devillers, N. Role of previous experience with humans and temperament on learning abilities of weaned piglets (*Sus scrofa*). Behavioural Processes, *soumis*.



1. CONTEXTE DE LA THÈSE

L'environnement dans lequel l'humain place ses animaux d'élevage suscite de plus en plus de questions en termes de respect du bien-être animal et il est primordial de comprendre comment les animaux perçoivent leur environnement et quels sont les facteurs critiques pouvant affecter ou améliorer leur bien-être. L'éleveur, figure principale de l'environnement des animaux après les congénères, fait partie de ces « objets » environnementaux qui peuvent avoir un impact sur le bien-être des animaux d'élevage (Rushen et al., 1999 ; Boivin et al., 2003 ; Hemsworth et al., 2009).

Malgré l'existence d'une littérature abondante sur la relation homme-animal, de nombreux points restent à élucider. En particulier, de grandes zones d'ombres persistent par rapport à la période post-sevrage chez le porc (cependant, voir l'étude sur la relation homme-porcelet sevré de Tallet et al., 2014), alors qu'elle correspond à une période de socialisation et d'intégration dans le groupe. Chez les mammifères sociaux, les jeunes sont en effet sensibles à leur environnement social et apprennent à socialiser grâce à leurs congénères (Jensen & Stangel, 1992 ; Keeling & Hurnik, 1996). Une mauvaise expérience avec l'humain durant cette période précoce pourrait avoir un impact durable sur la perception qu'aurait l'animal de l'humain (Hemsworth et al., 1986b ; Hemsworth & Barnett, 1992) et pourrait, au même titre que n'importe quel autre stress vécu suite au sevrage (e.g. séparation de la mère, mélange avec des inconnus, changement de nourriture liquide à solide, Weary et al., 2008 ; Hötzel et al., 2011), entraîner une exacerbation des comportements d'agressivité envers les congénères et perturber la mise en place de la hiérarchie et l'intégration dans le groupe. D'une manière générale, une bonne relation homme-animal permet d'améliorer le bien-être de l'animal, mais aussi d'améliorer la performance au travail, la satisfaction à l'emploi ainsi que la productivité de l'élevage (Coleman et al., 1998 ; Boivin et al., 2003 ; Hemsworth, 2007 ; Hemsworth et al., 2009). Il est donc important de déterminer quels sont les facteurs affectant la perception de l'humain chez les porcelets et quels sont ceux qui permettent d'améliorer leur perception. Les facteurs tels que la nature de l'expérience passée, la fréquence, la constance et le contexte des interactions avec l'humain pourraient notamment moduler de façon différentielle la manière dont les porcelets vont percevoir l'humain et doivent donc être investigués.

Si l'animal peut percevoir et construire une mémoire de l'humain, qu'elle soit positive ou négative, alors cette mémoire pourrait être associée à une émotion particulière et la relation homme-animal jouerait alors un rôle prépondérant sur les états affectifs des jeunes animaux. Selon Leventhal & Scherer (1987) et Boissy et al. (2007a), l'émotion naît à partir des critères élémentaires spécifiques que sont la soudaineté, la familiarité, la prévisibilité, la correspondance face aux attentes et la contrôlabilité des stimuli. Ainsi, un humain familier laissant le choix aux animaux d'approcher et adoptant un comportement doux et prévisible pourrait probablement être associé à des émotions positives et participer au développement d'un bon état affectif. À l'inverse, un humain inconnu apparaissant soudainement et attrapant brusquement les porcelets en leur enlevant toute possibilité de s'échapper serait associé à des émotions négatives. La multiplication des expériences négatives de ce type pourrait alors engendrer un mauvais état affectif. D'un point de vue adaptatif, les psychologues Blanchette & Richards (2010) rappellent que les états affectifs altèrent la manière dont un individu perçoit, évalue, mémorise et interprète une information provenant de son environnement ainsi que la prise de décision au regard de cette information. Si la manière dont l'humain se comporte peut moduler l'état émotionnel du jeune porc, alors elle pourrait aussi avoir un impact sur le jugement des animaux ainsi que leur motivation intrinsèque à « se connecter », interagir avec leur environnement physique et social, apprendre et s'adapter.

Avant de développer la problématique et les objectifs et hypothèses de travail, une revue de littérature des travaux antérieurs sera présentée. Après avoir défini le concept de bien-être et expliqué l'importance de la relation homme-animal en élevage dans une première section, une seconde section relatara le rôle des congénères et des caractéristiques individuelles des protagonistes dans la mise en place de la relation. La troisième section décrira l'effet de divers types d'interactions sur la perception de l'individu humain, et de l'être humain au sens large, par l'animal. La quatrième section se focalisera sur les processus émotionnels, les moyens de les évaluer chez l'animal non-humain et leur fonction en termes de survie. Finalement, une dernière section sera consacrée au lien étroit qui existe entre les processus émotionnels et les processus cognitifs. Les chapitres suivants seront consacrés aux articles, actuellement en soumission ou publiés, pour finir par une discussion générale, une conclusion et des perspectives de recherche future.

2. REVUE DE LITTÉRATURE

2.1. Le bien-être en élevage

2.1.1. Concept de bien-être

En 1964, Ruth Harrison publiait le fameux livre « *Animal Machines* » dénonçant les conditions de vie des animaux en élevage intensif. Ce livre participa à alimenter le débat en terme d'éthique au sein de la société, conduisant notamment à la création de conventions et de lois en matière de respect du bien-être animal. Au Canada, les lois sur le bétail et autres animaux et sur la cruauté envers les animaux voient le jour en 1985 (L.R.C., 1985, ch-46, articles n^o444 à 447.1 du code criminel). Hors du cadre pénal, le Canada est témoin du développement des codes de pratiques pour les soins et la manipulation des animaux d'élevage vers les années 80 par la Fédération des sociétés canadiennes d'assistance aux animaux, puis par le Conseil de recherches agroalimentaires du Canada. Le flambeau est finalement repris par le Conseil National pour les Soins aux Animaux d'Élevage en 2006 (ex. chez le porc : CNSAE, 2014). La pression exercée par la société et le gouvernement pousse donc peu à peu les éleveurs à repenser leurs méthodes de gestion et de production et à se préoccuper du bien-être animal. Hemsworth et al. (2009) ajoutent que c'est une responsabilité des éleveurs que de prendre soin de leurs animaux. Bien loin d'être évident à comprendre, évaluer et gérer, le bien-être animal en élevage reste un terme difficile à définir et un sujet épineux à aborder.

Les préoccupations en bien-être animal ont longtemps été majoritairement centrées sur l'absence d'expériences négatives. Par exemple, le Farm Animal Welfare Council (FAWC) propose en 1995 cinq « libertés et provisions » dont les animaux doivent bénéficier, aucune ne parlant explicitement d'expériences positives : (1) être libre de toute soif, faim ou malnutrition, (2) être libre de tout inconfort, (3) être libre de toute douleur, blessure ou maladie, (4) être libre de toute peur ou stress, (5) être libre d'exprimer un comportement normal. Pourtant, la capacité de ressentir des émotions positives devrait également être un point essentiel du bien-être dans la mesure où l'incapacité de vivre des expériences positives (c'est-à-dire anhédonie) est reliée à des états affectifs d'inconfort et est un des symptômes clefs de la dépression (Boissy et al., 2007b). Au niveau de la

communauté scientifique, Fraser et ses collègues proposent ainsi en 1997 trois préoccupations éthiques en regard avec le bien-être animal (Figure 2.1) : (1) la capacité à atteindre un état d'homéostasie et d'avoir une santé et une croissance satisfaisantes, (2) la possibilité d'exprimer ses comportements naturels, de faire face et d'avoir un certain contrôle sur son environnement et, (3) l'exemption de toute douleur ou souffrance physique, l'absence d'émotions négatives mais aussi la possibilité d'exprimer des sentiments et émotions positives. Le bien-être est donc un concept complexe reposant sur divers aspects complémentaires que sont la physiologie, l'environnement ou l'état émotionnel.

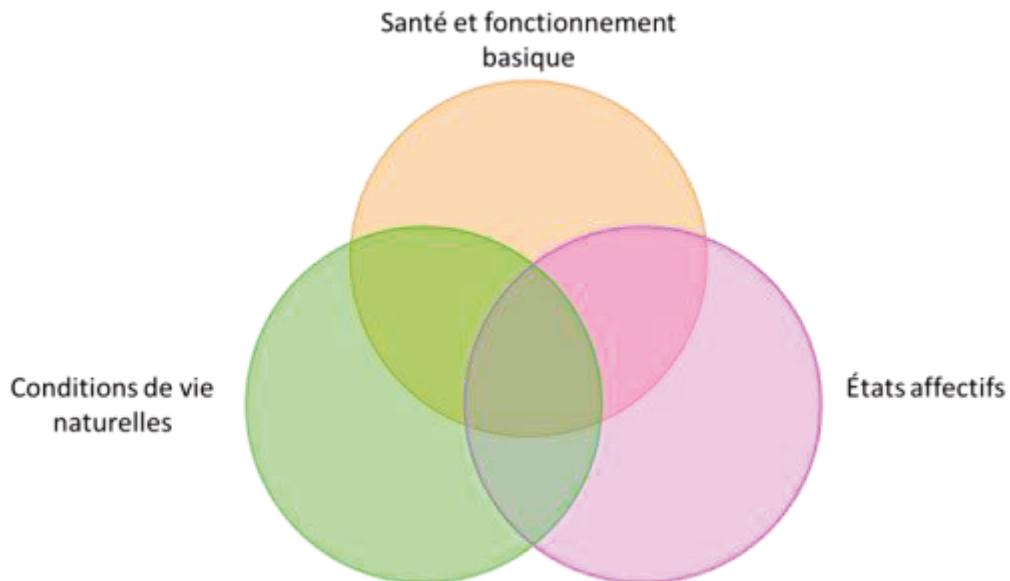


Figure 2.1. Les trois conceptions du bien-être animal, selon Fraser (2008).
La conjonction de ces trois conceptions est essentielle au bien-être de l'animal.

2.1.2. Relation homme-animal et enjeux en production animale

Outre les raisons évidentes d'éthique et de respect de l'animal, l'amélioration de la relation homme-animal a de nombreux intérêts pour l'industrie agroalimentaire.

2.1.2.1. Enjeux économiques

Les interactions négatives, en plus d'augmenter les niveaux de peur des animaux, peuvent avoir des effets négatifs sur la productivité animale (Kauppinen et al., 2012). Par

exemple, les vaches tendent à avoir un plus faible rendement de lait lorsque la traite est effectuée par un humain perçu négativement (Rushen et al., 1999). Les travaux de Hemsworth et ses collègues (Gonyou et al., 1986 ; Hemsworth et al., 1986a ; Hemsworth & Barnett, 1991) chez le porc ont aussi montré que les interactions aversives régulières avec l'humain (ici, des chocs électriques si le porc approche ou échoue à éviter l'humain) conduisent à une réponse chronique de stress¹, se traduisant par des concentrations élevées de cortisol et un élargissement du cortex des glandes surrénales, et réduisent la croissance et les performances reproductrices des mâles et des femelles. Chez le jeune, le stress en élevage peut induire une plus grande agressivité des porcelets provoquant un plus grand nombre de blessures corporelles et donc, potentiellement une perte de viande (Hötzel et al., 2011). Au contraire, prendre le temps d'habituer les animaux à la présence de l'humain et adopter un comportement patient et doux peut permettre de réduire la réponse de stress et d'améliorer la productivité, comme cela a été montré chez la poule pondeuse par exemple (Barnett et al., 1994). Kauppinen et son équipe (2012) ont aussi montré que les éleveurs ayant des attitudes positives envers leurs porcs ont des portées de porcelets plus grandes, c'est-à-dire qu'ils ont un plus grand nombre de porcelets nés dans des portées multipares, moins de mortalité de porcelets et un plus grand nombre de porcelets sevrés dans les premières portées.

Le fait de donner l'opportunité aux animaux de vivre des expériences positives pourrait aussi avoir un effet positif sur leur santé. Par exemple, il a été montré que des porcs ayant été confrontés à un exercice cognitif auquel ils sont capables de faire face et qui donne lieu à une récompense (soit ici, reconnaître et localiser un son leur étant attribué pour recevoir une portion de nourriture) ont une meilleure cicatrisation que des porcs témoins et pourraient potentiellement avoir une meilleure réponse immunitaire (ex. augmentation de la concentration d'immunoglobulines G) (Ernst et al., 2006). Il est possible qu'un éleveur associé à des émotions positives chez l'animal provoque ces mêmes effets favorables. Finalement, la nature de l'expérience avec l'humain peut aussi avoir des effets sur la qualité de la viande (Terlouw, 2005 ; Terlouw et al., 2005). De simples manipulations négatives

¹ Réponse de stress chronique : Une réponse de stress est dite « chronique » lorsque l'animal n'est pas capable de s'habituer face à une situation nocive durable ou face à de multiples stress, si bien que la condition de stress persiste (Dwyer et Bornett 2004).

durant l'élevage, consistant à repousser les porcs quand ils cherchent le contact de l'humain, changent le métabolisme des muscles (accélère la dégradation du glycogène) des porcs lorsque l'humain négatif est présent à l'abattage (Terlouw, 2005 ; Terlouw et al., 2005). En situation de stress, le métabolisme s'accélère brusquement afin de maintenir un état d'éveil et de vigilance constant et se préparer à la défense ou la fuite. Le métabolisme anaérobie lactique est alors enclenché et provoque la libération excessive de lactate et une diminution de pH dans les muscles. L'acidification des muscles, dans le milieu extracellulaire, provoque alors la dénaturation des protéines et la sortie de l'eau des cellules vers le milieu extracellulaire pour rééquilibrer le pH. Les viandes deviennent plus pâles, exsudatives et molles (Yin et al., 2014). L'utilisation de bâtons électriques au moment du chargement des porcs dans le camion pour aller à l'abattoir a également une incidence sur la proportion de taches de sang dans le jambon conduisant à des pertes de viande (Correa et al., 2010).

2.1.2.2. Enjeux sociaux

L'aisance à la manipulation des animaux dépend fortement de la manière dont l'humain est perçu par l'animal. De nombreux éleveurs considèrent qu'il n'est pas avantageux de déplacer des animaux non peureux de l'homme étant donné qu'ils avancent moins vite (Day et al., 2002). Cependant, les animaux ayant peur de l'homme avancent peut-être plus vite (augmentation des fuites) mais présentent aussi des réactions vives, des sursauts, des chutes, des chevauchements, et autres comportements pouvant nuire au bon déroulement des pratiques courantes, ralentir le travail et causer des accidents (Correa et al., 2010).

Il faut en outre garder à l'esprit qu'une amélioration de la relation homme-animal, c'est aussi une amélioration du bien-être de l'éleveur aussi bien que celui de l'animal. Des éleveurs entretenant une bonne relation avec leurs animaux ont une meilleure satisfaction de leur travail. Le travail avec des animaux devrait être perçu comme gratifiant par les éleveurs en raison des responsabilités qu'ils ont sur la vie et le bien-être des animaux mais aussi de leur implication dans la société (Hemsworth, 2007). Bien plus qu'un outil de travail, l'animal pourrait être considéré comme un partenaire de travail. Il a d'ailleurs été montré que des éleveurs porcins ayant suivi une formation de perfectionnement pour

modifier leurs attitudes et leur comportement ont une meilleure image de leur travail et de leurs animaux et présentent un taux de rétention à l'emploi plus élevé (Coleman et al., 2000). L'attitude, le comportement et le niveau de connaissance des éleveurs à propos des animaux et de leurs soins sont des attributs essentiels pour faire un bon éleveur et changer la vision de l'élevage (Hemsworth et al., 2009).

Message clef.

Contrairement à l'animal de compagnie qu'on câline, l'animal d'élevage est un bien destiné à être tué et consommé. Pourtant, cela ne devrait pas justifier l'application de conditions d'élevages sous-optimales. Étant donné que l'éleveur fait partie de l'environnement et interagit avec les animaux de ferme, la relation homme-animal serait un des points critiques du bien-être en élevage. Du point de vue de l'éleveur, l'amélioration de sa relation avec l'animal pourrait avoir des effets positifs en termes de productivité, de gestion et de plaisir au travail.

2.2. Facteurs impliqués dans la perception de l'autre et le développement de la relation interspécifique

Lorsque deux individus interagissent, qu'ils soient de la même espèce ou non, ils anticipent le comportement de l'autre et le comportement approprié qu'ils doivent exprimer (ex. maintenir une distance et être attentif face à un individu inconnu) (Hinde, 1987, p.23). Leurs réponses comportementales apparaissent être sensiblement influencées par des facteurs intrinsèques à chacun des protagonistes, tels que la génétique ou le tempérament, mais aussi par l'environnement social. Suite à une série d'interactions, une relation va se développer entre les deux individus qui vont peu à peu se connaître (Hinde, 1987, p.24).

Mais avant de comprendre comment l'animal perçoit l'être humain, cette section décrit sommairement certains facteurs influençant le développement de cette relation.

2.2.1. L'environnement social

Lorsque l'animal au sein d'un groupe est confronté à un humain, il observe les autres, il apprend comment se comporter et ses réponses sont influencées par celles de ses congénères ou de son parent. Thorpe définit la facilitation sociale en 1963 comme « un comportement contagieux pour lequel la performance d'un profil comportemental plus ou moins instinctif de l'un aura tendance à agir comme un déclencheur du même comportement chez un ou plusieurs autres et ainsi initier les mêmes lignes d'action dans l'ensemble du groupe ». Ainsi, des juments ayant été manipulées positivement par l'humain (soit, ayant été nourries à la main et brossées délicatement) en présence de leur progéniture influenceront positivement le comportement de leurs poulains vis-à-vis de l'humain (Henry et al., 2005). Ces derniers seront plus proches, initieront plus de contacts physiques et fuiront moins à l'approche de l'humain. Certains dresseurs de chevaux utilisent d'ailleurs des chevaux entraînés et calmes pour apaiser les jeunes chevaux inexpérimentés lors des situations nouvelles (Grandin & Deesing, 2014). En revanche, le fait de prodiguer des contacts tactiles doux au poulain en présence de la mère n'est pas forcément perçu positivement et pourrait même être perçu négativement, la mère transmettant son stress au poulain (Henry et al., 2006).

Mais même en l'absence de la mère, le jeune peut être « marqué » par le stress de son parent. Par exemple, des agneaux nés de brebis traitées négativement durant leur gestation approchent moins l'humain, vocalisent moins et explorent moins l'environnement lorsqu'ils sont confrontés seuls à un humain que des agneaux nés de brebis traitées positivement (Coulon et al., 2011). Lors de tests de soudaineté (ouverture brusque d'un parapluie), ces mêmes agneaux présentent des réponses de fuite plus intenses que les agneaux venant de brebis bien traitées. Les auteurs ont alors suggéré que la peur des agneaux pourrait être la conséquence directe des hormones maternelles dans le placenta. Ces hormones pourraient ainsi modifier le développement de l'axe hypothalamo-

hypophyso-surrénal (HPA) du fœtus. En addition, le stress chronique vécu par la mère pourrait aussi se prolonger après la naissance du petit et ainsi le stresser.

Chez le porc, les porcelets apprennent comment se comporter et interagir avec leur environnement par l'observation de leur mère (Beattie et al., 1996). Bien que l'influence des congénères n'ait, de prime abord, pas été étudiée dans le cadre de la relation homme-animal, il existe quelques études sur l'influence des conspécifiques sur les réactions des porcelets, comme par exemple deux études soulignant l'influence de démonstrateurs sur le choix de nourriture (Figueroa et al., 2013) et la synchronisation des repas (Keeling & Hurnik, 1996). Le porc étant un animal sociable, la présence du groupe social est primordiale, pas seulement pour l'apprentissage, mais aussi pour éviter le stress de l'isolement. L'isolement social affecte significativement la motivation à travailler pour recevoir une récompense (Pedersen et al., 2002). Qui plus est, la présence de l'humain a un impact sur les préférences d'enrichissement des porcelets isolés, ces derniers recherchant un support social et préférant donc les enrichissements sociaux (proximité d'un congénère, miroir) plutôt que des enrichissements de confort (tapis) lorsque l'humain est présent (DeBoer et al., 2013). D'ailleurs, pour limiter l'impact de l'isolement social sur les réactions de peur face à l'humain, il est préférable de tester les porcelets en groupe.

2.2.2. Facteurs intrinsèques à l'animal

2.2.2.1. La génétique

Les facteurs génétiques, à la base de tout comportement, influencent en partie les réactions des animaux face à l'humain (pour une synthèse, voir Boissy et al. 2005a). La domestication² a notamment conduit à la sélection artificielle de gènes exprimant des traits désirables chez les animaux et a poussé à certains changements comportementaux tels que la réduction de la peur et des comportements anti-prédateurs, la réduction de la réponse aux changements environnementaux, l'augmentation de la sociabilité ou encore le développement de comportements de jeux chez les adultes (Price, 1984 ; Jensen, 2010).

² Domestication : Processus par lequel une population d'animaux va s'adapter à l'humain et à l'environnement qu'il lui fournit par des changements génétiques apparaissant au travers des générations et qui est induit par des événements développementaux se reproduisant à chaque génération (Price, 1984).

Bien que certains animaux sauvages soient capables de comprendre les signaux visuels émis par l'homme avec l'expérience (ex. les sangliers élevés en captivité apprennent à reconnaître les signaux de pointages, Albiach-Serrano et al. 2012), la domestication a conduit au développement de compétences sociales avec l'humain (Miklósi et al., 2003 ; Nawroth et al., 2013a, 2013b).

D'une race à l'autre, les réactions face à l'homme varient (ex. porc : de Sevilla et al., 2009 ; Terlouw, 2005 ; vache : Haskel et al., 2014 ; mouton : Zambra et al., 2015 ; Caroprese et al., 2012 ; Boissy et al., 2005b ; chien : Duffy et al., 2008). Par exemple, chez le porc, il est connu que la race Duroc présente une plus grande propension à approcher l'humain que la race Large White (Terlouw, 2005). De plus, une certaine héritabilité est observable. Ainsi, des individus présentant des niveaux d'agressivité ou de peur élevés transmettent en partie ces caractéristiques à leur progéniture (Hemsworth et al., 1990 ; van Erp-van der Kooij et al., 2000 ; D'Eath et al., 2009). Cependant, une grande variabilité comportementale interindividuelle, prérequis pour la survie d'une espèce, subsiste encore (Hellbrügge et al., 2009). Rien qu'en regardant l'effet du sexe de l'animal, des variations des niveaux de peur vis-à-vis de l'humain sont observables. Chez le porc, les mâles castrés ont des profils plus proactifs (c'est-à-dire qu'en cas de stress, ils présentent plus de réponses de fuite ou de défense) alors que les femelles ont des profils plus réactifs (c'est-à-dire qu'en cas de stress, elles présentent plus de réponses d'immobilité) lors de backtests³ (van Erp-van der Kooij et al., 2000).

2.2.2.2. Le tempérament

La manière dont l'animal va se comporter avec l'humain est aussi intimement liée au tempérament de l'individu. Chez les animaux non-humains, le terme de tempérament fait référence aux différences comportementales qu'expriment les organismes et qui sont constantes au cours du temps et à travers les contextes écologiques différents (Réale et al., 2000 ; Wolf & Weissing, 2012). Le tempérament chez les animaux non-humains est, tout comme la personnalité humaine, une notion large et intégrative qui est non seulement sous

³ Backtest: Test de tempérament qui consiste à retourner un porcelet sur le dos et l'immobiliser pendant une durée prédéterminée (ex. 60 secondes). Les porcelets sont classés selon leur degré de « résistance » en tant que porcelet proactif (se débattent beaucoup) ou réactif (restent immobiles) (Hessing et al., 1993).

l'influence des gènes, mais aussi sensible à l'environnement et à l'interaction entre les gènes et l'environnement. De nombreux traits de tempérament sont couramment attribués aux animaux pour traduire leur comportement vis-à-vis de l'humain (pour une synthèse, voir Gosling & John, 1999). Par exemple, il est aussi bien possible de parler de docilité, d'affinité ou d'amicalité, que d'agressivité ou de timidité (Réale et al., 2000 ; Vas et al., 2005 ; Duffy et al., 2008 ; Tallet et al., 2008).

Mais de manière plus large, le tempérament peut aussi être défini selon deux types de « stratégies d'adaptation » (de l'anglais « *coping style* », pour une synthèse, voir Coppens et al. 2010) qui se définissent comme étant des configurations particulières de comportements qu'un individu va exprimer et qui sont la propriété de l'animal (Sih et al., 2004). La stratégie proactive, dont la définition est inspirée des travaux de Cannon (1915) sur la réponse de « combat-fuite » (de l'anglais « *fight-flight response* »), est caractérisée par un contrôle du territoire ou une agression. Quant à la stratégie réactive, dont la définition est inspirée des recherches de Engel & Schmale (1972) sur la réponse de « conservation-retrait » (de l'anglais « *conservation-withdrawal response* »), est caractérisée par une immobilité et de faibles niveaux d'agression. Ainsi, les animaux caractérisés comme proactifs sont plus agressifs envers les conspécifiques rivaux, plus impulsifs dans les prises de décisions, ont des plus hauts scores dans les tests de frustration, prennent plus de risques face aux dangers potentiels, explorent plus les environnements et objets nouveaux et ont une plus grande probabilité de développer des routines comportementales inflexibles que les individus réactifs (Benus et al., 1991 ; Bolhuis et al., 2004 ; Coppens et al., 2010). À l'inverse, les individus réactifs sont plus flexibles dans leurs réponses. Bien que ce soit controversé (ex. chez le porc : Magnani et al., 2012 ; Spake et al., 2012 ; Forkman et al., 1995), certains auteurs considèrent que les réponses des animaux selon les situations peuvent en effet être regroupées selon un axe proactif-réactif (ex. chez le porc : Ruis et al., 2000 ; Hessing et al., 1993).

2.2.2.3. L'âge et la période sensible

Il existe des périodes sensibles durant lesquelles les expériences peuvent avoir une influence profonde sur les comportements futurs des animaux (Bateson, 1979). Alors que la période sensible apparaît quelques heures après la naissance chez les animaux précoces (ex.

animaux de ferme), celle-ci apparaît plus tardivement chez les animaux tardifs (ex. canidés). Par exemple, la période de socialisation, c'est-à-dire la période pendant laquelle l'animal va développer ses compétences sociales, est à son pic aux alentours de 12 à 18 semaines chez les chiens des buissons (*Speothos venaticus*) (Kleiman, 2011). Chez les animaux de ferme, la période sensible de socialisation est beaucoup plus précoce et des contacts humains positifs durant le début de vie contribuerait à diminuer les réponses de peur des animaux envers l'humain (chèvre : Miranda-de la Lama & Mattiello, 2010 ; mouton : Markowitz et al., 1998 ; porc : Hemsworth & Barnett, 1992 ; vache : Probst et al., 2012 ; Krohn et al., 2001 ; lapin : Dúcs et al., 2009). Par exemple, des chevreaux élevés à la main et manipulés gentiment pendant deux semaines à partir de l'âge d'une semaine (c'est-à-dire juste après le sevrage) sont mieux apprivoisés que des chevreaux manipulés de la même manière à six semaines (Miranda-de la Lama & Mattiello, 2010). Chez les porcins, la période sensible pour la socialisation est aussi précoce, située entre la naissance et trois semaines, période durant laquelle les contacts sociaux ont des effets prononcés sur les comportements futurs de peur (Hemsworth & Barnett, 1992). Alors que le sevrage chez le porc domestique élevé en semi-liberté est un processus graduel s'achevant entre 11 et 18 semaines (Newberry & Wood-Gush, 1986 ; Jensen & Recén, 1989), le sevrage chez le porc domestique élevé en captivité se fait brusquement entre 2 et 4 semaines au Canada. Un sevrage précoce et abrupt tel que celui-ci et accentué par des manipulations négatives pourrait contribuer à alimenter le stress et la peur future de l'humain (Hötzel et al., 2010 ; Somnavilla et al., 2011). Par contre, l'adoption de comportements brusques envers le porc adulte ne devrait pas avoir des effets si prononcés (Terlouw & Porcher, 2005).

2.2.3. Facteurs intrinsèques à l'humain

2.2.3.1. Attitudes et croyances

Tout comme pour l'animal, les facteurs intrinsèques au second protagoniste, l'homme, dans le cadre présent, déterminent aussi son comportement lors d'une interaction avec l'animal. La personnalité, les croyances et l'attitude de l'éleveur vis-à-vis des animaux avec lesquels il travaille sont des facteurs pouvant notamment influencer ses réactions (porc : Coleman et al., 1998 ; Hemsworth et al., 1989 ; mouton : Kiliç & Bozburt, 2013).

Par exemple, il a été montré que des éleveurs présentant des traits de personnalité tels qu'une forte agréabilité utilisent plus de contacts positifs avec les vaches laitières (Waiblinger et al., 2002). En retour, les animaux recherchent plus souvent le contact. En revanche, d'autres auteurs suggèrent que la personnalité ne serait finalement pas le meilleur prédicteur du comportement adopté envers les animaux et que l'attitude prédirait finalement mieux les comportements (Coleman et al., 1998 ; Waiblinger et al., 2002).

Une attitude se définit comme une disposition à répondre favorablement ou non favorablement à un objet, un être vivant ou un évènement et se traduit par un ensemble de croyances, d'expériences émotionnelles et d'intentions comportementales (Waiblinger et al., 2002 ; Ajzen, 2005, p.3). Par exemple, un éleveur croyant que « les moutons sont des créatures sensibles », que « les vaches aiment les caresses » ou que « les porcs sont intelligents » aura plus de plaisir et de satisfaction à travailler avec eux (Coleman et al., 2000 ; Waiblinger et al., 2002 ; Waiblinger et al., 2006 ; Kiliç & Bozkurt, 2013). Hemsworth et al. (1989) ont d'ailleurs trouvé une corrélation positive entre l'attitude des éleveurs et l'affinité des porcs envers eux. Fort heureusement, l'attitude des éleveurs peut facilement s'améliorer grâce à une simple formation et les effets sont indéniables : les animaux sont moins peureux et les employés ont un taux de rétention à l'emploi plus élevé (Coleman et al., 2000). D'un point de vue plus large, l'amélioration des connaissances sur l'animal à l'échelle sociétale pourrait graduellement changer les mentalités et les attitudes des gens face aux animaux destiné à la consommation.

2.2.3.2. Comportement et signaux émis

Bien qu'un lien existe entre l'attitude des humains à l'égard des animaux et la réaction des animaux face à l'humain, il est bien souvent difficile de comprendre sur quels critères les animaux se basent pour détecter ces informations. Il est vrai qu'un éleveur ayant une bonne attitude et des croyances positives envers les animaux recherchera plus fréquemment le contact avec eux alors qu'un éleveur ayant des croyances négatives face à l'animal aura de plus grandes prédispositions à avoir des comportements négatifs (ex. pousser, taper l'animal) (Waiblinger et al., 2006). Ainsi, les animaux devraient se baser sur les précédentes interactions avec l'humain (Ellingsen et al., 2014). Cependant, les animaux sont aussi capables de distinguer, interpréter et utiliser des signaux plus ou moins subtils,

d'une valeur émotionnelle pour l'animal dont l'humain n'a pas conscience. Le fameux cas de « Hans le Malin » (de l'anglais « *Clever Hans* »), le cheval dont il était dit qu'il savait lire et écrire, illustre bien les capacités insoupçonnées des animaux à détecter des signaux très subtils de l'humain (Hediger, 2009). La méthode développée par Herr von Osten en 1904 consistait à attribuer un nombre à chaque lettre de l'alphabet. En tapant le bon nombre avec son sabot sur une planche, le cheval pouvait combiner des lettres en mots, des mots en phrases et ainsi exprimer sa pensée. Il aura fallu attendre 7 ans pour que Pfungst (1911) établisse que les capacités extraordinaires de Hans reposaient finalement sur sa sensibilité à percevoir et répondre à des subtils changements de tension corporelle de l'expérimentateur. Depuis, les scientifiques sont devenus plus prudents quant aux signaux émis de manière non intentionnelle en situation de test.

Les porcs, comme les autres animaux domestiques, s'appuient sur des critères multimodaux (ex. plusieurs types de signaux) tels que des critères olfactifs, visuels et sonores, pour réagir à l'humain (Tanida & Nagano, 1998). Par exemple, la manière dont l'humain se présente et la posture qu'il adopte pourraient véhiculer des informations quant à ses intentions et moduler la manière dont l'animal va le percevoir. Ainsi, un humain s'approchant rapidement, restant debout ou tentant d'interagir physiquement avec des porcs n'aura pas la même valeur émotionnelle et sera plus effrayant qu'un humain restant immobile et assis (Hemsworth et al., 1986c), tout comme un humain debout sera plus effrayant qu'un humain allongé (Miura et al., 1996b). Qui plus est, un humain qui s'approche de l'animal sera plus effrayant que s'il ne se dirige pas directement vers lui (Miura et al., 1996b). Le champ de vision de l'animal est aussi un point à considérer avec précaution car l'approche d'un humain silencieux hors de son champ de vision peut surprendre et provoquer une réponse vive chez l'animal (Figure 2.2).

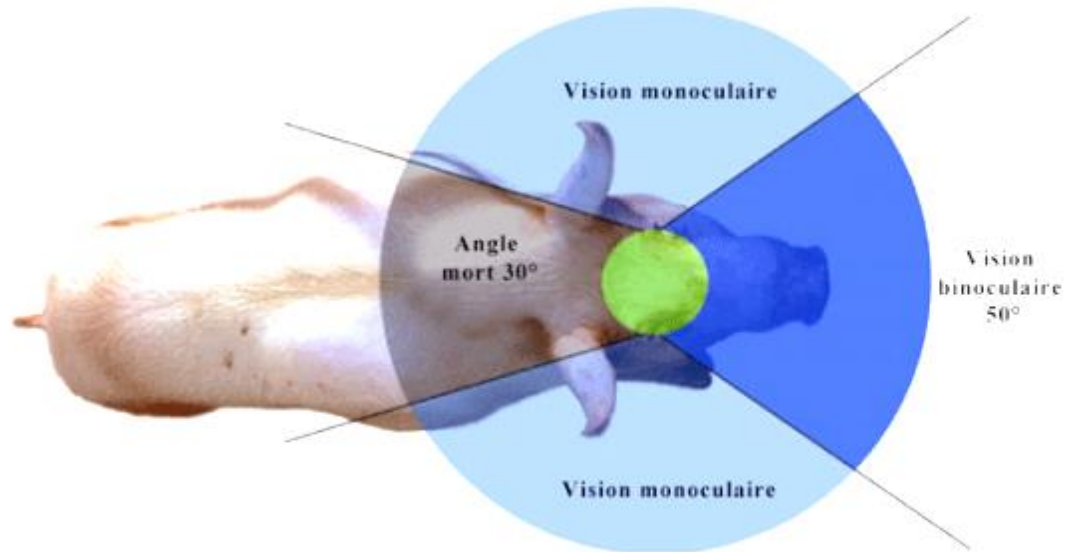


Figure 2.2. Champ de vision binoculaire et monoculaire du porc.
Le porc présente un angle mort de 30°. Crédit photo : Site du CNSAE.

Le processus de domestication aurait aussi conduit à une certaine prédisposition à utiliser les indices visuels et l'état attentionnel de l'homme (c'est-à-dire l'orientation du corps, de la tête, le regard) pour communiquer de façon appropriée avec la bonne personne (ex. quémander une récompense) et réussir une tâche (ex. savoir où chercher une récompense). Par exemple, les chiens, les chevaux et même les chèvres sont capables d'utiliser les gestes communicatifs des humains (McKinley & Sambrook, 2000 ; Kaminski et al., 2005 ; Maros et al., 2008 ; Proops & McComb, 2009). Les porcs sont aussi capables, au même titre que les chevaux, d'utiliser l'orientation du corps et de la tête de l'humain ainsi que des indices de pointage proximaux ou, non sans difficulté, des indices de pointage distaux, pour localiser une récompense (Figure 2.3, Nawroth et al., 2013a).

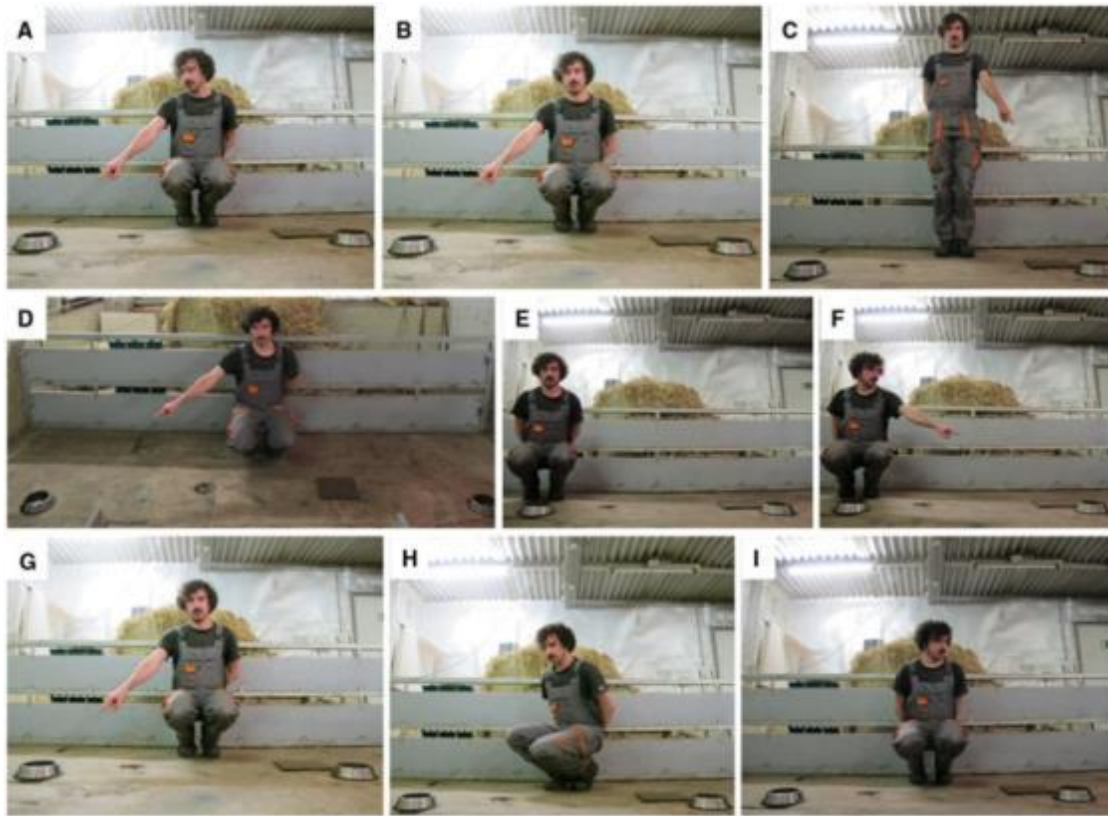


Figure 2.3. Images des divers indices visuels donnés par l'humain dans l'étude de Nawroth et al. (2013a).

(A) regard et pointage proximal dynamique soutenu ; (B) pointage proximal momentané ; (C) pointage distal momentané et pointage distal dynamique soutenu ; (D) pointage distal momentané à genoux et pointage distal dynamique soutenu à genoux ; (E) derrière le bol correct ; (F) derrière le bol incorrect avec regard et pointage dynamique soutenu vers le bol correct ; (G) pointage proximal dynamique soutenu ; (H) orientation du corps et de la tête dynamique soutenue ; (I) orientation de la tête dynamique soutenue.

Le regard est aussi une composante cruciale des interactions sociales chez de nombreuses espèces (Emery, 2000). Les chiens préfèrent, par exemple, quémander de la nourriture à un humain qui porte son attention visuelle sur eux plutôt qu'à un humain qui détourne la tête (Gácsi et al., 2004 ; Virányi et al., 2004). Chez le porc, alors que les individus impulsifs approchent indifféremment un des deux humains, les individus non impulsifs approchent préférentiellement un humain attentif plutôt qu'un humain non attentif (Nawroth et al., 2013b). Mis à part quelques études comme celles décrites ici chez le porc, il existe très peu d'études de ce type chez les animaux de ferme. Le rôle de la voix ou de l'odeur dans la perception de l'humain est d'ailleurs rarement investigué et est donc

particulièrement mal compris. Pourtant, l'ensemble de ces études ont un intérêt majeur étant donné qu'elles indiquent que les animaux d'élevage sont capables de percevoir, interpréter et utiliser des signaux très variés (ex. postures, gestes, mouvements, regards, mais aussi peut-être odeur et voix) et parfois aussi subtiles que de simples regards.

2.2.4. L'expérience entre l'humain et l'animal

Outre les caractéristiques sociales et propres aux protagonistes décrites précédemment, la perception qu'a l'animal de l'humain et la relation entre les deux partenaires dépendent de l'expérience passée, et plus précisément, de la familiarité à l'humain (c'est-à-dire l'étendue dans laquelle l'animal a été habitué à la présence de l'humain) et de ses propriétés aversives ou positives (c'est-à-dire l'étendue dans laquelle l'homme a été associé à des événements aversifs ou positifs) (Hemsworth et al., 1987 ; Koba & Tanida, 2001).

2.2.4.1. Contact et expérience négative avec l'humain

Dans les élevages commerciaux, les interactions homme-animal ont été drastiquement réduites mais la présence de l'humain reste toujours nécessaire. Malheureusement, alors que les interventions positives avec l'éleveur disparaissent peu à peu, comme le nourrissage manuel qui est remplacé par le nourrissage automatique, les pratiques stressantes et douloureuses requérant la présence de l'humain subsistent. C'est le cas notamment des procédures médicales, des sevrages, des déplacements et des mélanges d'animaux, de la castration, de la caudectomie ou encore de l'écornage. Ainsi, il est courant d'observer des animaux exprimant des comportements de peur en présence de l'humain suggérant que ces animaux associent l'humain avec des propriétés aversives (pour une synthèse, Zulkifli et al., 2013).

De nombreuses études ont mis en avant le rôle aversif de l'utilisation de certains outils tels que les bâtons électriques (porc : Gonyou et al., 1986 ; Hemsworth et al., 1986a, 1987) et les bâtons en plastique (génisse : Breuer et al. 2003) en élevage. Au Canada, les lignes directrices pour le soin et l'utilisation des animaux de ferme en recherche, enseignement et expérimentation (CCPA, 2009) et le code de pratique pour le soin et la

manipulation des porcs (CNSAE, 2014) déconseillent fortement d'utiliser le bâton électrique ou de l'utiliser seulement en dernier recours, l'utilisation de celui-ci n'étant pas encore interdite. Mais même sans aller jusqu'à utiliser de tels outils, chez le jeune porc non sevré, certains comportements négatifs tels que parler fort et brusquement, adopter des postures menaçantes et forcer les porcelets à aller dans la zone réservée aux porcelets suffisent à provoquer des réponses de peur et d'évitement à l'approche de l'humain le jour du sevrage (Sommavilla et al., 2011). Par contre, les effets sont moindres chez l'adulte et le fait de repousser les porcs chaque fois qu'ils approchent et tentent d'interagir avec l'humain ne suffit pas à les démotiver d'approcher l'humain (Terlouw & Porcher, 2005). Tout comme les effets de manipulations brusques, ceux de la présence de l'humain lors d'un événement stressant sont encore mal compris. Les porcs semblent notamment avoir des difficultés à associer la présence de l'humain à une procédure aversive comme, par exemple, l'introduction d'un verrat dans l'enclos d'une cochette non réceptive (Hemsworth et al., 1996).

2.2.4.2. Contact et expérience positive avec l'humain

La peur initiale de l'humain peut disparaître grâce à des contacts doux réguliers (Wechsler & Lea, 2007 ; Windschnurer et al., 2009). De ces contacts doux réguliers avec l'humain pourrait découler le développement d'une bonne relation homme-animal avec certaines espèces. Mais encore faut-il savoir ce qu'est une expérience positive du point de vue de l'animal. Chance (1992) mentionne que seuls les individus cibles peuvent dire ce qu'est une récompense appropriée, et donc ce qui permet de développer une perception positive de l'interlocuteur. Les chiens préfèrent les caresses aux félicitations vocales et ils ne s'en lassent pas avec le temps (Feuerbacher & Wynne, 2014). Chez l'agneau, l'humain pourrait aussi jouer le rôle de support social suite à des interactions répétées (l'humain attrape et caresse l'animal) et ce, indépendamment de la présence de nourriture ou du niveau de faim de l'animal (Tallet et al., 2005, 2008, 2009). Chez les bovins, des vaches ayant reçu des contacts tactiles doux sur diverses régions du corps expriment une plus grande proximité face à l'expérimentateur immobile que des vaches ayant simplement été familiarisées à la présence passive de l'humain (Schmied et al., 2008). Cependant, la réponse face à l'approche de l'expérimentateur dépendrait quant à elle de la région

corporelle stimulée. En effet, les vaches caressées au niveau des régions du corps le plus souvent léchées lors des interactions sociales intraspécifiques (face ventrale du cou et épaules) présentent des réponses d'évitement de l'expérimentateur largement plus faibles que les animaux du groupe témoin alors que celles caressées au niveau latéral de la poitrine diffèrent seulement légèrement (Schmied et al., 2008).

Cependant, chez certaines espèces comme le lapin, il semble que ce ne soit pas les manipulations *per se* mais plutôt la familiarisation à l'odeur de l'expérimentateur qui soit nécessaire pour diminuer la peur de l'humain (Dúcs et al., 2009). Les caresses ne sont d'ailleurs pas forcément toujours perçues positivement, notamment chez les espèces ayant peu de contacts tactiles entre elles (Sankey et al., 2010a ; Rochais et al., 2014). Certains scientifiques assument aussi que les animaux « pensent avec leur estomac » et que les récompenses alimentaires (appétissantes et différentes de la nourriture courante) seraient la clef de la docilité (porc : Hemsworth et al., 1996 ; cheval : Sankey et al., 2010b ; vache : Jago et al., 1999). Dans le cas du cheval, l'utilisation de récompenses alimentaires serait même indispensable pour le développement d'une bonne relation homme-cheval (Sankey et al., 2010a).

Concernant le cas du porc, des individus ayant reçu des premiers contacts tactiles avec l'humain approchent plus rapidement et passent plus de temps en contact avec l'humain immobile que des porcelets n'ayant reçu aucun contact avec l'humain (Gonyou et al., 1986 ; Hemsworth & Barnett, 1992 ; Tanida et al., 1995). Les porcs ayant reçu des contacts tactiles évitent aussi moins l'humain familier qui les approche et présentent des scores d'aversion plus faibles lorsque l'humain les poursuit et leur soulève les pattes arrière (Tanida et al., 1995). Cependant, Hemsworth et al. (1996) ajoutent qu'un effet additif est tout de même observé lorsque les animaux sont aussi nourris en présence de l'humain étant donné qu'ils passent davantage de temps à proximité de l'humain lors des interactions subséquentes.

2.2.4.3. Contact et expérience inconstante avec l'humain

Certains scientifiques suggèrent qu'une expérience inconstante aurait les mêmes effets qu'une expérience négative constante. Ainsi, des porcs ayant reçu des contacts

négatifs et positifs à un ratio 1:5, pour un total de 4 contacts négatifs et 18 contacts positifs, présentent une réponse chronique de stress et des niveaux de peur face à l'humain immobile comparables à ceux observés chez des porcs ayant reçu des contacts négatifs constants (Hemsworth et al., 1987). Cela soulève la question de la valeur émotionnelle engendrée par les contacts positifs. Si les événements chargés émotionnellement se retiennent davantage que les événements neutres (Reisberg & Heuer, 1995 ; Boissy et al., 2007a) et que les contacts tactiles appliqués aux animaux ne sont pas forcément perçus aussi positivement que la croyance populaire laisse à supposer, alors les animaux retiendront plutôt l'expérience négative et garderont leur distance avec le stimulus inconstant, ici l'humain. La réponse de l'animal dépend aussi de la quantité et la durée des renforcements positifs et négatifs.

En revanche, des études suggèrent également que des pratiques courantes négatives peuvent être perçues moins aversives par les animaux s'ils ont été régulièrement manipulés par l'humain avant. Par exemple, les manipulations douces permettent de diminuer la distance de fuite et le rythme cardiaque lors de traitements négatifs chez le mouton (Hargreaves & Hutson, 1990b). Les pratiques courantes ne dépendent pas seulement du facteur humain mais aussi de la procédure en elle-même. L'habituation des animaux d'élevage à certaines manipulations telles que des déplacements a conduit à l'émergence du concept « d'entraînement » du bétail qui permet de diminuer la peur des animaux face à une procédure (Dodd et al., 2012).

Message clef.

L'environnement social, les caractéristiques individuelles intrinsèques aux individus ainsi que l'histoire propre aux deux protagonistes sont autant de paramètres pouvant moduler la manière dont l'un et l'autre vont se percevoir. Une interaction complexe entre ces nombreux paramètres existe ce qui complique la compréhension des phénomènes sous-jacents. Ainsi, l'histoire propre aux protagonistes dépend des interactions passées qui, elles-mêmes, sont tributaires de nombreux facteurs tels que l'attitude de l'un envers l'autre, le tempérament, les réactions des congénères, etc. L'environnement physique (ex. familial ou pas) et le contexte de la rencontre devraient, eux aussi, influencer la relation. De plus grandes investigations devraient donc être menées afin de décortiquer l'effet de chacun de ces paramètres et des interactions entre eux.

2.3. Perception de l'humain par l'animal

2.3.1. Évaluer la perception de l'humain par l'animal

Des tests de réactivité, aussi communément appelés « tests de peur », ont été développés dans le but d'évaluer les effets du comportement de l'homme et des pratiques courantes de gestion sur le comportement de l'animal (Waiblinger et al., 2006 ; Forkman et al., 2007). Il ressort de la littérature trois grands types de tests plus ou moins contraignants du point de vue de l'animal (les articles cités ici proviennent d'études réalisées chez le porc) :

(1) Test de réactivité à l'humain immobile dans lequel l'animal est libre d'approcher et d'interagir spontanément avec l'homme ou pas (ex. Hemsworth et al., 1986a, 1987, 1994, 1996 ; Miura et al., 1996a ; Tanida et al., 1998 ; Marchant-Forde, 2002

; Brown et al., 2009). Faciles à mettre en place et standardiser, ces tests ont été utilisés dans de nombreuses recherches visant à mesurer la peur de l'humain. Les tests de réaction à un humain immobile sont cependant mal adaptés pour mesurer la peur des animaux dans la mesure où l'approche des individus dépend d'un mélange de deux motivations : la peur de l'humain et la motivation à approcher et explorer l'humain (c'est-à-dire la curiosité) (de Passillé & Rushen, 2005). De plus, des questions peuvent se poser quant à la représentativité de la relation homme-animal en élevage, les animaux n'étant jamais confrontés à des humains immobiles (Waiblinger et al., 2006). Un humain immobile est-il perçu de la même manière qu'un humain se déplaçant ? En revanche, l'utilisation de ces tests en complément d'autres tests (ex. test avec approche de l'humain) permet d'ajouter des informations supplémentaires (curiosité/motivation à explorer l'humain).

(2) Test de réactivité à l'approche de l'humain avec tentative de contact (ex. Marchant-Forde et al., 2003 ; Scott et al., 2009 ; Clouard et al., 2011 ; Sommavilla et al., 2011) ou non (ex. Tanida et al., 1995 ; Miura et al., 1996a, 1996b), dans lequel l'animal est maintenu en stalle (ex. Scott et al., 2009 ; Clouard et al., 2011) ou libre de fuir l'humain (ex. Tanida et al., 1995 ; Miura et al., 1996a, 1996b ; Sommavilla et al., 2011). L'humain peut se déplacer en direction de l'animal (ex. Miura et al. 1996b ; Marchant-Forde et al. 2003 ; Sommavilla et al. 2011) ou non (ex. Tanida et al. 1995 ; Miura et al. 1996a, 1996b). Comme ces tests sont basés sur les réponses d'évitement des animaux, ils reflètent mieux la relation homme-animal en élevage (Waiblinger et al., 2006 ; Winckler et al., 2007). Une bonne connaissance de la notion de zone de fuite est nécessaire pour comprendre les réponses de fuite des animaux (Figure 2.4). La zone de fuite est l'espace personnel dans lequel les animaux se sentent en sécurité et ont le contrôle face aux dangers potentiels (Grandin, 2012). La taille de cette zone est déterminée par de nombreuses variables qui sont décrites dans les modèles économiques des distances de fuite en écologie comportementale (Lagos et al., 2014). Les évidences montrent que la balance entre le coût de rester (capture par le prédateur) et le coût de fuir (perte de la zone favorable) dépend de variables comme la nature du prédateur, la vitesse d'approche du prédateur, la taille du groupe de proies, la qualité de la zone, la distance de la zone de refuge, etc (Lagos et al., 2014). Chez les animaux d'élevage, les distances de fuites sont souvent expliquées par l'étendue à laquelle

l'animal a été habitué et a associé l'humain à des événements positifs ou négatifs : en d'autres termes, plus elle est grande, plus l'animal a peur de l'humain. Les réponses de fuite peuvent considérablement être influencées par la capacité des animaux à fuir. La santé, les problèmes locomoteurs et l'espace disponible pour fuir sont autant de facteurs à prendre en compte. Les stratégies d'adaptation peuvent aussi varier selon les individus. Par exemple, au sein d'une espèce donnée, alors qu'en situation de stress certains individus fuient (« *fight-flight response* »), d'autres s'immobilisent (« *conservation-withdrawal response* ») (Koolhaas et al., 1999). En condition d'espace restreint, les réponses d'évitement, les changements de posture, l'agressivité ou les vocalisations peuvent être évalués à l'instar de la distance de fuite. L'entrée dans la zone de fuite provoque la fuite de l'animal. Quant au point d'équilibre, il se situe au niveau de l'épaule de l'animal. L'approche de l'humain par l'avant du point d'équilibre provoque le recul de l'animal alors que l'approche par l'arrière du point d'équilibre amène l'animal à se déplacer vers l'avant.

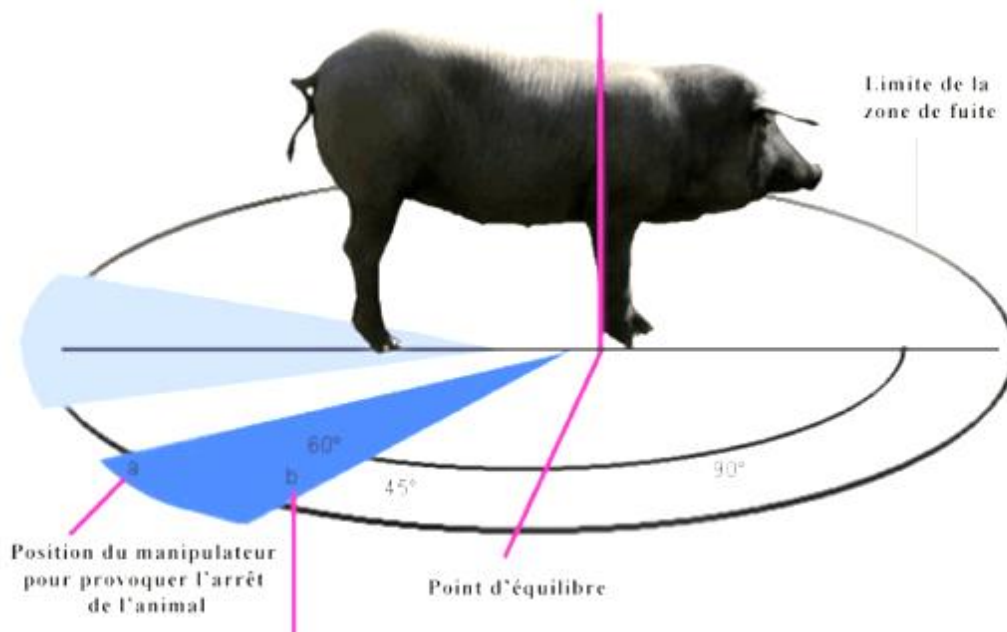


Figure 2.4. Zone de fuite et point d'équilibre du porc.

Lorsqu'une personne entre dans la zone de fuite, l'animal se déplace. Par exemple, si la personne se place dans la zone de fuite, à l'arrière du point d'équilibre (ex. au point b), l'animal se déplacera vers l'avant. Reculer au point a provoquera l'arrêt de l'animal. Crédit photo : Site du CNSAE.

(3) Test de réactivité face à une manipulation qui implique des interventions de l'humain. Ces interventions peuvent être des déplacements (ex. Clouard et al. 2011), des

captures (ex. Tanida et al., 1995 ; Miura et al., 1995a ; Köhn et al., 2009) ou des manipulations telles que porter le porcelet, le faire attendre dans une boîte ou sur une table et le faire marcher sur le sol (Köhn et al., 2009). L'étude des réactions des animaux lors de procédures de manipulations permet de poser un regard objectif sur des situations réelles, d'évaluer à quel point une tâche est aversive et de fournir des informations sur la perception de l'humain dans des contextes donnés. Par exemple, les porcelets obtiennent des scores de peur plus élevés lorsqu'un humain tente de les attraper ou les maintient sur une table que lorsqu'ils sont retenus dans les bras (Köhn et al., 2009). Malgré tout, les tests de manipulation ne sont pas évidents à mettre en place et standardiser et de nombreux facteurs confondants peuvent influencer les résultats tels que le comportement des manipulateurs, les niveaux de santé des individus, ou encore les stratégies d'adaptation adoptées par les animaux.

Bien que les trois types de tests aient été employés chez le porc, peu d'études ont mis à contribution plusieurs types de tests à la fois. Malheureusement, les réponses des animaux varient selon le type de test appliqué et, étant donné que ces techniques n'ont pas été comparées, la manière dont le porc perçoit l'humain est mal comprise.

2.3.2. Perception de l'individu humain

2.3.2.1. Perception négative de l'humain

En élevage, il n'est pas rare de voir des animaux exprimer des comportements de peur face à l'humain (Hemsworth, 2003 ; Forkman et al., 2007). Certains auteurs considèrent que cette peur pourrait s'interpréter en terme de peur de la nouveauté. Des études ont d'ailleurs montré une corrélation entre les niveaux de peur face à un humain inconnu et les niveaux de peur face à une situation nouvelle n'impliquant pas la présence de l'humain. Par exemple, les porcelets peureux face à l'humain seraient aussi peureux et hésitant à sortir de leur enclos lorsque la porte est laissée ouverte (Brown et al., 2009). D'un point de vue écologique, la non familiarité, tout comme la soudaineté et l'imprédictibilité, est un des points clefs d'une attaque par un prédateur (Forkman et al., 2007). Ainsi, cette peur pourrait venir du fait que les animaux considèrent l'humain comme un prédateur potentiel (Boissy, 1995 ; Rushen et al., 1999). Forkman et al. (2007)

soulignent d'ailleurs que des comportements d'évitement de prédateurs sont toujours observés envers l'humain dans les conditions d'élevage. Bien que Kendrick & Baldwin (1987) aient remarqué que les cellules du lobe temporal des moutons s'activaient de la même manière face aux visages de chiens et d'humains, Beausoleil et al. (2005) ont plutôt observé que les moutons présentent des scores de peur beaucoup plus élevés face à un chien que face à un humain. Les résultats sont donc conflictuels chez le mouton et il semble que la question n'ait pas été abordée chez le porc.

Finalement, il se pourrait que l'humain soit considéré comme le signal d'évènements aversifs. En effet, l'humain est présent lors de nombreuses expériences stressantes et/ou douloureuses (ex. sevrage, intervention vétérinaire, écornage, castration, etc.). Les animaux attribueraient alors une valeur émotionnelle négative à l'humain dépendamment de l'expérience qu'ils ont eu avec lui par processus de conditionnement. Le conditionnement s'explique par la formation d'une association entre des évènements. Le conditionnement Pavlovien consiste notamment à associer un stimulus conditionnel (comme la présence d'un humain) à un stimulus inconditionnel biologiquement pertinent pour l'animal (comme la réception de chocs électriques) (Pearce, 1997 ; Mills et al., 2010, p.301). Le stimulus conditionnel va progressivement acquérir une valeur de prédiction pour le stimulus inconditionnel et va induire une réponse conditionnée (comme la fuite de l'animal) (Pearce, 1997 ; Mills et al., 2010, p.301). C'est ainsi que l'utilisation de bâtons électriques conditionne les porcs à avoir peur des humains et à les éviter (Hemsworth et al., 1987).

2.3.2.2. Habituation à l'humain

Avant d'entamer la section sur la perception positive de l'humain, il faut comprendre l'importance de différencier si l'animal s'habitue à (« accepte ») une procédure ou s'il est conditionné positivement par (« apprécie ») celle-ci. L'habituation est une forme d'apprentissage dans laquelle la présentation répétée d'un stimulus va entraîner de moins en moins de réponse (Mills et al., 2010, p.301). C'est en fait un apprentissage à ne pas répondre à un stimulus, contrairement au conditionnement dans lequel l'animal apprend justement à répondre au stimulus. Il est parfois difficile de discriminer les deux et le choix des tests comportementaux doit être fait rigoureusement pour en arriver aux bonnes conclusions. Par exemple, Bertenshaw et al. (2008) ont montré que les vaches sont moins

peureuses et donnent moins de coups de sabots durant la traite lorsqu'elles ont été régulièrement brossées par l'humain. Est-ce que les vaches sont habituées à recevoir un grand nombre d'interactions avec l'humain et finissent par se laisser faire, ou est-ce qu'elles ont associé la traite ou la présence de l'humain avec un évènement agréable comme pourrait être le brossage ? La discrimination des deux interprétations est importante étant donné que le processus d'habituation, contrairement au conditionnement positif, n'est pas associé à une perception positive de l'humain mais plutôt à une perception moins négative qu'en situation témoin, voir même négative (un animal peut être habitué à recevoir des examens médicaux même si la situation est toujours aussi désagréable).

Chez les porcelets non sevrés comme sevrés, la présence de l'humain associée à des contacts tactiles doux induit une diminution des comportements de peur, comparativement à une expérience minimale avec l'humain (Tallet et al., 2014 ; de Oliveira et al., 2015). Voici la conclusion de deux études qui pourtant présentent une grande différence méthodologique. Les porcelets sevrés de l'étude de Tallet et al. (2014) recevaient des contacts non forcés et ces derniers approchaient plus vite et passaient plus de temps avec l'humain familier que ceux ayant reçu des contacts minimums. Quant aux porcelets de l'étude de de Oliveira et al. (2015), ils recevaient des caresses forcées avant sevrage et il a été démontré qu'ils n'approchaient pas plus vite l'humain que des porcelets ayant reçu des contacts minimums. Par contre, ils évitaient moins souvent les tentatives de contacts par le manipulateur que les autres. Cette dernière étude suggère une habituation aux contacts tactiles (qui ne seraient donc pas forcément perçus positivement) plutôt qu'un conditionnement positif dans lequel le porcelet apprécierait et rechercherait le contact avec l'humain comme dans l'étude de Tallet et al. (2014). Dans les deux cas les porcelets sont en effet moins peureux, mais la perception de l'humain est profondément différente. D'ailleurs, les contacts forcés ne sont généralement pas perçus positivement (Mateo et al., 1991 ; Søndergaard & Jago, 2010).

2.3.2.3. Perception positive de l'humain

Au contraire, par processus de conditionnement, les animaux pourraient apprendre à associer l'humain à des renforcements positifs. Avec expérience, celui-ci deviendrait donc le signal d'évènements positifs. Hemsworth & Coleman (1998, p.77) précisent que la force

du renforçateur est tributaire de l'état motivationnel courant de l'individu en question. Ainsi, une récompense alimentaire peut constituer un renforcement positif chez un individu affamé mais pas forcément chez ce même individu rassasié. À force de contacts répétés avec l'humain, une relation d'affinité pourrait naître entre l'animal et l'humain et elle se traduirait notamment par une recherche d'interactions entre les deux protagonistes lors des rencontres ultérieures. Comme il a été montré précédemment (section 2.2.4.2), il est admis que, chez le cheval, les récompenses alimentaires attirent l'attention (Rochais et al., 2014) et permettent le développement d'une mémoire positive de l'humain (Sankey et al., 2010c). Chez le rat, les chatouilles sur le ventre, mais pas les simples manipulations, peuvent induire des émotions positives (Rygula et al., 2012) et il se pourrait donc que cela induise une recherche de contacts par le rat. Le développement de l'affinité entre un homme et son chien est un exemple remarquable. Lorsque le chien entre dans la vie d'une famille et participe aux activités, une relation homme-chien se construit rapidement (Topál et al., 2005). Koda (2001) considère que les chiens acquièrent, avec le temps, de la douceur, de l'autocontrôle, de la concentration et de l'habilité à coopérer avec l'humain. En allant plus loin, certains auteurs suggèrent qu'une relation d'attachement pourrait même se développer entre l'humain et l'animal (Topál et al., 2005 ; Tallet et al., 2008). L'attachement est une relation sociale puissante avec une figure d'attachement qui se traduit notamment par une anxiété lors des séparations dans un environnement non familial et une recherche de contact avec la figure d'attachement lors de situations étrangères ou en présence d'étrangers (Ainsworth & Bell, 1970 ; Topál et al., 2005). Chez les mammifères, la figure d'attachement est normalement la mère, mais lorsque cette figure est absente, les animaux pourraient chercher une autre figure d'attachement qui pourrait être un congénère ou même l'humain. Malheureusement, il semble que la question n'ait pas été posée chez le porc, sûrement parce que les porcs restent généralement hébergés en groupes et ne sont que très rarement nourris par la main de l'homme.

Mais que sait-on à ce sujet sur les porcs ? Les contacts dits « positifs » sont-ils vraiment perçus positivement chez le porc et permettent-ils d'améliorer la perception de l'humain ? Bien qu'étant une espèce sociable, la valeur hédonique des contacts tactiles chez le porc peut être questionnée étant donné que les suidés sont, comme les chevaux, des espèces précoces qui reçoivent peu de contacts physiques durant leur vie, comparativement

aux chiens ou aux chats qui sont des espèces tardives chez lesquelles les mères sont très proches de leurs petits, les toilettent et les lèchent beaucoup (Houpt 2011, p.166 et p.168). Pourtant, les manipulations douces quotidiennes avec un humain conduisent les porcs à avoir des interactions physiques de plus en plus variées, allant même jusqu'à s'allonger aux pieds ou sur les genoux de l'expérimentateur (Figure 2.5, Tanida et al. 1994).

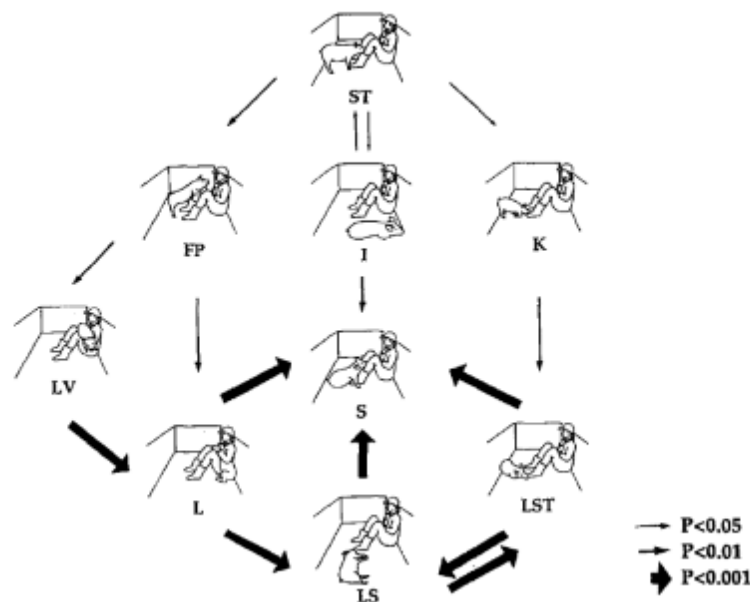


Figure 2.5. Transition des réponses comportementales des porcs envers l'humain observées lors d'un traitement avec contacts tactiles réguliers, selon Tanida et al. (1994).

Huit types d'interactions ont été identifiés selon la posture du porc lorsqu'il est en contact physique avec l'humain : **(ST)** attendre ; **(FP)** poser ses pattes avant sur le corps de l'expérimentateur ; **(K)** penché à genou ; **(LST)** allongé sur le ventre ; **(LS)** allongé sur le côté ; **(S)** assis ; **(L)** allongé contre l'expérimentateur ; **(LV)** allongé sur l'expérimentateur. Les comportements d'ignorance de l'expérimentateur (**I**) consistaient à éviter celui-ci.

Tallet et al. (2014) considèrent que les contacts tactiles doux sont perçus positivement par les porcelets. Les auteurs rapportent même que les porcelets sevrés recevant des contacts tactiles réguliers vocalisent à l'arrivée du manipulateur comme pour exprimer une certaine « impatience » à recevoir des caresses ou interagir physiquement avec l'humain, et essaient de grimper systématiquement sur lui. Ces comportements indiquent bien que les porcs seraient capables de développer une relation d'affinité avec l'humain. En revanche, l'étude de Terlouw & Porcher (2005) amène aussi à penser que l'humain en lui-même est attirant, indépendamment de la présence de caresses ou non. D'une part, l'animal cherche rapidement à entrer en contact et interagir avec l'humain assis, même si celui-ci reste

immobile, silencieux et évite du regard l'animal. D'autre part, il semble frustré lorsque l'humain le repousse systématiquement, tel qu'indiqué par une augmentation de la locomotion, des immobilités, des contacts et frottements groin-sol ou groin-mur.

2.3.3. Discrimination et reconnaissance des individus humains par expérience

Bon nombre d'études conduites chez les animaux d'élevage indiquent que, tout comme les animaux de loisirs ou de compagnie, ils sont capables de discriminer des humains familiers et non familiers. Par exemple, les lapins approchent plus souvent et les moutons approchent plus vite un humain familier positif qu'un inconnu (Csatádi et al., 2007 ; Destrez et al., 2013). Les veaux présentent des séquences de contacts moins fréquentes mais plus longues avec des humains familiers qui les caressent et leur donnent du lait qu'avec des humains non familiers (de Passillé et al., 1996). Quant aux porcs, ils interagissent préférentiellement et se laissent attraper plus facilement par un humain familier ayant eu des interactions positives avec eux que par un inconnu (Tanida et al., 1995 ; Miura et al., 1996a ; Tanida & Nagano, 1998 ; Terlouw & Porcher, 2005).

Contrairement au processus de discrimination (« Es-tu différent ? »), le processus de reconnaissance des individus (« Est-ce que je te connais ? ») implique une compréhension de l'identité des individus (McLeman et al., 2005). Ce n'est pas parce qu'un animal discrimine et réagit différemment face à divers humains qu'il les reconnaît. Par exemple, les poules de l'étude de Barnett et al. (1993) présentaient des réponses de peur face à un humain portant un bleu de travail, tenue à laquelle elles n'étaient pas familières. Cela ne veut pas dire qu'elles reconnaissaient cet humain mais simplement qu'elles étaient capables de catégorisation⁴ (bleu de travail = non familier = réaction de peur). Par contre, lorsque deux humains diffèrent profondément dans leur comportement, les animaux vont apprendre à les reconnaître. La reconnaissance individuelle sous-entend une réponse unique à un

⁴ Catégorisation : Processus cognitif qui consiste à classer/regrouper des stimuli partageant des caractéristiques communes ensemble (= généralisation) et de les discriminer par rapport à d'autres stimuli ne partageant pas ces caractéristiques (= discrimination). Par exemple, dans une drôle de tâche de catégorisation, des pigeons devaient apprendre à classer des dessins d'enfants « beaux » vs « mauvais », tel que défini par l'auteur (Watanabe 2010). Après apprentissage, lorsque les pigeons étaient confrontés à de nouveaux dessins, ils étaient capables de les classer dans la bonne catégorie.

individu familier unique au milieu de la complexité de l'environnement et serait associée à une forme de représentation mentale des propriétés de l'individu qui serait réactivée lors des rencontres subséquentes (McLeman et al., 2005). Ainsi, les vaches approchent plus un humain familier positif qui rentre dans leur enclos qu'un humain familier aversif (de Passillé et al., 1996). Certains animaux de ferme ont même la faculté de se servir de l'identité de l'humain comme prédicteur de la délivrance d'une récompense. Lors de conditionnements opérants, les vaches, les moutons, les lapins et les poules pressent avec leur museau ou picorent avec le bec plus souvent une cible face à un humain coopératif qui renforce leur comportement avec des récompenses alimentaires qu'avec un humain non coopératif (Davis et al., 1998 ; Taylor & Davis, 1998 ; Davis & Gibson, 2000 ; Davis & Taylor, 2001).

Chez le porc, la discrimination des individus est cross-modale, les porcs pouvant reconnaître un humain familier sur la base d'indices visuels, auditifs et/ou olfactifs (Tanida & Nagano, 1998 ; Koba & Tanida, 2001). Cependant, ils semblent avoir plus de mal à se baser uniquement sur les indices olfactifs et la combinaison d'un ensemble d'indices améliore leur performance de discrimination (Tanida & Nagano, 1998 ; Koba & Tanida, 1999). En vue de leur capacité à se baser sur plusieurs types de signaux pour reconnaître les humains, il se pourrait que les porcs soient capables de former une image multi-sensorielle des humains familiers et de relier ces signaux entre eux.

2.3.4. Vers l'attribution d'une signification générale de l'humain

En 1994, Hemsworth et ses collaborateurs publiaient un article stipulant que les porcs sont incapables de discriminer les humains sur la base de leur expérience passée. Plutôt qu'une inhabilité à discriminer les humains, il semblerait qu'ils aient plutôt une capacité à généraliser leur expérience. Leur réponse face aux humains (reconnaissance vs généralisation) varie donc selon le contexte. En fait, il s'avère que dans certains contextes, se servir de l'expérience passée avec un individu pour adapter son comportement face à une autre situation ou un autre individu (c'est-à-dire généralisation de l'expérience) soit une stratégie optimale pour l'animal. Bien loin d'être en opposition, les processus de

discrimination et de généralisation sont des processus complémentaires, naturellement liés. D'un côté, la discrimination des stimuli, et donc des individus, permet d'anticiper ce qui va se passer (anticiper le comportement de l'autre) et de répondre de manière appropriée. Le processus de discrimination permet donc de donner au comportement une spécificité, une variété et une flexibilité (Keller & Schoenfeld, 1950, p.117). D'un autre côté, la généralisation face à des stimuli partageant certaines caractéristiques avec d'autres permet de donner une stabilité et une constance au comportement (Keller & Schoenfeld, 1950, p.116). Dans la complexité de l'environnement des animaux humains comme non-humains, ces deux processus sont donc fondamentaux, indispensables et donnent lieu à la catégorisation (regrouper des stimuli partageant les mêmes caractéristiques ensembles) et à la formation de concepts (avoir une certaine connaissance des stimuli qui favorise la catégorisation) (Zentall et al., 2002). Ainsi, bien que capables de discriminer les humains, les animaux devraient pouvoir, avec expérience, attribuer un sens à l'humain et peut-être même de former un concept d'humain (Fureix et al., 2009 ; Sankey et al., 2011). Mais alors dans quel contexte est-il préférable de généraliser l'expérience ?

La nature des interactions semble jouer un rôle prépondérant sur les processus de reconnaissance (mémoire des individus humains) et généralisation (mémoire générale de l'être humain). Par exemple, l'étude de Hemsworth et al. (1994) impliquait des séries de contacts inconstants (tantôt positifs, tantôt négatifs) pour lesquelles les porcs n'étaient pas capables d'anticiper la nature du contact suivant. Du point de vue des auteurs, les expérimentateurs différaient dans la nature des contacts prodigués étant donné que l'un donnait surtout des contacts positifs, et l'autre donnait surtout des contacts négatifs. Cependant, ils ont observé que les porcs généralisaient leurs réponses de peur face aux deux humains familiers. Ce résultat n'est finalement pas si surprenant étant donné le caractère imprévisible des contacts, peu importe le ratio positif/négatif. Parce que des humains ayant un comportement inconstant ou négatif peuvent potentiellement porter atteinte à la survie des animaux, il devrait être adaptatif d'attribuer une signification négative à ces derniers (« objet potentiellement dangereux ») et de généraliser les réponses de peur face aux étrangers. Par contre, il devrait être avantageux de discriminer des humains donnant des contacts exclusivement positifs parmi des étrangers potentiellement dangereux. Ainsi, Destrez et al. (2013) ont montré que les moutons ayant reçu une

expérience aversive avec l'humain généralisent leurs réponses de peur face aux étrangers mais que ceux ayant reçu une expérience positive avec l'humain discriminent les humains positifs et les inconnus. Cependant, d'autres exemples montrent aussi des cas dans lesquels les animaux généralisent leurs expériences positives. Par exemple, les veaux approchent et se laissent autant approcher par un étranger que par un humain familier leur ayant donné des caresses et les ayant laissé leur sucer les doigts (Lensink et al., 2000). Somnavilla et al. (2011) ont en revanche observé que les porcelets traités négativement par un humain discriminent celui-ci d'un inconnu alors que ceux ayant reçu une expérience plutôt neutre (contacts et voix douce) généralisent leurs réponses face à un inconnu.

La nature des signaux émis, telle que la couleur des vêtements, peut rendre plus ou moins saillante l'identité des humains. Cela expliquerait pourquoi les vaches sont capables de discriminer des expérimentateurs positifs et négatifs lorsqu'ils s'habillent différemment alors qu'elles généralisent leurs réponses lorsqu'ils portent les mêmes tenues (Munksgaard et al., 1997, 1999). D'autres espèces animales n'ont pas forcément besoin d'indices aussi saillants, comme notamment les porcs qui peuvent très bien discriminer des humains portant les mêmes vêtements (Terlouw & Porcher, 2005). Outre la nature de l'expérience ou des signaux émis, la notion de durée des interactions et de quantité d'interactions est à considérer. Rybarczyk et al. (2003) et de Passillé et al. (1996) ont en effet montré que les veaux pouvaient apprendre à discriminer deux humains s'habillant de la même manière avec entraînement, en répétant les rencontres.

La nature de l'environnement dans lequel les tests sont effectués peut aussi moduler les réponses comportementales des animaux. Par exemple, les environnements nouveaux provoquent un éveil émotionnel et il est donc compréhensible que des animaux soient plus peureux et généralisent leur peur dans ces contextes. C'est ainsi que des veaux ayant appris à discriminer des humains positifs et négatifs dans leur enclos se mettent à éviter le contact avec chacun des deux humains et à généraliser leur réponse lorsqu'ils sont testés dans un nouvel enclos (de Passillé et al., 1996).

La nature du test utilisé et de la variable observée pour étudier les processus de reconnaissance / généralisation peut avoir une incidence profonde sur les conclusions (section 2.3.1). Par exemple, lors des tests avec humain immobile, les vaches approchent

aussi vite et interagissent autant avec un humain familier positif qu'un inconnu (Breuer et al., 2003). Dans ce contexte où l'humain reste en quelque sorte passif et ne semble pas représenter une grande menace pour les vaches, elles généralisent leurs réponses. Par contre, lorsque l'humain commence à les approcher, les vaches tendent à avoir de plus grandes distances de fuite face à l'étranger que face à l'humain familier (Breuer et al., 2003). L'humain en mouvement semble donc avoir une plus grande valeur émotionnelle du point de vue de la vache. En ce sens, les travaux plus anciens (ex. Hemsworth et al., 1987, 1994, 1996 ; Tanida et al., 1998) qui font intervenir des humains immobiles sont souvent difficilement comparables avec des travaux plus récents (ex. Clouard et al. 2011 ; Somnavilla et al. 2011) dans lesquels les porcs sont souvent testés dans des tests d'approche de l'humain.

Message clef.

Avec l'expérience, les animaux sont capables de développer une perception positive ou négative de l'individu humain qui pourrait être généralisable face aux inconnus. Cependant, il existe une interaction complexe entre les processus de reconnaissance et de généralisation qui complique leur compréhension. Actuellement, ces processus sont particulièrement mal compris chez le porc et une apparente contradiction émerge des précédentes études. La nature et la durée de l'expérience passée, le contexte dans lequel les protagonistes se rencontrent et le type de test utilisé sont autant de facteurs qui pourraient influencer les processus de reconnaissance et de généralisation. Une investigation plus poussée est donc nécessaire pour mieux comprendre ces processus chez le porc.

2.4. L'expérience émotionnelle chez l'animal non-humain

Si un animal est capable d'attribuer un sens particulier à l'individu humain (ex. cet humain est dangereux) ou même un sens général à l'humain (ex. les humains sont dangereux), alors cela devrait avoir un impact sur son bien-être. D'un point de vue éthique, cette relation pourrait avoir des conséquences sur le bien-être en termes de bien-être émotionnel de l'animal.

2.4.1. Différencier l'émotion de l'état émotionnel

L'émotion réfère au processus qui donne aux organismes l'habilité à éviter un danger ou une punition et à chercher une ressource ou une récompense (Panksepp, 2005 ; Paul et al., 2005). Elle se définit comme une réponse émotionnelle intense mais de courte durée face à un évènement associé à des changements corporels spécifiques et se décrit par quatre composantes expressives, une neurale, une physiologique, une motrice (comportementale) et une cognitive (Paul et al., 2005). Paul et al. (2005) rappellent que l'émotion *sensu stricto* est reliée d'une certaine manière à un stimulus. Les émotions impliquent alors un traitement de l'information (ex. évaluation de l'objet), aident dans la prise de décision face à cet objet et incluent des actions envers l'objet concerné (ex. dans la peur face à un prédateur, réponse de fuite) (Paul et al., 2005). La peur, par exemple, est associée à une suite de réponses incluant la réponse neurophysiologique de fuite ou d'attaque de la menace (ex. activation du système nerveux sympathique, sécrétion d'adrénaline, augmentation du rythme cardiaque), la vigilance et un biais d'attention vers les sources de danger potentiel, une expression faciale de peur (« *facial grimace* » en anglais, ex. tension des muscles du visage, yeux grand ouverts, oreilles orientées vers l'arrière, dilatation des narines) et une augmentation de la probabilité de fuite. Bien que les émotions soient éphémères, elles s'accumulent pour moduler l'état émotionnel et sont donc accompagnées d'un changement d'humeur/d'état émotionnel général (ex. état d'anxiété après la fuite du prédateur) (Boissy & Lee, 2014). Chez l'humain, il existe aussi une composante subjective de l'émotion, la sensation de l'émotion. Certains scientifiques considèrent que la plupart des animaux

devraient eux aussi, avoir une certaine conscience et faire l'expérience de sensations subjectives (Baars, 2005 ; Broom, 2010). Par exemple, Gentle (2001) est parti du postulat que si un animal est capable de réactions conscientes de douleur, alors le détournement de son attention devrait réduire les signes de douleur comme c'est le cas chez l'humain. Au contraire, s'il agit par réflexe, alors le détournement de son attention ne devrait changer en rien sa réponse. Dans ses expériences, il a ainsi montré que des poulets en condition artificielle d'arthrite, suite à l'injection de cristaux d'urate de sodium dans l'articulation d'une patte, présentaient moins de signes de douleur lorsqu'ils étaient hébergés dans un enclos parsemé de copeaux bois qui attirait leur attention que dans un enclos appauvri. Cependant, à l'heure actuelle, il est assez délicat de considérer que l'émotion chez l'animal implique une conscience comme celle rencontrée chez l'humain et elle ne peut donc clairement pas être invoquée dans la définition actuelle de l'émotion applicable à l'ensemble des taxons (LeDoux, 1996, cité dans Paul et al., 2005 ; Nettle & Bateson, 2012).

L'état émotionnel, l'état affectif ou encore l'affect se présente quant à lui sous la forme d'un état général (ex. bon ou mauvais état émotionnel) qui n'a pas forcément lieu d'être interprété ou n'est pas forcément dirigé vers quelque chose (Russel & Barrett, 1999 ; Russel, 2003). Il est équivalent à ce qui est communément appelé chez l'humain l'humeur « flottante » (de l'anglais « *free-floating mood state* », ex. être de bonne humeur). Cependant, Nettle & Bateson (2012) rappellent que cela ne veut pas dire que l'état émotionnel de l'individu n'est pas relié à l'environnement. L'affect peut en effet être vu comme une sensation élémentaire retrouvée à la suite d'une émotion (activation de l'axe déplaisir lors d'un épisode de peur, de rage, de honte, etc.) (Russel & Barrett, 1999). Il peut être retrouvé lors d'évènements non liés à des émotions spécifiques, comme par exemple la sensation d'anxiété ressentie à la suite d'une journée stressante ou la sensation d'apaisement après le repos (Russel & Barrett, 1999). Nettle & Bateson (2012) parlent de « débordement » temporel émotionnel suite à un évènement. L'état émotionnel est lui aussi associé à des états corporels spécifiques et se décrit aussi par une composante subjective chez l'humain et quatre composantes expressives chez l'animal humain comme non-humain.

Les mots appliqués pour décrire les émotions peuvent à la fois référer aux émotions (ex. émotion de joie suite à la réception d'une récompense) et aux états émotionnels (ex. sensation de joie à la fin d'une série d'épisodes plaisants). Cependant, bien qu'il n'y ait toujours pas de consensus entre les psychologues, en éthologie c'est beaucoup plus simple et les termes d'émotion ou d'état émotionnel sont souvent interchangeables. Mendl et al. (2010b) regroupent notamment les deux termes sous le terme général d'expérience émotionnelle. Dans la suite de cette thèse, lorsqu'il sera souhaitable de marquer la distinction entre l'émotion dirigée vers un objet et l'état affectif dans sa forme la plus simple (c'est-à-dire l'humeur générale), cela sera précisé. Dans les autres cas, les termes devraient être considérés interchangeables.

2.4.2. Les mesures courantes des états émotionnels

Dans la **section 2.4.1**, il a été mentionné que l'expérience émotionnelle pouvait se décrire en termes de composante subjective chez l'humain (ex. la sensation de peur), mais aussi de composante neurale (ex. augmentation de l'activité du système nerveux sympathique face à un prédateur), de composante physiologique (ex. sécrétion d'adrénaline), de composante motrice ou comportementale (ex. expression faciale de grimace, fuite) et de composante cognitive (ex. augmentation de l'attention face au prédateur) chez l'animal humain et non-humain. Cinq directions potentielles pour évaluer les émotions peuvent donc possiblement être étudiées.

La mesure de la composante subjective est actuellement réservée à l'espèce humaine par le biais de sondages. Malheureusement la question de la conscience de l'émotion chez l'animal reste un éternel sujet à débat non résolu (LeDoux, 2012). Cependant, cela laisse quatre autres composantes incontestables et mesurables chez l'animal non-humain.

L'analyse des composantes neuro-physiologiques s'est souvent arrêtée à l'analyse des émotions négatives (étude du stress) incluant des mesures le long de l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien (ex. concentrations de glucocorticoïdes), des mesures du système nerveux autonome sympathique et parasympathique (ex. rythme cardiaque, température corporelle) et des mesures de l'activité neuroendocrine (ex. ocytocine, prolactine) (Hargreaves & Hutson, 1990a ; Hemsworth & Barnett, 1991 ; McNaughton & Corr, 2004 ;

Jaskulke & Manteuffel, 2010 ; Stewart et al., 2010 ; Veenema, 2012). Ce n'est que très récemment que les chercheurs se sont intéressés aux émotions positives chez les animaux (ex. Boissy et al., 2007b ; Burgdorf & Panksepp, 2006 ; Reefmann et al., 2009 ; Yeates & Main, 2008). De nombreux problèmes méthodologiques peuvent aussi se poser avec ces types de mesures. Par exemple, les réponses physiologiques sont souvent différées dans le temps par rapport à l'évènement (ex. augmentation lente des concentrations de cortisol) et les concentrations de base varient selon les individus et les espèces, le moment de la journée (rythme circadien) ou l'âge (Schrader & Ladewig, 1999). Qui plus est, les interprétations en termes d'état émotionnel ne sont pas toujours simples et fiables. Une même réponse physiologique peut correspondre à des réponses émotionnelles de différentes valences, les réponses semblant seulement marquer des différences d'éveil. Par exemple, l'augmentation du rythme cardiaque peut tout aussi bien refléter l'excitation face à une récompense alimentaire que la frayeur face à un prédateur. De plus, les méthodes employées sont généralement assez invasives (ex. injections, prélèvements sanguin, etc.) et peuvent provoquer des réactions émotionnelles confusionnelles.

Les observations des comportements spontanés d'approche ou d'évitement d'un stimulus, permettent d'évaluer dans une certaine mesure la valence de ce stimulus (plaisant/déplaisant) (ex. Hemsworth et al., 1996). Cependant, l'interprétation de ces nombreux comportements n'est pas toujours fiable et peut être reliée à diverses émotions. Par exemple, le comportement d'approche peut aussi bien être dirigé vers une récompense renforcée positivement que vers un compétiteur ou un prédateur. De plus, l'approche d'un objet doit être la résultante d'un conflit entre la motivation à explorer le stimulus et l'intensité de la peur. Encore une fois, la variabilité interindividuelle (section 2.2.2) peut moduler les réponses comportementales différemment. Les comportements spontanés plus spécifiques, tels que le jeu, l'exploration, l'attaque ou la consommation peuvent aussi traduire des émotions spécifiques dans des contextes donnés (ex. Chaloupková et al., 2007 ; Manteuffel et al., 2009b ; Held & Špinka, 2011 ; Hausberger et al., 2012). Il existe aussi des mesures des vocalisations et des expressions faciales qui donnent des résultats concluants (ex. Weary et al., 1998 ; von Borell et al., 2009 ; Sotocinal et al., 2011 ; Wöhr & Schwarting, 2013 ; Dalla Costa et al., 2014). Cependant, ces deux derniers paramètres devraient avoir évolué en tant que moyen de communication et devraient donc être

fortement influencées par la présence d'une « audience ». Paul et al. (2005) supposent que ces comportements devraient plutôt être vus comme un besoin de communiquer à propos de son état émotionnel plutôt que de refléter objectivement un état affectif actuel. Afin de standardiser et valider les observations comportementales, les tests comportementaux sont couramment employés en recherche sur les émotions. Cependant, des problèmes d'interprétations persistent. Par exemple, le test open-field est aussi bien appliqué pour évaluer l'anxiété que le plaisir et la motivation à explorer, et reflète ainsi différents états émotionnels (Donald et al., 2011 ; Cloutier et al., 2013).

Jusqu'à récemment, les chercheurs ont adopté une approche des « émotions discrètes » en étudiant les réponses comportementales et physiologiques des animaux. Ekman (1999) décrit les émotions discrètes comme des émotions spécifiques qui se distinguent clairement les unes des autres et qui se retrouvent au sein des taxons, peu importe la culture. La théorie des « émotions discrètes », inspirée des travaux de Darwin (1872), suppose qu'il n'existe donc finalement que peu d'émotions et que les individus répondent aux situations avec des émotions spécifiques. Chez les animaux, les scientifiques ont ainsi identifié des émotions discrètes distinctes telles que la peur, l'anxiété, le plaisir, etc. (Désiré et al., 2002 ; Boissy et al., 2007a ; Mormède et al., 2007). Il a d'ailleurs été montré que chacune des émotions discrètes exprimées par les mammifères sont ancrées dans un système neural particulier au niveau cérébral (Panksepp, 2005). Cette approche semble utile et fiable pour étudier certaines émotions spécifiques, bien que l'interprétation ne soit pas toujours simple. En outre, ces mesures sont plus efficaces pour évaluer des niveaux d'éveil (dans notre exemple, peur plus ou moins grande). En revanche, d'autres scientifiques considèrent qu'il existe bien plus d'états émotionnels possibles et utilisent alors une approche « dimensionnelle » de l'émotion (Mendl et al., 2010b). Cette nouvelle approche prend en compte l'évaluation continue de l'état émotionnel courant de l'animal (c'est-à-dire son humeur générale) (Russel, 2003). En fait, les expériences émotionnelles peuvent être décrites en termes de valence et d'éveil et elles ont été désignées sous le terme de « noyau affectif » (voir section 2.4.3 suivante, Mendl et al., 2010b). C'est ici que la composante cognitive des émotions entre en jeu, comme cela sera notamment décrit dans la section 2.5.

Les dernières découvertes portant sur l'étude de la composante cognitive et de son lien avec les émotions sont très prometteuses et méritent considération. Cependant, cela ne présuppose pas que l'analyse de la composante cognitive soit exclusivement efficace et il semble plutôt que ce soit un ensemble de démonstrations scientifiques qui puissent apporter un réel éclairage sur l'expérience émotionnelle.

2.4.3. Structure de l'expérience émotionnelle : le noyau affectif

Chez l'animal non-humain, l'expérience émotionnelle correspond à un état neurophysiologique et est généralement décrite selon un espace bidimensionnel appelé « noyau affectif »⁵ (de l'anglais « *core affect* », Russel & Barrett, 1999) dans lequel les réponses comportementales et physiologiques peuvent varier en termes de valence (axe positif-négatif) et d'éveil (axe élevé-bas) (Figure 2.6A, Mendl et al., 2010b). Anderson & Adolphs (2014) ajoutent une dimension supplémentaire, la notion de persistance, et proposent ainsi un modèle alternatif tel que présenté à la Figure 2.6B.

⁵ En psychologie humaine, le terme de « noyau affectif » n'est appliqué que pour décrire les états affectifs dans leur forme la plus pure. Russel & Barrett (1999) les différencient de ce qu'ils appellent les « épisodes émotionnels prototypiques » qui sont présentés ici comme étant les émotions. Mendl et al. (2010b) s'est inspiré des travaux de Russel & Barrett (1999) pour l'appliquer à l'éthologie mais, comme il en a été question dans le chapitre précédent, les émotions et les états émotionnels sont regroupés sous le vocable « expérience émotionnelle ». Ainsi, le terme de « noyau affectif » illustre les états émotionnels mais les émotions peuvent être représentées sous forme de points répartis dans le noyau affectif.

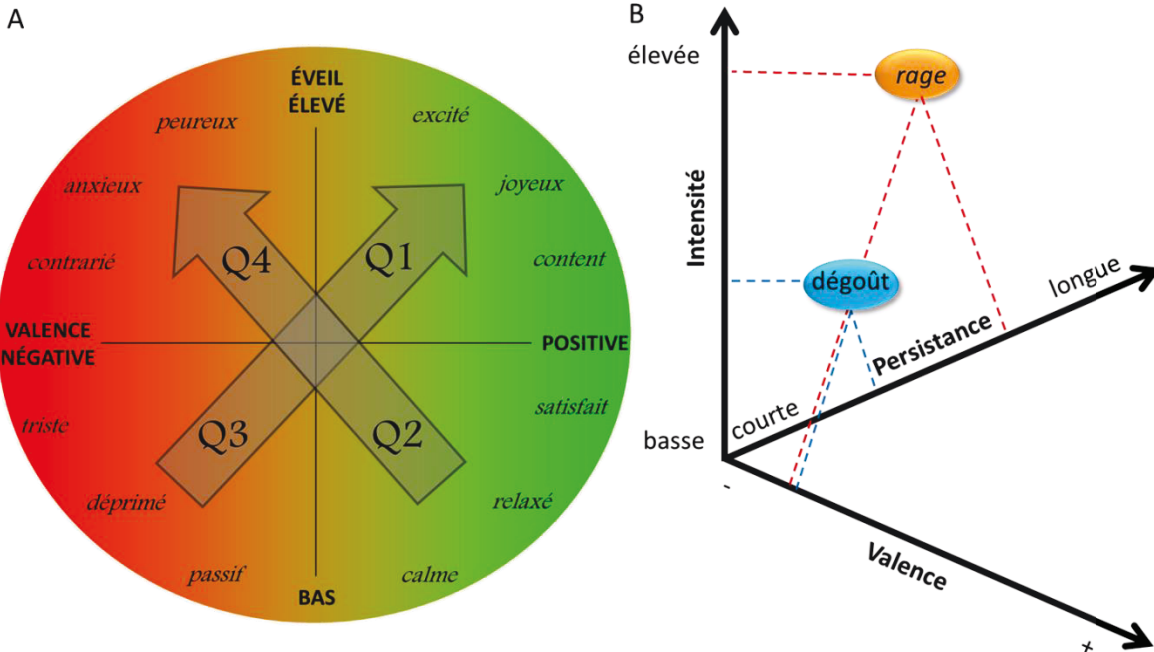


Figure 2.6. Représentation schématique (A) bidimensionnelle et ; (B) tridimensionnelle des expériences émotionnelles.

(A) Représentation bidimensionnelle basée selon le modèle appelé « noyau affectif », construction la plus populaire en psychologie (ex. Russel & Barrett, 1999) et reprise en éthologie (ex. Mendl et al., 2010b). Les quadrants Q1 et Q2, à droite, représentent les expériences émotionnelles positives alors que les quadrants Q3 et Q4, à gauche, représentent les expériences émotionnelles négatives. Les flèches représentent les systèmes émotionnels, aussi appelés systèmes comportementaux fondamentaux, associés, à savoir l’acquisition de récompense (Q3-Q1) et l’évitement de punition (Q2-Q4) (voir les sections 2.4.4 et 2.4.5). (B) Représentation schématique alternative des expériences émotionnelles, proposée par Anderson & Adolphs, (2014). Le modèle tridimensionnel comprend une dimension en plus, la notion de persistance.

Le « noyau affectif » est toujours présent chez les individus, même en l’absence d’évènements spécifiques qui induisent des émotions discrètes transitoires (ex. frayeur, excitation à l’anticipation d’une récompense, etc.). Il peut exister sans être défini ou interprété (ex. « se sentir bien », « avoir un bon état émotionnel ») et il réfère en fait à l’humeur ou l’état émotionnel (Russel, 2003). Les émotions distinctes telles que la peur, la colère ou la joie sont réparties au sein de cet espace mais leur localisation ne peut pas être exactement définie en raison de leur valeur subjective. Certaines émotions pourraient même se chevaucher. Par exemple, pour un état émotionnel très éveillé avec une valence négative (soit le quadrant en haut à gauche sur la Figure 2.6A), l’émotion ressentie ne sera pas la

même si elle est associée à un désir de fuir (c'est-à-dire la peur) ou un désir d'attaquer (c'est-à-dire la colère) (Mendl et al., 2010b).

2.4.4. Fonctionnalité de l'expérience émotionnelle

Contrairement à des expériences sensorielles, les expériences émotionnelles sont subjectives. Les émotions se manifestent lors de situations considérées comme « importantes » pour l'organisme et doivent en quelque sorte rendre plus saillants les stimuli pertinents (Hinde, 1985). En se basant sur la théorie de la signification de von Uexküll (1965), l'expérience émotionnelle pourrait en fait être considérée comme une sorte de médiateur dans la construction du monde perceptuel de l'animal (concept de « Umwelt ») et permettrait d'attribuer un sens, une signification, aux stimuli pertinents pour mieux réagir dans les situations subséquentes. Ce n'est donc pas le stimulus en lui-même mais plutôt la représentation mentale du stimulus (c'est-à-dire sa signification) par l'animal qui détermine sa réaction (Boissy et al., 2007a). Scherer (1984, p.295) décrit l'expérience émotionnelle comme une interface entre l'organisme et son environnement.

D'un point de vue adaptatif, l'environnement est si variable dans le temps et dans l'espace, que l'évolution pourrait difficilement conduire à la sélection de gènes impliqués dans la mémorisation d'informations détaillées de la probabilité de chaque évènement particulier (Nettle & Bateson, 2012). Par contre, l'expérience passée de l'individu peut fournir une valeur de prédiction des évènements futurs. Par exemple, si un environnement est hostile un jour, il est probable qu'il le soit aussi le lendemain. Dans un environnement plein de prédateurs, le coût de ne pas être attentif à cet environnement hostile (ex. la mort) devrait être plus élevé que le coût d'être attentif au moindre mouvement, qui plus est pour un animal blessé. L'anxiété devrait donc pousser les individus à rester vigilants et prêts à fuir. Les fonctions de l'expérience émotionnelle seraient : (a) d'évaluer les stimuli internes et externes en termes de pertinence pour l'organisme et attribuer un sens aux stimuli « importants » ; (b) de motiver et guider dans les décisions comportementales pour atteindre les objectifs face aux stimuli pourvus de sens – aller chercher une ressource/récompense, éviter un dommage/punition ; (c) et de participer au développement d'une mémoire (positive ou négative) de ces évènements ou stimuli pour guider les réponses futures

(Scherer, 1984, p.296 ; Mendl et al., 2009 ; Hinde, 1985). L'expérience émotionnelle devrait donc avoir un rôle important sur la « fitness » des individus, définie comme étant l'aptitude à survivre et à se reproduire. Chez les animaux sociaux, l'état émotionnel d'un individu joue aussi un rôle social et améliore la fitness du groupe. Par exemple, la contagion émotionnelle⁶ permettrait la communication et l'alerte du groupe à propos des aspects positifs et négatifs de l'environnement (Špinka, 2012), faciliterait la coordination du groupe (Vallacher et al., 2005, Špinka, 2012), et renforcerait les relations sociales (Lakin et al., 2003).

Mendl et al. (2010b) associent deux grands systèmes émotionnels (aussi appelés « systèmes comportementaux fondamentaux ») sur la représentation schématique initiale du noyau affectif (Figure 2.6A) : le système d'acquisition de récompense (Q3-Q1) et le système d'évitement de punition (Q2-Q4). Alors que certains stimuli améliorent la fitness (ex. nourriture, eau, partenaire sexuel, etc.), d'autres la menacent (ex. choc thermique, attaque d'un prédateur, etc.). La position de l'émotion dans l'espace du noyau affectif devrait donc refléter sa fonctionnalité en termes de fitness. Les études suggèrent que les états affectifs positifs avec un éveil élevé en Q1 (ex. joie) sont associés avec les états motivationnels appétitifs et poussent les animaux à rechercher des récompenses (Burgdorf & Panksepp, 2006). À l'inverse, les états affectifs négatifs avec un faible éveil en Q3 (ex. dépression) découlent d'expériences de pertes ou manques de récompenses et induisent une faible activité et une conservation de l'énergie lorsque les ressources sont manquantes (Nesse, 2000). Ainsi, l'état affectif le long de l'axe Q1-Q3 est relié à la motivation d'acquisition de récompenses améliorant la fitness (aussi appelé système de « recherche »). Les états affectifs négatifs avec un éveil élevé en Q4 (ex. frayeur) sont associés avec des motivations à éviter la menace ou le danger perçu (Burgdorf & Panksepp, 2006), la répétition des menaces conduisant au développement d'un état d'anxiété. À l'inverse, les états affectifs positifs avec un faible éveil en Q2 (ex. relaxation) sont associés avec des expériences de faible perception de danger et induisent des activités de repos et maintenance. Ainsi, l'état affectif le long de l'axe Q2-Q4 est relié au besoin d'évitement des punitions menaçant la fitness (aussi appelé système de « peur »).

⁶ Contagion émotionnelle : Habilité à être affecté et partager l'état émotionnel d'un autre (de Waal, 2008).

Bien sûr, il se trouve que certains états extrêmes, tels que la dépression sévère, puissent être reliés à certaines pathologies et ne reflètent pas forcément l'expérience de l'individu. La connaissance de la valeur fonctionnelle pour l'organisme de ces états extrêmes reste sujet à débats (ex. la dépression : stratégie pour provoquer de l'empathie⁷ et puiser dans les ressources des autres, conserver des ressources, induire un désengagement vers un but inatteignable, signal honnête de la hiérarchie), certains auteurs considérant ces états comme non adaptatifs (Nesse, 2000).

2.4.5. Bases neurophysiologiques de l'expérience émotionnelle

Pour mieux comprendre le mécanisme d'émotion, un bref aperçu de certaines structures et fonctions du cerveau peut faciliter la réflexion. Il apparaît d'ailleurs que les vertébrés non-humains partagent les mêmes mécanismes neuraux et neuroendocrinaux que les humains ce qui indique une continuité phylogénétique de ces processus (Paul et al., 2005 ; Nettle & Bateson, 2012).

La sérotonine serait le principal neurotransmetteur impliqué dans la modulation des comportements de défense et des émotions de peur et d'anxiété (système émotionnel d'évitement des punitions/menaces ou système de « peur »), une forte concentration étant associée à de faibles niveaux de peur et d'anxiété (Graeff, 2004). Les antidépresseurs tels que l'imipramine et le chlorimipramine, qui sont des produits chimiques inhibant la capture neuronale de sérotonine, permettent d'empêcher les crises de paniques (Panksepp, 2005). Le GABA est aussi un neurotransmetteur qui serait impliqué dans le contrôle de la peur en ayant pour fonction d'inhiber l'activité des neurones pour diminuer la peur qui se manifeste par une surexcitation neuronale (Panksepp, 2005). À titre d'exemple, le diazépam ou le chlordiazépoxyde sont des agents anxiolytiques qui permettent de diminuer la peur (Panksepp, 2005). Leur mode d'action consiste à se lier aux récepteurs GABA_A, ce qui induit ainsi une plus grande affinité de ces récepteurs pour le GABA.

⁷ Empathie : Réfère aux réponses émotionnelles orientées vers l'autre qui sont provoquées par la perception de la détresse de l'autre via la contagion émotionnelle (Preston & de Waal, 2002 ; Bartal et al., 2011). C'est un mécanisme communément sous-jacents aux comportements pro-sociaux, c'est-à-dire tout comportement exprimé pour diminuer la détresse et améliorer le bien-être de l'autre. L'empathie peut se différencier des autres mécanismes, tel que les mécanismes d'apprentissage social (ex. la facilitation sociale), dans le sens où elle implique un changement d'état émotionnel (Panksepp & Lahvis, 2011 ; Edgar et al., 2012).

La dopamine serait, quant à elle, le principal neurotransmetteur impliqué dans la modulation des comportements de recherche de ressources et des émotions d'excitation et de joie (système émotionnel d'acquisition de récompenses ou système de « recherche ») (Alcaro & Panksepp, 2011). Par exemple, l'activation pharmacologique du système dopaminergique avec des psychostimulants, tels que la cocaïne ou les amphétamines, augmente le flairage chez le rat (Panksepp, 2005). En fait, l'induction d'états affectifs spécifiques par le biais de ces drogues n'est pas simplement l'induction de « plaisir » mais plutôt l'induction d'un état hautement énergisé et un engagement puissant avec l'environnement durant lequel l'individu va poursuivre une variété d'activités (Panksepp, 2005). Cela montre bien que le système de « recherche » est intimement relié au système de « plaisir », l'émergence du plaisir provoquant l'achèvement de la recherche (Panksepp, 2005).

Les réseaux neuronaux de ces deux systèmes émotionnels seraient, bien sûr, largement interconnectés et auraient une influence inhibitrice mutuelle (Panksepp, 2005). Finalement, ces systèmes émotionnels sont intimement liés aux autres systèmes cérébraux. La Figure 2.7 illustre en seulement six étapes le mécanisme de l'émotion en partant de la perception du stimulus, jusqu'à la réaction face à ce stimulus et la formation d'une mémoire.

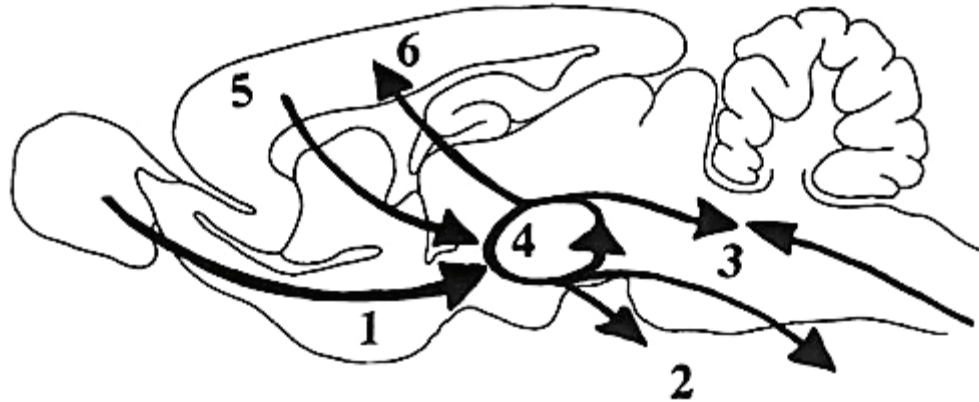


Figure 2.7. Les grandes interactions neurales qui caractérisent les systèmes émotionnels du cerveau, selon Panksepp (2005, pp. 48).

(1) De nombreux stimuli sensoriels peuvent accéder sans condition aux systèmes émotionnels ; (2) et les systèmes émotionnels peuvent générer des sorties motrices instinctives (ex. sursaut et fuite à la vue soudaine d'un prédateur) ainsi que ; (3) moduler les entrées sensorielles (ex. éveil et orientation des sens vers le danger, abstraction des autres stimuli non pertinents) ; (4) les systèmes émotionnels ont des composantes rétroactives qui peuvent maintenir un état d'éveil émotionnel après que les événements soient passés (ex. état d'anxiété) ; (5) ces systèmes peuvent être modulés par les entrées cognitives (ex. sollicitation de la mémoire et rappel de cet événement dans le passé) et ; (6) peuvent modifier et canaliser en retour les activités cognitives (ex. formation d'une mémoire de l'évènement, biais de jugement en situation ambiguë).

Message clef.

Face à la complexité de l'environnement, l'émotion permettrait de donner un sens à certains stimuli en particulier, des stimuli qui pourraient jouer un rôle sur la survie et/ou le succès reproducteur de l'animal. Ainsi, l'association de ces stimuli pertinents avec des émotions particulières permettrait de guider l'animal dans ses prises de décision. L'accumulation des nombreuses émotions vécues par l'animal, que ce soit consciemment ou pas, modulerait leur état émotionnel. L'humain étant, avec les congénères, la principale figure de l'environnement des animaux domestiques, il devrait faire partie de ces stimuli pourvus de sens et pourrait donc avoir un impact sur leurs émotions et leur état émotionnel.

2.5. L'étroite relation entre les processus cognitifs et émotionnels

2.5.1. La cognition influence les émotions

Shettleworth (1998, p.5) définit la cognition comme étant le mécanisme par lequel l'animal acquiert, traite et stocke les informations provenant de l'environnement et par lequel il agit face à ces informations. Cela inclut donc les processus tels que la perception, l'apprentissage, la mémoire et la prise de décision. Selon Paul et al. (2005), les processus cognitifs peuvent être considérés comme une composante des expériences émotionnelles qui vont déclencher l'apparition de certaines émotions et moduler les états émotionnels. L'émotion est influencée par la manière dont l'individu va évaluer et percevoir le stimulus dans son environnement plutôt que par le stimulus en tant que tel. Par exemple, ce n'est pas l'absence de récompenses mais plutôt la perception d'une privation de récompenses qui induirait une frustration (Kuhne et al., 2013).

Ainsi, suite à une série de critères d'évaluation (ex. soudaineté, valence, familiarité du stimulus, etc.), l'organisme pourrait déterminer la réponse émotionnelle qui doit être produite. Paul et al. (2005) pensent qu'il doit y avoir plusieurs niveaux d'évaluation, partant d'évaluations simples, rapides et automatiques (ex. la vue d'une araignée induit une émotion de peur), qui sont immédiatement pertinentes pour décider d'approcher ou éviter le stimulus et qui prennent place avant qu'il y ait une perception consciente, aux évaluations complexes et subtiles (ex. communication interpersonnelle), qui sont plus lentes et qui prennent probablement place avec une certaine conscience.

2.5.1.1. Les processus d'évaluation chez l'humain

Leventhal & Scherer (1987) proposent cinq critères d'évaluation du stimulus ou de la situation qui vont être pris en considération lorsque l'individu scanne son environnement (Tableau 2.1). Les auteurs considèrent que ces critères d'évaluation apparaissent dans cet ordre préétabli étant donné que certains des critères dépendent des précédents. Selon Leventhal & Scherer (1987), l'émotion est le fruit de l'évaluation de l'évènement par

l'individu à partir d'un nombre limité de critères élémentaires ; la nature même de l'émotion dépendant ainsi de la combinaison de ces critères d'évaluations.

Tableau 2.1. Les cinq critères d'évaluation du stimulus ou de la situation, adapté de Leventhal & Scherer (1987).

1. Critère nouveauté

Détermine s'il y a un changement au niveau des stimulations externes ou internes, notamment si l'évènement est familier ou nouveau, et s'il est soudain ou prédictible.

2. Critère valence

Détermine si le stimulus est plaisant et tend à induire des comportements d'approche, ou s'il est non plaisant et tend à induire des évitements. Il est basé sur des réponses ayant des caractéristiques innées ou sur des apprentissages par associations (incluant la familiarité).

3. Critère signification en termes de besoins et d'attentes

Détermine si le stimulus est pertinent pour atteindre les objectifs ou satisfaire les besoins de l'organisme (sous-critère pertinence), si les effets sont conformes ou contradictoires avec les attentes (sous-critère attente), si le stimulus va conduire ou empêcher d'atteindre les objectifs ou de satisfaire les besoins (vérification de la conductivité) et à quel point il est urgent d'exprimer une réponse (sous-critère urgence).

4. Critère potentiel adaptatif

Détermine la causalité du stimulus (sous-critère causalité) et le potentiel adaptatif de l'individu, et plus particulièrement le degré de contrôle qu'il a sur l'évènement ou ses conséquences (sous-critère contrôle), le pouvoir relatif qu'il a pour s'adapter ou éviter les conséquences par le biais de réponses de combat ou de fuite (sous-critère pouvoir) et le potentiel d'ajustement qu'il a face à la situation via la restructuration interne (sous-critère ajustement).

5. Critère auto-compatibilité et norme sociale

Détermine si l'évènement, et particulièrement l'action prévue ou engendrée, est conforme aux normes sociales, aux conventions culturelles, aux attentes des autres (sous-critère standards sociaux), et s'il est conforme aux propres normes ou standards internes comme faisant partie du concept de soi ou de l'idéal qu'on se fait de soi (sous-critère standards internes).

2.5.1.2. Les processus d'évaluation chez l'animal non-humain

Dans son célèbre essai « L'éloge de la fuite » (1985), le neurobiologiste Henri Laborit décrit comment le potentiel adaptatif de l'individu (le niveau de contrôle qu'il peut avoir sur la situation) et la mémoire agissent sur les états émotionnels et la somatisation, cette dernière étant vue comme la traduction physique d'un conflit psychique. Il explique tout d'abord comment un rat, placé dans une chambre à deux compartiments qui subit un choc électrique plantaire précédé par un signal sonore, va rapidement apprendre, par conditionnement, à fuir dans le second compartiment suite à la réception du signal pour éviter le choc électrique. La mémoire de l'évènement « choc électrique » associée au son, ainsi que le potentiel adaptatif de l'animal à fuir la situation, lui permettent d'éviter le choc. Dans ce contexte, l'animal ne développe donc pas de réponse de stress chronique. Maintenant, si la porte entre les deux compartiments reste fermée, le rat est incapable de fuir et doit donc subir le choc (aucun contrôle sur la situation, critère « potentiel adaptatif »). L'auteur s'est alors rendu compte qu'en répétant cette expérience pendant une semaine, l'animal démuni et incapable de contrôler la situation va développer des ulcères et avoir une hypertension artérielle, symptômes apparaissant en situation de stress chronique, jusqu'à un mois après la fin de l'expérience. Il ajoute que lorsque des rats subissent la même expérience mais reçoivent par la suite un choc électrique convulsivant qui empêche l'établissement de la mémoire à long terme, les rats ne développent pas de réponse chronique de stress. La mémoire est donc aussi nécessaire à la somatisation et est clairement impliquée dans les processus émotionnels (Mendl & Paul, 2008). Pour faire le lien avec la notion de contrôlabilité, la répétition sur le long terme d'expériences pour lesquelles l'animal n'a aucun contrôle peut conduire peu à peu à un désengagement de l'animal face aux stimuli et à l'apparition d'une impuissance apprise⁸ (de l'anglais « *learned helplessness* ») et d'un état dépressif (Vollmayr & Gass, 2013 ; Lucas et al., 2014). Sans aller jusqu'aux limites de l'éthique, le fait de placer des animaux dans des conditions appauvries et ennuyeuses comme celles rencontrées en élevage intensif,

⁸ Impuissance apprise : Terme désignant une condition dans laquelle l'individu présente un déficit apparent d'évitement ou de fuite face à des situations aversives mais évitables, après avoir vécu des situations aversives incontrôlables (Mills et al., 2010, p.384). Elle est considérée comme un déficit d'adaptation lié à la dépression et explique l'apathie observée dans des situations dans lesquelles les individus sentent qu'ils n'ont aucun contrôle.

comportant peu de stimulations cognitives, de contrôle sur les attentes de l'individu et d'opportunité d'exprimer les comportements dits « naturels » (ex. impossibilité d'explorer l'environnement, de communiquer avec les congénères, de chercher la nourriture, etc.), pourrait également conduire à des états dépressifs.

Trente années se sont écoulées avant que ces théories originellement développées en médecine soient finalement appliquées au domaine de l'éthologie. Ainsi, la théorie d'évaluation des stimuli proposée par Leventhal & Scherer (1987) semble tout aussi bien se transposer aux animaux non-humains étant donné qu'elle fait abstraction de toute communication verbale et qu'elle est basée sur des processus cognitifs élémentaires (Boissy et al., 2007a). Par exemple, il a été vu précédemment que ce n'est pas l'absence de récompense mais la perception d'une absence de récompense (critère « signification en terme d'attente », contradiction au niveau de l'attente) qui induit une frustration. L'équipe de Boissy (Désiré et al., 2002, 2004 ; Boissy et al., 2007a) a donc entrepris de rechercher si les critères élémentaires d'évaluation identifiés chez l'homme étaient aussi perçus par les animaux non-humains et s'ils modulaient les états émotionnels. C'est ainsi que dans le cadre de leurs expériences avec les moutons, Destrez et al. (2012) ont montré que des individus exposés à des événements de nature aversive qu'ils ne sont pas capables d'anticiper ou de contrôler (critères « nouveauté » et « valence » du stimulus et critère « potentiel adaptatif » de l'animal) vont développer des réponses de stress chronique. Doyle et al. (2011) ont ajouté que cela a un réel impact sur leur bien-être émotionnel. À l'inverse, le fait de stimuler les animaux et leur donner l'opportunité de résoudre des problèmes cognitifs pour recevoir des récompenses apparaît induire des états émotionnels positifs. Ainsi, des porcs recevant des récompenses alimentaires après qu'ils aient discriminé des signaux acoustiques et répondu avec succès à un conditionnement opérant présentent des réponses affectives positives (Zebunke et al., 2011). La capacité d'anticiper (action reliée à l'apprentissage et la mémoire) des événements positifs, et pas seulement de les vivre, permet aussi d'induire des émotions positives. C'est ainsi que des porcelets ayant l'opportunité d'anticiper l'arrivée d'un enrichissement (soit, un grand enclos avec de la paille et des graines) sont sensiblement moins agressifs et jouent plus que des porcelets recevant l'enrichissement seul, sans qu'il ne soit annoncé (Dudink et al., 2006).

2.5.2. Les émotions influencent la cognition : le « biais cognitif »

Parce que toutes les actions et décisions individuelles apparaissent dans des contextes émotionnels, les fonctions cognitives sont illuminées par les états émotionnels. Selon les psychologues Blanchette & Richards (2010), les états affectifs altèrent la manière dont un individu perçoit, évalue, mémorise et interprète une information provenant de son environnement ainsi que la prise de décision au regard de cette information. Bien loin d'être réservée aux êtres humains, l'expression des biais cognitifs selon l'état émotionnel s'observerait aussi chez les animaux non-humains (pour une revue, voir Paul et al., 2005). Ainsi, les sous-sections suivantes rapportent l'existence de biais cognitifs aussi bien chez l'humain que chez l'animal non-humain.

2.5.2.1. Les biais d'attention

La fonction primaire des comportements de peur et d'anxiété est naturellement d'éviter les dangers. Il est fort probable que des individus particulièrement peureux ou anxieux présentent des biais d'attention envers les stimuli potentiellement dangereux. En psychologie, ce phénomène est connu comme étant l'effet Stroop et traduit la difficulté d'un individu à ignorer une information non pertinente et qui ralentit le temps de réaction ou augmente le pourcentage d'erreurs dans une tâche. Par exemple, la « Stroop colour naming task » consiste à présenter des mots colorés de différentes couleurs et demander aux sujets de nommer la couleur (Williams et al., 1996). Avec cette tâche, il a notamment été montré que des patients souffrants de troubles d'anxiété mettent plus de temps à nommer la couleur lorsque le mot associé est menaçant (ex. catastrophe, attaque, urgence) que lorsqu'il est neutre (ex. papier, avoine, bobine) (Dresler et al., 2012). Cet effet n'est par contre pas observé chez les individus du groupe témoin.

Chez l'animal, l'évaluation des niveaux de vigilance pourrait être un indicateur de biais d'attention. Par exemple, les travaux de Kluever et al. (2008) ont montré que des vaches élevées en condition de semi-liberté étaient plus vigilantes lorsqu'elles avaient des petits que lorsqu'elles n'en avaient pas. Qui plus est, lorsque leur veau avait été tué par un prédateur, leur niveau d'attention augmentait de 3 % à 48 % durant les trois jours suivants.

Ces résultats suggèrent donc l'existence d'un biais d'attention en fonction de l'expérience de prédation.

2.5.2.2. Les biais de mémoire

Il est admis que les événements chargés émotionnellement, que ce soit positivement ou négativement, se retiennent d'avantage que les neutres (Reisberg & Heuer, 1995 ; Boissy et al., 2007a). Ces biais de mémoire sont notamment observés chez des personnes n'ayant pas de trouble mental particulier déclaré mais ayant vécu des événements traumatisants et qui se rappellent avec une grande vivacité des éléments centraux mais pas des éléments périphériques de ces événements (Wessel & Merckelbach, 1994). Il existe aussi des variations dans l'efficacité de la récupération de la mémoire selon l'état émotionnel des individus, celui-ci induisant un rappel préférentiel implicite des informations négatives chez les personnes déprimées et induisant un rappel implicite des informations positives chez les personnes joyeuses (Gaddy & Ingram, 2014). Par exemple, la phrase « Pensez à un moment décisif dans votre vie » posée à une personne, aura une valence soit positive, soit négative selon l'état émotionnel de celle-ci.

Malheureusement, la recherche sur les biais de mémoire présente des zones d'ombre chez l'animal. Dans une étude de Hemsworth et al. (1987), les porcs recevaient des contacts inconstants avec un humain (contacts positifs et négatifs à un ratio 5:1) et il s'est avéré que ces porcs étaient aussi peureux face à l'approche de cet humain que ceux ayant seulement reçu des traitements négatifs. Ainsi, les porcs semblent avoir développé une mémoire négative de l'humain, indépendamment du fait que l'expérimentateur était cinq fois plus souvent positif que négatif. En considérant que les contacts positifs auraient vraiment été perçus positivement, alors il aurait été possible de suggérer qu'il y ait eu un biais de mémoire en faveur de la mémoire négative de l'humain. Cependant, la valence du traitement positif reste à discuter. Il serait intéressant de voir si le biais de mémoire reste en faveur des contacts négatifs selon l'état émotionnel de l'animal.

2.5.2.3. Les biais de jugement

Les émotions apparaissent finalement affecter l'interprétation et le jugement des situations ambiguës, le jugement faisant d'ailleurs intervenir les processus d'attention et de mémoire (Blanchette & Richards, 2010). Par exemple, les personnes anxieuses épellent plus souvent des homophones avec des significations menaçantes (ex. die/dye, bury/berry, pain/pane, guilt/gilt) que les personnes non anxieuses (Mathews et al., 1989). La prise de risque se voit aussi affectée par les biais de jugement. Globalement, lorsqu'une personne se sent triste, elle a plus tendance à concentrer son attention sur des potentielles menaces ainsi qu'à se remémorer les événements tristes et penser à ses problèmes. Ceci a pour conséquences de la rendre plus pessimiste face à des situations ambiguës. Au contraire, dans un cadre d'états affectifs positifs, la même personne sera plus optimiste et s'attendra plus souvent à des résultats positifs lors de ces mêmes situations (Blanchette & Richards, 2010). Dans ces situations, la prise de risque est donc plus grande. C'est le cas par exemple lors de paris. Ce type de perception s'illustre bien par l'expression « voir le verre à moitié vide ou à moitié plein ».

Les animaux aussi interprètent différemment les situations ambiguës selon leur état émotionnel (Harding et al., 2004). Des tests permettant d'évaluer le biais de jugement chez les animaux ont été développés et sont actuellement très populaires (pour des revues, voir Mendl et al., 2009, 2010b ; Paul et al., 2005). Typiquement, le test de biais de jugement chez l'animal consiste à évaluer les réactions des animaux face à des situations ambiguës, comparativement à deux situations de référence, une de valence positive et une autre de valence négative. L'idée est donc de voir si l'animal associe plutôt la situation ambiguë à la situation positive ou à la situation négative. La première étape consiste donc à entraîner les animaux à différencier certains signaux associés à une récompense et d'autres associés à une petite récompense, aucune récompense ou une punition. Parce que les signaux prennent une valeur positive ou négative, par souci de simplicité ou par simple abus de langage, les signaux, les localisations et les essais associés à des récompenses sont considérés comme positifs (ex. « signal positif »). À l'inverse, ceux associés à des punitions, incluant les absences ou les petites récompenses, sont considérés comme négatifs. Une fois appris, les signaux positifs et négatifs deviennent les signaux de référence. Suite à l'apprentissage, des

signaux ambigus sont intercalés avec les signaux de référence. Ces signaux ambigus sont nouveaux et ont généralement la particularité d'être situés entre les signaux positifs et négatifs. Pour un signal ambigu compris à 50/50 entre les deux signaux appris, un animal approchant plus souvent ce signal qu'un autre individu est supposé prendre une plus grande prise de risque, être plus optimiste et donc avoir un meilleur état émotionnel. Plusieurs types de signaux ambigus (ex. 25 % proche du signal positif, 50/50 entre les deux, 25 % proche du signal négatif) peuvent être intercalés. En effet, le paradigme suppose qu'un biais négatif en réponse à un signal ambigu proche du signal positif devrait refléter une diminution de l'attente d'un événement positif, un symptôme de la dépression. À l'inverse, un biais négatif en réponse à un signal ambigu proche du signal négatif devrait refléter une augmentation de l'attente d'un événement négatif, un symptôme de l'anxiété. Le test de biais de jugement permettrait donc non seulement de mesurer des états émotionnels de diverses valences (ex. plein d'espoir vs peu d'espoir), mais aussi d'appréhender divers degrés d'éveil (ex. anxiété vs dépression).

Diverses tâches ont été développées pour évaluer le biais de jugement. Les plus courantes sont les tâches de go/no-go (Figure 2.8). Dans ces tâches, les animaux doivent apprendre à approcher les signaux positifs pour aller chercher une récompense et ne pas approcher les signaux négatifs pour éviter une punition. Les taux d'approche et les latences peuvent ainsi être mesurés. Lorsque le signal négatif ne donne pas lieu à une punition mais à une absence de récompense, alors seule la latence est mesurée. La discrimination peut se faire en fonction de toutes sortes de signaux, incluant les signaux sonores, spatiaux et visuels. La force d'un protocole expérimental faisant intervenir des tâches de go/no-go est que ces tâches sont souvent relativement rapides à apprendre (notamment les tâches spatiales). La faiblesse est qu'il est impossible de différencier des refus d'approcher suite aux signaux négatifs et des omissions de réponses.

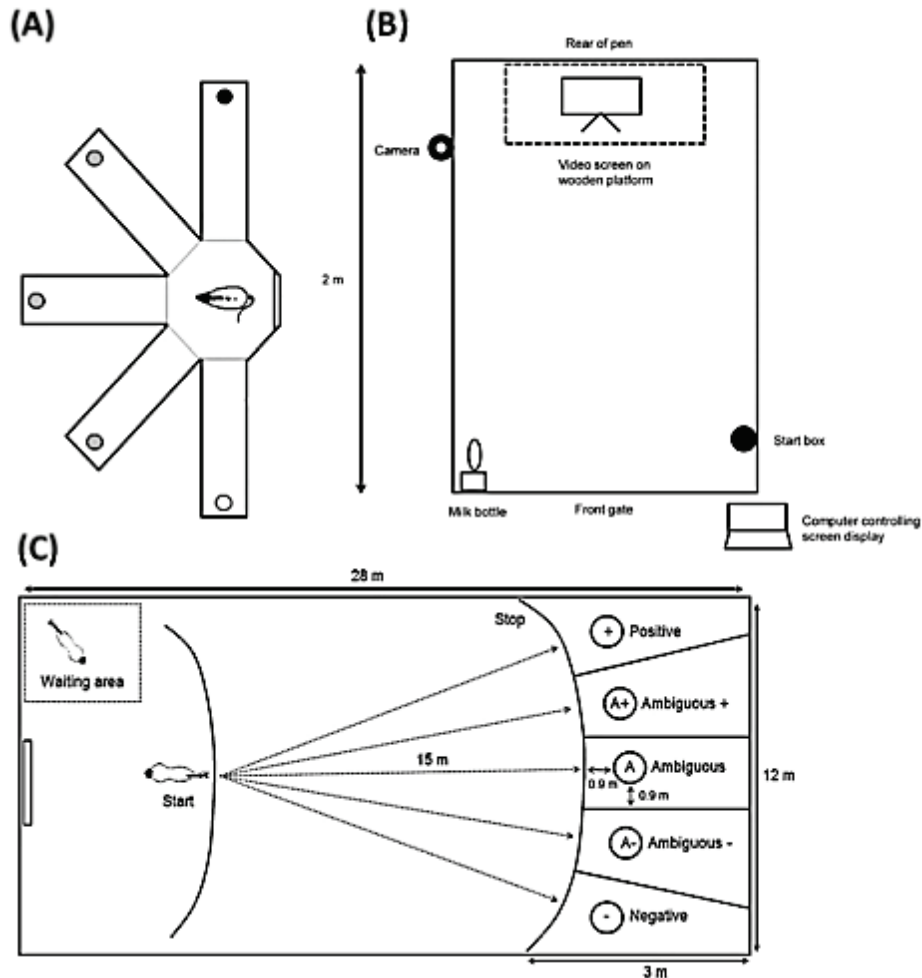


Figure 2.8. Croquis présentant des tâches de go/no-go chez diverses espèces animales.

(A) Tâche spatiale avec un labyrinthe à bras radiaux adapté pour le rat (Burman et al., 2009) avec les deux localisations de référence aux extrémités et trois localisations ambiguës au centre ; (B) Discrimination de signaux visuels dans une salle de test adaptée pour le veau (Neave et al., 2013) avec un ordinateur affichant des écrans unicolores rouge ou noir pour les signaux de référence et des écrans avec des couleurs intermédiaires pour les signaux ambigus. Le veau doit toucher l'écran en réponse aux signaux positifs pour recevoir du lait (délivré dans la boîte de lait) et éviter de toucher l'écran en réponse aux signaux négatifs pour éviter une pénalisation de 1 min sans accès au lait ; (C) Tâche spatiale dans une salle de test adaptée pour le cheval (Briefer Freymond et al., 2014) avec les deux localisations de référence aux extrémités et trois localisations ambiguës au centre.

En raison de l'impossibilité de différencier une omission de réponse d'un refus d'approcher avec les tâches de go/no-go, des tâches opérantes ont été développées pour pallier ces problèmes. Dans les tâches de choix actif (de l'anglais « *active-choice tasks* », voir Figure 2.9), les animaux doivent apprendre à approcher des signaux positifs pour recevoir une récompense, et approcher des signaux négatifs pour recevoir une petite

récompense ou éviter une punition. L'animal confronté à un signal négatif devrait donc approcher pour recevoir la petite récompense ou éviter la punition. L'absence d'approche serait donc une omission de réponse seulement.

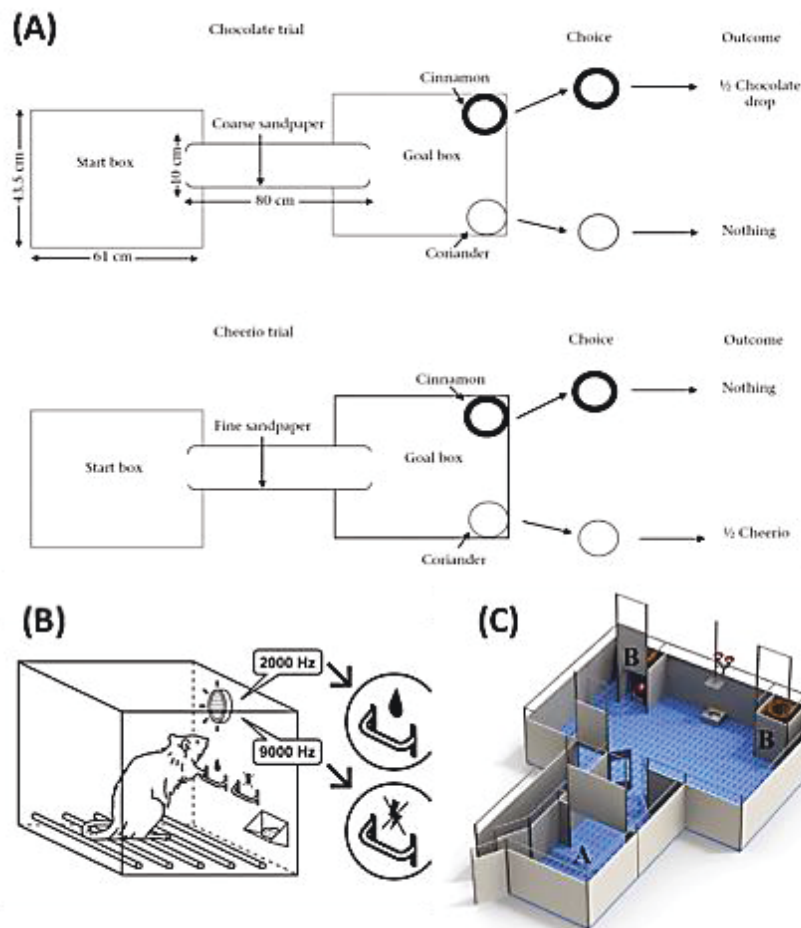


Figure 2.9. Croquis présentant des tâches de choix actif chez diverses espèces animales.

(A) Dispositif expérimental adapté pour le rat (Brydges et al., 2011) dans lequel l'animal doit traverser un passage couvert de papier de verre pour déterminer le type d'essai dans lequel il est (essai chocolat, « chocolate trial », ou essai cheerio, « cheerio trial »). Dans cet exemple, le papier de verre fin est associé à une récompense de chocolat enfouie dans un bol rempli de sable sentant la cannelle à gauche (schéma du dessus) alors que le papier de verre épais est associé à une récompense de cheerio enfouie dans un bol rempli de sable sentant la coriandre à droite (schéma du dessous). Une mauvaise réponse entraîne une absence de récompense ; (B) Boîte opérante de Skinner adaptée pour le rat (Rygula et al., 2012) dans laquelle l'animal doit presser un levier positif suite à l'émission d'un son positif pour recevoir une récompense alimentaire et presser un levier négatif suite à l'émission d'un son négatif pour éviter une punition (léger choc électrique) ; (C) Dispositif expérimental adapté pour le porc (Murphy et al., 2013b) dans lequel l'animal doit approcher une des boîtes cibles (lettre B) suite à l'émission d'un son positif pour recevoir une grosse récompense et approcher l'autre des boîtes cibles (lettre B) suite à l'émission d'un son négatif pour recevoir une petite récompense.

Grâce à ces types de tests, des évidences montrent que les conditions d'hébergement, les conditions sociales, les procédures appliquées par l'humain ou encore les méthodes de dressage, ont une influence sur l'état émotionnel des animaux. Par exemple, l'écornage des veaux est un événement douloureux qui conduit à un mauvais état émotionnel au moins durant les 22 heures suivants la procédure (Neave et al., 2013). Les auteurs notent d'ailleurs un biais de jugement face au signal ambigu proche du négatif, suggérant ainsi un état émotionnel négatif plutôt similaire à de l'anxiété que de la dépression. Mais sans aller jusqu'à des expériences douloureuses, la simple séparation d'un veau de sa mère conduit au même type de biais de jugement négatif (Daros et al., 2014). Dans certains cas d'expériences négatives intenses mais de courte durée, des biais de jugement positifs en réponse aux signaux ambigus ont été observés. Par exemple, dans le cas du mouton, l'écornage a induit quant à lui des biais de jugement positifs (Sanger et al., 2011). Les auteurs ont alors suggéré que le biais de jugement optimiste traduisait la perception de la libération d'une condition stressante.

Bien que peu étudiée, la relation avec l'humain devrait aussi moduler la composante cognitive des émotions. Par exemple, dans une étude faite chez le cheval, les auteurs ont remarqué que la méthode de dressage pouvait induire des émotions positives ou négatives selon que l'entraînement était associé à des récompenses alimentaires ou des punitions (Briefer Freymond et al., 2014). Les animaux pourraient aussi directement associer l'humain à des émotions. Mendl et al. (2010a) ont trouvé que les chiens exprimant des comportements de détresse (ex. vocalisation, toilettage, mâchonnement, urination) suite à la séparation de leur maître étaient plus pessimistes lors des tests de biais de jugement que ceux n'exprimant pas ces types de comportements dans la même situation, suggérant ainsi qu'ils ont effectivement un moins bon état émotionnel lorsque le maître s'en va que ceux qui supportent mieux la séparation. Ces observations sont donc bien loin de la description de l'animal-machine de Descartes (1637) supposant que les animaux réagissent « automatiquement » aux stimuli comme pourrait le faire une machine perfectionnée.

Chez le porc, l'application de ces tests a permis de montrer l'impact positif d'un enrichissement environnemental sur leur état émotionnel (Douglas et al., 2012). Par contre, les études portant sur la densité en animaux par enclos, les répétitions d'isolement social et

les contentions n'ont pas réussi à mettre en évidence de biais cognitif chez les suidés domestiques (Düpjan et al., 2013 ; Murphy et al., 2013b ; Scollo et al., 2014).

2.5.3. Penser en terme d'adaptation à l'environnement

La revue de littérature de cette thèse ne peut se terminer sans présenter en quoi la cognition et les émotions permettent à l'animal de s'adapter à son milieu. Kratzer (1971) souligne que l'environnement de tout animal est dynamique. Il fluctue. L'animal doit alors s'adapter à son environnement. Et qui dit adaptation, dit cognition. En fait, les organismes sont adaptés aux conditions naturelles qui ne sont finalement jamais complètement stables (Wiepkema & Koolhaas, 1993). Une certaine instabilité ou incertitude serait même nécessaire pour éviter l'ennui et solliciter la cognition (Wiepkema & Koolhaas, 1993). À l'inverse, trop d'instabilité et d'incertitude devraient entraîner des états d'anxiété chronique. Par le biais de l'apprentissage, l'animal va acquérir tout un panel d'attentes quant à son environnement (Meehan & Mench, 2007). Cependant, lorsque l'animal est confronté à un nouveau défi, l'incompatibilité par rapport à ses attentes va induire une certaine frustration, des conflits de motivation (approche-évitement) et des émotions négatives (Meehan & Mench, 2007). Des comportements agonistiques (agressivité, menace, fuite), des comportements déplacés⁹, des comportements redirigés¹⁰ et des comportements intentionnels devraient en découler (Dantzer et al., 1980 ; Wiepkema & Koolhaas, 1993 ; Lewis, 1999 ; Kuhne et al., 2013). Les émotions négatives générées devraient motiver l'animal à chercher des solutions. En ce sens, le stress pourrait faciliter les processus cognitifs, mais seulement s'il est vécu très proche dans le temps et dans le contexte de l'évènement qui doit être retenu (Joëls et al., 2006). Selye (1975) a d'ailleurs introduit le terme « d'eustress » pour désigner le « bon stress », celui qui pousse à travailler

⁹ Comportement déplacé : Comportement qui apparaît en situation de frustration ou de conflit motivationnel et qui semble inapproprié dans la situation dans laquelle l'animal est confronté (Mills et al., 2010, p.180). Par exemple, un comportement déplacé typique chez le porc est de frotter son groin sur le sol lorsqu'il est frustré. Chez l'humain, en cas de malaise, un comportement déplacé typique est de se gratter la tête.

¹⁰ Comportement redirigé : Comportement qui apparaît aussi en situation de frustration et qui est apparemment redirigé vers une mauvaise cible (Mills et al. 2010, p.511). À l'instar du comportement déplacé, la cible du comportement est un substitut dû à l'incapacité d'exprimer le comportement. Par exemple, les conditions captives ne permettant pas au porc d'explorer et fourrager dans son environnement vont induire l'expression de comportements tels que mâchouiller les barreaux de l'enclos ou la queue des congénères. Ou encore, un animal peut rediriger son agressivité sur un congénère plus faible si celui-ci ne peut pas ou n'ose pas attaquer le dominant. Chez l'humain, la frustration due à l'arrêt de fumer peut diminuer grâce à des comportements redirigés tels que mâcher des chewing-gums ou se ronger les ongles.

dans l'environnement, à faire des choix et qui, lorsque le problème est résolu, induit une franche satisfaction et une sensation de victoire, du moins chez l'humain, ou bien des émotions positives chez l'animal. C'est d'ailleurs en partant de ce principe que sont nés les enrichissements cognitifs, comme par exemple les dispositifs expérimentaux dans lesquels l'animal doit, grâce à l'apprentissage par conditionnement classique et/ou opérant, travailler pour recevoir de la nourriture (Figure 2.10, Manteuffel et al. 2009a ; Puppe et al. 2007 ; Mendl 1999).



Figure 2.10. Photographie d'un porc dans une station d'alimentation par appel (de l'anglais « call feeding station ») dans l'étude de Manteuffel et al. (2009a).

Chaque porc est entraîné à discriminer des sons et à aller se nourrir dans la station lorsqu'il entend le son qui lui a été attribué. Le porc qui se repose à droite n'a pas été appelé. Crédit photo : Manteuffel et al. 2009a.

En élevage, il existe beaucoup de situations solubles telles que l'apprentissage du fonctionnement d'un dispositif qui libère de la nourriture (Puppe et al., 2007 ; Manteuffel et al., 2009b), l'apprentissage de l'identité des nouveaux congénères, des relations sociales entre chacun et la mise en place d'une hiérarchie stable au sein du groupe (de Jonge et al., 1996 ; Held et al., 2000, 2001, 2002, 2010) ou encore l'apprentissage de l'identité des éleveurs (Tanida & Nagano, 1998 ; Koba & Tanida, 1999, 2001). La résolution de ces défis

requiert non seulement de bonnes capacités cognitives, mais aussi une motivation intrinsèque caractérisée par un désir de s'engager et d'interagir avec les stimuli de l'environnement (Meehan & Mench, 2007). Si l'animal est motivé pour résoudre ces problèmes et si les problèmes sont solubles, cela devrait diminuer les émotions négatives et même induire des émotions positives qui devraient à leur tour motiver l'animal pour s'adapter à d'autres situations. Par exemple, des porcs entraînés à se nourrir dans une station de nourrissage par appel qui nécessite un conditionnement opérant présentent moins de comportements d'anxiété dans un nouvel environnement que des porcs alimentés de manière conventionnelle (Puppe et al., 2007). De plus, le fait de donner l'opportunité aux animaux de vivre des expériences positives (ex. accès à un enclos avec de la paille et des graines, accès à l'extérieur) peut diminuer les comportements d'agressivité et favoriser l'apparition de comportements de jeux, le tout ayant des effets positifs sur l'apprentissage social, l'intégration dans un groupe social et le bien-être (Jensen & Stangel, 1992 ; de Jonge et al., 1996 ; O'Connell & Beattie, 1999 ; Dudink et al., 2006).

En revanche, lorsque le problème n'est pas possible à solutionner ou évitable, cela nourrit la frustration (Dantzer et al., 1980 ; Kuhne et al., 2013) et peut conduire à de mauvais états émotionnels voire même des états de mal-être (ex. dépression, anxiété chronique, stéréotypies) (Fraser, 1988 ; Mason, 1991). En outre, bon nombre de situations rencontrées dans les environnements captifs ne sont ni solubles, ni évitables (Meehan & Mench, 2007). Ainsi, les porcelets ont beau tenter de fuir, ils ne peuvent pas éviter un éleveur cherchant à les attraper le jour du sevrage. Après sevrage, ils ne peuvent pas non plus s'échapper de leur enclos pour aller rejoindre leur mère et leurs congénères. Lorsque ces défis insurmontables prennent le dessus et conduisent à des états de mal-être, alors les situations qui devraient être surmontables en conditions de bien-être « normal » deviennent très difficilement surmontables, voire même insurmontables. Par exemple, les porcelets ont beaucoup plus de difficultés à s'adapter à leur nouvel environnement lorsque le sevrage est trop précoce, le stress occasionné par le sevrage étant plus grand (Hötzel et al., 2010). L'apprentissage à manipuler une nouvelle nourriture ou à s'intégrer dans un groupe et mettre en place une hiérarchie en est alors affecté. L'accumulation d'évènements stressants (séparation abrupte de la mère, mélange avec des porcelets inconnus) peut d'ailleurs affecter d'avantage l'apprentissage (Hötzel et al., 2011). Il est alors possible d'imaginer

qu'un enrichissement cognitif développé pour des animaux en état de bien-être « normal » pourrait ironiquement devenir un stress de plus pour l'animal avec un mauvais état émotionnel. Au niveau de l'apprentissage, des effets dissociables entre le stress dû à l'isolement et le stress dû à l'appauvrissement de l'environnement physique peuvent être observés, comme c'est le cas chez le rat (Schrijver & Würbel, 2001 ; Schrijver et al., 2002, 2004). Ainsi, l'isolement social affecte l'apprentissage inverse¹¹ d'une tâche de discrimination alors que la privation d'enrichissement inanimé ralentit la mémorisation d'une tâche spatiale dans une piscine de Morris (Schrijver et al., 2004). D'un point de vue social, la frustration engendrée par une tâche insoluble ou un environnement appauvri peut engendrer une augmentation de l'agressivité ce qui doit affecter les relations sociales (Armone & Dantzer, 1980 ; Kuhne et al., 2013). Au milieu de cette complexité environnementale, l'humain. L'animal doit apprendre à réagir face à l'humain. Si un animal est incapable d'éviter un humain aversif, alors il pourrait développer un état de mal-être qui pourrait avoir une influence sur sa motivation intrinsèque, ses capacités cognitives et son potentiel adaptatif à l'environnement social et physique. Par exemple, des chiens victimes de maltraitance sont plus agressifs non seulement envers les humains, mais aussi envers les autres chiens (McMillan et al., 2015). Cette généralisation des réactions de peur face aux autres chiens pourrait venir d'une incapacité à comprendre les intentions de l'autre et à s'intégrer socialement.

Cependant, de claires variabilités sont observées au niveau de la susceptibilité des individus au stress et des capacités à s'adapter à l'environnement et il semble que le tempérament, et plus particulièrement les stratégies d'adaptation (section 2.2.2.2), influencent leurs réponses. Plus précisément, le tempérament devrait prendre une place particulièrement prépondérante en situation de stress étant donné qu'il guide les animaux dans leurs prises de décisions afin d'améliorer la fitness (Wilson et al., 1994 ; Réale et al., 2007). Par exemple, dans une étude de Valençon et al. (2013) faite sur des chevaux, le tempérament a eu un effet sur les performances d'apprentissage seulement lorsque les animaux avaient été stressés juste avant les tâches d'apprentissage. En outre, le

¹¹ Apprentissage inverse : Apprentissage dans lequel l'animal doit apprendre l'inverse de ce qu'il avait appris initialement. Par exemple, après avoir été exposé à un stimulus positif (S+) et un stimulus négatif (S-) durant un certain nombre d'essais ou jusqu'à ce qu'il obtiennent un niveau de performance requis, l'animal est maintenant exposé aux mêmes stimuli mais ayant une signification inverse (Shettleworth, 1998, p.210).

tempérament ou les stratégies d'adaptation pourraient avoir un impact dans des situations difficiles cognitivement parlant, mais pas forcément dans des tâches moins compliquées. Ainsi, des porcelets classés comme « hautement résistants » sur la base de leur réponse de résistance dans un backtest (test dans lequel ils sont retenus manuellement en position dorsale, Hessing et al., 1993) et donc considérés comme proactifs, ont été moins performants dans des tâches d'apprentissage inverse que des porcelets classés comme « peu résistants » (Bolhuis et al., 2004). Par contre, ils ont eu une performance comparable dans des tâches d'acquisition. Il a donc été suggéré que les porcs « hautement résistants », et donc considérés comme proactifs, avaient une flexibilité comportementale plus faible et une plus grande propension à développer des routines comportementales inflexibles, ce qui pourrait expliquer leur difficulté à apprendre l'inverse de ce qu'ils ont préalablement appris. En effet, Coppens et al. (2010) informent que les animaux proactifs agissent d'abord sur la base de l'expérience passée, ce qui est plus rapide mais imprécis. À l'inverse, les individus réactifs tendent à se fier d'avantage aux informations détaillées disponibles dans leur environnement, ce qui devrait prendre plus de temps à acquérir mais devrait probablement donner une information plus précise des conditions environnementales actuelles. Ainsi, alors que les animaux proactifs seraient plus performants dans des environnements stables, les animaux réactifs seraient plus performants dans des environnements variables et imprévisibles (Coppens et al., 2010).

Message clef.

L'expérience émotionnelle est intimement liée à la cognition de l'animal. Étant donné que l'état émotionnel peut avoir une influence profonde sur le jugement, la motivation à s'engager dans l'environnement et l'apprentissage, il devrait notamment avoir un impact sur la capacité d'adaptation des animaux dans leur environnement. Si des informations indiquent que l'humain peut influencer l'état émotionnel des animaux d'élevage, alors il pourrait aussi avoir un impact sur les processus cognitifs de ces animaux. Ainsi, une bonne relation homme-animal pourrait favoriser le développement d'un état émotionnel propice à l'apprentissage et à l'engagement de l'animal dans son environnement physique comme

3. PROBLÉMATIQUE

La problématique de cette thèse s'articule autour d'un axe principal qu'est le rôle de l'humain dans le bien-être / mal-être des animaux d'élevage. La prise de conscience des consommateurs incite le monde de l'élevage à réfléchir sur ses pratiques de gestion courantes, notamment à la façon de se comporter envers ses animaux. L'animal ne fait pas qu'évoluer et répondre à l'environnement. Il le perçoit, il attribue un sens à certains éléments considérés comme « importants », et il associe ces éléments avec des émotions pour construire son propre monde perceptuel. L'être humain, faisant partie intégrante de l'environnement de l'animal domestique et interagissant avec lui, devrait faire partie du monde perceptuel de l'animal et ainsi être associé avec certaines émotions. C'est pourquoi l'humain devrait être un de ces éléments « importants » qui, de par son attitude et son comportement envers les animaux, pourrait moduler le bien-être et l'état émotionnel des animaux, aussi bien négativement que positivement. Bien que la relation homme-animal ait été investiguée de manière exhaustive ces dernières années, de nombreux flous subsistent quant à la perception de l'humain par le jeune animal. Pourtant, les jeunes mammifères sont hautement sensibles à leur environnement social qui est essentiel pour le développement de leur comportement social. Le développement d'aptitudes sociales est crucial pour le développement cognitif, l'intégration dans leur groupe et la capacité à affronter les expériences futures. De plus, l'impact de la relation avec l'humain sur l'état émotionnel et les capacités cognitives (ex. jugement, apprentissage) des animaux reste incompris. Pourtant, face aux multiples situations auxquelles les animaux sont confrontés, l'engagement et l'adaptation du jeune animal à son environnement captif, qui dépend notamment des capacités d'apprentissage, sont tributaires d'un bon état émotionnel. Outre les raisons évidentes d'éthique, l'amélioration du bien-être animal, et notamment de la relation homme-animal, a de nombreux intérêts pour l'industrie agroalimentaire en termes socio-économiques (section 2.1.2). Qui plus est, l'amélioration du facteur humain ne nécessite aucuns travaux au sein de l'entreprise et repose essentiellement sur des changements d'attitude des éleveurs envers les animaux, ce qui ne devrait pas nécessiter un grand investissement initial. D'un point de vue purement scientifique, cette thèse s'inscrit aussi dans une démarche plus fondamentale visant à comprendre le développement du monde relationnel d'un animal social domestique, étudier les capacités cognitives impliquées dans la relation interspécifique (c'est-à-dire processus de mémorisation,

reconnaissance et généralisation) et investiguer l'impact d'une relation interspécifique sur l'état émotionnel et les capacités d'apprentissage.

3.1. Objectifs de la thèse et hypothèses de travail

Cette thèse a quatre principaux objectifs, à savoir : (1) comprendre comment le porcelet sevré perçoit le ou les humains suite à des expériences précoces avec eux ; (2) évaluer dans quel contexte le porcelet sevré peut attribuer un sens général à l'être humain et généraliser son expérience passée face à un inconnu ; (3) mesurer l'impact d'une expérience reliée à l'humain sur l'état émotionnel et ; (4) sur les capacités d'apprentissage d'une tâche de discrimination des porcelets sevrés. Au travers de sessions standardisées d'expériences, les porcelets ont reçu une expérience de l'humain définie comme « positive », « négative » ou « neutre ». Par la suite, les réactions des porcelets ont été comparées dépendamment de la valence de leur expérience passée avec l'humain pour répondre aux objectifs. Quatre études découpées en quatre chapitres ont été menées :

Le chapitre suivant porte sur la comparaison de l'influence de diverses expériences reliées directement (contacts tactiles doux et tentatives de capture) et/ou indirectement (récompenses alimentaires et coups de pistolet à billes) à l'humain sur les réactions face à cet humain de 0 à 5 semaines après expérience. L'hypothèse de départ était que, au-delà de la valence même de l'expérience, le degré d'implication de l'humain dans le traitement devrait moduler la perception subséquente de l'humain par les porcelets. Ainsi, il a été supposé que les porcelets développeraient une mémoire (positive ou négative) de l'humain plus facilement et pour plus longtemps suite à des traitements directement reliés à l'humain. La notion de contexte de test a aussi été considérée en partant de l'hypothèse que l'humain immobile n'aurait pas la même valence émotionnelle que l'humain qui approche et tente de toucher le porcelet. Outre les aspects apprentissage et mémorisation de la relation, cette étude a aussi une visée méthodologique afin de développer une procédure d'expérience avec l'humain et un test de réactivité à l'humain adaptés pour le modèle d'étude, le porcelet sevré. Ce projet a donné lieu à la publication d'un article dans Applied Animal Behaviour Science (Article 1).

Le cinquième chapitre vise à appréhender deux grands processus cognitifs fondamentaux et complémentaires impliqués dans la perception de l'autre, à savoir les processus de discrimination et de généralisation. Plus particulièrement, le premier objectif de recherche était d'étudier les capacités de discrimination et de reconnaissance des humains ainsi que les préférences pour un humain suite à des expériences constantes (positives ou négatives) ou inconstantes (positives et négatives). Le second objectif était de déterminer si les porcelets sont capables de former une mémoire globale de l'être humain et de lui attribuer un sens général. Pour aller plus loin dans cette recherche, les capacités de généralisation après que les porcelets aient reçu des expériences constantes ou inconstantes avec deux humains ou inconstantes avec un seul humain ont été testées afin de voir, dans le cas d'une généralisation de l'expérience, quelle est l'expérience que les porcelets généralisent. La première hypothèse de travail était que les porcelets étaient tout à fait capables de discriminer et reconnaître des humains familiers. La seconde hypothèse de travail était que, sur la base de l'expérience, les porcelets pouvaient former une mémoire globale et attribuer un sens à l'humain qui leur servirait lors des rencontres subséquentes face à des inconnus. Seulement, le contexte de test et les caractéristiques de l'expérience, incluant la notion d'inconstance de l'expérience, devraient interférer et moduler les réponses comportementales face aux humains familiers et non familiers. Ce projet a donné lieu à la publication d'un article dans Animal Cognition (Article 2).

Le sixième chapitre couvre la dimension émotionnelle de la relation homme-porcelet. Il vise à comprendre l'impact d'une expérience chronique (positive ou négative) avec l'humain sur l'état émotionnel des porcelets au travers de l'étude des biais de jugement face à une situation ambiguë. Pour cela, le test de biais cognitif précédemment développé chez les porcs par Douglas et al. (2012) a été modifié et adapté pour travailler avec le porcelet sevré et dans des conditions nécessitant un strict contrôle des interactions avec l'humain. Le test de biais cognitif a ensuite été appliqué en présence ou en absence d'un humain observateur pour voir si sa présence pouvait perturber ou pas les porcelets. En partant du principe que les porcelets peuvent former une mémoire de l'humain, l'hypothèse principale était que l'humain, de par son comportement, pouvait moduler l'état émotionnel des porcelets. En considérant que la non familiarité est susceptible d'attirer l'attention, la seconde hypothèse était que la présence d'un humain observateur durant les tests de biais

3. Problématique / Problematic

cognitif pourrait perturber les porcelets dans leur tâche, et que l'effet serait davantage prononcé pour les porcelets ayant vécu une expérience négative avec l'humain observateur. Ce projet a donné lieu à la publication d'un article dans PLoS ONE (Article 3).

Le septième chapitre s'ouvre sur la triple interaction entre le stress, le tempérament et la cognition. Plus spécifiquement, il vise à comprendre l'impact du stress induit par l'expérience avec l'humain ainsi que l'impact du tempérament sur les capacités d'apprentissage d'une tâche de discrimination. Pour cela, les performances d'apprentissage ont été comparées entre les porcelets selon leur expérience avec l'humain et leur tempérament d'activité, mesuré lors d'un test open-field, et de motivation à explorer, mesuré lors d'un test d'objet nouveau. La première hypothèse était que les traits de tempérament de curiosité et d'activité influenceraient les capacités d'apprentissage des porcelets. La seconde hypothèse était que le stress induit par l'expérience avec l'humain pourrait révéler ou amplifier les effets du tempérament sur les performances cognitives. Ce projet a donné lieu à la rédaction d'un article qui est actuellement soumis dans Behavioural Processes (Article 4).

4.ARTICLE 1 :
PERSISTANCE DE LA
RÉACTIVITÉ À
L'HUMAIN

**PERSISTENCY OF THE PIGLET'S REACTIVITY TO THE
HANDLER FOLLOWING A PREVIOUS POSITIVE OR
NEGATIVE EXPERIENCE**

Sophie Brajon^{1,2}, Jean-Paul Laforest², Renée Bergeron³, Céline Tallet^{4,5}, Maria-José
Hötzel⁶, Nicolas Devillers¹

¹ Agriculture and Agri-Food Canada, Dairy and Swine R&D Centre, Sherbrooke, Qc, Canada

² Université Laval, Department of Animal Science, Quebec city, Qc, Canada

³ University of Guelph, Animal and Poultry Science, Guelph, Ontario, Canada

⁴ INRA, UMR1348 PEGASE, Saint-Gilles, France

⁵ Agrocampus Ouest, UMR1348 PEGASE, Rennes, France

⁶ Universidade Federal de Santa Catarina, Departamento de Zootecnia e Desenvolvimento Rural, Florianopolis, Brazil

4.1. Résumé

Cette étude visait à évaluer l'influence d'une expérience avec un humain sur la réactivité subséquente à cet humain chez le porcelet sevré. Huit traitements standardisés de différentes valences et avec différents niveaux d'implication de l'expérimentatrice ont été appliqués sur une période de cinq jours aux 48 groupes de trois porcelets : 1 = témoin (pas d'humain), 2 = présence passive, 3 = contacts positifs, 4 = récompenses alimentaires, 5 = 3+4, 6 = contacts négatifs, 7 = coups de pistolets à bille et 8 = 6+7. La réactivité à l'expérimentatrice a été ensuite testée pendant cinq semaines. A la fin de la période de traitement, alors que tous les porcelets ayant reçu une expérience positive (2, 3, 4 et 5) approchaient l'expérimentatrice lorsqu'immobile, seulement ceux qui avaient reçu des caresses (3 et 5) acceptaient d'être touchés. Les contacts négatifs impliquant des captures et tentatives de captures (6), suffisaient à induire de la peur et ajouter un stress physique (8) n'exacerbait pas cette peur. L'absence de familiarité avec l'humain induisait une vigilance naturelle étant donné que les témoins (1) passaient moins de temps en contact avec l'expérimentatrice que les traitements positifs, et ce jusqu'à deux semaines après la période de traitement. Ils étaient aussi peureux face à l'approche de l'expérimentatrice que les traitements négatifs, et ce jusqu'à cinq semaines après traitement. La perception de l'expérimentatrice était fortement affectée par l'expérience que le porcelet avait eu avec elle étant donné que les différences comportementales entre les traitements positifs et négatifs persistaient encore 5 semaines après traitement. Les porcelets sevrés sont donc capables d'associer un humain à des expériences particulières et de former une mémoire de cet humain.

Mots-clefs : porc ; relation homme-animal ; peur ; perception de l'humain ; conditionnement ; mémoire.

4.2. Abstract

A central question in the stockman-animal relationship is how animals perceive humans depending on previous interactions with them. This study aimed at measuring the influence of a previous experience with humans on subsequent reactivity to humans of weaned piglets. Treatments differing in type (intrinsic vs extrinsic to the human) and valence (positive vs negative) of the reinforcements used over a 5-day standardised treatment period with a handler were delivered to 48 groups of three piglets following weaning: 1) Gentle handling (GENHD), 2) Food reward (FOOD), 3) Gentle handling and food reward (FOODHD), 4) Rough handling (ROUHD), 5) Ball gun (e.g., plastic ball fired by a spring gun) without movement (GUN), 6) Ball gun with movement (GUNHD), 7) Passive human (PASSIVE, no reinforcement) and, 8) Control (CONTROL, absence of additional experience with humans). The approach behaviour during a motionless handler phase was recorded weekly for 5 weeks after the treatment period. Thereafter, reactivity was scored (i.e., 0 = no escape to 4 = piglet escapes before handler makes any contact) during a handler approach phase. Following the treatment period, whereas piglets from all positive treatments approached the motionless handler, only those that received a gentle handling and were habituated to human contact accepted to be touched (average scores: 0.4, 0.3, 2.4 and 2.0 for FOODHD, GENHD, FOOD and PASSIVE, respectively, $P < 0.0001$). Rough handling was sufficient to induce fear and adding a mild physical stressor (i.e. ball gun shot) did not exacerbate the fear response (average scores > 3.8 for all negative treatments, $P > 0.05$). Unfamiliarity with the handler induced a natural vigilance and fear response since CONTROL piglets spent less time in contact with the handler than piglets from positive treatments until 2 weeks after the treatment period with the handler (28% vs 84%, 87%, 86% and 72% for CONTROL vs GENHD, FOODHD, FOOD and PASSIVE, respectively, $P < 0.05$) and they showed comparable reactivity scores to the handler approach with piglets from negative treatments until 5 weeks after the treatment (1.3, 2.7, 2.9 and 2.8 for CONTROL, ROUHD, GUN and GUNHD, respectively, $P > 0.05$). The perception of the handler was strongly modulated by the previous experience with her as behavioural differences between positive and negative treatments persisted for at least 5

4. Persistence de la réactivité à l'humain / Persistency of reactivity to humans

weeks. For instance, during the last reactivity test, it is particularly noteworthy that all piglets from positive treatments touched the handler within 22 s, whereas 20% of piglets from negative treatments did not make contact ($P < 0.0001$). To conclude, piglets are able to associate humans with particular experiences and remember the past experience with humans during at least 5 weeks.

Keywords: pig; human-animal relationship; fear; perception of humans; conditioning; memory.

4.3. Introduction

Human-animal relationship is intimately related to animal welfare (Waiblinger et al., 2006). The nature of human contact can significantly modulate the perception of humans and affect behavioural responses to humans in farm animals (for a review, see Boivin et al., 2003; Waiblinger et al., 2006). On modern commercial farms, human-animal interactions have been reduced (e.g., automatized feeding), but the stockman presence is still necessary and is often limited to stressful or painful husbandry practices (e.g., medical procedures, mixing, castration). Thus, it is common to observe farm animals displaying fear-related behaviour in their presence (for a review, see Zulkifli, 2013).

Reactivity tests, also called “fear tests”, have been developed in order to evaluate the effects of human behaviour and routine management procedures in farm animals (Waiblinger et al., 2006; Forkman et al., 2007). Pigs (Tanida et al., 1994), and other species such as cows (Lensink et al., 2000), sheep (Mateo et al., 1991) and foxes (Pedersen, 1994) spontaneously express fear of humans and negative handling can accentuate these fear responses. For example, using loud tones, making threatening postures and forcing piglets in the creep area during the suckling period are perceived as aversive and increase the withdrawing response of piglets to a human approach on the day of weaning compared with piglets that receive neutral treatment (Sommavilla et al., 2011). Although pushing away growing pigs whenever they touch the handler does not demotivate them to try to establish contact (Terlouw & Porcher, 2005), the use of battery-operated prodder whenever growing pigs approach or fail to avoid the handler induces an exacerbated fear response and a physiological stress response (Gonyou et al., 1986; Hemsworth et al., 1986a, 1987). However, Hemsworth et al. (1996) found that pre-pubertal gilts seem to have difficulties associating human presence with a negative reinforcement dissociated from the human such as the introduction of a boar into their pen. Therefore, the extent to which the human is involved in the delivery of the reinforcement (i.e., the human's degree of involvement) may have an impact on the association of the human with the reinforcement or the event.

Frequent and gentle contact with domestic species may have positive effects and be recommended. For instance, early feeding and handling of veal calves, especially along the first four days after birth, increase their subsequent motivation to approach and to suck the human's clothing (Krohn et al., 2001). Early gentle contact with humans also enhances approach behaviour to a motionless human in pigs (Hemsworth et al., 1986b). However, studies in horses reported that strokes may not necessarily be positive and could even be perceived negatively if given too early in presence of the mare (Henry et al., 2006). Some studies suggest that feeding animals may be the key for tameness (pig: Hemsworth et al., 1996; cattle: Jago et al., 1999; horse: Sankey et al., 2010) while others argue that feeding is not sufficient for the development of an affinity with a caregiver (Tallet et al., 2009).

Different testing situations may induce various levels of emotional states and influence the animal response to humans (cows: Grignard et al., 2001; hens: Graml et al., 2008). For example, Miura et al. (1996) demonstrated that a handler approaching was more frightening than a handler withdrawing, and they suggested that a human standing straight may be more threatening for pigs than a handler stooping down. However, information is missing about the impact of the type of test (e.g., motionless handler vs approaching handler), and the familiarity with the handler in a situation of human-animal interactions during the post-weaning period in pigs. The conflicting literature about the extent to which pigs, and particularly piglets, can associate humans with an event (positive or negative), and a type of reinforcement (intrinsic (e.g., strokes) vs. extrinsic (e.g., food) to humans) suggests that further research has to be carried out. Therefore, the objectives of the present study are: (1) to evaluate the impact of the degree of involvement of humans in positive or negative reinforcements on their subsequent association of humans with these reinforcements and, (2) to measure the persistency of the reactivity to humans during the post-weaning period, i.e. from 4 to 10 weeks of age.

4.4. Materials and methods

4.4.1. Animals and housing

A total of 144 piglets from 24 litters ((Yorkshire x Landrace) x Duroc) were weaned at 21 ± 2 days of age and allocated in one of the 48 groups of three piglets, divided over time into four blocks of 12 groups. They were housed in experimental rooms containing four pens of 3.46 m² each. Each group was composed of individuals of both genders and from three different litters, with a difference of at least 1 kg weaning weight between the medium and both the lightest and the heaviest piglets. Physical contact with humans was limited to weighing and vaccination at birth and weaning. Teeth were not clipped or ground, tails were not docked and males were not castrated. Once groups were formed and brought together in pens, piggery staff had no permission to enter the pens or handle piglets and could only visually check their health status and fill feeders twice a day. Eight piglets were removed from their groups, and thus from the project, because of leg problems or prolapsus. Animals were cared for according to the Canadian Council on Animal Care guidelines (CCAC, 2009) and the experimental protocol was approved by the institutional animal care committee of the Dairy and Swine Research and Development Centre (Sherbrooke, Quebec, Canada).

4.4.2. Treatments

Eight treatments, including a control one, differing in the type (extrinsic or intrinsic to the human) and the valence (positive or negative) of the reinforcement used were given during a standardised treatment period with a human over 5 days: 1) Gentle handling (GENHD), 2) Food reward (FOOD), 3) Gentle handling and food reward (FOODHD), 4) Passive human (PASSIVE), 5) Rough handling (ROUHD), 6) Ball gun without movement (GUN), 7) Ball gun with movement (GUNHD) and, 8) control treatment (CONTROL) corresponding to the absence of additional experience to humans. Allocation of groups between treatments was based on responses to a novel object test in order to balance as much as possible piglets' temperament (fear and exploratory behaviour) between treatments. Despite contradictory findings, several studies on the relationship between the

human approach test and the novel object test usually suggest that pigs which show a reactive coping style are reluctant to approach both humans or a novel object (e.g. van Erp-van der Kooij et al., 2002; Brown et al., 2009). Four days after weaning, a novel object (2.5 kg ice bag closed with a plastic lid and filled with gravel) previously fixed on the ceiling over each pen was released using an electromechanical switch. The object fell in the center of the pen in a virtually delimited area (70 cm diameter circle), was left there for 10 min, and the latency to touch the object was measured for each piglet. Groups were distributed between the eight treatments (six groups/treatment, one or two groups/treatment/block) according to the group average latency to approach the novel object and the group average weight at weaning in order to balance piglets' temperament and weight between treatments.

The treatments were administered to the whole group at once by a handler in the home pen. The handler was a woman and wore white coverall, a colour that differed from the blue or green coveralls worn by the piggery staff. Piglets received 18 sessions of 5 min (3/day on Monday and Friday and 4/day from Tuesday to Thursday) with at least 1 h between each session. For each session, the following sequence of events was repeated: the handler entered the pen, crossed the pen along the walls, sat motionless on a stool in a corner and waited for the piglets approach to deliver the reinforcement associated with the treatment or not (PASSIVE treatment did not receive reinforcement). Piglets from negative treatments received a first negative reinforcement when the handler entered the pen (*see below for details*). No voice was used during sessions to avoid disturbing piglets from nearby pens. A virtual 110 cm radius arc delimited the handler area.

4.4.2.1. Positive treatments

Thirty seconds after approach and physical contact by all three piglets, the handler started giving positive reinforcements, except for PASSIVE treatment. If only one or two piglets touched the handler within 1 min after entrance in the pen, the delivery of reinforcements started as of 1 min. The positive reinforcements were delivered to piglets within the handler area. Sudden movements were avoided but the handler could gently push the piglets away if they became too disruptive (e.g., climbing up onto the handler's knees or biting the handler too strongly). Two different positive reinforcements were selected after several tests for their inoffensive (handling) or appetizing (food rewards) properties.

The first reinforcement was chosen to be directly linked to the human, to involve his body and to require active attitude (GENHD). The second was chosen to be external to the human and to involve a passive attitude (FOOD). These reinforcements were used in the present study alone or in combination (FOODHD). The PASSIVE treatment was used as a positive control to test for sole habituation.

Gentle handling treatment (GENHD): The handler gently touched and stroked with her hand the head and the body of piglets during 5 s, one piglet at a time.

Food reward treatment (FOOD): The handler started to deliver food rewards (puffed wheat cereals, Sugar Crisps[®], Post, Niagara Falls, Canada) after a first piglet had approached the metal bowl (19 cm diameter) positioned on the floor between her feet by using a vertical plastic tube (60 cm length, 5 cm diameter). Afterwards, food was continuously delivered every 10 s until the end of the session. If piglets did not approach at all, no food was delivered. Piglets could see and access to the food rewards only if they entered the handler area. A maximum of 30 pieces of cereals was given per session. Handler's movements were restricted to her fingers only when delivering puffed wheat.

Gentle handling and food reward treatment (FOODHD): A maximum of 30 food rewards were delivered with one hand, and strokes were given with the other.

Passive human treatment (PASSIVE): The handler remained motionless during the whole session. No additional reinforcement was given.

4.4.2.2. Negative treatments

Following the same principles used for positive reinforcements' selection, two different negative reinforcements were selected, after several tests, to be aversive without being painful (e.g., piglets did not show lesion or hematoma, postural or locomotor changes) for piglets. The first reinforcement was chosen to be directly linked to the human, to involve his body and to require active attitude (ROUHD). The second was chosen to be external to the human and to allow a passive attitude (GUN). These reinforcements were used alone or in combination (GUNHD).

Rough handling (ROUHD): Upon entry, the handler pursued, captured and lifted each piglet. Thereafter, the handler attempted to catch each piglet entering the handler area by throwing her arms forward.

Ball gun without movement treatment (GUN): Upon entry, the handler fired one plastic ball with a spring gun on the trunk of each piglet (6 mm plastic ball; Taurus[®] 24/7, Softair[®] spring powered, San Francisco, USA). Thereafter, the handler shot one ball on each piglet each time it entered the handler area. The handler's movement was restricted to her hands and wrists holding the gun, slowly aiming at the closest piglet, in order to avoid sudden movements.

Ball gun with movement treatment (GUNHD): Upon entry, the handler firstly shot one ball on each piglet with the ball gun and then pursued, captured and lifted them. Thereafter, each time a piglet entered the handler area, the handler shot the piglet on the trunk with one ball while making arm movements in the direction of the piglet.

4.4.3. Behavioural measures

Experiment with the handler was video recorded using digital video cameras at 15 FPS (Panasonic WV-CP 480, Panasonic, Mississauga, ON, Canada) and analysed using a specialised recording and viewing software (Omnicast, Genetec Inc., Montréal, QC, Canada). Behaviour of each piglet was continuously observed by focal sampling.

4.4.3.1. Treatment period

Percentage of piglets touching the handler (contact rate), latency to first contact with the handler and percentage of time in contact with the handler were recorded for piglets from positive treatments. Percentage of piglets entering the handler area, latency to first enter the handler area and percentage of time inside the handler area were also recorded but they provided similar information (same significant differences). Thus, only variables relative to the contact with the handler are presented in the present article. Frequency of entry in the handler area, which corresponds to the number of reinforcements received, was recorded for piglets from negative treatments.

4.4.3.2. Reactivity to handler test

A first reactivity test was performed immediately after the treatment period with the handler (R0, on the Friday afternoon) to evaluate the efficiency of the treatments. Thereafter, reactivity tests were performed once a week, for 5 weeks, to measure persistency of the reactivity to the handler (R1 to R5).

The reactivity tests were performed in the home pen for the whole group at the same time and were divided into two phases: motionless handler phase and handler approach phase. The test started like a session of treatment period: the handler entered the pen, crossed the pen following the walls, sat motionless on a stool in a corner and waited for the piglets to approach and come in contact. No negative reinforcements were given by the handler upon entry in the pen. Latency to first contact with the handler and percentage of time in contact with the handler were recorded. As for the treatment period, latency to first enter the handler area and percentage of time inside the handler area were also recorded but they are not presented in the present article because of the similarity of the results with those relative to the contact with the handler. Thirty seconds after the third piglet had come in contact or 4.5 min after the beginning of the test, the handler made a movement with her arm to warn piglets of her upcoming attempt to touch them. Indeed, it was noted during preliminary experiments that the handler's movement when attempting to touch the first piglet surprised it more often than for the following piglets. Thirty seconds after, the handler approach phase started and the handler slowly attempted to touch the snout and then an ear of each piglet. The piglets' order was previously and pseudo-randomly chosen. The handler came back in a seated motionless position for 30 s before approaching the next piglet. A reactivity score was given according to the piglet's response: the piglet escapes before the handler makes any contact (score = 4), when the handler touches its snout (score = 3), when the handler approaches its ear (score = 2), when the handler touches its ear (score = 1) or the piglet does not escape at all (score = 0). Moving back more than a piglet length or turning back more than 90° were considered as an escape. The handler was allowed to slowly move from the stool in a quadrupedal manner to attempt to touch the piglet if it was too far (more than an arm's length).

4.4.4. Statistical analyses

All analyses were carried out using SAS software (version 9.2; SAS institute Inc.) and the significance threshold was 0.05. The experimental unit was the group of three piglets. Average durations and scores were calculated per group and normality of residuals was tested using Shapiro-Wilk test, except for the Kaplan-Meier method where individual latencies and contact rate were required.

Over the treatment period with the handler, the area under the curve (AUC) for each behavioural measure was calculated. Then, MIXED procedure with heterogeneous variances and with treatment as fixed effect was applied separately for the positive (i.e. FOOD, GENHD, FOODHD and PASSIVE) and the negative (i.e. GUN, ROUHD and GUNHD) treatments in order to determine which procedures were the most efficient. Multiple comparisons were then performed by using Student's t-tests. The frequency of entries during the last day of treatment period was analysed for negative treatments using MIXED procedure with heterogeneous variances and with treatment as fixed effect.

During reactivity tests, behavioural comparisons were performed between treatments for each repetition separately. The latencies to touch the handler were analysed using the non-parametric Kaplan-Meier method based on the modeling of the survivor curve of each treatment over time. The Kaplan-Meier method handles individual latencies by taking into account censored data, which are the non-approaches. After performing an angular transformation, the percentages of time in contact with the handler and the reactivity scores to the handler approaches were compared using MIXED procedure with heterogeneous variances and treatment as fixed effect. Multiple comparisons were also performed by using Student's t-tests. Reactivity scores of two treatments, GUNHD and GUN, were not included in the analyses when the score was maximal for each group (giving a mean value of $\bar{X}_{\text{score}} = 4$ without any variability) and were considered as not significantly different from any of the other treatments showing a value of 4 for the upper bound of the estimated confidence interval. Means and confidence bounds for each treatment were back-transformed to the original scale for presentation in Table 4.1 and Figures 4.3 and 4.4.

Other data in the text are presented as descriptive analysis (means \pm SE) unless stated otherwise.

4.5. Results

4.5.1. Reactivity of piglets along the treatment period with the handler

The positive reinforcements given by the handler (i.e., food rewards or strokes) did not increase the approach behaviour compared with a passive presence. Indeed, FOOD, GENHD and FOODHD piglets did not differ from PASSIVE piglets in their contact rate (AUC: $F_{3,20} = 1.22$, $P = 0.33$), latency to first contact (AUC: $F_{3,20} = 1.84$, $P = 0.17$) and percentage of time in contact (Figure 4.1, AUC: $F_{3,20} = 1.41$, $P = 0.27$) over the treatment period. On the last session, all GENHD, FOOD, FOODHD and PASSIVE piglets approached and touched the handler.

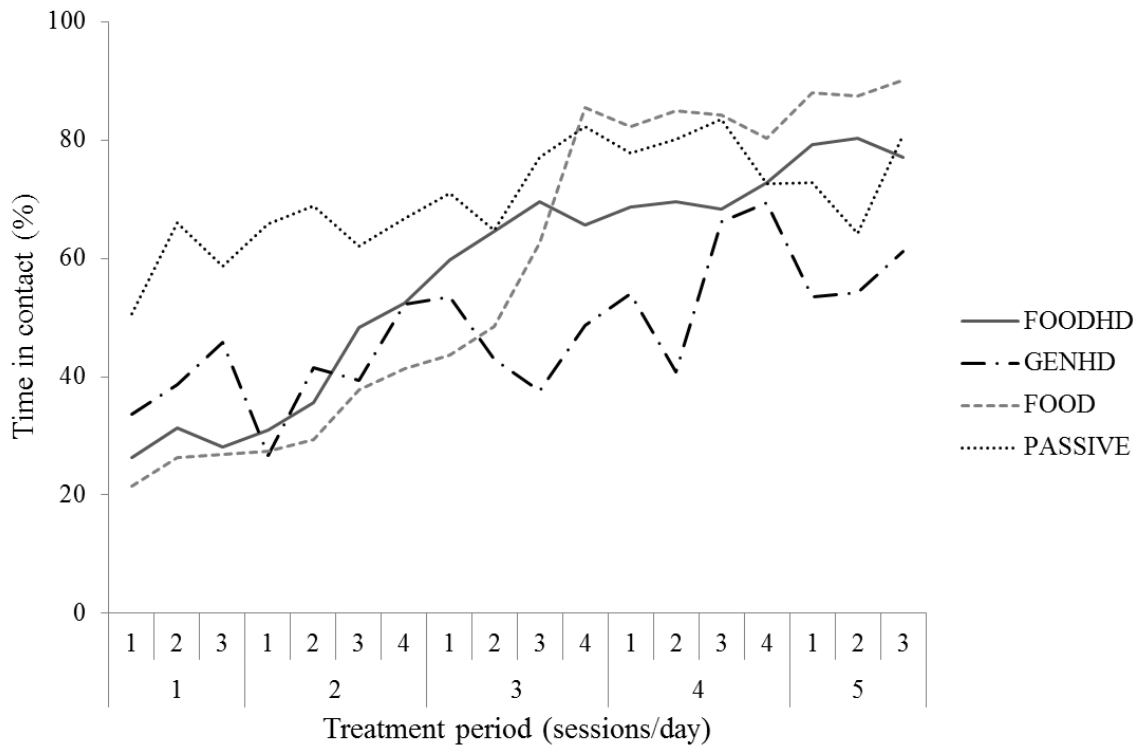


Figure 4.1. Average percentage of time spent in contact with the handler over the treatment period by piglets from positive treatments.

Treatments: gentle handling and food reward (FOODHD), gentle handling (GENHD), food reward (FOOD), passive human (PASSIVE).

The frequency of entry in the handler area differed between the negative treatments over the whole treatment period (AUC: $F_{2,15} = 5.11$, $P = 0.02$). Each GUN piglet entered an average of 0.52 ± 0.10 times per day, whereas each GUNHD piglet entered 0.14 ± 0.07 times per day (AUC: $t_{15} = -3.15$, $P = 0.007$). The frequency of entry of piglets from ROUHD treatment averaged 0.36 ± 0.13 , and did not differ from piglets of both GUNHD and GUN treatments over the whole treatment period (AUC: $P > 0.16$). On the last session, the frequency of entry in the handler area averaged 0.07 ± 0.05 , 0.17 ± 0.05 and 0.07 ± 0.05 (least square means \pm SE) for piglets from ROUHD, GUN and GUNHD treatments, respectively ($F_{2,15} = 1.03$, $P = 0.38$).

4.5.2. Treatment effect on the subsequent reactivity to the handler

Variables recorded at R0 are shown in Table 4.1 and Figure 4.2a. Three levels of approach behaviour of the motionless handler at R0 were observed depending on the valence of the treatment. Piglets from positive treatments spent more time in contact with the handler than piglets from negative treatments, whereas CONTROL treatment was intermediate and differed from both positive and negative treatments (Table 4.1). Although 60 % of CONTROL piglets came in contact in less than 70 s compared to less than 20 % for piglets from negative treatments (Figure 4.2a), there was no significant difference between negative and CONTROL treatments for the latency to first contact. However, they were slower to touch the handler than piglets from positive treatments (Figure 4.2a, Kaplan-Meier analysis, $X^2_7 = 136.50$, $P < 0.0001$).

Table 4.1. The behavioural response of weaned piglets in a reactivity test (R0) with the handler following the experience with the handler (transformed least square means \pm SEM with back-transformed means between brackets)

Variables	Positive treatments ¹				CONTROL	Negative treatments ²			<i>P</i>	<i>F</i>
	FOODHD	GENHD	FOOD	PASSIVE		GUNHD	ROUHD	GUN		
Time in contact with handler										
angular transformed values	1.03 \pm 0.07 ^a	1.08 \pm 0.07 ^a	1.08 \pm 0.07 ^a	1.12 \pm 0.07 ^a	0.53 \pm 0.18 ^b	0.05 \pm 0.09 ^c	0.12 \pm 0.09 ^c	0.00 \pm 0.00 ^c	<0.0001	139.55
(%)	(73.6)	(77.9)	(77.9)	(81.1)	(26.3)	(0.3)	(1.4)	(0.0)		
Scores to handler approach										
angular transformed values	0.32 \pm 0.18 ^a	0.30 \pm 0.18 ^a	0.88 \pm 0.18 ^b	0.79 \pm 0.18 ^b	1.17 \pm 0.25 ^{bc}	-	1.36 \pm 0.10 ^c	-	<0.0001	8.39
(score on a scale of 0 to 4)	(0.4)	(0.3)	(2.4)	(2.0)	(3.2)	(4.0) ^{c3}	(3.8)	(4.0) ^{c3}		

^{a, b, c} Means within a row with different superscripts significantly differ ($P < 0.05$)

¹ FOODHD: gentle handling and food reward, GENHD: gentle handling, FOOD: food reward, PASSIVE: passive human

² GUNHD: ball gun with movement, ROUHD: rough handling, GUN: ball gun without movement

³ GUNHD and GUN treatments were not included in the scores' analyses since the score was maximal for all piglets (giving a raw mean value of $\bar{X}_{\text{score}} = 4$ without any variability) and were considered as not significantly different from any of the other treatments showing a value of 4 for the upper bound of the back-transformed confidence interval.

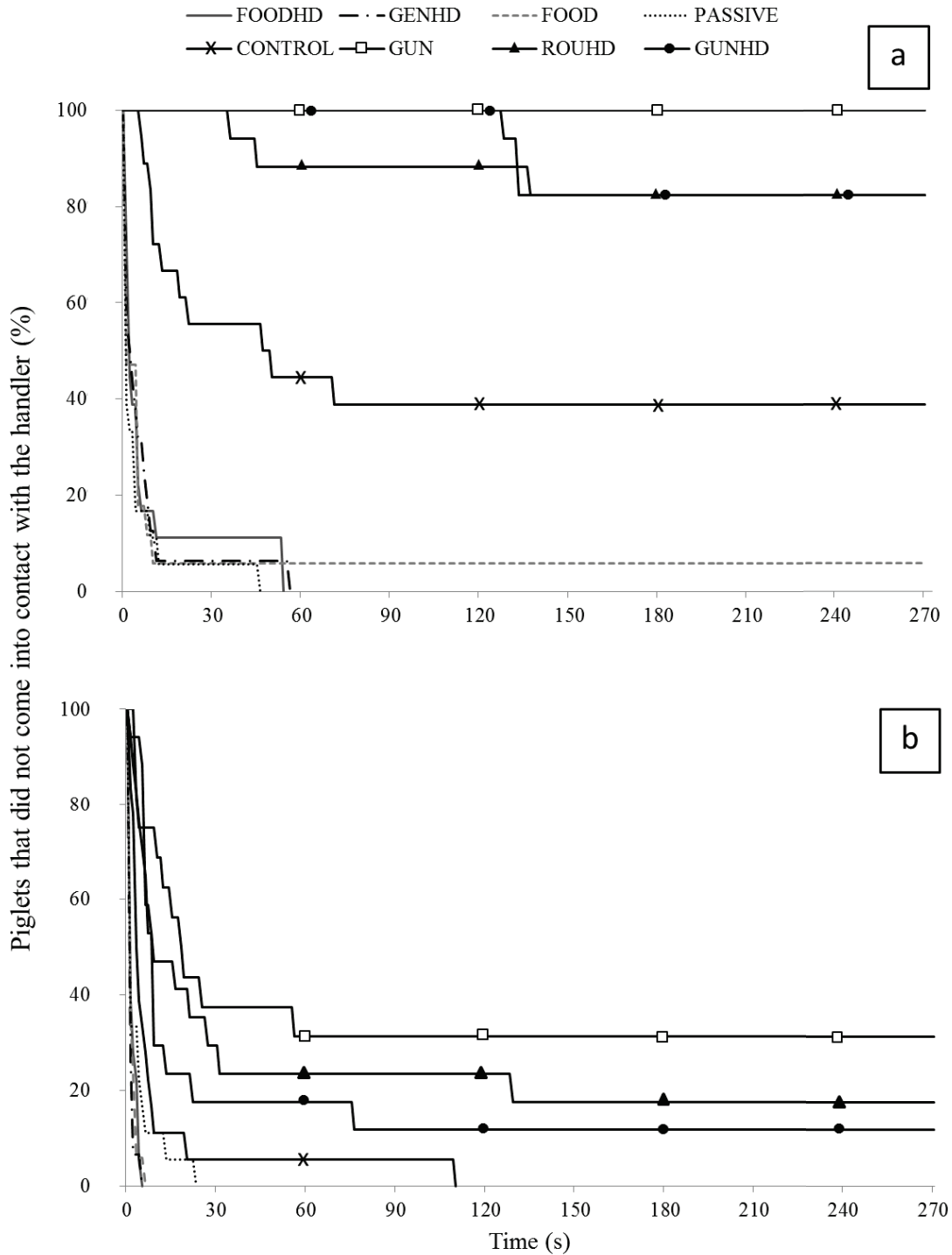


Figure 4.2. Survivor curve of piglets' first contact during the first post-treatment period reactivity test (R0) (a), and 5 weeks later (R5) (b).

Treatments: gentle handling and food reward (FOODHD), gentle handling (GENHD), food reward (FOOD), passive human (PASSIVE), control (CONTROL), ball gun without movement (GUN), rough handling (ROUHD) and ball gun with movement (GUNHD).

During the handler approach phase, GUN, ROUHD and GUNHD piglets had similar reactivity scores to those of CONTROL piglets (Table 4.1). Piglets from positive treatments had lower reactivity scores than piglets from negative treatments but they also differed among them. Whereas piglets that received strokes (i.e., GENHD and FOODHD piglets) had the lowest reactivity scores and significantly differed from CONTROL piglets ($t_{30} = 2.82$ and -2.77 , $P = 0.008$ and 0.009 , respectively), those that did not receive strokes (i.e., FOOD and PASSIVE piglets) did not show any significant difference from CONTROL piglets ($t_{30} = -0.94$ and 1.22 , $P = 0.35$ and 0.23 , respectively).

4.5.3. Persistency of the reactivity to the handler

As reactivity tests progressed over weeks, the percentage of time in contact with the handler increased for CONTROL piglets (Figure 4.3, $F_{5,25} = 4.01$, $P = 0.008$) and for negative treatments (Figure 4.3, $F_{5,85} = 16.56$, $P < 0.0001$) but remained constant and high for piglets that had received a positive treatment. The CONTROL piglets spent less time in contact with the motionless handler than piglets from all positive treatments until R2 ($P < 0.02$). However, piglets from FOOD, FOODHD and PASSIVE treatments remained faster to touch the handler (data not shown, Kaplan-Meier analysis, $P < 0.03$) than CONTROL piglets in R3 and R4. The time in contact with the handler did not significantly differ between piglets from negative and CONTROL treatments as of R1 ($P > 0.06$). During the last reactivity test, a difference between positive and negative treatments still persisted. All piglets from positive treatments came in contact with the handler within 22 s, whereas the 80 % of piglets from negative treatments that approached made contact within 129 s (Figure 4.2b, Kaplan-Meier analysis, $X^2_7 = 80.40$, $P < 0.0001$). Piglets from positive treatments spent more time in contact with the handler than piglets from negative treatments (Figure 4.3, $F_{7,40} = 3.50$, $P = 0.005$). The CONTROL piglets had an intermediate response and did not differ from other treatments.

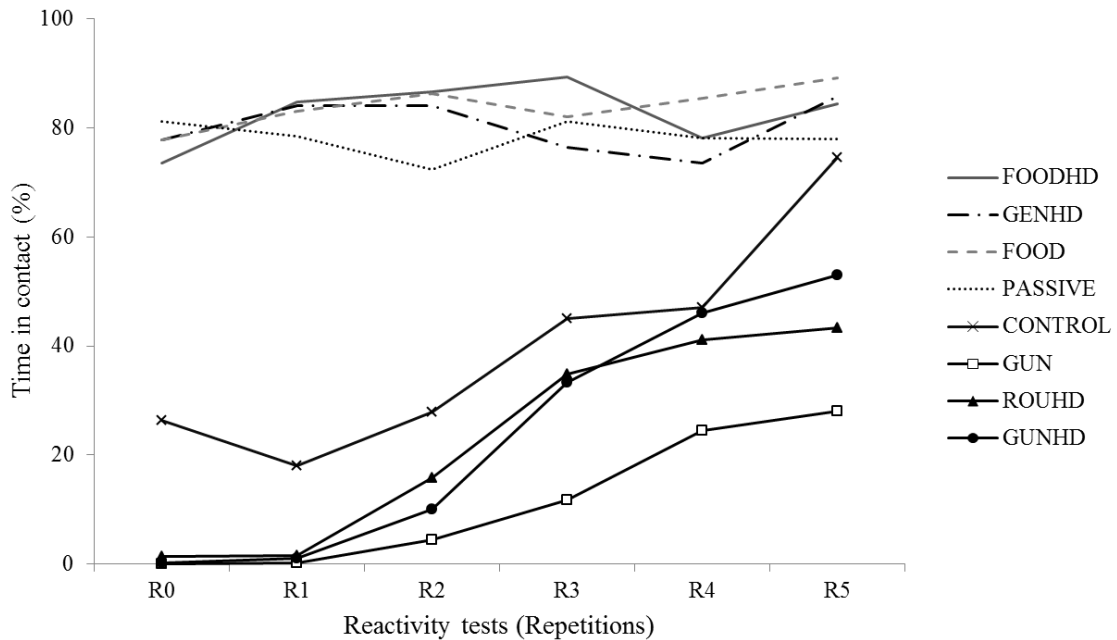


Figure 4.3. Average percentage of time (back-transformed least square means) spent by piglets in contact with the handler during the motionless handler phase in reactivity tests for 5 weeks following the treatment period.

Treatments: gentle handling and food reward (FOODHD), gentle handling (GENHD), food reward (FOOD), passive human (PASSIVE), control (CONTROL), ball gun without movement (GUN), rough handling (ROUHD) and ball gun with movement (GUNHD).

As reactivity tests progressed over weeks, reactivity scores to the handler approach significantly decreased for piglets from negative (Figure 4.4, $F_{5,67} = 4.87$, $P = 0.0007$) and CONTROL (Figure 4.4, $F_{5,25} = 4.37$, $P = 0.005$) treatments. PASSIVE piglets showed comparable reactivity scores with GENHD and FOODHD as of R2 ($P > 0.05$). FOOD piglets also showed a reactivity score to the handler approach comparable to GENHD piglets as of R2 ($t_{35} = 1.70$, $P = 0.10$) but their behavioural difference with FOODHD did not persist as of R1 ($P > 0.05$). Contrary to the similar results during the handler approach in R0, PASSIVE piglets showed lower reactivity scores than CONTROL piglets in R1 ($t_{30} = 2.40$, $P = 0.02$) and FOOD piglets had lower reactivity scores than CONTROL piglets in R1, R3 and R4 ($P < 0.04$). During the last reactivity test, CONTROL piglets maintained a higher reactivity to the handler approach than GENHD piglets ($t_{40} = 2.13$, $P = 0.04$) and tended to have higher reactivity score than FOODHD piglets ($t_{40} = -2.01$, $P = 0.05$). Compared with piglets from positive treatments, piglets from negative treatments

maintained significantly higher scores during the last reactivity test (Figure 4.4, $F_{7,40} = 4.75$, $P = 0.0006$).

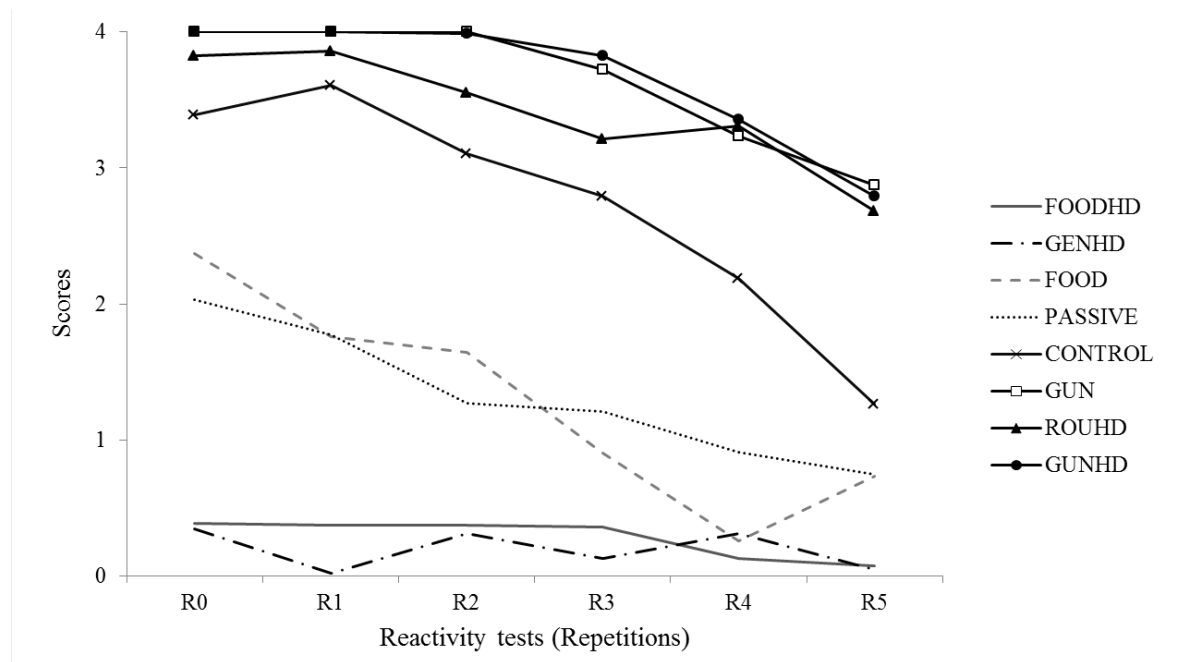


Figure 4.4. Average reactivity scores (back-transformed least square means) of piglets during the handler approach phase in reactivity tests for 5 weeks following the treatment period. Treatments: gentle handling and food reward (FOODHD), gentle handling (GENHD), food reward (FOOD), passive human (PASSIVE), control (CONTROL), ball gun without movement (GUN), rough handling (ROUHD) and ball gun with movement (GUNHD).

4.6. Discussion

4.6.1. Piglets' association of the handler with positive or negative experience

In regard to the evolution of responses over the treatment period, piglets clearly learned to associate the handler with positive or negative properties. Piglets from positive treatments explored the handler with their snout almost continuously while in physical contact. Terlouw and Porcher (2005) reported a decreased heart rate in pigs during human exposure and handling, suggesting that a habituation may occur. With the repetition of handling treatments along 3 weeks, Tanida et al. (1995) observed various types of interactions between isolated pigs and the handler (e.g., sitting or lying close to the handler,

leaning on or over the handler, etc.). In the present study, at the end of the treatment period, piglets actively interacted with the handler and frequently performed vigorous head movements, comparable with object shaking behaviour, while standing, chewing and pulling on the handler's clothes or boots. Newberry et al. (1988) defined the object shaking as a 'play marker' to identify playful behaviour sequences. Therefore, for piglets housed in a barren environment, the human presence could be perceived as an entertaining object or a potential play partner. Piglets from GUN treatment seemed to have more difficulties to associate plastic bullet shots with the motionless handler as observed by their weaker conditioned avoidance (i.e., higher number of attempts to approach the handler) compared to GUNHD piglets during the treatment period with the handler. Hemsworth et al. (1996) found that pre-pubertal gilts failed to associate the aversive experience of being introduced to boars with the handler presence. The absence of direct movement by the handler may explain this lack of association, even though, in the present study, GUN piglets gradually learnt to associate the human with an indirect negative reinforcement. In contrast, ROUHD and GUNHD piglets rapidly learnt to avoid the handler and only few individuals dared to approach during the last day of treatment period with the handler.

Overall, the different qualities of interactions provided by the handler during the treatment period successfully induced differential approach-avoidance responses in piglets during reactivity tests. CONTROL piglets were considered as a reference in the reactivity tests because they did not receive any standardised experience to humans other than necessary for their rearing. They showed a conflict of motivations in the interpretation of the situation and expressed a relatively high variability of responses. While some of them approached the handler without caution, others remained vigilant and distant as already observed with pigs confronted with an unfamiliar handler (Tanida et al., 1995). Piglets from negative treatments showed an accentuated fear response and an adaptive behaviour by keeping a secure distance from the threatening handler as previously noted in growing pigs after being briefly shocked with an electrical prod each time they approached (Hemsworth et al., 1986a). In contrast, all piglets from positive treatments, including the PASSIVE treatment that did not receive any reinforcement other than human presence, approached and were close to and confident with the motionless handler. During the handler approach phase, piglets from CONTROL and negative treatments did not differ and

both showed high reactivity scores. Overall, piglets from positive treatments had lower reactivity scores but the reactivity differed depending on the handler's degree of involvement (high (GENHD) vs. low (FOOD)) during the treatment period. According to Forkman et al. (2007), unfamiliarity and unpredictability are factors changing the animal's perception and it may induce fear response behaviours. Moreover, contrary to the motionless handler phase, the approach phase is a more frightening situation as it implies partially uncontrollable aspects of the environment that is, in this context, the uncontrollable handler approach (Wiepkema & Koolhaas, 1993).

4.6.2. Piglets' reactivity to the handler following the treatment period

Regardless of the handler's degree of involvement, piglets from negative treatments showed a highly reactive conditioned response during both motionless handler and handler approach phases. Terlouw and Porcher (2005) failed to demotivate pigs to interact with the handler by pushing them away each time they established physical contact with him. In contrast, in the present study, the capture was frightening enough and the anticipation of this event was sufficient to activate an escape-avoidance response. Adding a physical stress through plastic ball shots from the ball gun did not exacerbate this fear as shown by the similar responses of piglets from ROUHD and GUNHD treatments.

In contrast, the handler's degree of involvement influences the response to positive treatments. The response of piglets from PASSIVE treatment demonstrated that the human presence itself is sufficient to attract piglets. It supports the findings of Terlouw and Porcher (2005) who showed that pigs persist to make physical contact and could be frustrated if the handler systematically refused contact by pushing them away. However, behavioural responses differed during the handler approach phase depending on the handler's degree of involvement in the treatments. Stroking piglets may have led to a habituation process rather than a conditioning associated with a pleasant experience (Boivin et al., 1998). Movements and strokes were required to take fear away and to facilitate the establishment of human-piglet relationship, and adding food rewards did not increase this affinity as previously demonstrated in lambs (Tallet et al., 2005). These results differ from

those of Hemsworth et al. (1996) who found an additive effect of feeding gilts while interacting with them. The reason may be that the cereals were just a reward added to the daily food and may not have had the same value as a full ration. The simple presence of the handler or of a food reward alone was not sufficient to achieve the same level of tameness as in the treatments involving handling. Therefore, habituation to a passive human may not generalise to habituation to a moving human. For piglets which were not habituated to human movements (i.e., FOOD and PASSIVE piglets), the handler approach could be perceived as unexpected and intrusive and may have involved a higher emotional response compared with the motionless handler. Moreover, the handler approach situation was unfamiliar and unpredictable for these piglets. Grandin (1980) was one of the first to describe the flight zone in farm animals as the area within which an individual can approach an animal before it moves away. This notion could be extended to the body parts which an animal allows or not to be touched. For instance, following the treatment period with the handler, GENHD and FOODHD piglets had a reduced flight zone and never fled when the handler tried to touch them. According to Price (1984), such lack of avoidance response indicates tameness in animals. However, a flight zone limit was observed for PASSIVE and FOOD piglets when approaching or touching an ear (i.e., score = 2 or 1, respectively). This could be explained by the fact that piglets kept a certain control (visual and olfactive) when the handler approached the snout and even had the opportunity to explore and to sniff her. In contrast, when the handler approached the ears, animals lost this control and had to move away to restore it.

Results from the present study showed that the valence of the treatment with the handler (positive or negative), the familiarity (with the handler and the test situation), and the type of test (motionless handler vs handler approach) are factors modulating the reactivity to humans. Indeed, the valence of the previous experience with the handler consisting of rough or gentle tactile contact for only 5 days was enough to lead to strong and standardised positive or negative response to her. The unknown handler for CONTROL piglets, as well as the unexpected handler approach for CONTROL, FOOD and PASSIVE piglets, was unfamiliar factor that elicited vigilance or even flight responses. Along with suddenness and unpredictability, the unfamiliarity is a key feature of a predatory attack and therefore may have an intense emotional value (Forkman et al., 2007). This study

emphasises on the importance and the significance of handling per se, either positive or negative, from the animal's point of view as no additive effects of reinforcements extrinsic to the human (i.e., food reward for positive treatments or ball gun shots for negative treatments) were noted in FOODHD and GUNHD compared with GENHD and ROUHD, respectively. Finally, the handler posture or movement may influence the emotional state and elicit various degrees of reactivity (Miura et al., 1996). In the present study, test procedures were adapted for the small size of piglets: the handler was always in a low position, sitting or in a quadrupedal position, in order to be less frightening than in a standing position. However, piglets may consider the handler attractive when sitting motionless, but threatening when approaching. Thus, it may not be relevant to apply a motionless handler test to evaluate pigs' fear of stockpeople on-farm as previously suggested by Waiblinger et al. (2006) and demonstrated by Courboulay and Foubert (2007). Indeed, stockpeople always move and handle pigs. In the present experiment, both tests complemented each other as they did not provide the same information. For instance, the handler approach phase identified the most tamed piglets. In contrast, the motionless handler phase allowed discriminating highly fearful piglets from moderately fearful piglets.

4.6.3. Persistency of the reactivity to the handler over time

The emotionally charged events are more strongly remembered than neutral ones (Reisberg & Heuer, 1995; Boissy et al., 2007). However, a progressive weakening over time of conditioned avoidance by piglets from negative treatments was observed. It may be explained by the end of the negative reinforcement deliverance during reactivity tests and is referred to as extinction (Pearce, 1997). Despite the progressive conditioned avoidance extinction of piglets from negative treatments, they remained more vigilant and fearful than those from positive treatments during both motionless handler and handler approach phases until at least 5 weeks after the treatment period with the handler. Early negative contact can potentially have long-term effects and induces a subsequent reluctance or even an exacerbated fear to human (Henry et al., 2006; Laurence et al., 2014). In the present study, the reactivity to the sole handler was observed but it can be supposed that other undesirable effects may occur as, for example, activity budget or biological rhythm disturbance (Hemsworth et al., 1990; Laurence et al., 2014), social and maternal impairment (Henry et

al., 2009; Hild et al., 2011) and also productivity loss (Hemsworth et al., 1986a, 1989, 1990).

In the present study, the explorative behaviour toward the handler by piglets from positive treatments did not decrease as reactivity tests progressed suggesting that the handler kept her positive intrinsic value even without further reinforcements. Hemsworth et al. (1986b) reported that previous positive handling in pigs can increase the motivation to approach the handler later in life and facilitate the development of human-pig relationship. As demonstrated in calves (Krohn et al., 2001), a previous socialisation to human also decreased the flight response of piglets from positive treatments during the handler approach. The FOOD and PASSIVE piglets quickly became habituated to the new context, i.e. the handler approach, and they needed only 2 weeks to become as confident with the handler as FOODHD and GENHD. Their previous habituation to the handler presence may have accelerated the habituation processes to the handler approach. A long-term positive human-pig relationship may have been established, showing that a good perception of humans or at least a reduced fear could be achieved.

Although CONTROL piglets progressively became habituated to the handler with the repetition of reactivity tests, the present study brings to light the importance of human contact, as an unfamiliar handler may also be perceived as potentially threatening. Tameness may be achieved by habituation (Price, 1984) but, contrary to FOOD and PASSIVE piglets, five reactivity tests spread out over 5 weeks were not sufficient to completely tame piglets.

4.7. Conclusions

The present study succeeded in developing an efficient procedure of standardised experience with a human and a reactivity test in two phases for weaned piglets. A 5-days protocol of experience with a human was sufficient to strongly modulate the perception of humans in weaned piglets for at least 5 weeks. The present study also provides new elements about the pigs' perception of the human on the basis of previous interactions. It emphasises the importance of human presence but also movement (gentle or rough) and

contact. In addition, piglets demonstrated strong memorisation skills. It also called attention to the natural propensity of piglets to interact with humans and their remarkable adaptability to human behaviour. All these elements should be taken into account when making recommendations to producers on the handling of young pigs. It should also encourage stockmen to adopt a proactive and positive attitude towards animals, rather than just reduce negative experiences.

4.8. Acknowledgements

The authors wish to thank Marjolaine St-Louis for her assistance and Ophélie Menant for participating in the preliminary experiments. The authors are grateful to Steve Méthot for helping with the statistical analysis and the staff of the Swine Complex, in particular Mélanie Turcotte and Édouard Bérubé, for caring for the animals and providing a good management. This project and S. Brajon PhD studentship were funded by Agriculture and Agri-Food Canada. M. J. Hötzel was funded by a CNPq, Brazil fellowship (PDE 200792/2011-3).

4.9. References

- Boissy, A., Arnould, C., Chaillou, E., Désiré, L., Duveaux-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.
- Boivin, X., Garel, J.P., Durier, C., Le Neindre, P., 1998. Is gentling by people rewarding for beef calves? *Applied Animal Behaviour Science* 61, 1-12.
- Boivin, X., Lensink, B.J., Tallet, C., Veissier, I., 2003. Stockmanship and farm animal welfare. *Animal Welfare* 12, 479-492.
- Brown, J.A., Dewey, C., Delange, C.F.M., Mandell, I.B., Purslow, P.P., Robinson, J.A., Squires, E.J., Widowski, T.M., 2009. Reliability of temperament tests on finishing pigs in group-housing and comparison to social tests. *Applied Animal Behaviour Science* 118, 28-35.

- CCAC, 2009. Canadian Council on Animal Care guidelines on: the care and use of farm animals in research, teaching and testing. Canadian Council on Animal Care in Science, Ottawa, Ontario, Canada.
- Courboulay, V., Foubert, C., 2007. Testing different methods to evaluate pig welfare on farm. *Animal Welfare* 16, 193-196.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.C., Canali, E., Jones, R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behavior* 92, 340-374.
- Gonyou, H.W., Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., 1986. Effects of frequent interactions with humans on growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 16, 269-278.
- Graml, C., Niebuhr, K., Waiblinger, S., 2008. Reaction of laying hens to humans in the home or a novel environment. *Applied Animal Behaviour Science* 113, 98-109.
- Grandin, T., 1980. Observations of cattle behavior applied to the design of cattle-handling facilities. *Applied Animal Behaviour Science* 6, 19-31.
- Grignard, L., Boivin, X., Boissy, A., Le Neindre, P., 2001. Do beef cattle react consistently to different handling situations? *Applied Animal Behaviour Science* 71, 263-276.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Coleman, G.J., Hansen, C., 1989. A study of the relationships between the attitudinal and behavioural profiles of stockpersons and the level of fear of humans and reproductive performance of commercial pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 23, 301-314.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1986a. The influence of handling by humans on the behaviour, reproduction and corticosteroids of male and female pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 15, 303-314.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1987. The influence of inconsistent handling by humans on the behaviour, growth and corticosteroids of young pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 17, 245-252.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., Gonyou, H.W., 1986b. The influence of early contact with humans on subsequent behavioural response of pigs to humans. *Applied Animal Behaviour Science* 15, 55-63.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Treacy, D., Madgwick, P., 1990. The heritability of the trait fear of humans and the association between this trait and subsequent reproductive performance of gilts. *Applied Animal Behaviour Science* 25, 85-95.
- Hemsworth, P.H., Verge, J., Coleman, G.J., 1996. Conditioned approach-avoidance responses to humans: the ability of pigs to associate feeding and aversive social experiences in the presence of humans with humans. *Applied Animal Behaviour Science* 50, 71-82.

4. Persistence de la réactivité à l'humain / Persistency of reactivity to humans

- Henry, S., Richard-Yris, M.-A., Hausberger, M., 2006. Influence of various early human-foal interferences on subsequent human-foal relationship. *Developmental Psychobiology* 48, 712-718.
- Henry, S., Richard-Yris, M.-A., Tordjman, S., Hausberger, M., 2009. Neonatal handling affects durably bonding and social development. *PLoS ONE* 4, e5216.
- Hild, S., Coulon, M., Schroeder, A., Andersen, I.L., Zanella, A.J., 2011. Gentle vs. aversive handling of pregnant ewes: I. Maternal cortisol and behavior. *Physiology & Behavior* 104, 384-391.
- Jago, J.G., Krohn, C.C., Matthews, L.R., 1999. The influence of feeding and handling on the development of the human-animal interactions in young cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 62, 137-151.
- Krohn, C.C., Jago, J.G., Boivin, X., 2001. The effect of early handling on the socialisation of young calves to humans. *Applied Animal Behaviour Science* 74, 121-133.
- Laurence, A., Lumineau, S., Calandreau, L., Arnould, C., Leterrier, C., Boissy, A., Houdelier, C., 2014. Short- and long-term effects of unpredictable repeated negative stimuli on Japanese quail's fear of humans. *PLoS ONE* 9, e93259.
- Lensink, B.J., Boivin, X., Pradel, P., Le Neindre, P., Veissier, I., 2000. Reducing veal calves' reactivity to people by providing additional human contact. *Journal of Animal Science* 78, 1213-1218.
- Mateo, J.M., Estep, D.Q., McCann, J.S., 1991. Effects of differential handling on the behaviour of domestic ewes (*Ovis aries*). *Applied Animal Behaviour Science* 32, 45-54.
- Miura, A., Tanida, H., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1996. The influence of human posture and movement on the approach and escape behaviour of weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 49, 247-256.
- Newberry, R.C., Wood-Gush, D.G.M., Wall, J.W., 1988. Playful behaviour of piglets. *Behavioural Processes* 17, 205-216.
- Pearce, J.M., 1997. Conditioning techniques. In: Pearce, J.M. (Ed.), *Animal learning and cognition: An introduction*. Psychology Press Ltd., Wiltshire, UK, pp. 28-34.
- Pedersen, V., 1994. Long-term effects of different handling procedures on behavioural, physiological, and production-related parameters in silver foxes. *Applied Animal Behaviour Science* 40, 285-296.
- Price, E.O., 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology* 59, 1-32.

- Reisberg, D., Heuer, F., 1995. Emotion's multiple effects on memory. In: McCaugh, J.L., Weiberger, N.M., Lynch, G. (Eds.), *Brain and Memory: Modulation and Mediation of Neuroplasticity*. Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 84-92.
- Sankey, C., Henry, S., Górecka-Bruzda, A., Richard-Yris, M.-A., Hausberger, M., 2010. The way to a man's heart is through his stomach: What about horses? *PLoS ONE* 5, e15446.
- Sommavilla, R., Hötzel, M.J., Dalla Costa, O.A., 2011. Piglets' weaning behavioural response is influenced by quality of human-animal interactions during suckling. *Animal* 5, 1426-1431.
- Tallet, C., Veissier, I., Boivin, X., 2005. Human contact and feeding as rewards for the lamb's affinity to their stockperson. *Applied Animal Behaviour Science* 94, 59-73.
- Tallet, C., Veissier, I., Boivin, X., 2009. How does the method used to feed lambs modulate their affinity to their human caregiver? *Applied Animal Behaviour Science* 119, 56-65.
- Tanida, H., Miura, A., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1994. The role of handling in communication between humans and weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 40, 219-228.
- Tanida, H., Miura, A., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1995. Behavioral response to humans in individually handled weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 42, 249-259.
- Terlouw, E.M.C., Porcher, J., 2005. Repeated handling of pigs during rearing. I. Refusal of contact by the handler and reactivity to familiar and unfamiliar humans. *Journal of Animal Science* 83, 1653-1663.
- van Erp-van der Kooij, E., Kuijpers, A.H., Schrama, J.W., van Eerdenburg, F.J.C.M., Schouten, W.G.P., Tielen, M.J.M., 2002. Can we predict behaviour in pigs? Searching for consistency in behaviour over time and across situations. *Applied Animal Behaviour Science* 75, 293-305.
- Waiblinger, S., Boivin, X., Pedersen, V., Tosi, M.-V., Janczak, A.M., Visser, E.K., Jones, R.B., 2006. Assessing the human-animal relationship in farmed species: A critical review. *Applied Animal Behaviour Science* 101, 185-242.
- Wiepkema, P.R., Koolhaas, J.M., 1993. Stress and animal welfare. *Animal Welfare* 2, 195-218.
- Zulkifli, I., 2013. Review of human-animal interactions and their impact on animal productivity and welfare. *Journal of Animal Science and Biotechnology* 4, 1184-1125.

5.ARTICLE 2 :
PROCESSUS DE
RECONNAISSANCE /
GÉNÉRALISATION

Animal Cognition, 2015, 18:6, 1299-1316

doi: 10.1007/s10071-015-0900-2

**THE PERCEPTION OF HUMANS BY PIGLETS:
RECOGNITION OF FAMILIAR HUMANS AND
GENERALISATION TO UNFAMILIAR HUMANS**

Sophie Brajon^{1,2}, Jean-Paul Laforest², Renée Bergeron³, Céline Tallet^{4,5}, Nicolas Devillers¹

¹ Agriculture and Agri-Food Canada, Dairy and Swine R&D Centre, Sherbrooke, Qc, Canada

² Université Laval, Department of Animal Science, Quebec city, Qc, Canada

³ University of Guelph, Animal and Poultry Science, Guelph, Ontario, Canada

⁴ INRA, UMR1348 PEGASE, Saint-Gilles, France

⁵ Agrocampus Ouest, UMR1348 PEGASE, Rennes, France

5.1. Résumé

Cette étude a été réalisée afin de déterminer dans quelle mesure les porcelets sevrés sont capables de discriminer des humains familiers et généraliser leur expérience passée face aux inconnus. Quarante-huit groupes de trois porcelets ont reçu deux périodes successives de 5 jours de conditionnement de même valence ou de valence opposée (positive et/ou négative) données par une ou deux expérimentatrices. Leur réactivité a ensuite été testée face à ces expérimentatrices familières et une nouvelle expérimentatrice inconnue. La réactivité des porcelets face à l'approche d'une expérimentatrice familière reflétait mieux l'expérience passée avec elle étant donné que les porcelets adaptaient leur comportement selon la nature des renforcements reçus par chacune d'elles. Par contre, la réaction des porcelets face à une expérimentatrice familière immobile illustre la propension naturelle des porcelets à chercher à interagir avec l'humain, même après avoir vécu une expérience négative. Bien que les porcelets aient montré qu'ils pouvaient étendre leur mémoire des humains à une inconnue par processus de généralisation, plusieurs facteurs intervenaient, notamment la complexité de l'expérience (constante ou inconstante) et le contexte dans lequel les porcelets étaient testés avec l'inconnue (immobile ou approchant). Pour conclure, les processus de reconnaissance et de généralisation de l'expérience avec l'humain ne dépendent pas seulement des interactions passées mais aussi du contexte, dépendamment du degré de similitude avec leur expérience passée.

Mots-clefs : relation homme-animal ; porc ; Sus scrofa ; discrimination ; généralisation ; mémoire des humains ; réaction dépendante au contexte.

5.2. Abstract

Humans are part of the environment of domestic animals and interact with them daily, providing a good basis for the study of interspecific relationships. Abilities to discriminate and recognise individuals form the basis of these relationships and they are crucial skills for domestic animals, since individual humans can differ in their behaviour towards them. At the same time, with experience, animals may develop a general memory of humans and generalise their behaviour towards strangers. This study aimed to determine the extent to which weaned piglets can discriminate familiar humans and generalise their past experience when faced with unfamiliar humans. Forty-eight groups of three piglets were submitted to two consecutive five-day conditioning periods of the same or opposite valence (positive and/or negative) given by one (A) or two (A then B) handlers. The reactivity of piglets to a motionless human and to an approaching human was measured before and after conditioning periods with unfamiliar and familiar handlers. Thereafter, piglets which received treatments with the two handlers A and B were subjected to a choice test between both handlers. The reactivity to an approaching human appeared to better reflect the past experience with familiar handlers since piglets clearly recognised them and adapted their behaviour accordingly. In contrast, reaction of piglets to a motionless human reflected their natural propensity to seek interaction, even after a negative experience. Although piglets were able to extend their memory of humans to an unfamiliar human through generalisation, many factors seemed to interact in this process, especially the complexity of the previous experience (inconsistent vs consistent) and the context in which piglets met the unfamiliar human (motionless vs approaching). We conclude that discrimination and generalisation processes of reactivity to humans do not simply rely on past interactions, but also depend on the context according to the degree of similitude with their past experience.

Keywords: human-animal relationship, pig, Sus scrofa, discrimination, generalisation, memory of humans, context-dependent reaction.

5.3. Introduction

The ability to discriminate individuals is a crucial skill whenever there are repeated interactions among various individuals differing in their intentions and requiring differential behavioural responses (Tibbetts & Dale, 2007). Discrimination (“Are you different?”), which does not suppose any cognitive understanding of the identity of individuals, is a prerequisite for true individual recognition (“Do I know you?”) (McLeman et al., 2005). Recognition is a unique response to something in the environment based on some form of previous experience. In a social context, intra-species recognition plays a key role in interactions including mate choice, parent-offspring interactions, nepotistic situations, dominance hierarchies and territory or kin defence (Mateo, 2004). On another hand, animals live in a continuously changing environment and generalisation of stimuli is an important process to ensure stability and consistency in their behaviour (Keller & Schoenfeld, 1950, pp.116). When animals are confronted with new stimuli, they may refer to known ones to adjust their behaviour. Hence, it is supposed that they may form a memory of relevant stimuli and, with experience, attribute a general significance, which may be applicable when faced with unfamiliar but likeness stimuli (Fureix et al., 2009).

Because humans are, along with conspecifics, the main figures of the environment of domesticated animals, they may progressively become significant (Fureix et al., 2009). This hypothesis is well illustrated by the study of Albiach-Serrano et al. (2012) in which wild boars and domestic pigs had to find hidden food using the human pointing gesture as a cue. They showed that wild boars, but not domestic pigs, were able to solve the task, most likely because they had previously been fed by hand, as opposed to pigs that obtained their food from a feeder. Therefore, over time and with repeated experience, wild boars may have associated the gesture of throwing food with pointing, and hence attributed a significance to this behaviour. With more extensive training, domestic pigs might also have reached a comparable level, since another study showed that domestic pigs also had the ability to follow human gestures to find hidden food (Nawroth et al., 2013a), probably because of their specific training.

These examples among others show that discrimination/generalisation abilities can expand to hetero-specific relationships. Domestication provides the ideal social environment for selecting animals displaying social skills with humans (Miklósi et al., 2003). While companionship and cognitive skills of companion animals have been extensively studied (e.g., dogs: Kerepesi et al., 2015; Miklósi & Topál, 2013; Ratcliffe et al., 2014; horses: Proops & McComb, 2012; Lampe & Andre, 2012), behavioural plasticity of farm animals in comparative social cognition studies is relatively less known. The human-animal relationship on the farm is also a central question in terms of animal welfare (Waiblinger et al., 2006). Previous studies have revealed that domestic animals such as cows, sheep, rabbit and hens can discriminate two familiar humans and use this information as a cue in an operant task (Davis & Taylor, 2001; Davis & Gibson, 2000; Davis et al., 1998; Taylor & Davis, 1998), suggesting the presence of cognitive abilities to form a memory of individual humans and recognise them. According to experience, humans may be associated with negative properties and become predictors of negative events (Hemsworth et al., 2011), or they may be associated with positive properties and be considered predictors of positive events (Davis & Taylor, 2001) or potential social partners (Brajon et al., 2015), as a result of an associative learning process. Humans can acquire reassuring properties in situations of social isolation (Rushen et al., 2001; Tallet et al., 2005) and these properties are specific to the familiar caregiver (Boivin et al., 1997). Nevertheless, some studies showed that animals can also create a general memory of humans, based on experience, and generalise it to strangers (Destrez et al., 2013; Breuer et al., 2003; Munksgaard et al., 1997; Hemsworth et al., 1994).

It is generally acknowledged that pigs have good socio-cognitive skills. Domestic pigs are able to discriminate between pairs of conspecifics based on either visual, olfactory or auditory cues (McLeman et al., 2005; McLeman et al., 2008; Mendl et al., 2002) and to use their memory of conspecifics to adjust their own behaviour, such as their foraging speed in the presence of familiar dominant animals (Held et al., 2010). The long shared history with humans (Albarella et al., 2007) makes pigs interesting models for the study of interspecific relationships and perception of humans by a domestic species but studies that have explored discrimination and generalisation abilities of pigs in a context of human-pig relationship have found apparently conflicting results (e.g. Somnavilla et al., 2011; Tanida

& Nagano, 1998; Terlouw & Porcher, 2005). For example, Hemsworth et al. (1994) found that pigs generalise their behaviour to unfamiliar handlers whereas Tanida and Nagano (1998) showed that they are able to discriminate a familiar handler from a stranger. However, Tanida and Nagano (1998) gave positive consistent treatment to pigs and Hemsworth et al. (1994) gave inconsistent treatment (positive and negative physical contact), suggesting that the nature of the experience may strongly modulate discrimination and generalisation processes. This may also explain why neutrally treated piglets showed comparable avoidance scores in the presence of familiar and unfamiliar handlers, while aversively treated piglets discriminated between aversive familiar and unfamiliar handlers (Sommavilla et al., 2011). In addition, Hemsworth et al. (1994) also reported that growing-finishing pigs handled by a first handler in a predominantly positive manner (positive to negative interactions at a ratio 4:1) and by a second handler in a predominantly negative manner (positive to negative interactions at a ratio of 1:4) generalise their behavioural responses when faced with the two familiar handlers. This suggests that it may be more advantageous to remain cautious with both familiar handlers, regardless of the ratio of negative interactions, but it is unclear whether pigs can discriminate and recognise a truly positive handler from a truly negative handler. Finally, the nature of cues given (e.g. same vs different clothes colours, attentive vs non-attentive experimenter) and the nature of the test (e.g. motionless vs approaching human, choice test vs exposures to each human one by one) may also influence the reaction of animals to humans (Brajon et al., 2015; Nawroth et al., 2013a; Koba & Tanida, 1999, 2001).

In brief, discrimination/recognition (memory of individual humans) and generalisation (general memory of humans) are naturally paired and there is likely a complex interplay between these two processes (Rushen et al., 1999; Keller & Schoenfeld, 1950, pp.117). To study these behavioural processes, we chose to focus on young animals (i.e. three to seven weeks) since it is well-known that there is a critical period for social development and learning (Held & Špinka, 2011; Špinka et al., 2001; Jensen & Stangel, 1992). Surprisingly, the human-pig relationship during the post-weaning period has been poorly studied although piglets may form a general memory of humans during their first weeks of life (Hemsworth et al., 1986). The present study aimed at evaluating to what extent piglets can adjust their behaviour according to the familiarity and the identity of the

handler based on their past interactions. More specifically, this study was designed to determine how the valence (positive vs negative) and the consistency (inconsistent vs consistent) of the experience with one or two humans modulate responses of the piglets to familiar and unfamiliar handlers. The first part of the study is dedicated to understanding whether piglets can discriminate and recognise familiar humans and the second part is dedicated to understanding whether piglets can attribute a general significance to humans and use this information to react to strangers on the basis of previous interactions.

5.4. Materials and methods

5.4.1. Animals and housing

A total of 144 piglets from 23 litters ((Yorkshire x Landrace) x Duroc) born at the experimental piggery of the Dairy and Swine Research & Development Centre (Sherbrooke, QC, Canada) were divided over time into four blocks of 12 groups. On weaning day (21 ± 2 days of age), they were allocated to one of 48 groups of three piglets and housed in experimental rooms containing four pens of 5.19 m² with plastic-coated expanded metal flooring. The rooms were supplemented by artificial light between 0700 and 1900 hours and temperature was maintained between 22 and 25°C. Commercial feed and water were supplied *ad libitum*. Each group was composed of individuals of both genders from three different litters, with a difference of at least 1 kg weaning weight between the medium and both the lightest and the heaviest piglets. Teeth were not clipped or ground, tails were not docked and males were not castrated. Following the formation of the groups and their introduction in pens, piggery staff was not allowed to enter the pens or to handle piglets and could only visually check their health status once a day. Six piglets were removed from their groups, and thus from the project because of health problems. One group was removed from the project because two piglets had leg problems. At the end of experiments, subjects were returned to the research station herd. Animals were cared for according to the Canadian Council on Animal Care guidelines (CCAC, 2009) and the experimental protocol was approved by the institutional animal care committee of the research centre (authorisation #408).

5.4.2. Treatments

Treatments consisted in two 5-day conditioning periods over two weeks, both given by handler A, or a first conditioning period given by handler A followed by a second given by handler B (Figure 5.1). The valence of a conditioning period could be positive (POS) or negative (NEG). During the first week, two treatments were applied by handler A: positive conditioning period (APOS, N = 24 groups) or negative conditioning period (ANEG, N = 23 groups). During the second week, the two treatments were divided into six treatments: positive consistent conditioning periods given by two handlers (APOS-BPOS, N = 8 groups), negative consistent conditioning periods given by two handlers (ANEG-BNEG, N = 8 groups), inconsistent conditioning periods given by two handlers (APOS-BNEG or ANEG-BPOS, N = 8 and 7 groups, respectively) or inconsistent conditioning periods given by only one handler (APOS-ANEG or ANEG-APOS, N = 8 and 8 groups, respectively). Four days after weaning, a novel object (2.5 kg ice bag closed with a plastic lid and filled with gravel) previously fixed on the ceiling over each pen was released using an electromechanical switch. The object fell in the centre of the pen in a virtually delimited area (70 cm diameter circle), was left there for 10 min, and the latency to touch the object was measured for each piglet, as a measure of fear (Magnani et al. 2012). Allocation of groups between treatments was based on the group average latency to approach the novel object during the novel object test and the group average weight at weaning in order to balance as much as possible the temperament and weight of piglets between treatments.

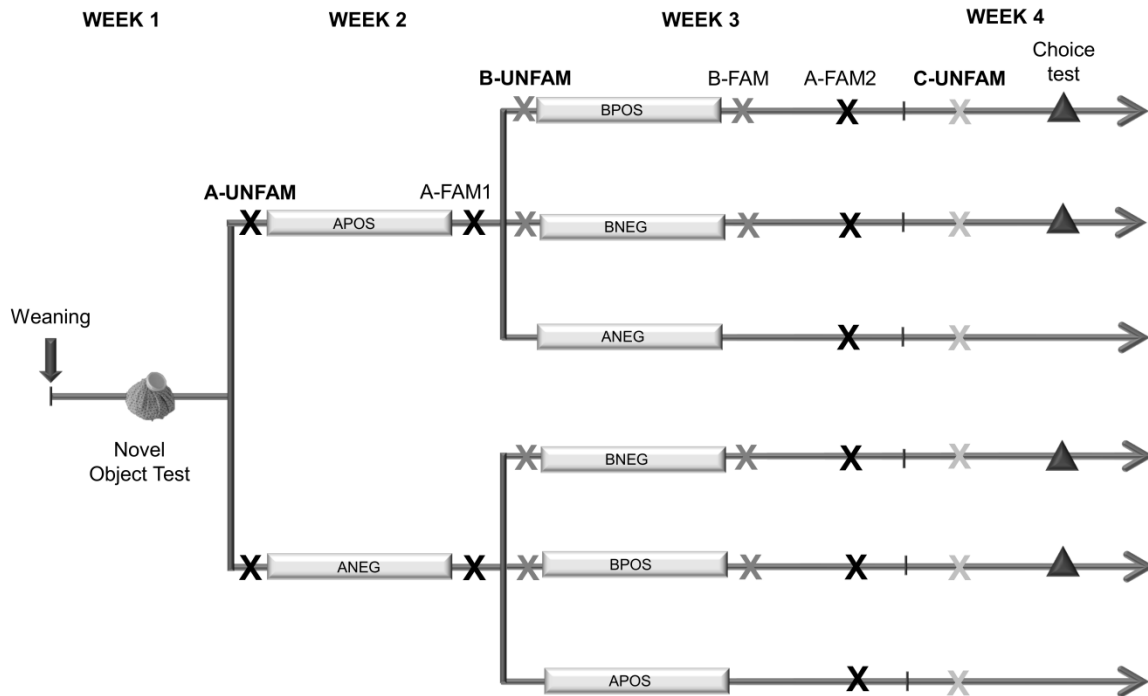


Figure 5.1. Timelines of the experiments from the weaning day (grey arrow) until the end of the experiments on the fourth week post-weaning.

The novel object test performed on the first week post-weaning is represented by the object used (i.e. ice bag closed with a plastic lid and filled with gravel). The conditioning periods with each handler on the two next weeks are represented by rectangles. The first conditioning period with handler A was positive (APOS) or negative (ANEG) and the second conditioning period with handler B or A was positive (BPOS or APOS) or negative (BNEG or ANEG). Reactivity tests with the handler A (A-UNFAM, A-FAM1 and A-FAM2) are represented by dark crosses, with the handler B (B-UNFAM, B-FAM) by dark grey crosses and with the handler C (C-UNFAM) by light grey crosses. Reactivity tests in bold specify that the handlers are unfamiliar at the moment of the test. The choice test between the two familiar handlers A and B on the last week is represented by a triangle.

The conditioning procedure was previously developed by Brajon et al. (2015) and consisted of giving 18 5-min conditioning sessions (3/day on Monday and Friday and 4/day from Tuesday to Thursday) per period starting a week after weaning with at least 1 hour between each session of the same day. The conditioning was administered to the whole group at once in the home pen. For each conditioning session, the following situation was repeated: the handler entered the pen, crossed the pen along the walls, sat motionless on a stool in a corner and waited for the piglets to approach to give strokes or to attempt to catch them. A virtual 110 cm radius arc delimited the handler area. No voice was used during conditioning to avoid disturbing piglets from nearby pens and the handler avoided gazing at

piglets and inadvertently giving cues, since pigs are sensitive to humans' attentional states (Nawroth et al., 2013b). However, the handler was constrained to look at piglets when giving strokes or capture attempt but she tried to avoid eye contact as much as possible.

Positive conditioning (POS) consisted in gently stroking the head and the body of piglets present in the handler area during standardised bouts of 5 s. The delivery of positive reinforcements started 30 s after all piglets had made contact with the handler or 1 min after only one or two piglets had made contact. Sudden movements were avoided but the handler could gently push the piglets away if they became too disturbing (e.g., climbing up onto the handler's knees or biting the handler too strongly).

Negative conditioning (NEG) consisted in abruptly attempting to catch piglets each time they entered the handler area by rapidly throwing arms forward.

All conditioning sessions were video recorded using digital video cameras at 15 FPS (Panasonic WV-CP 480, Panasonic, Mississauga, ON, Canada) and analysed using a specialised recording and viewing software (Omnicast, Genetec Inc., Montréal, QC, Canada). Percentage of piglets touching the handler (contact rate) and percentage of time in contact with the handler were recorded for piglets submitted to positive conditionings. Frequency of entry into the handler area, which corresponds to the number of capture attempts received, was recorded for piglets submitted to negative conditionings. Two trained observers blinded to treatments coded behaviour of piglets during conditioning sessions by focal sampling. The inter-observer concordance for contact rate was 100%, for time in contact, it was 91%, with a maximum difference of 2.5%, and for capture attempts, it was 100%.

5.4.3. Reactivity tests to familiar and unfamiliar handlers

Reactivity tests were performed before and after conditioning periods with familiar and unfamiliar handlers (Figure 5.1). Before the first conditioning period, the reactivity of piglets was tested with the unfamiliar handler A (A-UNFAM test). Before the second conditioning period, the reactivity of piglets was tested with the unfamiliar handler B (B-UNFAM test). Following both conditioning periods, the reactivity of piglets was tested

with a further unfamiliar handler C (C-UNFAM test). Reactivity of piglets was also tested with their familiar handlers. All piglets were tested with handler A after their first conditioning period with her (A-FAM1 test). Piglets which received a second conditioning period with handler B were tested with her (B-FAM test). Finally, reactivity to handler A was tested once again for all piglets following both conditioning periods (A-FAM2 test). Whereas handlers A and B knew the nature of treatments, C was blind. Handler A was a blond haired woman, 1.60 m tall, handler B was a black haired woman, 1.70 m tall and handler C was a brown haired woman, 1.60 m tall. Pigs distinguish only blue tones from a gradient of black to white (Eguchi et al., 1997). Thus, each handler consistently wore black, white or striped black and white overall and boots within a block of experiments. They exchanged overalls between blocks of experiments to standardise the association between treatments and overall colour. The piggery staff had green or blue overalls to clearly differentiate them from the handlers.

The test procedure, previously developed by Brajon et al. (2015), was divided into two phases: “motionless handler” phase and “handler approach” phase. During the motionless handler phase, the handler sat motionless in a corner and waited for the piglets to come in contact. The approach behaviour (contact rate, latency to first contact with the snout and time spent in contact) was recorded as during the conditioning sessions. Thirty seconds after the third piglet had come in contact or 4.5 min after the beginning of the test, the handler made a movement with her arm in order to warn piglets of her upcoming attempt to touch them. Thirty seconds later, the handler approach phase started and the handler slowly attempted to touch the snout and then an ear of each piglet. The order of the piglets was previously standardised. The handler returned to her seated motionless position for 30 s before approaching the next piglet. A reactivity score was given according to the piglet’s escape response: the piglet escaped before any contact (score = 4), when the handler touched its snout with her hand (score = 3), when the handler approached her hand from its ear (score = 2), when the handler touched its ear with her hand (score = 1) or the piglet did not escape at all (score = 0). Moving back more than a piglet length or turning back more than 90° was considered as an escape. The handler could slowly move from the stool adopting a quadruped posture to attempt to touch the piglet if it was too far away

(more than an arm's length). One trained observer blinded to treatments coded behaviour of piglets during reactivity test sessions by focal sampling.

5.4.4. Choice test between the two handlers

Following both conditioning periods, the Tuesday of the fourth week, groups of piglets that received handling from both A and B were subjected to a choice test between them in the home pen (Figure 5.1). Fifteen minutes before the test, a dividing Y-maze low-wall (a white plastic low-wall in the same material as the pen low-walls) was installed by a stockman according to a standard procedure (Figure 5.2). After a habituation phase of 15 min for piglets, the stockman came back with an isolation board (a polystyrene board, Isoclad[®], Groupe Isofoam, Sainte-Marie, QC, Canada) to isolate piglets from the Y-maze low-wall side. Once the isolation board was positioned, handlers A and B entered quietly the pen by the Y-maze side and sat on each side of the Y-maze far from the piglets' eyes for 3 min to let the piglets calm down. The position of each handler was balanced between tests. Thereafter, the stockman removed the isolation board and left the experimental room. The test started from the moment the door of the room was closed and it lasted 3 min. The choice of handler, which referred to the first handler touched with the snout, and the latency to first enter the handler area for each handler were recorded by one trained observer blinded to treatments.

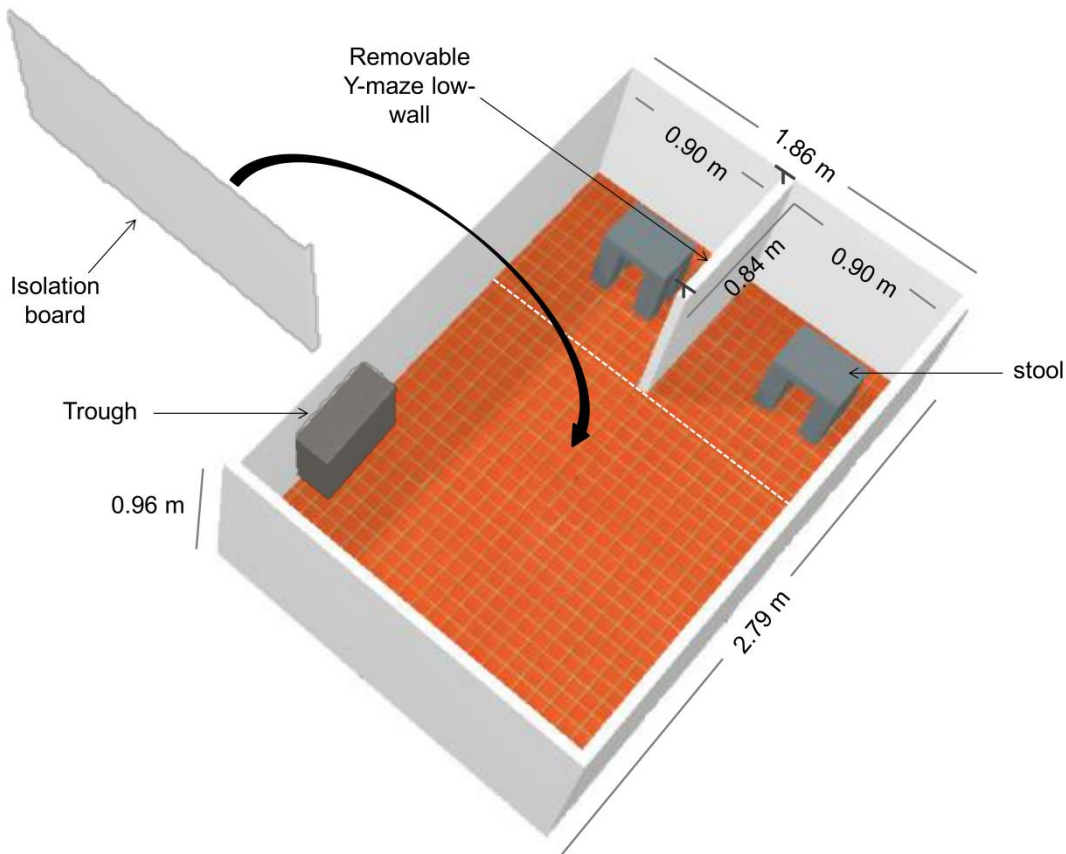


Figure 5.2. Schematic representation of the home pen during the choice test.

A removable Y-maze low-wall is fixed 10 min before the test. Then, a board is used to isolate piglets on the trough side while the handlers enter the pen to sit on the stools on each side of the Y-maze low-wall. Each handler area is represented by the square where she sits behind the virtual dotted white line.

5.4.5. Statistical analyses

All analyses were carried out using SAS software (version 9.2; SAS Institute Inc.) and the significance threshold was 0.05. The experimental unit was the group of three piglets to take into account the social influence within the group.

The results are split according to two main questions. To understand the extent to which piglets can discriminate and recognise familiar handlers based on previous interactions (*Part I*, see below), only groups of piglets that received a treatment involving the two handlers A and B were considered. Thus, APOS-ANEG and ANEG-APOS were not considered in this part. However, all the six treatment groups were considered for the

investigation on the ability of piglets to generalise their behaviour towards strangers (*Part 2*, see below).

To evaluate the effect of the first conditioning period with handler A, average durations and scores were calculated per group and normality of residuals was tested using Shapiro-Wilk test. Then, after performing an angular transformation, percentage of time in contact and frequency of entry in the handler's area were compared between the first and the last day with an analysis of variance. The MIXED procedure of SAS was used with day and session within day as fixed effects and session within day as repeated measures. Over the second conditioning period with handler B, the area under the curve (AUC) for each behavioural measure (time in contact, contact rate and frequency of entry in the handler area) and treatment was calculated to compare the evolution of approach behaviour towards handler B across time between piglets which received a first positive conditioning period and those which received a first negative conditioning period with handler A. The AUC of contact rate and percentage of time in contact were compared between groups of piglets that received positive conditioning during the second week (i.e. APOS-BPOS vs ANEG-BPOS) using the MIXED procedure with treatment as fixed-effect. The AUC of frequency of entry in the handler's area were compared between piglets that received negative conditioning during the second week (i.e. APOS-BNEG vs ANEG-BNEG) using the same procedure. The frequency of entry in the handler area was also compared between APOS-BNEG and ANEG-BNEG treatments after performing an angular transformation and using the MIXED procedure with treatment as fixed effect and session as repeated measures. Data are presented as adjusted means \pm SE and confidence limits (square brackets) were back-transformed to the original scale for presentation in the text.

During reactivity tests, behavioural responses were compared between combinations of treatments relating to the research questions. The latencies to first contact with the handlers were analysed using the non-parametric Kaplan-Meier method based on the modelling of the survivor curve of each treatment over time. The Kaplan-Meier method handles individual latencies by taking into account censored data, which are the non-approaches in the present study. Average percentage of time in contact with the handlers and average scores to the handler's approaches were calculated per group and normality of

residuals was tested using Shapiro-Wilk test. Thereafter, angular transformations were performed and data were compared using the MIXED procedure with treatment or reactivity test as fixed effect and reactivity test as repeated measure. Multiple comparisons were also performed using Tukey's adjustment of the Student's t-tests. Adjusted means and confidence limits (square brackets) for each treatment were back-transformed to the original scale for presentation in the text and in Figures 5.5, 5.7 and 5.8.

Two behavioural measures from the choice test were analysed. The choice of handler (i.e., first handler touched with the snout) was compared between treatments using the GLIMMIX procedure with treatment as fixed effect and group of piglets as random effect. Multiple comparisons were also performed using Tukey's adjustment of the Student's t-tests. Adjusted means and confidence limits (square brackets) are presented in text. The latency to first enter the handler area was analysed using the Kaplan-Meier method as described above.

5.5. Results

5.5.1. Part 1: Discrimination and recognition of familiar humans

5.5.1.1. Conditioning periods: Associative learning process of the handlers' identity

It was firstly investigated whether piglets can gradually attribute, through a process of associative learning, positive or negative properties to the handler. The first positive conditioning period led to a significant increase in the time spent in contact with handler A from 25.7 [14.7-38.4] % of time on the first day to 70.2 [57.2-81.8] % on the last day of conditioning ($F_{1,15} = 48.22$; $P < 0.0001$). There was no significant change of the proportion of entries into the handler's area for piglets from ANEG treatment between the first and last day of the first conditioning period (0.07 [0.02-0.18] entries inside the handler area per session; $F_{1,14} = 0.17$; $P = 0.68$).

During the second conditioning period, the approach behaviour of piglets differed depending on the treatment received during the first conditioning. The BPOS piglets that

had received ANEG treatment showed a lower contact rate with handler B than BPOS piglets that had received APOS treatment (AUC: 2.8 ± 0.4 vs 4.4 ± 0.35 , respectively; $F_{1,13} = 9.81$; $P = 0.008$). In addition, they spent less time in contact over the first two days with handler B in comparison with BPOS piglets that had received APOS treatment (AUC: 68.8 ± 19.4 vs 158.4 ± 18.1 ; $F_{1,13} = 11.41$; $P = 0.005$; Figure 5.3). On the first day of the second conditioning, BNEG piglets that had received APOS treatment entered into the handler's area more often than the BNEG piglets that had received ANEG treatment ($1.0 [0.5-1.7]$ vs $0.2 [0.1-0.6]$ entries; $F_{1,14} = 3.04$; $P = 0.02$), but the difference was not significant over the whole conditioning week (AUC: 2.7 ± 0.8 vs 1.8 ± 0.8 ; $F_{1,14} = 0.71$; $P = 0.41$).

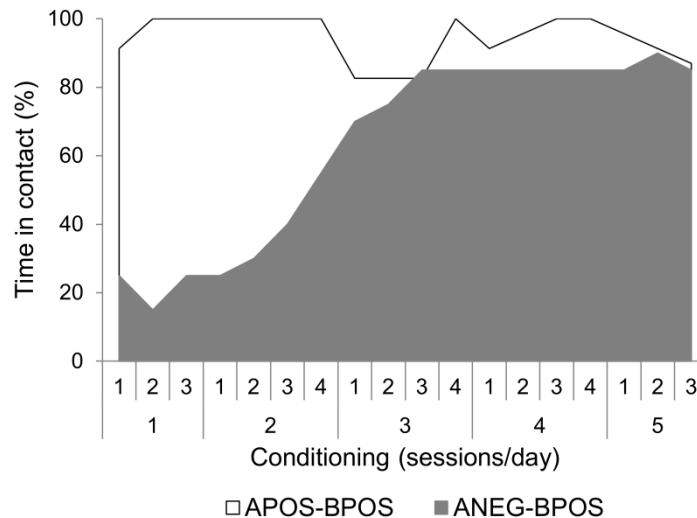


Figure 5.3. Learning process of the identity of the positive handler B.

Average percentage of time spent by piglets in contact with handler B over the second positive conditioning period with her. The area under the curve is represented for each conditioning treatment: negative with first handler and positive with second handler (ANEG-BPOS) and positive with both handlers (APOS-BPOS).

5.5.1.2. Reactivity to the handler A following the first conditioning period with her (A-FAM1 test)

Behavioural responses of APOS and ANEG piglets were compared to evaluate whether piglets correctly learnt the identity of the handler following the first conditioning period. APOS piglets were faster to make contact (Kaplan-Meier, $\chi^2 = 79.40$; $P < 0.0001$; Figure 5.4, A-FAM1) and spent significantly more time in contact ($82.3 [75.5-88.2]$ vs 0.1

5. Processus de reconnaissance - généralisation / Recognition - generalisation processes

[0.0-1.2] %; $F_{1,29} = 358.6$; $P < 0.0001$) with the motionless handler A than ANEG piglets. The average reactivity score to the handler approach was also lower for APOS piglets than for ANEG piglets (0.2 [0.1-0.4] vs 3.5 [3.2-3.7]; $F_{1,29} = 283.9$; $P < 0.0001$).

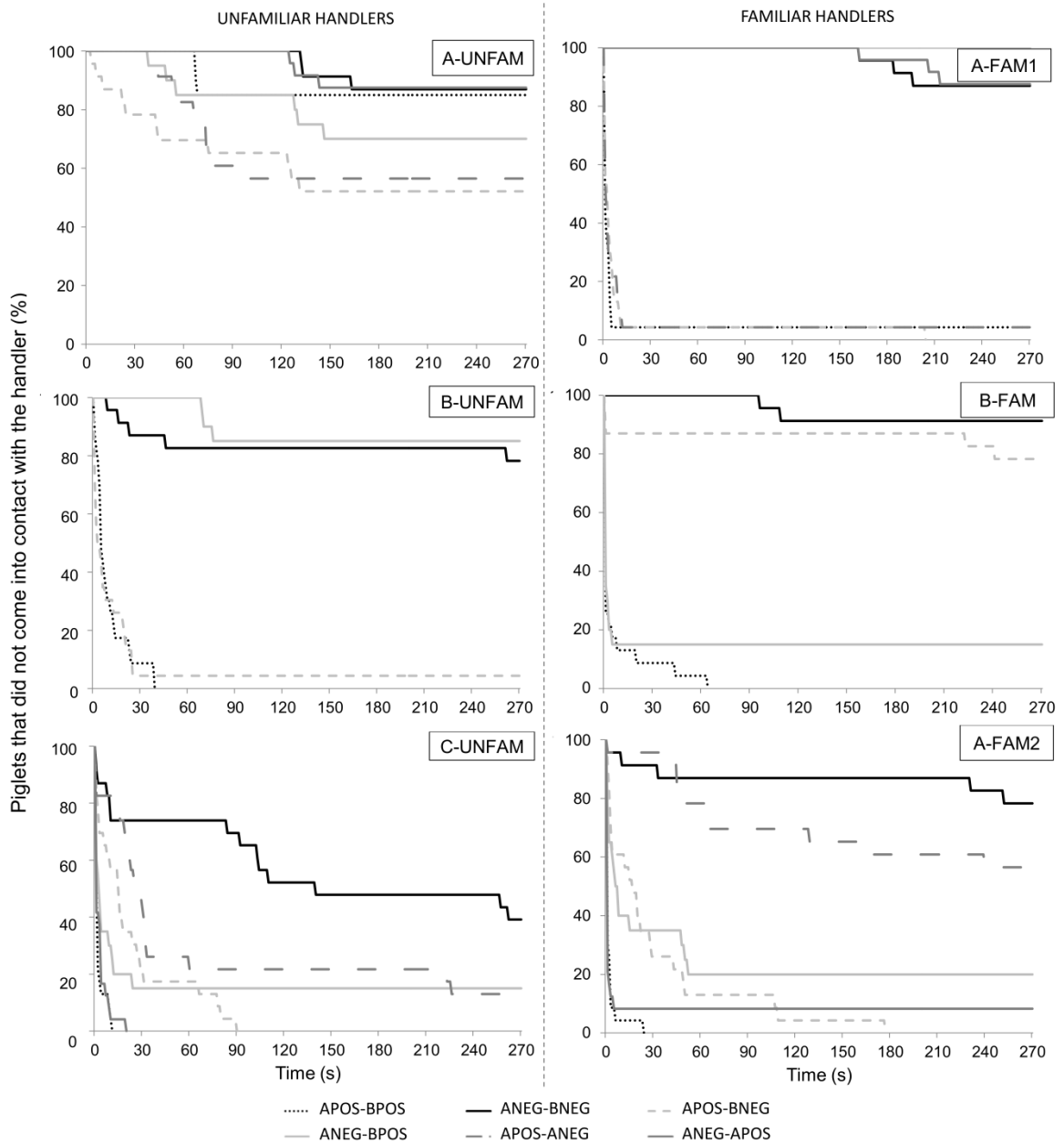


Figure 5.4. Latencies to approach familiar and unfamiliar handlers during the motionless handler phase of reactivity tests.

Survivor curve of piglets' first contact with the unfamiliar handler A before any conditioning (A-UNFAM), with the familiar handler A (A-FAM1) and the unfamiliar handler B (B-UNFAM) after the first conditioning period, and with the familiar handlers A (A-FAM2) and B (B-FAM) and the unfamiliar handler C (C-UNFAM) after both conditioning periods. The conditioning treatments are: positive consistent with two handlers (APOS-BPOS), negative consistent with two handlers (ANEG-BNEG), inconsistent with two handlers (APOS-BNEG and ANEG-BPOS) and inconsistent with one handler (APOS-ANEG and ANEG-APOS).

5.5.1.3. Reactivity to the handler B following both conditioning periods (B-FAM test)

It was hypothesised that the valence of the conditioned experience with handler A may interfere with the process of associative learning with the handler B. Yet following the second conditioning period, piglets that had received a positive conditioning with handler B, whatever the valence of their first conditioning with handler A, were faster to make contact (Kaplan-Meier, $\chi^2_3 = 62.40$; $P < 0.0001$, Figure 5.4, B-FAM) and spent more time in contact ($F_{3,27} = 17.52$; $P < 0.0001$; Figure 5.5A) with the motionless handler B than piglets that had previously received a negative conditioning period with her. However, during the handler approach, APOS-BNEG piglets were more reactive to the approach of the handler B than APOS-BPOS piglets, as well as ANEG-BNEG piglets compared to ANEG-BPOS piglets ($F_{3,27} = 11.50$; $P < 0.0001$; Figure 5.5B). In addition, consistent positive treatment (APOS-BPOS) induced a lower reactivity score than consistent negative treatment (ANEG-BNEG), while inconsistent treatments were intermediate and not different between them (Figure 5.5B).

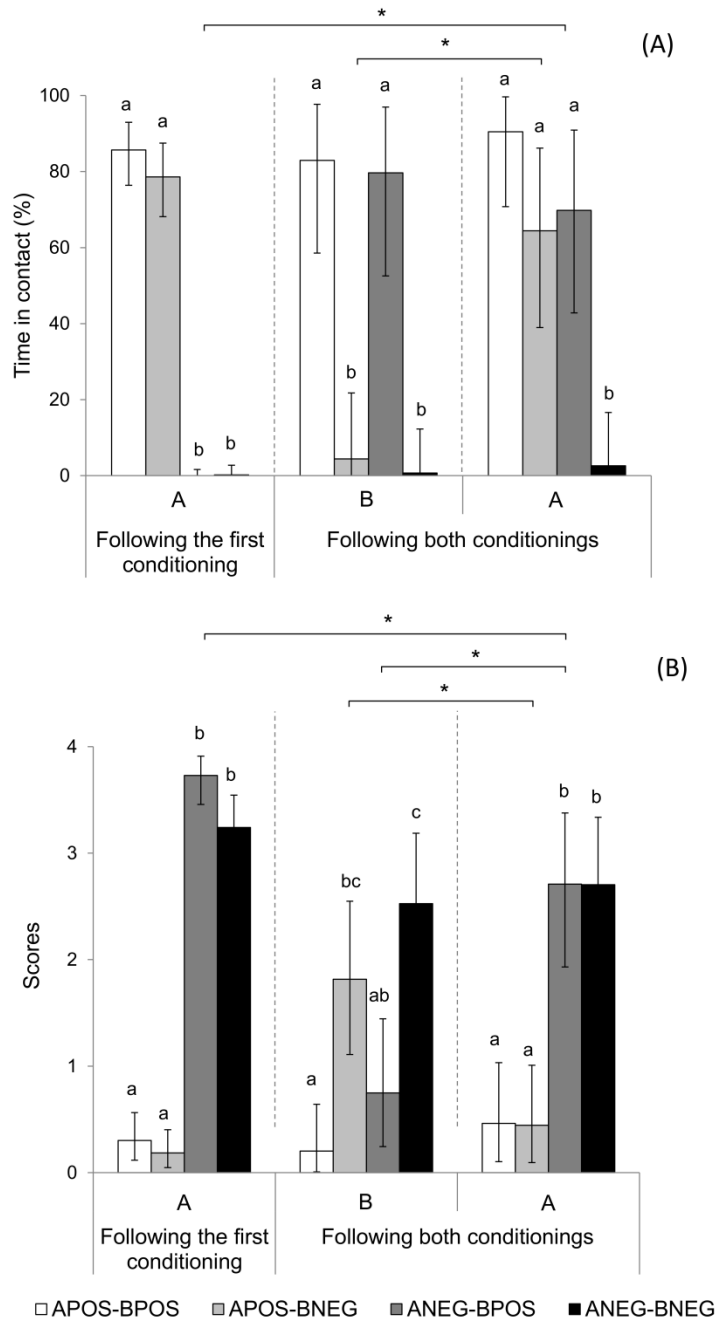


Figure 5.5. Discrimination and recognition of familiar handlers.

(A) Average percentage of time in contact (back-transformed least square means and confidence intervals) during the motionless handler phase and (B) Average reactivity scores (back-transformed least square means and confidence intervals) during the handler approach phase with the familiar handlers in reactivity tests following the first conditioning period (with A in A-FAM1) and following both conditioning periods (with B and A in B-FAM and A-FAM2, respectively). The conditioning treatments are: positive consistent (APOS-BPOS), inconsistent (APOS-BNEG and ANEG-BPOS) and negative consistent (ANEG-BNEG) with both handlers. ^{a, b} Means with different letters significantly differ ($P < 0.05$) between treatments within the reactivity test. * Means significantly differ ($P < 0.05$) between tests for a same treatment.

5.5.1.4. Recognition of handler A following both conditioning periods (A-FAM2 test vs A-FAM1 test)

The next step was to investigate whether the conditioning experience with the handler B modulates the perception of the handler A in A-FAM2 test and whether piglets recognise her and behave in the same way as in A-FAM1 test. The second reactivity test with the familiar handler A (A-FAM2 test) did not differ from the first one (A-FAM1 test) for most of the treatments (Figure 5.5). All piglets from the positive consistent treatment approached within 24 s and were significantly quicker to approach than piglets from all other treatments in the A-FAM2 test (Kaplan-Meier, $P < 0.003$, Figure 5.4, A-FAM2). The ANEG-BPOS piglets were the only one to show different approach behaviour. In fact, they were faster to contact handler A (Kaplan-Meier, $\chi^2_1 = 25.58$; $P < 0.0001$; Figure 5.4, A-FAM1 vs A-FAM2) and they spent more time in contact with her ($F_{1,6} = 37.82$; $P < 0.0001$; Figure 5.5A) after the positive conditioning period with the handler B in A-FAM2 test than in the A-FAM1 test. Overall, behavioural response of piglets during the handler approach phase remained consistent between A-FAM2 and A-FAM1 tests since piglets that received a negative conditioning period with handler A had higher reactivity scores than piglets that received a positive conditioning period with her ($F_{3,27} = 15.24$; $P < 0.0001$; Figure 5.5B). However, again, ANEG-BPOS piglets were less reactive when faced with the approaching handler A after the positive conditioning period with the handler B in A-FAM2 test than previously in the A-FAM1 test ($F_{1,6} = 26.03$; $P = 0.002$).

5.5.1.5. Discrimination of the two familiar handlers A and B following both conditioning periods (A-FAM2 vs B-FAM tests and choice test)

Reactivity of piglets was compared between handlers A and B following the two conditioning periods (A-FAM2 test vs B-FAM test) and behavioural responses were measured during the choice test to evaluate whether piglets discriminate and exert a preference for a particular handler on the basis of their previous experience. Behavioural responses of piglets from a same consistent treatment (APOS-BPOS or ANEG-BNEG) did not differ between handlers A (A-FAM2 test) and B (B-FAM test) during reactivity tests

($P > 0.10$, Figure 5.4, B-FAM vs A-FAM2 and Figure 5.5). However, piglets from inconsistent treatments reacted differently depending on their treatment and the handler involved in the reactivity test (A-FAM2 vs B-FAM tests) during the motionless handler and the handler approach phases. APOS-BNEG piglets were faster to approach handler A than handler B (Kaplan-Meier, $\chi^2_l = 22.40$; $P < 0.0001$) whereas ANEG-BPOS piglets were faster to approach handler B than handler A (Kaplan-Meier, $\chi^2_l = 5.87$, $P = 0.01$) (Figure 5.4, B-FAM vs A-FAM2). The APOS-BNEG piglets spent more time in contact with handler A in A-FAM2 test than with handler B in B-FAM test ($F_{1,7} = 39.12$; $P = 0.0004$) whereas ANEG-BPOS piglets spent a comparable percentage of time in contact with both handlers in A-FAM2 and B-FAM tests ($F_{1,6} = 1.45$; $P = 0.27$) (Figure 5.5A). Finally, reactivity scores to the handler approach were higher with handler B than with handler A for APOS-BNEG piglets ($F_{1,7} = 8.96$; $P = 0.02$), while they were greater with handler A than with handler B for ANEG-BPOS piglets ($F_{1,6} = 14.99$; $P = 0.008$) (Figure 5.5B).

Figure 5.6 shows a descriptive representation of the total percentage of piglets by treatment choosing each handler over time during the choice test. The first handler approached by piglets varied according to treatments ($F_{3,49} = 2.97$, $P = 0.04$). Indeed, a higher percentage of APOS-BNEG piglets chose handler A compared to ANEG-BPOS piglets (90.8% [62.3-98.3%] vs 27.8 [8.1-62.8%], respectively, $t_{49} = -2.81$; $P = 0.03$). Compared to ANEG-BPOS piglets, APOS-BNEG piglets showed a comparable latency to first approach handler A (Kaplan-Meier, $\chi^2_l = 1.2$; $P = 0.26$) but a higher latency to first approach handler B (Kaplan-Meier, $\chi^2_l = 5.43$; $P = 0.02$). All piglets from APOS-BPOS treatment approached one of the handlers within 33 s while only 21 % of ANEG-BNEG piglets approached during this time period. At the end of the 3-min test, an average of 35 % of ANEG-BNEG piglets did not approach at all. Hence, the APOS-BPOS piglets were faster to first approach a handler than ANEG-BNEG piglets (Kaplan-Meier, $\chi^2_l = 40.13$; $P < 0.0001$).

5. Processus de reconnaissance - généralisation / Recognition - generalisation processes

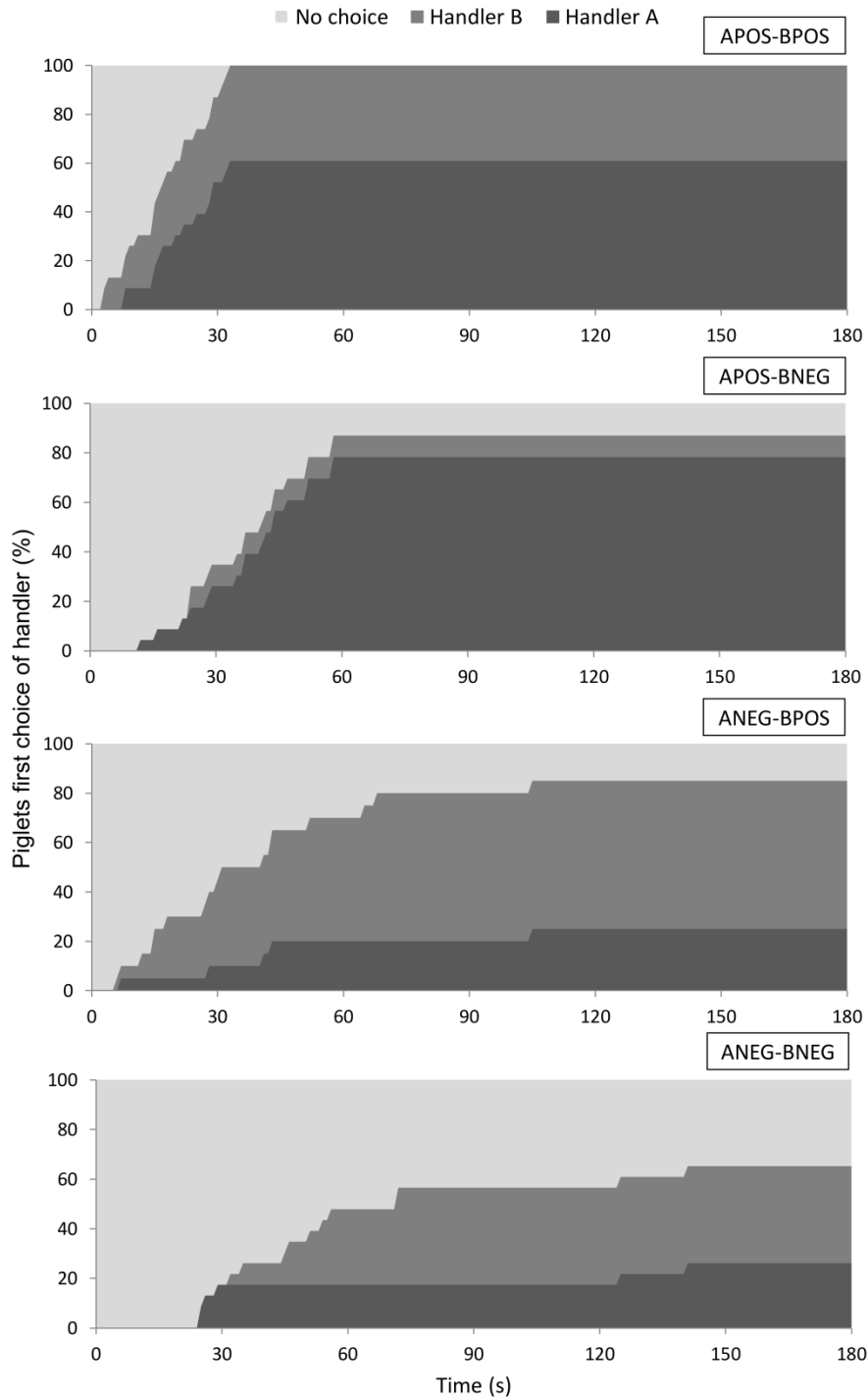


Figure 5.6. First choice of handler by piglets during the choice test.

Percentage of piglets touching a handler with the snout for the first time (i.e. piglet's first choice) over time during the choice test for each treatment. The final choice value for the treatment is represented at 180 s. The conditioning treatments are: positive consistent (APOS-BPOS), inconsistent (APOS-BNEG and ANEG-BPOS) and negative consistent (ANEG-BNEG) with both handlers.

5.5.2. Part 2: Generalisation of behavioural responses to unfamiliar humans

5.5.2.1. Reactivity to the unfamiliar handler A before any conditioned experience (A-UNFAM test)

Before any conditioning, an average of 15.0 [4.0-33.0] % and 3.0 [0.0-13.0] % of piglets from APOS and ANEG treatments respectively, made contact with the unfamiliar handler A ($F_{1,45} = 2.90$; $P = 0.10$). They spent 6.0 [1.7-12.6] % and 0.8 [0.0-4.1] % of time in contact with her respectively, during the motionless handler phase ($F_{1,45} = 3.83$; $P = 0.06$). During the handler approach phase, reactivity scores average 2.4 [1.9-3.0] and 2.5 [1.9-3.1] for APOS and ANEG treatments, respectively ($F_{1,45} = 0.03$; $P = 0.86$).

5.5.2.2. Generalisation of a first conditioning period with the handler A to the unfamiliar handler B (B-UNFAM test)

Behavioural responses with handler B in B-UNFAM were compared with responses to handler A before the conditioning period with her (A-UNFAM test) to see whether a conditioned experience with a handler modulate the reactivity to an unfamiliar handler. Comparison reveals differences during the motionless handler phase but not during the handler approach phase. During the motionless handler phase, APOS piglets approached the unfamiliar handler B more quickly than handler A (Kaplan-Meier, $\chi^2_1 = 63.8$; $P < 0.0001$, Figure 5.4, B-UNFAM vs A-UNFAM) and spent 77.5 [65.9-87.3] % of time with her instead of 6.0 [1.7-12.6] % with the unfamiliar handler A ($F_{1,15} = 103.49$; $P < 0.0001$). On the other hand, ANEG piglets remained consistent in their behaviour and spent 1.2 [0.0-5.8] % and 0.8 [0.0-4.1] % of time with the motionless unfamiliar handlers A and B ($F_{1,14} = 0.06$; $P = 0.81$).

Behaviours of piglets with the familiar handler A and the unfamiliar handler B were then compared after the first conditioning period with A (A-FAM1 vs B-UNFAM) to evaluate whether piglets generalised their experience with a familiar handler to a stranger. Results from the motionless handler phase showed that piglets spent a comparable time in contact with both familiar and unfamiliar handlers (Table 5.1). However, the latency to

make contact with the unfamiliar handler B was slightly longer than with the familiar handler A for APOS piglets (Kaplan-Meier, $\chi_1^2 = 12.7$; $P = 0.0004$, Figure 5.4, B-UNFAM vs A-FAM1). During the handler approach phase, APOS piglets had significantly lower reactivity scores with the handler A than B ($F_{1,15} = 53.46$; $P < 0.0001$), whereas ANEG piglets had significantly higher reactivity scores with the handler A than B ($F_{1,14} = 6.84$; $P = 0.02$) (Table 5.1).

Table 5.1. Behavioural response of weaned piglets to the familiar handler A (A-FAM1) and the unfamiliar handler B (B-UNFAM) following the first conditioning period with the handler A (transformed least square means \pm SEM with back-transformed means between brackets).

Behavioural variables	APOS piglets ¹		ANEG piglets ¹		Effects (P-value)		
	Familiar handler A	Unfamiliar handler B	Familiar handler A	Unfamiliar handler B	<i>Treatment</i>	<i>Test</i>	<i>Treatment x Test</i>
Time in contact with handler							
angular transformed values (%)	1.12 \pm 0.03 (81.2)	1.08 \pm 0.06 (77.5)	0.04 \pm 0.03 (0.1)	0.11 \pm 0.06 (1.2)	< 0.0001	ns	ns
Scores to handler approach							
angular transformed values (score on a scale of 0 to 4)	0.25 \pm 0.04 (0.2)	0.80 \pm 0.07 (2.1)	1.20 \pm 0.04 (3.5)	1.03 \pm 0.07 (2.9)	< 0.0001	0.0009	< 0.0001

¹ The treatments of the first conditioning period are: positive conditioning (APOS piglets) and negative conditioning (ANEG piglets) with the handler A.

5.5.2.3. Generalisation of two conditioning periods to the unfamiliar handler C (C-UNFAM test)

Results from the motionless handler phase with the unfamiliar handler C show that APOS-BPOS and ANEG-APOS piglets were faster to make contact than APOS-ANEG and ANEG-BNEG piglets (Kaplan-Meier, $\chi^2_5 = 64.0$; $P < 0.0001$; Figure 5.4, C-UNFAM). The APOS-BPOS and ANEG-APOS piglets also spent significantly more time in contact with handler C than APOS-ANEG and ANEG-BNEG piglets ($F_{5,41} = 8.16$; $P < 0.0001$; Figure 5.7A). The ANEG-BPOS and APOS-BNEG piglets had an intermediate response and differed only with ANEG-BNEG piglets. Finally, reactivity scores to the handler approach were significantly lower for APOS-BPOS piglets than for ANEG-BNEG piglets in C-UNFAM test ($t_{41} = -3.0$; $P = 0.04$; Figure 5.7B), other treatments being intermediate.

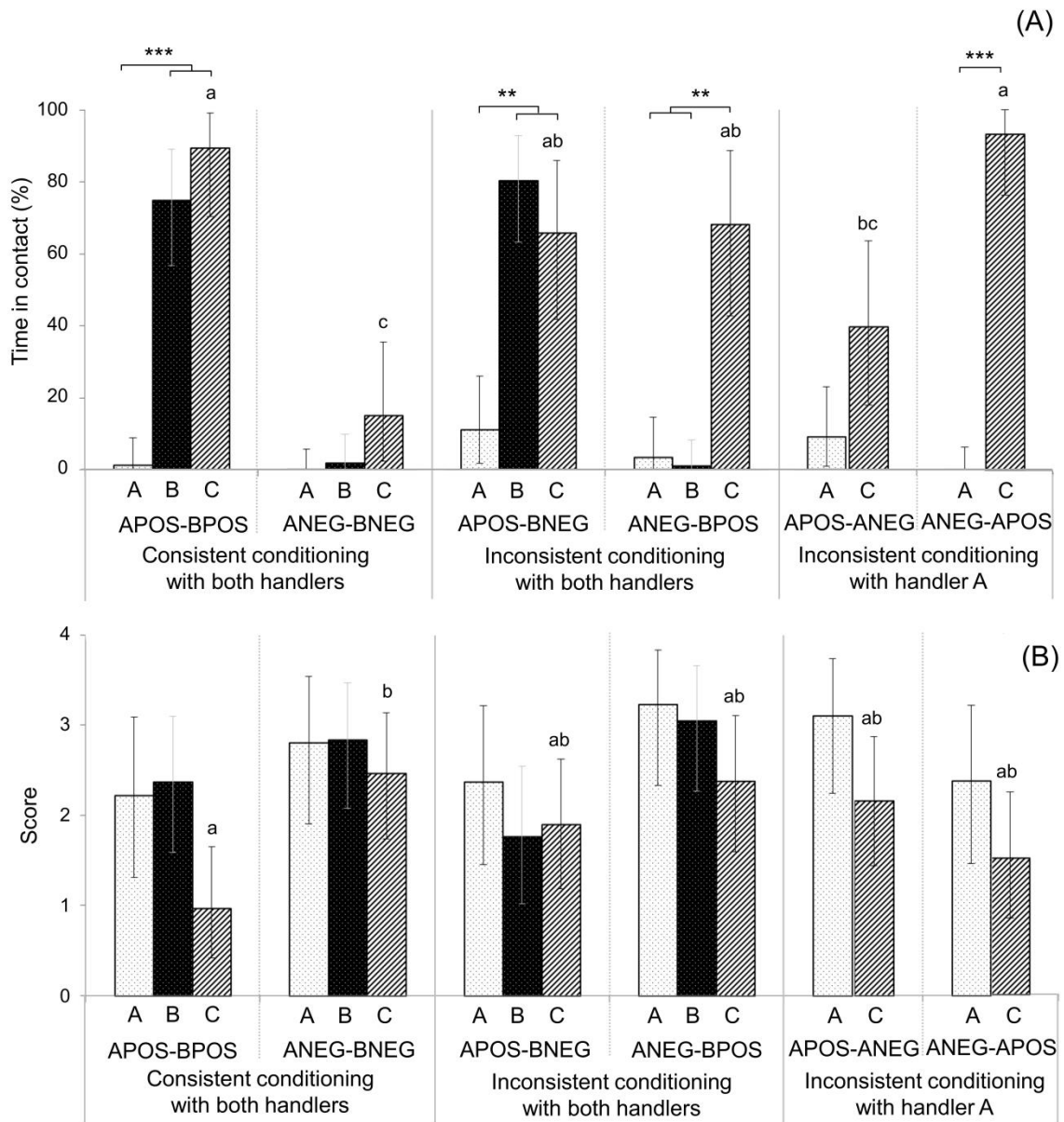


Figure 5.7. Reactivity to unfamiliar handlers according to their experience of humans.

(A) Percentage of time (back-transformed least square mean with confidence interval) in contact during the motionless handler phase and (B) Reactivity scores (back-transformed least square mean with confidence interval) during the handler approach phase with the unfamiliar handlers in reactivity tests before any conditioning (with A in A-UNFAM test), following the first conditioning (with B in B-UNFAM test) and following both conditionings (with C in C-UNFAM test). The conditioning treatments are: positive consistent with two handlers (APOS-BPOS), negative consistent with two handlers (ANEG-BNEG), inconsistent with two handlers (APOS-BNEG and ANEG-BPOS) and inconsistent with one handler (APOS-ANEG and ANEG-APOS). ^{a, b, c} Means with different letters significantly differ ($P < 0.05$) between treatments for the reactivity test with the unfamiliar handler C. **** Means significantly differ ($**P < 0.01$, $***P < 0.001$) between reactivity tests for a same treatment.

Responses of piglets to the unfamiliar handler C were then compared with results with unfamiliar handlers before any conditioning and following a first conditioning period (C-UNFAM vs B-UNFAM vs A-UNFAM tests). Results show that piglets from all treatments were faster to make contact with the unfamiliar handler C in C-UNFAM test than with the unfamiliar handler A in A-UNFAM test (Kaplan-Meier, $P < 0.0003$; Figure 5.4, A-UNFAM vs C-UNFAM). Accordingly, piglets from all treatments, except the APOS-ANEG and ANEG-BNEG treatment ($P > 0.07$; Fig. 3a), spent significantly more time in contact with the third unfamiliar handler C than with the first unfamiliar handler A ($P < 0.03$; Figure 5.7A). On the other hand, behavioural response to the approach of an unfamiliar handler did not significantly differ between the unfamiliar handlers A, B and C in A-UNFAM, B-UNFAM and C-UNFAM tests, respectively, for all treatments ($P > 0.05$; Figure 5.7B).

Finally, behavioural responses of piglets were compared between the two familiar and the unfamiliar handlers following both conditioning periods (C-UNFAM vs A-FAM2 vs B-FAM tests). The comparison of responses to the three handlers (Figure 5.4) indicates that the latency to touch the unfamiliar handler C was comparable with those with the familiar positive handlers (Kaplan-Meier, $P > 0.13$) and shorter than those with the familiar negative handlers (Kaplan-Meier, $P < 0.04$) for all treatments except ANEG-BPOS piglets, which quickly approached the familiar negative handler A. Similar results were observed for the time spent in contact with the handlers during the motionless phase (Figure 5.8A). Interestingly, piglets from ANEG-BNEG treatment interacted for longer time with the unfamiliar handler C than with the familiar negative handlers ($F_{2,14} = 5.0$; $P = 0.02$). However, reactivity scores to the approach of the unfamiliar handler were more comparable with those with the familiar negative handler, as observed with the APOS-BNEG ($t_{14} = -0.18$; $P = 0.98$) and the ANEG-BPOS piglets ($t_{12} = 0.83$; $P = 0.69$) (Figure 5.8B). In addition, the ANEG-APOS piglets were more fearful of the unfamiliar handler C than of the familiar inconsistent handler A ($F_{1,7} = 29.9$; $P = 0.0009$).

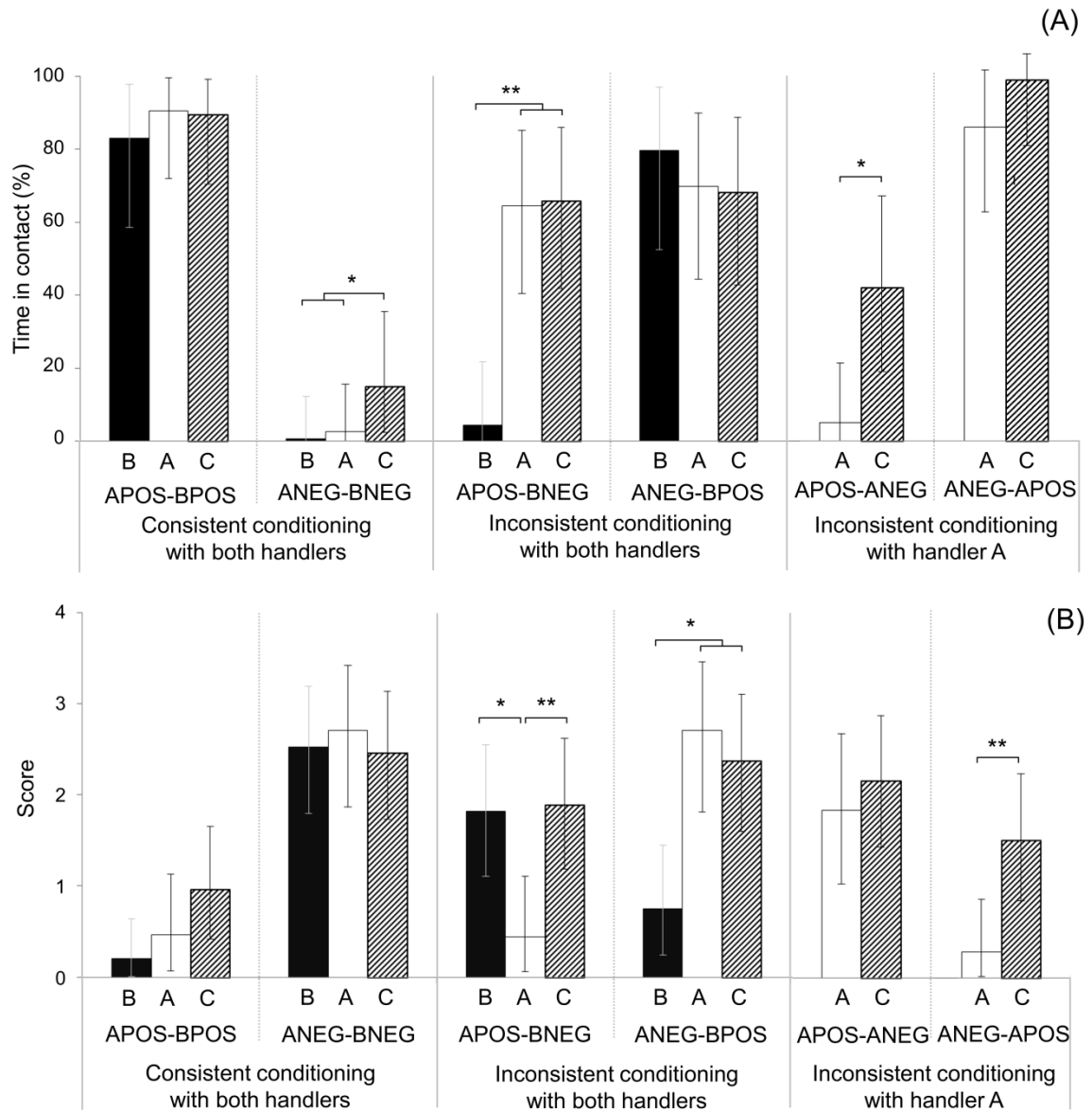


Figure 5.8. Generalisation of behavioural responses between familiar and unfamiliar handlers following the two conditioning periods.

(A) Percentage of time in contact (back-transformed least square mean with confidence interval) during the motionless handler phase and (B) Reactivity scores (back-transformed least square mean with confidence interval) during the handler approach phase with the familiar handlers B (B-FAM) and A (A-FAM2) and the unfamiliar handler C (C-UNFAM) in reactivity tests following both conditionings periods. The conditioning treatments are: positive consistent with two handlers (APOS-BPOS), negative consistent with two handlers (ANEG-BNEG), inconsistent with two handlers (APOS-BNEG and ANEG-BPOS) and inconsistent with one handler (APOS-ANEG and ANEG-APOS). *** Means significantly differ ($*P < 0.05$, $**P < 0.01$) between reactivity tests for a same treatment.

5.6. Discussion

The present study aimed at better understanding the mechanisms underlying interspecific relationships. Results highlight the ability of piglets to discriminate, recognise and associate humans with specific characteristics according to their previous experiences with them. Besides their ability to recognise humans, the present study shows that piglets are capable of such generalisation process. Piglets appear to form a memory of humans based on experience, and to use and extend this memory to unfamiliar humans through generalisation. However, numerous factors modulated the generalisation process including the nature and the consistency of the experience.

5.6.1. Discrimination and recognition of familiar handlers

Tanida et al. (1995) originally showed that weaned piglets have the ability to discriminate a familiar positive handler from a stranger. Similarly, piglets from the present study acquired a handler-specific behaviour following the first conditioning period according to the valence of the experience, either positive (strokes) or negative (attempt to catch). Piglets rapidly learned by an associative learning process that the identity of the handlers was a predictive cue for their behaviour. Following consistent conditionings with handlers A and B, piglets showed similar behavioural responses with both handlers during the test situations since both handlers behaved in the same way. Piglets exposed to consecutive positive conditioning periods with two handlers spent more than 80% of their time in physical contact with both handlers reflecting the development of a positive memory of handlers. In contrast to the positively treated piglets, negatively treated piglets learned to avoid the handlers as of the first day of negative conditionings and they maintained a strong avoidance of the handlers throughout the period of conditioning. From an evolutionary point of view, it may be advantageous to keep a distance with a threatening and potentially dangerous source as previously observed in wild boar space use strategy in response to spatial and temporal variations in predation risk (Tolon et al., 2009).

Destrez et al. (2013) found that sheep that received a long-lasting aversive management with various unpredictable and uncontrollable aversive events (e.g. noisy man,

odour of blood, disturbance of light-dark cycle) generalise their fear response to humans even when confronted with the familiar handler who feeds them. In contrast, the present study found that a negative conditioning period following a positive one with two different handlers did not cancel out the effects of the previous positive conditioning. APOS-BNEG piglets maintained a high motivation to explore the positive handler A following the negative conditioning period with handler B. However, a second positive conditioning period partly counteracted the effects of a first negative conditioning period, since ANEG-BPOS piglets were more likely to approach the negative handler A after the positive conditioning period with handler B. Piglets from our study were characterised by a high level of curiosity as previously demonstrated by Brajon et al. (2015). The opportunistic nature of pigs and other Suidae would not have been developed without their well-known adaptability, which requires the development of such a motivation to approach and explore (Kornum & Knudsen, 2011; Wood-Gush & Vestergaard, 1991). In addition, young pigs may be more willing to interact with humans than adults since social behaviours like play are more often expressed in young animals than adults, even if they are observed in adults too (Hausberger et al., 2012). This may explain why the balance between the motivation to explore and the fear of handler A tipped in favour of exploration and approach for most of the ANEG-BPOS piglets.

The fact that ANEG-BPOS piglets approached the negative handler A again following a positive conditioning with the handler B does not necessarily mean that they cannot tell handlers apart. In fact, during the approach of handler A in A-FAM2 test, these piglets escaped, whereas they were not fearful of the approach of handler B in B-FAM test, confirming that they clearly remembered their previous interactions and distinguished both handlers. The present study reinforces the finding that animals react to handlers depending on the context in which they have been confronted with them (Brajon et al., 2015; Fureix et al., 2009). In other words, the motionless handler phase is a new context that differs from the context of conditioning where the handler moved to give treatments each time piglets approached. It could be hypothesised that, from the point of view of piglets, the motionless negative handler may appear less threatening. In contrast, piglets may associate human movements during the handler approach phase with their experience of conditioning, explaining why piglets from negative treatments remained fearful to the negative handler

during this phase. From an evolutionary point of view, detecting animate objects may be critical to prey survival, and selection pressure may have been exerted on these abilities (Pratt et al., 2010). This biologically significant adaptation enables animals to rapidly locate relevant objects, such as nearby predators, in complex visual scenes (Haslerud, 1938; Pratt et al., 2010; Wisenden & Harter, 2001). Abrams and Christ (2003) added that it is not motion *per se* but rather the onset of motion that is important. Hence, animated objects or images elicit higher reactivity than static ones in animals (Gerlai et al., 2009; Haslerud, 1938).

Results from the choice test were consistent with those of reactivity tests. Piglets receiving inconsistent treatments chose more often and approached more quickly the handler associated with positive reinforcements. Piglets from consistent treatments did not show a preference for one handler over the other. Although piglets from negative consistent treatment were wary and had a higher latency to approach the handlers than piglets from positive consistent treatment, the choice test revealed that no fewer than 62% of them were curious enough to approach the handlers. This result corroborates previous observations of curiosity in piglets, especially in a novel context. Indeed, weaned piglets have a natural tendency to seek human contact and it was suggested that humans could be considered as social partners (Brajon et al., 2015), whether or not they have been interacting with them. Similarly, Terlouw and Porcher (2005) observed that pushing away pigs whenever they touch the handler progressively induces frustration behaviours, but does not demotivate them to interact with the handler.

5.6.2. Generalisation of the experience to unfamiliar handlers

Behavioural responses of piglets to the unfamiliar handlers suggest that piglets may have attributed, based on past experience and context, a general significance to humans as “positive” or “negative” objects, which was generalised to unfamiliar humans. Nonetheless, many factors seem to interact in this process, especially when the nature of the previous experience becomes more complex (inconsistent experience). For instance, it is particularly noteworthy to see how the motionless handler elicited more positive reactions, whereas the

handler approach elicited more negative reactions in piglets treated inconsistently by one or two handlers.

Results show that piglets can generalise their experience after a previous conditioning period. Indeed, a first positive experience with a human resulted in a decrease in the initial fear of humans and an increase in the motivation to explore and interact with a motionless unfamiliar handler (handler B in B-UNFAM test) as strong as with the motionless familiar handler (handler A in A-FAM1 test). However, the latency to approach was slightly longer with an unfamiliar handler than with a familiar positive one, suggesting discriminative capacities as previously demonstrated by Tanida et al. (1995). Fear responses to the negative familiar handler A were also generalised to the unfamiliar handler B after the first conditioning period of 5 days. Although piglets generalised their reactions with the motionless unfamiliar handler, they responded very differently during the handler approach phase, again underlining their ability to tell humans apart as claimed by Rushen et al. (1999). As Fureix et al. (2009) have already pointed out in horses, reactions of animals within a certain context (i.e. the motionless handler) do not necessarily predict their reactions in another context (i.e. the approaching handler). The authors highlighted a context-dependent modulation of behavioural responses. Indeed, the motivation to explore seems to be subordinated to the avoidance response when animals are approached by a stranger (Waiblinger et al., 2006). Whereas piglets from positive treatment were more reactive, i.e. showed higher reactivity scores, to the approach of the unfamiliar handler B than to the approach of the familiar positive handler A, piglets from negative treatment were less reactive, i.e. showed lower reactivity scores, to the approach of the unfamiliar handler B than to the approach of the familiar negative handler A. However, piglets also used their memory of past experience to some extent and they adjusted their behaviour with the stranger, since positively treated animals were still less fearful in the B-UNFAM test than negatively treated ones. Contrary to results from the present study, Somnavilla et al. (2011) found comparable reactivity scores to the approach of a stranger walking along a corridor between piglets treated aversively (i.e. the handler used loud tones of voice, made threatening postures and forced piglets in the creep area) and piglets treated neutrally (i.e. the handler used soft tones of voice, directed little attention and was careful).

Consequently, positive contact, unlike mere neutral contact, may be essential for the development of a “positive memory” of humans that could be extended to novel persons.

Unlike a conditioned experience with a single handler, two conditioned experiences of the same positive valence with two different handlers induced an extension of behavioural responses from the familiar handlers to the unfamiliar handler C in both contexts (motionless handler and handler approach phases). Reactivity scores of piglets from negative treatment to unfamiliar handlers in A-UNFAM TEST, B-UNFAM and C-UNFAM TEST remained relatively high, suggesting that they may have had a negative perception of humans in a context of handler approach before as well as with experience. Reactivity scores of APOS-BPOS following both conditionings (C-UNFAM TEST) were numerically half as high with the third stranger than with the first and the second strangers, both before (A-UNFAM TEST) and after (B-UNFAM) the first conditioning period, but the difference was not significant. However, APOS-BPOS piglets showed a low reactivity with both familiar and unfamiliar handlers following the two conditioning periods. Taken together, results from APOS-BPOS piglets suggest that a general positive significance of humans have been developed. In contrast, Destrez et al. (2013) found that sheep that received a positive management and human interactions over a long-lasting period of 19 weeks still took more time to approach an immobile unknown human and had a longer flight distance to his approach. Piglets from the present study may not have had any reason to react differently to novel handlers in so far as they represented the same level of threat or confidence (Rushen et al., 1999). Generalisation of an appropriate response by an animal makes sense when a particular situation shares a certain number of characteristics, even if information arising out of the situation is not rigidly consistent (Hemsworth et al., 1994; Pavlov, 1927, pp.113). Surprisingly, following both conditioning periods, ANEG-BNEG piglets spent more time in contact with the unfamiliar handler C than with the familiar negative handlers A and B. It could be argue that negatively treated piglets habituated to repeated reactivity tests where humans remained neutral (i.e. they do not give negative nor positive treatments), and became more willing over time to approach the motionless stranger. Despite a reduced fear response to the motionless handler C compared to A and B, ANEG-BNEG piglets were still much more fearful of the stranger than APOS-BPOS piglets. Similarly to the aversively treated sheep from the study of Destrez et al. (2013),

ANEG-BNEG piglets showed a defensive avoidance reaction when the handler was immobile, and a defensive escape reaction when the handler was moving and touching them.

The quality and the inconsistency of the conditionings are also factors modulating the generalisation process. Following both conditioning periods, reactions to the unfamiliar handler C by piglets that received inconsistent treatments with the same handler A depended on their last experience. Thus, the memory of their most recent experience with A may have been more vivid than the memory of their first experience, and they may have relied on this memory of A to react to the unfamiliar handler. In contrast, piglets that received inconsistent treatments with handlers A and B showed an increased motivation to explore a motionless stranger, as they did with the familiar positive handler, even though they also received a negative experience with the other handler. Hence, they may associate the motionless handler situation with the positive handler and thus attribute a positive significance of humans in this situation.

Interestingly, piglets which received an inconsistent experience with two handlers generalised their positive experience when the handler was motionless, but they generalised their negative experience when she approached. Overall, piglets that received an inconsistent conditioning with the same or with two handlers had relatively high reactivity scores (i.e. flight response at the ear approach) during the approach by the unfamiliar handler C and did not differ from piglets from negative consistent treatment, regardless of the order of the negative conditioning and the number of handlers. In the present study, movement initiation by the handler activated a fear or at least, a cautious response in piglets, based on their previous experience where the movement was associated with an attempt to catch. This suggests that they may develop a negative perception of humans in a situation of handler approach. Thus, in the handler approach context, reactivity score results corroborate those of Hemsworth et al. (1987).

5.6.3. General discussion

The present study illustrates the ability of a non-companion domestic animal to recognise humans, a species that differs strongly both phylogenetically and

morphologically. Weaned piglets are clearly able to learn and memorise previous interactions, to develop a “positive” or “negative” perception of individual humans, to distinguish and recognise familiar humans and react appropriately to each familiar human on the basis of their previous experience with them. These findings contribute strongly to the study of human-animal relationships in domestic animals since a relationship develops following a series of interactions between two individuals that progressively come to know each other better (Hinde, 1987, pp.24). Studies in semi-naturally kept groups of pigs showed that weaning is the result of a gradual process where piglets synchronise their activities and are more strongly associated with littermates than their mother (Jensen & Stangel, 1992). In pigs, this period is critical for integration in the social group and, because humans are significant and could also be considered as social partners, social interactions with humans during this period may have a strong impact on the social development of weaned piglets (Hemsworth et al., 1986). In addition, piglets may develop a general memory of humans and they may be capable of recalling their past experience with humans to adapt their behavioural responses with a stranger through generalisation processes.

The main point of the present study is that discrimination and generalisation processes of reactivity to humans do not only rely on past interactions, but are also context-dependent. They depend on the situation in which they meet unfamiliar humans according to the degree of similitude with their past experience (e.g. motionless vs approaching human). Piglets seem to find a motionless handler less threatening than an approaching human. For instance, piglets can develop a motivation to approach a motionless negative handler or an unfamiliar handler following a positive experience with another handler. However, it is also important to stress that positive reactions of piglets to the motionless handler could also be the consequence of habituation to the test. Hence, piglets do not always generalise across context and with strangers, except maybe in the case of consistent experience with different individuals as observed with APOS-BPOS and ANEG-BNEG piglets. In contrast, negative reactions of piglets to the approaching handler seem especially linked to previous negative experience and less influenced by external factors. Thus, it reinforces the idea that the handler approach test is a powerful experimental tool to evaluate the influence of past experience with active humans (Waiblinger et al., 2006).

Nonetheless, the abilities of piglets to use their memory of humans for adapting to unfamiliar contexts (e.g. unknown procedure or novel environment) need to be further investigated. Gácsi et al. (2004) tested companion dogs in different object-fetching situations involving their owner in different postures and attentional states. Dogs appear to hesitate more often during unfamiliar situations than during familiar situations although they can respond appropriately. Based on the framework provided by Call (2001), who proposed a knowledge-based approach in chimpanzees, the authors concluded that dogs can learn to associate some stimuli with some responses but can also extract the relationship between stimuli to formulate new rules that can be used in novel situations. Further research is needed to test if pigs are endowed with comparable cognitive skills.

5.6.4. Further considerations

One potential criticism of the present study is that handler A obviously knew the treatments when performing conditionings and reactivity tests. Indeed, since she was involved in the treatments and since tests were performed inside the home pen of piglets to avoid any effect of testing in a novel environment or additional human-animal interactions, there was no possibility of blind testing. Handler B was also aware of the previous experience of piglets with handler A but the behaviour of piglets after the first week of conditioning was so clear-cut that she would in any case have known about their previous treatment as soon as she started the first reactivity test (B-UNFAM). In contrast, the unfamiliar handler C, who did not give a conditioning experience to piglets, was not aware of the treatments even though the reactions of piglets might have been cues of their past experience.

The famous case of “Clever Hans” reminds us of the extent that animals can be sensitive to subtle visual information displayed by humans (Pfungst, cited in Hediger, 1981). However, the handlers did not gaze at the piglets when entering into the pen or waiting for the piglets and they avoided as much as possible catching the eye of the piglets when giving strokes or making capture attempts during conditionings and contact attempts during reactivity tests. Moreover, the voice was not used during experiments. It also seems important to mention that the behaviour of handlers during conditionings and reactivity

tests were strictly standardised and offered few possibilities to interfere with the behaviour of the piglet. For instance, staying motionless as during the first phase of reactivity test give few possibilities to be inconsistent between treatments. Some constraints prevented counterbalancing the roles of handlers A, B and C but it is considered that all these previous arguments show that the identity of handlers should not have had a strong impact on the results. In addition, all the handlers were women of comparable heights and sizes (between 1.60 and 1.70 m tall, normal weight) and they received the same training to behave consistently with piglets.

Treatments were not specified during video analyses, though the reactions of the piglets may have information about their past experience. Encoding the behaviours did not allow much margin for interpretation, since they consisted of presence or absence of approach and latency to approach, which necessitates a physical contact between piglets and the handler. The reactivity score was based on successive physical contacts to the snout and the ear of the piglets which give the observer very clear criteria to infer the score.

5.7. Acknowledgement

The work would not have been the same without the valuable assistance of Sabine Conte and Marjolaine St-Louis. The authors thank Steve Méthot for helping with the statistical analysis and the staff of the Swine Complex, particularly Mélanie Turcotte and Édouard Bérubé, for caring for the animals and providing a good management. This project and S. Brajon PhD studentship were funded by Agriculture and Agri-Food Canada.

5.8. References

- Abrams, R.A., Christ, S.E., 2003. Motion onset captures attention. *Psychological Science* 14(5), 427-432. doi: 10.1111/1467-9280.01458.
- Albarella, U., Dobney, K., Ervynck, A., Rowley-Conwy, P., 2007. *Pigs and humans: 10,000 years of interaction*. New York: Oxford University Press Inc.
- Albiach-Serrano, A., Bräuer, J., Cacchione, T., Zickert, N., Amici, F., 2012. The effect of domestication and ontogeny in swine cognition (*Sus scrofa scrofa* and *S. s.*

- domestica*). *Applied Animal Behaviour Science* 141, 25-35. doi: 10.1016/j.applanim.2012.07.005.
- Boivin, X., Nowak, R., Desprès, G., Tournadre, H., Le Neindre, P., 1997. Discrimination between shepherds by lambs reared under artificial conditions. *Journal of Animal Science* 75, 2892-2898.
- Brajon, S., Laforest, J.-P., Bergeron, R., Tallet, C., Hötzel, M.-J., Devillers, N., 2015. Persistency of the piglet's reactivity to the handler following a previous positive or negative experience. *Applied Animal Behaviour Science* 162, 9-19. doi: 10.1016/j.applanim.2014.11.009.
- Breuer, K., Hemsworth, P.H., Coleman, G.J., 2003. The effect of positive or negative handling on the behavioural and physiological responses of nonlactating heifers. *Applied Animal Behaviour Science* 84, 3-22. doi: 10.1016/S0168-1591(03)00146-1.
- Call, J., 2001. Chimpanzee social cognition. *Trends in Cognitive Sciences* 5, 388-393.
- CCAC, 2009. Canadian Council on Animal Care guideline on: the care and use of farm animals in research, teaching and testing. Ottawa: Canadian Council on Animal Care in Science.
- Davis, H., Gibson, J.A., 2000. Can rabbits tell humans apart?: Discrimination of individual humans and its implications for animal research. *Comparative Medicine* 50, 483-485.
- Davis, H., Norris, C., Taylor, A., 1998. Wether ewe know me or not: The discrimination of individual humans by sheep. *Behavioural Processes* 43, 27-32. doi: 10.1016/S0376-6357(97)00082-X.
- Davis, H., Taylor, A., 2001. Discrimination between individual humans by domestic fowl (*Gallus gallus domesticus*). *British Poultry Science* 42, 276-279. doi: 10.1080/00071660120048564.
- Destrez, A., Coulon, J., Deiss, V., Delval, E., Boissy, A., Boivin, X., 2013. The valence of the long-lasting emotional experiences with various handlers modulates discrimination and generalization of individual humans in sheep. *Journal of Animal Science* 91, 5418-5426. doi: 10.2527/jas.2012-5654.
- Eguchi, Y., Tanida, H., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1997. Color discrimination in wild boar. *Journal of Ethology*, 15, 1-7.
- Fureix, C., Jégo, P., Sankey, C., Hausberger, M., 2009. How horses (*Equus caballus*) see the world: humans as significant "objects". *Animal Cognition* 12, 643-654. doi: 10.1007/s10071-009-0223-2.
- Gácsi, M., Miklósi, Á., Varga, O., Topál, J., Csányi, V., 2004. Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention. *Animal Cognition* 7, 144-153. doi: 10.1007/s10071-003-0205-8.

- Gerlai, R., Fernandes, Y., Pereira, T., 2009. Zebrafish (*Danio rerio*) responds to the animated image of a predator: Towards the development of an automated aversive task. *Behavioural Brain Research* 201, 318-324. doi: 10.1016/j.bbr.2009.03.003.
- Haslerud, G.M., 1938 The effect of movement of stimulus objects upon avoidance reactions in chimpanzees. *Journal of Comparative Psychology* 25, 507-528. doi: 10.1037/h0063562.
- Hausberger, M., Fureix, C., Bourjade, M., Wessel-Robert, S., Richard-Yris, M.-A., 2012. On the significance of adult play: what does social play tell us about adult horse welfare? *Naturwissenschaften* 99, 291-302. doi: 10.1007/s00114-012-0902-8.
- Hediger HKP 1981 The Clever Hans phenomenon from an animal psychologist's point of view. *Annals New York Academy of Science* 364, 1-17. doi: 10.1111/j.1749-6632.1981.tb34459.x.
- Held, S.D.E., Byrne, R.W., Jones, S., Murphy, E., Friel, M., Mendl, M.T., 2010. Domestic pigs, *Sus scrofa*, adjust their foraging behaviour to whom they are foraging with. *Animal Behaviour* 79, 857-862. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.12.035.
- Held, S.D.E., Špinka, M., 2011. Animal play and animal welfare. *Animal Behaviour* 81, 891-899. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.01.007.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., Gonyou, H.W., 1986. The influence of early contact with humans on subsequent behavioural response of pigs to humans. *Applied Animal Behaviour Science* 15, 55-63. doi: 10.1016/0168-1591(86)90022-5.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1987. The influence of inconsistent handling by humans on the behaviour, growth and corticosteroids of young pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 17, 245-252. doi: 10.1016/0168-1591(87)90149-3.
- Hemsworth, P.H., Coleman, G.J., Cox, M., Barnett, J.L., 1994. Stimulus generalization: the inability of pigs to discriminate between humans on the basis of their previous handling experience. *Applied Animal Behaviour Science* 40, 129-142. doi: 10.1016/0168-1591(94)90077-9.
- Hemsworth, P.H., Rice, M., Karlen, M.G., Calleja, L., Barnett, J.L., Nash, J., Coleman, G.J., 2011. Human-animal interactions at abattoirs: Relationships between handling and animal stress in sheep and cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 135, 24-33. doi: 10.1016/j.applanim.2011.09.007.
- Hinde, R.A., 1987. *Individuals, Relationships and Culture. Links between Ethology and the Social Sciences.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Jensen, P., Stangel, G., 1992. Behaviour of piglets during weaning in a seminatural enclosure. *Applied Animal Behaviour Science* 33, 227-238. doi: 10.1016/S0168-1591(05)80010-3.

- Keller, F.S., Schoenfeld, W.N., 1950. Principles of Psychology. A systematic text in the science of behaviour. New York: Appleton-Century-Crofts Inc.
- Kerepesi, A., Dóka, A., Miklósi, Á., 2015. Dogs and their human companions: The effect of familiarity on dog-human interactions. Behavioural Processes 110, 27-36. doi: 10.1016/j.beproc.2014.02.005.
- Koba, Y., Tanida, H., 1999. How do miniature pigs discriminate between people? The effect of exchanging cues between a non-handler and their familiar handler on discrimination. Applied Animal Behaviour Science 61, 239-252. doi: 10.1016/S0168-1591(98)00192-0.
- Koba, Y., Tanida, H., 2001. How do miniature pigs discriminate between people? Discrimination between people wearing coveralls of the same colour. Applied Animal Behaviour Science 73, 45-58. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00106-X.
- Kornum, B.R., Knudsen, G.M., 2011. Cognitive testing of pigs (*Sus scrofa*) in translational biobehavioral research. Neuroscience and Biobehavioral Reviews 35, 437-451. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.05.004.
- Lampe, J.F., Andre, J., 2012. Cross-modal recognition of human individuals in domestic horses (*Equus caballus*). Animal Cognition 15, 623-630. doi: 10.1007/s10071-012-0490-1.
- Magnani, D., Cafazzo, S., Calà, P., Costa, L.N., 2012. Searching for differences in the behavioural response of piglets groups subjected to novel situations. Behavioural Processes 89:68-73. doi: 10.1016/j.beproc.2011.10.019.
- Mateo, J.M., 2004. Recognition systems and biological organization: The perception component of social recognition. Annales Zoologici Fennici 41, 729-745.
- McLeman, M.A., Mendl, M., Jones, R.B., White, R., Wathes, C.M., 2005. Discrimination of conspecifics by juvenile domestic pigs, *Sus scrofa*. Animal Behaviour 70, 451-461. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.11.013.
- McLeman, M.A., Mendl, M.T., Jones, R.B., Wathes, C.M., 2008. Social discrimination of familiar conspecifics by juvenile pigs, *Sus scrofa*: Development of a non-invasive method to study the transmission of unimodal and bimodal cues between live stimuli. Applied Animal Behaviour Science 115, 123-137. doi: 10.1016/j.applanim.2008.06.010.
- Mendl, M., Randle, K., Pope, S., 2002. Young female pigs can discriminate individual differences in odours from conspecific urine. Animal Behaviour 64, 97-101. doi: 10.1006/anbe.2002.3040.
- Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., Csányi, V., 2003. A simple reason for a big difference: Wolves do not look back at humans, but dogs do. Current Biology 13, 763-766. doi: 10.1016/S0960-9822(03)00263-X.

- Miklósi, Á., Topál, J., 2013. What does it take to become 'best friends'? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends in Cognitive Science* 17, 287-294. doi: 10.1016/j.tics.2013.04.005.
- Munksgaard, L., de Passillé, A.M., Rushen, J., Thodberg, K., Jensen, M.B., 1997. Discrimination of people by dairy cows based on handling. *Journal of Dairy Science* 80, 1106-1112.
- Nawroth, C., Ebersbach, M., von Borell, E.H., 2013a. Juvenile domestic pigs (*Sus scrofa domestica*) use human-given cues in an object choice task. *Animal Cognition* 17, 701-713. doi 10.1007/s10071-013-0702-3.
- Nawroth, C., Ebersbach, M., Von Borell, E.H., 2013b. Are juvenile domestic pigs (*Sus scrofa domestica*) sensitive to the attentive states of humans? - The impact of impulsivity on choice behaviour. *Behavioural Processes* 96, 53-58. doi: 10.1016/j.beproc.2013.03.002.
- Pavlov, I.P., 1927. *Conditioned reflexes*. London: Routledge and Kegan Paul.
- Pratt, J., Radulescu, P.V., Guo, R.M., Abrams, R.A., 2010. It's alive!: Animate motion captures visual attention. *Psychological Science* 21, 1724-1730.
- Proops, L., McComb, K., 2012. Cross-modal individual recognition in domestic horses (*Equus caballus*) extends to familiar humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 3131-3138. doi: 10.1098/rspb.2012.0626.
- Ratcliffe, V.F., McComb, K., Reby, D., 2014. Cross-modal discrimination of human gender by domestic dogs. *Animal Behaviour* 9, 127-135. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.03.009.
- Rushen, J., Taylor, A.A., de Passillé, A.M., 1999. Domestic animals' fear of humans and its effect on their welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 65, 285-303. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00089-1.
- Rushen, J., Munksgaard, L., Marnet, P.G., de Passillé, A.M., 2001. Human contact and the effects of acute stress on cows at milking. *Applied Animal Behaviour Science* 73, 1-14. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00105-8.
- Sommavilla, R., Hötzel, M.-J., Dalla Costa, O.A., 2011. Piglets' weaning behavioural response is influenced by quality of human-animal interactions during suckling. *Animal* 5, 1426-1431. doi: 10.1017/S1751731111000358.
- Špinka, M., Newberry, R.C., Bekoff, M., 2001. Mammalian play: Training for the unexpected. *The Quarterly Review of Biology* 76, 141-168. doi: 10.1086/393866.
- Tallet, C., Veissier, I., Boivin, X., 2005. Human contact and feeding as rewards for the lamb's affinity to their stockperson. *Applied Animal Behaviour Science* 94, 59-73. doi: 10.1016/j.applanim.2005.02.007.

- Tanida, H., Miura, A., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1995. Behavioral response to humans in individually handled weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 42, 249-259. doi: 10.1016/0168-1591(94)00545-P.
- Tanida, H., Nagano, Y., 1998. The ability of miniature pigs to discriminate between a stranger and their familiar handler. *Applied Animal Behaviour Science* 56, 149-159. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00095-6.
- Taylor, A.A., Davis, H., 1998. Individual humans as discriminative stimuli for cattle (*Bos taurus*). *Applied Animal Behaviour Science* 58, 13-21. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00061-0.
- Terlouw, E.M.C., Porcher, J., 2005. Repeated handling of pigs during rearing. I. Refusal of contact by the handler and reactivity to familiar and unfamiliar humans. *Journal of Animal Science* 83, 1653-1663.
- Tibbetts, E.A., Dale, J., 2007. Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology and Evolution* 22, 529-537. doi: 10.1016/j.tree.2007.09.001.
- Tolon, V., Dray, S., Loison, A., Zeileis, A., Fischer, C., Baubet, E., 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology* 87, 1129-1137. doi: 10.1139/Z09-101.
- Waiblinger, S., Boivin, X., Pedersen, V., Tosi, M.V., Janczak, A.M., Visser, E.K., Jones, R.B., 2006. Assessing the human–animal relationship in farmed species: A critical review. *Applied Animal Behaviour Science* 101, 185-242. doi: 10.1016/j.applanim.2006.02.001.
- Wood-Gush, D.G.M., Vestergaard, K., 1991. The seeking of novelty and its relation to play. *Animal Behaviour* 42, 599-606. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80243-X.
- Wisenden, B.D., Harter, K.R., 2001. Motion, not shape, facilitates association of predation risk with novel objects by fathead minnows (*Pimephales promelas*). *Ethology* 107, 357-364. doi: 10.1046/j.1439-0310.2001.00667.x.

6.ARTICLE 3 :

ÉTAT ÉMOTIONNEL

ET BIAIS COGNITIF

PLoS ONE, 2015, 10: 8, e0133408

doi: 10.1371/journal.pone.0133408

**THE WAY HUMANS BEHAVE MODULATES THE
EMOTIONAL STATES OF PIGLETS**

Sophie Brajon^{1,2}, Jean-Paul Laforest², Océane Schmitt¹, Nicolas Devillers¹

¹ Agriculture and Agri-Food Canada, Dairy and Swine R&D Centre, Sherbrooke, Qc, Canada

² Université Laval, Department of Animal Science, Quebec city, Qc, Canada

6.1. Résumé

L'étude suivante avait pour objectif d'évaluer dans quelle mesure l'humain, par son comportement, peut moduler l'état émotionnel des porcelets sevrés, grâce à l'application d'un test de biais cognitif (CBT). Cinquante-quatre porcelets ont reçu une expérience chronique avec l'humain : douce (GEN), brusque (ROU) ou contacts minimaux (MIN). Simultanément, ils ont été entraînés à une tâche d'approche/non approche (go/no-go) d'une mangeoire pour apprendre à discriminer deux signaux auditifs, un positif et un négatif, associé à une récompense alimentaire ou à des punitions, respectivement. Indépendamment du traitement, 59% des porcelets ont complété l'entraînement. Ces porcelets ont ensuite été assujettis au CBT qui inclut des signaux ambigus en présence ou absence d'un humain observateur. Les porcelets GEN présentaient un biais de jugement positif comparé aux porcelets ROU et MIN, tel qu'observé par la plus grande proportion d'approche suite au signal ambigu médian. La présence de l'observateur ne modulait pas leur approche mais influençait le pourcentage de temps passé en contact avec la mangeoire et donc, leur motivation à explorer, quel que soit le traitement. Pour conclure, cette étude démontre pour la première fois que la manière dont l'humain se comporte avec un animal d'élevage, le porcelet sevré, peut induire un biais de jugement et donc avoir un impact sur l'état affectif.

Mots-clés : émotion ; porc ; Sus scrofa ; jugement ; biais cognitive ; relation homme-animal ; bien-être.

6.2. Abstract

The emotional state can influence decision-making under ambiguity. Cognitive bias tests (CBT) proved to be a promising indicator of the affective valence of animals in a context of farm animal welfare. Although it is well-known that humans can influence the intensity of fear and reactions of animals, research on cognitive bias often focusses on housing and management conditions and neglects the role of humans on emotional states of animals. The present study aimed at investigating whether humans can modulate the emotional state of weaned piglets. Fifty-four piglets received a chronic experience with humans: gentle (GEN), rough (ROU) or minimal contact (MIN). Simultaneously, they were individually trained on a go/no-go task to discriminate a positive auditory cue, associated with food reward in a trough, from a negative one, associated with punishments (e.g. water spray). Independently of the treatment ($P = 0.82$), 59% of piglets completed the training. Successfully trained piglets were then subjected to CBT, including ambiguous cues in presence or absence of a human observer. As hypothesized, GEN piglets showed a positive judgement bias, as shown by their higher percentage of go responses following an ambiguous cue compared to ROU ($P = 0.03$) and MIN ($P = 0.02$) piglets, whereas ROU and MIN piglets did not differ ($P > 0.10$). The presence of an observer during CBT did not modulate the percentage of go responses following an ambiguous cue ($P > 0.10$). However, regardless of the treatment, piglets spent less time in contact with the trough following positive cues during CBT in which the observer was present than absent ($P < 0.0001$). This study originally demonstrates that the nature of a chronic experience with humans can induce a judgement bias indicating that the emotional state of farm animals such as piglets can be affected by the way humans interact with them.

Key words: emotion; pig; Sus scrofa; judgement; cognitive bias; human-animal relationship; welfare.

6.3. Introduction

Domestic animals are considered to be sentient and endowed with cognitive and emotional abilities. The fact that domestic animals can experience emotional states has resulted in developing methods for welfare assessment and monitoring. However, animal welfare legislation often focusses on housing and management conditions and less on how people behave and interact with them. Yet humans can influence reactions of animals towards them and affect their behaviour and physiology (Hemsworth et al., 2011).

Emotions can influence cognitive processes including attention, learning, memory and judgement. Emotions refer to an intense but short-lived pattern of affective processes linked to a stimulus and are associated with physiological and behavioural changes (Paul et al., 2005; Boissy et al., 2007). They arise in relevant situations for individuals and influence the appraisal of stimuli and the decision-making in order to optimise survival and reproductive success (Allen & Badcock, 2006; Mendl et al., 2009). On the other hand, affective states may be rather viewed as long-lived mood states that can vary both in terms of valence (pleasantness / unpleasantness) and intensity but the terms “emotions” and “affective states” are often used interchangeably (Paul et al., 2005). The term “cognitive bias” has been proposed to label the effects of long-term affective states (i.e. mood) on cognitive functions (Harding et al., 2004), although it is sometimes used to label acute changes in affective states (i.e. emotions) (Bateson et al., 2011). Research on cognitive bias provides a non-invasive and promising tool for assessing welfare of domestic and captive animals. Affective states influence memory retrieval by inducing preferential implicit recall of negative information in depressed people and by inducing preferential implicit recall of positive information in happier people (Gaddy & Ingram, 2014). Likewise, positive affective state (“optimism”) increases the likelihood to expect a positive outcome (i.e. a reward) from an ambiguous situation whereas negative affective state (“pessimism”) increases the likelihood to expect a negative outcome (i.e. no reward, smaller reward or punishment) (Harding et al., 2004; Paul et al., 2005). Particularly, the study of judgement bias, or “risk taking” under uncertainty, and how affective state modulates the way

individuals interpret information often involves various cognitive processes such as attention, memory and perception (Paul et al., 2005). It has gained increasing attention recently and has been studied in a wide range of species from honeybees (Bateson et al., 2011) to psittacines (Cussen & Mench, 2014), rats (Rygula et al., 2012, 2013) and humans (Schick et al., 2013). In most cases, individuals were trained to discriminate between positive and negative cues by an operant conditioning and then, their behavioural response was tested with unknown ambiguous cues.

Although there is a growing interest to use the judgement bias test to assess animal welfare (Mendl et al., 2009), few studies have applied this test to evaluate the role of humans on moods. Yet the way that humans behave with domestic animals may influence their emotional state. For example, in a study in horses (Briefer Freymond et al., 2014), animals trained using negative reinforcements (i.e. gentle pressure on the halter, gently shaking or pulling the lead, gentle pressure on the flank of the horse using a stick) developed more optimistic bias than horses trained using positive reinforcements (i.e. using a clicker followed by a food reward, “clicker method”, Kurland, 1999, cited by Briefer Freymond et al., 2014). The authors suggested that this optimistic bias may be induced by the release from negative emotions experienced with the trainer during training. In contrast, animals may also associate humans with positive emotions and suffer from the separation with a familiar gentle human. For instance, it has been demonstrated that dogs showing separation-related behaviour in the absence of their owner exhibited a pessimistic judgement bias compared to other dogs (Mendl et al., 2010). However, to our knowledge, the influence of positive compared to negative interactions with humans has not been investigated in farm animals. Since the human-animal relationship on farms is a central question in terms of animal welfare (Waiblinger et al., 2006), investigation of emotional states of farm animals following a previous experience with humans should be of great interest. Pigs are gregarious animals naturally seeking to interact with humans but, with experience, they can associate humans with positive or negative properties and remember their relationship with these particular humans (Tanida et al., 1995; Hemsworth et al., 1996; Tanida & Nagano, 1998; Brajon et al., 2015a, 2015b). The long shared history with humans (Albarella et al., 2007) make pigs relevant models for the study of inter-specific relationships and emotions as expressed by a domestic species. Moreover, the cognitive

bias test has been used successfully in pigs and helped demonstrating that environmental enrichment induces optimistic judgement bias (Douglas et al., 2012) whereas stocking density or repeated social isolation and restraint did not generate judgement biases in pigs (Düpjan et al., 2013; Murphy et al., 2013b; Scollo et al., 2014).

The aim of the present study was to investigate whether a previous experience with humans could affect or improve emotional state of pigs by using the judgement bias paradigm. It was also investigated whether or not the presence of a familiar handler could induce an affective arousal and influence the behaviour of the piglets during cognitive bias test. It was hypothesised that a positive experience with humans would induce an optimistic-like judgement bias whereas a negative experience with humans would induce a pessimistic-like judgements bias. It was also hypothesised that the presence of the human associated with the negative or the positive experience affects the performance of piglets during cognitive bias tests.

6.4. Material and Method

6.4.1. Ethics statement

Animals were cared for according to the recommendations in the Canadian Council on Animal Care guidelines on the care and use of farm animals in research, teaching and testing (CCAC, 2009) and the experimental protocol was approved by the Institutional Animal Care Committee of the Dairy and Swine Research & Development Centre (Sherbrooke, QC, Canada) (authorisation #437).

6.4.2. Animals and housing conditions

A total of 54 weaned piglets from nine litters ((Yorkshire x Landrace) x Duroc), born at the experimental piggery of the Dairy and Swine Research & Development Centre (Sherbrooke, QC, Canada), were allocated to two blocks of nine groups of three piglets. The 18 groups (6/treatment) were weaned at 21 ± 2 days of age and housed in rooms containing three pens of 3.46 m^2 made of plastic-coated expanded metal flooring. Rooms

were supplemented with artificial light between 0700 and 1900 hours. Temperature was maintained between 22°C and 25°C and water was supplied *ad libitum*. Each group was composed of subjects of both genders from three different litters, with a difference of at least 1 kg weaning weight between the medium and both the lightest and the heaviest piglets. Teeth were not clipped or ground, tails were not docked and males were not castrated. Following the weaning, piggery staff was not allowed to enter the pens or to handle piglets and could only visually check their health status once a day and fill feeders.

During the first two weeks following weaning, commercial feed was supplied *ad libitum* to allow piglets to become familiar with solid food. From the third week post-weaning, piglets were rationed at 90% from Monday to Friday with 1/3 of the daily ration on the morning and 2/3 on the afternoon in order to increase their motivation for food reward during behavioural tests. Piglets were still fed *ad libitum* during weekends (from Friday afternoon to Sunday afternoon) to evaluate the quantity of food spontaneously ingested and to calculate the amount of food to be given to each group for the following week. Ration was eventually adjusted and increased if piglets had eaten all the afternoon meal within 30 min or decreased if it was not finished by the following morning. At the end of experiments, subjects were returned to the current management of farm production.

6.4.3. Experimental design

Piglets were simultaneously subjected to one of the three treatments relative to different types of experience with humans in their home pen and trained to a go/no-go task in a testing arena. Since moving animals from the home pen to the testing arena involved interactions between piglets and humans, it was decided to match the moving procedure to the handling treatment. Treatment sessions started on the third day post-weaning and training sessions started on the tenth day post-weaning. Piglets were trained to the go/no-go task until they were able to discriminate positive from negative cues. Once the training was completed, piglets were tested in a cognitive bias test (CBT) which involved the addition of three new ambiguous cues comprised between positive and negative trained cues.

6.4.4. Treatments

Treatments were given from the third day post-weaning until the end of experiment. Groups of piglets received either gentle contact (N=18 piglets, GEN), rough contact (N=18 piglets, ROU) or minimal contact (N=18 piglets, MIN) in their home pen. Each room contained piglets of a same treatment only.

Gentle contact (GEN) aimed at gradually habituating piglets to the human presence, movements and contact from the third to the tenth day post-weaning (four sessions of 5 min/day, 5 d/week), and then to maintain this relationship during the rest of the experiment (two sessions of 2 min/day, 5 d/week). During the first sessions, the handler was crouched and talked softly to piglets, let them explore her and gradually tried to stroke them. In following sessions, the handler also stood up and walked quietly and smoothly in the pen. Piglets were considered as habituated when the handler was able to change her posture, walk quietly, talk and stroke them without provoking any escape. On the two last days before the beginning of training to the go/no-go test, piglets received four sessions of 10 min habituation to the trolley with the same familiar handler. A trolley with a ramp was introduced into the home pen and the handler attracted piglets inside using food rewards (raisins). Four sessions were sufficient for piglets to go into and out of the trolley voluntarily.

Rough contact (ROU) aimed at maintaining fear of humans by piglets throughout the experiment. The number and duration of sessions was kept minimal to maintain fearfulness and avoid habituation. Twice per week during 2 min, the handler pursued piglets, hit walls with hands and floor with feet, talked loudly and abruptly and applied one of the following sudden and unpredictable rough interactions to each piglet: turning the piglet on its back, immobilising the piglet, catching and picking up the piglet, hitting the bottom of the piglet with the hand, shaking aluminium leaves near the piglet, shaking a plastic rattle paddle (Ukal[®], Canada Inc.) near the piglet or shooting a 6 mm plastic bullet on the back of the piglet with a spring gun (Taurus 24/7[®], Softair spring powered, San Francisco, USA). Each rough interaction was used at least once and proposed in a predetermined order. Contrary to GEN piglets, ROU piglets were not habituated to the trolley. As of the first day of training,

piglets were pursued, caught and put roughly into the trolley by another unfamiliar handler. From four weeks post-weaning, piglets were pursued with a board (Ukal[®], Canada Inc.), pushed, hit with the hand and forced to climb the ramp into the trolley. The procedure was the same to get out of the trolley. By concern to the welfare of the piglets, all aversive treatments were intense enough to create some fear to the animal, but not to hurt them.

Minimal contact (MIN) aimed at avoiding contact with humans as much as possible. Piglets did not receive any human interaction or habituation to the trolley. As of the first day of training to the go/no-go task, the handler entered into the pen only to load on or unload piglets from the trolley. The handler remained calm and silent during the loading and quietly guided piglets to go into or out of the trolley by using a board.

Handlers involved in treatments and tests were three women and consistently apply a treatment and wore black, white or striped black and white coverall and boots within a block of experiment in order to facilitate human discrimination by piglets. These coveralls differed from the blue or green coveralls worn by the usual piggery staff. Coveralls and roles were exchanged between the two blocks of experiment to standardise the association between treatments and coverall colour.

6.4.5. Testing arena and apparatus design

The testing arena was located in an experimental room separated from housing rooms and consisted of a 2.30 m² arena made of plastic-coated expanded metal flooring with an apparatus on the narrow side (Figure 6.1). Two digital video cameras (Panasonic WV-CP 480, Panasonic[®], Mississauga, ON, Canada), one fixed above the apparatus, the other fixed above the testing arena, were used to record behaviour of piglets at 15 FPS and behaviour was analysed using a specialised recording and viewing software (Omnicast[®], Genetec Inc., Montréal, QC, Canada). The apparatus consisted of a wooden box (50.5 x 73 x 122 cm) opened at the top and fitted with a trap door (38 x 60 cm) that can be opened using a rope and a pulley system. The apparatus contained a black plastic tube opening onto a green porcelain trough. A light was fixed above the apparatus. A tennis ball was fixed at the top of the apparatus and linked up to a fishing line. A tube linked up to an air compressor and another one linked up to a water gun (itself linked up to the air compressor) opened onto

the trough. Auditory cues were played using a computer linked up to two speakers positioned on each side of the testing arena. The testing arena was cleaned at the end of daily experiments.

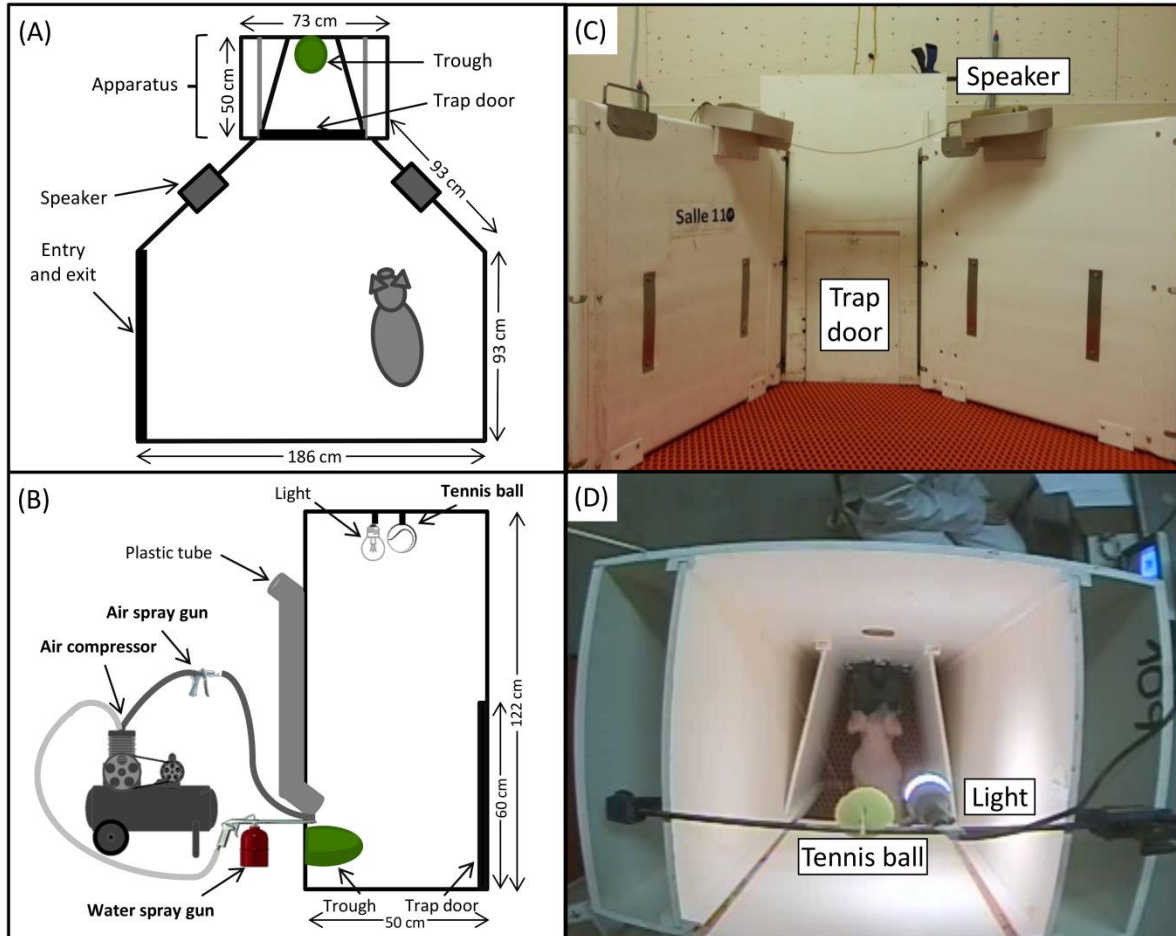


Figure 6.1. Overview of the testing arena and the apparatus.

(A) Sketch of the testing arena viewed from the top, including the apparatus and the speakers. (B) Sketch of the apparatus viewed from the side, including the camera, the light, the plastic tube and the trough. In bold topography, a part of the material used for punishments including the tennis ball relied on a fishing line and the air compressor relied on an air spray gun and a water spray gun. (C) Picture of the apparatus viewed from the front. (D) Picture of the apparatus viewed from the top with a piglet at the trough.

6.4.6. Testing procedure

6.4.6.1. Habituation

The method used to train piglets for the go/no-go task was adapted from a previous study in pigs (Douglas et al., 2012). Before habituation to the testing arena, piglets were previously habituated to food rewards (puffed wheat cereals, Sugar Crisps, Post, Niagara Falls, Canada) in their home pen. Then, two days before training, each group of three piglets was moved to the testing arena for two sessions of 12 min of habituation. Food rewards were left into the trough and new rewards were added each time piglets emptied the trough. The day before beginning of training, piglets were individually moved to the testing arena for two sessions of 8 min and received food rewards each time they reached the trough with the snout. Neither time delay limit nor auditory cues were applied during habituation and the trap door remained opened.

6.4.6.2. Training to the go/no-go task

Starting on the tenth day after weaning, piglets received two daily individual training sessions to the go/no-go task (one in the morning, one in the afternoon), five days per week. Piglets had to gradually learn discriminating two auditory cues, one positive (P cue) and one negative (N cue), varying in tonality and frequency in the available time. Auditory cues were computed using the software Reaper (module 4Front Piano, version 4.402). The high-pitched auditory cue was a C7 (2093 Hz) repeated 20 times over 4 seconds. The low-pitched auditory cue was a C1 (32.70 Hz) repeated 4 times over 4 seconds. The note was balanced between treatments; half of the piglets received the high-pitched auditory cue as P cue and the other half received the low-pitched auditory cue as P cue. Whereas the P cue predicted a reward, the N cue predicted a punishment given when the piglet reached the trough. Each training session was composed of six trials during which the auditory cue was played while the trap door was opening and again when the piglet ate the reward or received the punishment. The light into the apparatus was switched on for the trial and then switched off at the end of the trial to signal closing of the trap door. Piglets had a maximum of 35 seconds to reach the trough inside the apparatus with the snout before the trap door would be closed. Palatable food rewards (two pieces of cereals) were predictable and

consistent whereas punishments varied across sessions. Each type of punishment was given three consecutive times and in the following order: a tennis ball fell on the back, a fresh water bowl spilled on the back, an air spray spouted in the face, a black plastic bag waved over (Douglas et al., 2012), a fresh water spray spouted in the face. A correct response was defined as reaching the trough and eating the reward (i.e. a “go” response) following a positive cue and not reaching the trough (i.e. “no-go” response) following a negative cue.

Piglets were trained according to a decrease in the proportion of positive trials and an increase in the proportion of negative trials per training session across four levels. From level 2, piglets had to perform successfully for three training sessions, consecutive or not, to upgrade to next level.

- Level 1: The six trials were positive (6P). Piglets were trained to associate the positive auditory cue with the food reward delivered into the trough. When they successfully ate all of the six rewards within one training session, they upgraded to level 2.
- Level 2: Two neutral trials were incorporated (ratio of 4P/20). During neutral trials, no auditory cue was performed and no reward was given but the trap door was opened and the light switched on. This procedure ensured that piglets associate the reward with the auditory cue only. The criterion chosen to succeed a training session was a success at the four positive trials given.
- Level 3: Two negative trials were incorporated at a ratio of 4P/2N. The criterion chosen to succeed a training session was a success on at least 5 out of the 6 trials presented.
- Level 4: Half of the trials were positive, half were negative (ratio of 3P/3N). The criterion chosen to succeed a training session was a success on at least 5 out of the 6 trials.

The first trial of each training session was always positive but all other trials were pseudo-randomly proposed with never more than two similar cues followed. The experimenter was unfamiliar to the piglets and always hidden behind the apparatus. Thirty-two of the 54 piglets (59%) completed successfully the four levels of the training.

6.4.6.3. Cognitive Bias Test

Once piglets had completed the training to the go/no-go task, they were confronted to a series of cognitive bias tests (CBT). The response of piglets to new ambiguous auditory cues was recorded. Three levels of ambiguity were tested, namely an ambiguous cue 1/3 close to the P cue (AP cue, C3 = 130.81 Hz or C5 = 523.25 Hz, repeated 8 or 16 times, respectively), a median ambiguous cue 50/50 between P and N cues (AM cue, C4 = 261.63 Hz, repeated 12 times) and an ambiguous cue 1/3 close to the N cue (AN cue, C5 or C3, repeated 16 or 8 times, respectively). Approach responses to the trough following ambiguous cues were neither rewarded nor punished. The approach responses (Approaches (yes or not), latency to approach, percentage of time inside the apparatus and in contact with the trough) to trained and ambiguous cues were recorded and analysed. The judgement bias (or “risk taking”) was evaluated regarding the variables approach and latency to approach. In contrast, the variables of percentage of time spent inside the apparatus and in contact with the trough were not relied on judgement since piglets had already take their decision to approach, but rather illustrated exclusively the motivation and persistency to explore and/or seek for reward.

Whereas training sessions were performed without the handler, CBT were performed with or without the presence of a human observer (i.e. the handler who gave the treatment in the home pen or unfamiliar observer for MIN piglets). Unfamiliar humans (men or women) wore blue or green coveralls and were stockmen from the piggery who were not involved in the management of piglets from the present project. In addition, they never participated to a CBT more than once for a same piglet to ensure that they were really unfamiliar for piglets. The order of sessions of CBT with or without the human observer (period with the observer: present/absent or absent/present) was controlled and balanced between groups and treatments. The observer was outside but close to the testing arena so piglets could see the top part of his body and his face. He remained motionless with his arms along the body and gazed at piglets. Piglets received twice each ambiguous cue with and without the observer presence (i.e. two repetitions of each ambiguous cue with the human observer and two without him). Ambiguous trials were divided between at least four CBT sessions and were played after successful P-N or N-P pair of trials. CBT sessions

where piglets immediately failed trained cues and did not receive any ambiguous cues were removed from the subsequent analyses since it was considered that piglets were not enough concentrated or motivated during these sessions. The last trained cue (P or N), played before ambiguous cues, was balanced between trials since it can influence the interpretation of the ambiguous cue. Up to three ambiguous trials were played within one CBT session. If piglets did more than two errors on learnt cues, the CBT session ended. Thus, a maximum number of 11 trials were performed per CBT session.

6.4.7. Statistical analyses

The SAS software (version 9.2; SAS institute Inc.) was used to analyse data and the significance threshold was 0.05. All data were tested to see if they satisfied requirements for parametric testing.

Treatment effect on success in the task learning (yes or no) was analysed with a logistic model. In addition, the influence of the treatment and the presence of a human observer on the number of CBT sessions needed to play all ambiguous cues was evaluated using ANOVA for mixed models with treatment (three levels, GEN, ROU or MIN, respectively), observer (two levels, yes or no, respectively), and their interaction as fixed effects. These results are presented as least square-means \pm SEM in the text.

Other data were analysed following the recommendations of Gygax (2014). Approaches (yes or no) were analysed using logistic regression with a binomial distribution. Latency to approach was analysed using ANOVA for mixed models, only for trials in which piglets approached. Percentages of time spent inside the apparatus and in contact with the trough were analysed in the same way, and only for trials in which piglets approached, but after performing an angular transformation. The experimental unit was the trial but the hierarchical levels of group, piglet and CBT session were incorporated in the random effect and the piglet was specified as the subject to correctly assign available degrees of freedom to the fixed effects. In addition, the degree of freedom was corrected with the Kenward-Roger adjustment. For the analysis of the discrimination of trained P and N cues during the last three training sessions, terms treated as fixed effects were cue (two levels, P or N, respectively), treatment and their interaction. Terms treated as fixed effects

during CBT were cue (five levels, P, AP, AM, AN or N, respectively), treatment, observer and their interactions. In addition, the effect of repeating ambiguous cues was evaluated by using the same models, but only with ambiguous cues, and by adding repetition (two levels, 1 or 2, respectively) and respective interactions as fixed effects. Data from analyses are presented as least square-means \pm SEM in the text. Adjusted means for percentages of time were back-transformed to the original scale for presentation in figures.

6.5. Results

6.5.1. Task learning

The proportion of subjects that completed the training did not differ significantly between treatments ($N_{\text{GEN}} = 9$ (50 %), $N_{\text{MIN}} = 12$ (67 %), $N_{\text{ROU}} = 11$ (61 %), $\chi^2_2 = 1.06$, $P = 0.59$). Piglets that completed the task learning successfully discriminated both positive and negative cues during the three last training sessions (approaches: 74.82 ± 5.9 % vs 15.76 ± 4.29 %, for positive and negative cues respectively, $F_{1,559.9} = 157.86$, $P < 0.0001$), independently of the treatment (GEN: 40.77 ± 11.95 %, ROU: 42.65 ± 11.33 %, MIN: 44.76 ± 11.14 %, $F_{2,14.47} = 0.03$, $P = 0.97$).

6.5.2. Cognitive Bias Test

Three animals stopped approaching the trough during CBT and therefore were excluded from the analysis, leaving a sample size of 29 piglets ($N_{\text{GEN}} = 8$, $N_{\text{MIN}} = 11$, $N_{\text{ROU}} = 10$). Since ambiguous cues were played following a successful P-N or N-P pair of trials and piglets failed to some trained cues, the number of CBT sessions required to play all the ambiguous cues varied between piglets from 4 to 15 sessions. Analyses revealed that repeating ambiguous cues did not influence the percentage of approach of piglets (-0.69 ± 0.30 and -0.41 ± 0.28 , repetition 1 and 2 respectively, $F_{1,298} = 0.61$, $P = 0.54$), the latency to approach (11.34 ± 2.16 and 7.90 ± 2.05 , repetition 1 and 2 respectively, $F_{1,77.6} = 1.75$, $P = 0.18$) or the percentage of time spent inside the apparatus (0.32 ± 0.04 and 0.33 ± 0.04 , repetition 1 and 2 respectively, $F_{1,276} = 0.06$, $P = 0.80$) and in contact with the trough (0.19 ± 0.03 and 0.21 ± 0.03 , repetition 1 and 2 respectively, $F_{1,243} = 0.29$, $P = 0.59$).

6.5.3. Judgement bias

The number of CBT sessions required to play all the ambiguous cues was not influenced by treatment (GEN: 4.5 ± 0.5 sessions; ROU: 4.3 ± 0.5 sessions; MIN: 3.4 ± 0.4 sessions, per set of sessions with or without an observer, $F_{2,26} = 1.63$, $P = 0.21$). The main effects on behavioural variables following each cue are summarised in Table 6.1. The results show that the interaction between cue and treatment had an impact on behavioural responses of piglets during CBT. In addition, the interaction between observer and treatment tended to have an impact on the proportion of approach. Figures 6.2A and 6.2B describe the mean percentage of approach to the trough of piglets from each treatment for both trained and ambiguous cues during CBT in absence or presence of the human observer. Analyses showed that differences between treatments in the proportion of approach, regardless of the cue, were significant in the absence of the human observer ($F_{2,21.37} = 3.32$, $P = 0.05$). Specifically, GEN piglets approached more often following playback of the AM cues than ROU piglets when the observer was absent (0.25 ± 0.56 vs -1.83 ± 0.67 , $t_{263.3} = -2.40$, $P = 0.04$), whereas MIN piglets were intermediate (-1.11 ± 0.54) and tended to differ from GEN ($t_{198.8} = -1.76$, $P = 0.08$) and did not significantly differ or even tend to differ from ROU ($t_{237.4} = 0.84$, $P = 0.40$) piglets (Figure 6.2A). Although there were no overall treatment effect in presence of the human observer ($F_{2,12.89} = 0.31$, $P = 0.74$), an effect of the interaction between treatment and cue was observed ($F_{8,748.8} = 2.00$, $P = 0.04$). Indeed, when the handler was present, GEN piglets tended to approach more often following playback of AM cues than MIN piglets (0.57 ± 0.64 vs -1.30 ± 0.61 , $t_{90.72} = -2.15$, $P = 0.08$), whereas ROU piglets were intermediate (-0.49 ± 0.59) and did not significantly differ from GEN ($t_{79.7} = -1.23$, $P = 0.43$) and MIN piglets ($t_{63.47} = -0.97$, $P = 0.59$) (Figure 6.2B).

Table 6.1. Main effects on approach behaviour following playback of trained (positive (P) and negative (N)) and ambiguous (AP, AM and AN) cues during cognitive bias tests, in presence or absence of a human observer, for piglets having previously experienced gentle (GEN), rough (ROU) and minimal contact (MIN).

Variables		Cue	Treatment	Observer	Cue Treatment	x Cue Observer	x Observer Treatment	Cue Observer x Treatment
Proportion of approach	<i>F</i>	67.00	1.59	0.14	2.20	1.88	2.89	0.66
	<i>P</i> ¹	<0.0001	ns	ns	0.02	ns	0.06	ns
Latency to approach	<i>F</i>	21.94	0.01	0.50	0.72	0.35	0.52	0.53
	<i>P</i> ¹	<0.0001	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Percentage of time inside the apparatus	<i>F</i>	100.92	0.43	5.90	2.41	1.67	2.24	0.71
	<i>P</i> ¹	<0.0001	ns	0.02	0.02	ns	ns	ns
Percentage of time in contact with the trough	<i>F</i>	321.28	0.65	4.14	2.78	2.05	1.53	0.55
	<i>P</i> ¹	<0.0001	ns	0.04	0.007	0.09	ns	ns

¹: ns : $P > 0.10$.

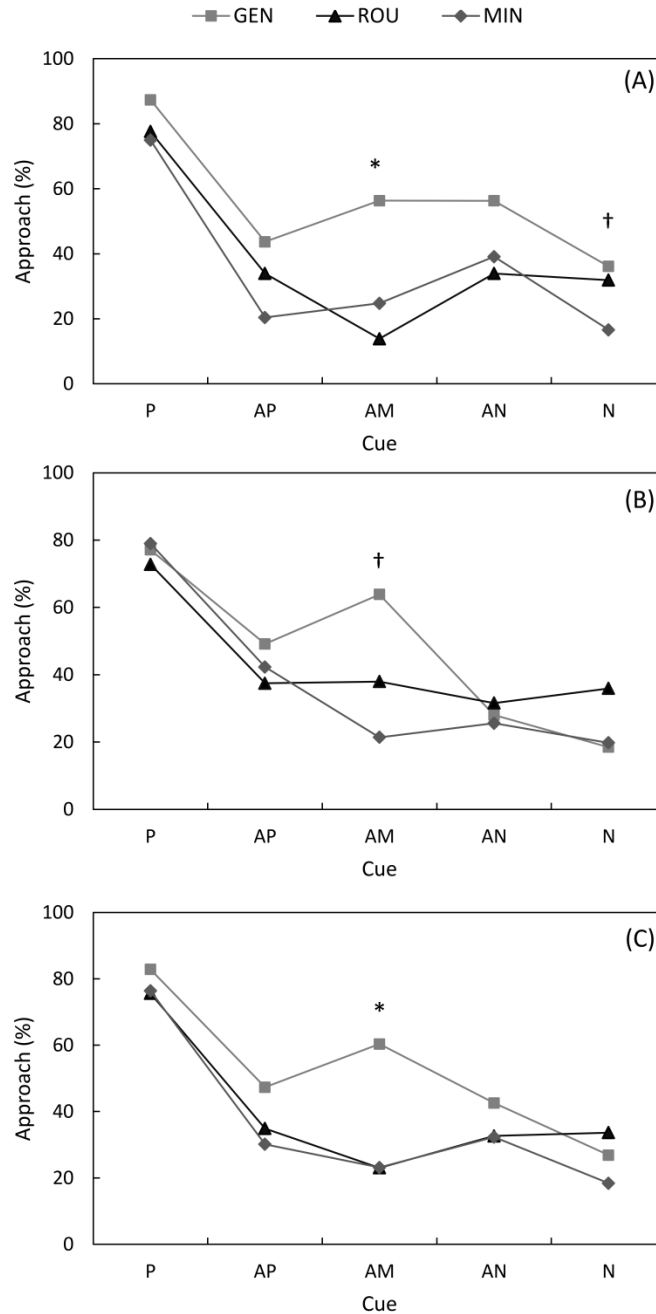


Figure 6.2. The nature of the experience with the handler biases the judgement of piglets towards AM cues.

Average proportion of approach (i.e. “go” response) in response to the five cues during cognitive bias tests (A) in which the human observer was absent; (B) in which the human observer was present; (C) or the combination of the two conditions, for piglets from gentle (GEN, light grey squares), rough (ROU, black triangles) and minimal contact (MIN, dark grey diamonds) treatments (back-transformed least square means; P, trained positive cue; AP, ambiguous cue nearest positive cue; AM, ambiguous median cue; AN, ambiguous cue nearest negative cue; N, trained negative cue) († $P < 0.10$; * $P < 0.05$).

Nonetheless, because the effect of the interaction between observer and treatment was only a tendency, data were also pooled for a global analysis. Again, the proportion of approach was influenced by treatments following playback of AM cues ($F_{2,79.97} = 4.14$, $P = 0.01$, Figure 6.2C). Specifically, GEN piglets approached more often following playback of AM cues than ROU (0.42 ± 0.46 vs -1.21 ± 0.48 , $t_{87.37} = -2.44$, $P = 0.03$) and MIN (-1.20 ± 0.44 , $t_{81.15} = -2.54$, $P = 0.02$) piglets, whereas ROU and MIN did not differ ($t_{73.08} = 0.01$, $P = 1.00$) (Figure 6.2C). However, the proportion of approach was not influenced by treatments neither following playbacks of trained P and N cues (P cues: 1.57 ± 0.36 , 1.13 ± 0.32 and 1.17 ± 0.31 , respectively for GEN, ROU and MIN piglets, $F_{2,20.15} = 0.52$, $P = 0.60$; N cues: -1.00 ± 0.34 , -0.67 ± 0.31 and -1.49 ± 0.32 , respectively for GEN, ROU and MIN piglets, $F_{2,17.76} = 1.72$, $P = 0.21$) nor following playbacks of AP or AN cues (AP cues: -0.11 ± 0.46 , -0.62 ± 0.44 and -0.84 ± 0.43 , respectively for GEN, ROU and MIN piglets, $F_{2,67.24} = 0.71$, $P = 0.49$; AN cues: -0.30 ± 0.47 , -0.72 ± 0.44 and -0.74 ± 0.42 , respectively for GEN, ROU and MIN piglets, $F_{2,67.22} = 0.31$, $P = 0.74$) (Figure 6.2C).

The Table 6.1 shows an effect of the interaction between cue and treatment on the percentage of time spent inside the apparatus and in contact with the trough, meaning that changes in the approach behaviour of piglets from P to N cues progressed differently according to the treatment (Figure 6.3A and 6.3B). Indeed, the decrease of the approach behaviour from positive to negative cues of GEN piglets seems to be less pronounced than for MIN piglets. However, the analysis for each cue separately did not show any treatment effect.

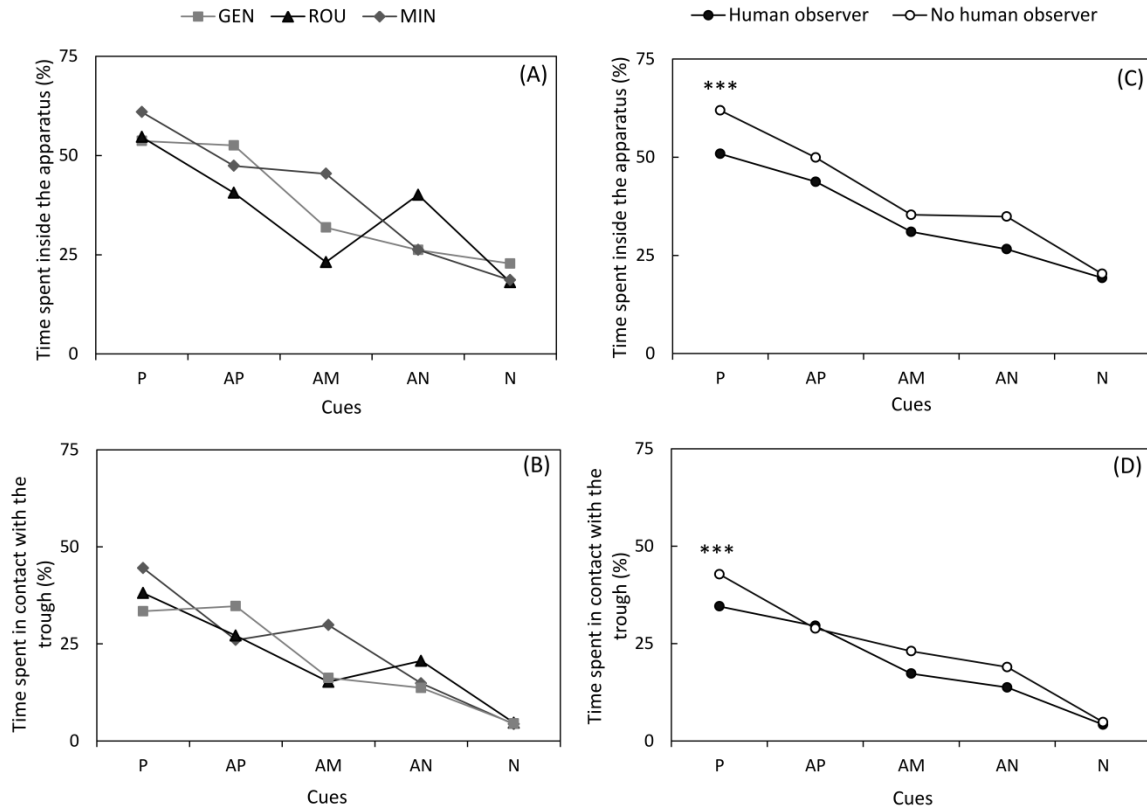


Figure 6.3. Percentages of time spent inside the apparatus and in contact with the trough are affected by the presence of a human observer, and to a lesser extent, by treatments.

(A) Average percentage of time spent inside the apparatus and; (B) Average percentage of time spent in physical contact with the trough following playbacks of the five cues during cognitive bias tests for piglets from gentle (GEN, light grey squares), rough (ROU, black triangles) and minimal contact (MIN, dark grey diamonds) treatments, regardless of the presence or not of the handler; (C) Average percentage of time spent inside the apparatus and; (D) Average percentage of time spent in physical contact with the trough following playbacks of the five cues during cognitive bias tests in the absence (white circles) or presence (black circles) of the human observer, regardless of the treatment. (back-transformed least square means; P, positive cue; AP, ambiguous cue nearest positive cue; AM, ambiguous median cue; AN, ambiguous cue nearest negative cue; N, negative cue) (***) $P < 0.0001$).

6.5.4. Presence of the human observer

The performance of piglets was lower when the observer was present since the number of CBT sessions required to play all the ambiguous cues was higher with than without the observer (4.6 ± 0.3 vs. 3.6 ± 0.3 sessions, respectively, $F_{1,26} = 5.18$, $P = 0.03$), suggesting that piglets failed more often following P and/or N cues when the observer was present. Results show that the presence of a human observer during CBT influenced the

percentage of time spent inside the apparatus and in contact with the trough (Table 6.1). Overall, piglets spent less time inside the apparatus and in contact with the trough when the handler was present regardless of the cue (time inside the apparatus: 0.68 ± 0.02 vs 0.78 ± 0.02 , $F_{1,669} = 18.40$, $P < 0.0001$; time in contact with the trough: 0.54 ± 0.02 vs 0.62 ± 0.02 , $F_{1,618} = 16.89$, $P < 0.0001$; Figure 6.3C and 6.3D). When considering cues separately, the effect was significant for P cues only (time inside the apparatus: 0.79 ± 0.03 vs 0.91 ± 0.03 , $F_{1,402} = 20.05$, $P < 0.0001$; time in contact with the trough: 0.63 ± 0.03 vs 0.71 ± 0.03 , $F_{1,406} = 16.51$, $P < 0.0001$, Figure 6.3C and 6.3D). In addition, as mentioned above, the interaction between observer and treatment tended to modulate the proportion of approach (Table 6.1).

6.6. Discussion

The nature of the chronic experience with the handler induced a judgement bias confirming the hypothesis that the way humans behave with animals can modulate the emotional state of the animal and hence its welfare. In addition, the presence of a human observer (i.e. the familiar handler for GEN and ROU piglets and unfamiliar humans for MIN piglets) during cognitive bias tests disturbed piglets, especially for GEN piglets.

Piglets which received a treatment involving gentle contact over a long period of time were more likely to approach the trough in response to the ambiguous median auditory cue than piglets which received a treatment involving rough contact, piglets from minimal contact being intermediate. This decision-making suggests that piglets from gentle contact treatment expected the outcome to the ambiguous cues more likely to be the same as with the positive cue (i.e. optimistic bias) and thus, enhanced risk taking compared to piglets from rough contact which chose to favor caution (i.e. pessimistic bias). The emotional state, at any given time, biases information processing (Paul et al., 2005) and influences how organisms perceive situations or stimuli. With experience, piglets handled gently may not only form a positive memory of humans and be more willing to approach or be approached by gentle or unfamiliar humans (Brajon et al., 2015a, 2015b), but also perceive less negatively and be less wary and fearful under uncertain situations than piglets handled

roughly. These results corroborate with previous studies on human-pig relationship (Gonyou et al., 1986; Hemsworth et al., 1986) that originally showed the impact of handling with different valences on pig behaviour and welfare. In pigs, aversive experience with humans involving electric shocks is susceptible to induce a chronic stress response, which translates in higher free corticosteroid concentrations even in the absence of negative handlers. This leads to lower growth rate, impairment of reproductive functions, and fear of humans (Gonyou et al., 1986; Hemsworth et al., 1986). In the present study, negative treatments were clearly less aversive than electric shocks but they were sufficient to have an impact on emotional states. Hence the impact of humans on the emotional state of the piglets as observed in the present study gives a coherent picture about the involvement of humans in animal welfare. Contrary to the present study, it seems that in some contexts, release from stressful situations may also lead to optimistic biases (Doyle et al., 2010; Sanger et al., 2011; Briefer Freymond et al., 2014). For instance, shearing, a routine husbandry procedure in sheep in which humans are involved, provokes an acute stress response and is accompanied by elevated plasma cortisol concentrations (Yardimci et al., 2012). Although the link between this procedure and the perception of humans is poorly understood, it has been demonstrated that sheep exhibit positive judgement bias following release from shearing (Sanger et al., 2011). Other examples in which stressful situations induced positive judgement bias have been shown, including 6h/day restraints for three consecutive days before cognitive bias tests in sheep (Doyle et al., 2010) or five day training using negative reinforcements in horses (Briefer Freymond et al., 2014). All these treatments were novel and applied on a relatively short period of time and the authors supposed that stressed animals may have sought something positive during CBT to counteract their negative experience. In contrast, the present study involved a long lasting experience, including unpredictable and sudden interventions inside the home pen (2/week) and daily rough moving between pens and testing arena, which was incorporated into the daily life of animals. Hence, the situation was deeply different and piglets roughly handled may have shown free-floating negative mood throughout the experiment. However, no judgement bias was observed for the ambiguous cues nearest positive cue and nearest negative cue. The paradigm supposes that a negative bias in response to an ambiguous cue closest to the positive cue may reflect a decreased expectation of positive event, a symptom

of depression, whereas a negative bias in response to an ambiguous cue closest to the negative cue may indicate an increased expectation of negative events, a symptom of anxiety (Mendl et al., 2009). Using different probe degrees may have potentially provided not only an indicator of emotional states with different valences (e.g. hopeful vs hopeless), but also an indicator of emotional states with comparable valences but different degrees of arousal (e.g. anxiety vs depression), as observed in previous studies (Neave et al., 2013; Daros et al., 2014). The absence of treatment effect prevented any conclusion about the potential arousal level (anxiety vs depression) of piglets.

It is particularly noteworthy to see how the presence of a human observer (i.e. the familiar gentle or rough handler for GEN and ROU piglets, respectively, or an unfamiliar handler for MIN piglets) disturbed piglets during cognitive bias tests. Although piglets maintained their performance in discriminating cues, they spent less time inside the apparatus and in contact with the trough when the human observer was present. It was originally shown that in absence of humans, isolated young pigs which have received minimal interactions with humans prefer access to sight and relative proximity with conspecifics as well as comfortable lying surface instead of a mirror (DeBoer et al., 2013). However when a human is present, their preferences for comfort switch for social enrichments including mirror or conspecifics. Activities such as rest on a mat or exploration of objects (e.g. the apparatus in the present study) provide comfort or pleasure but in situations of perceived threat (unfamiliarity is potentially threatening, Forkman et al., 2007), social animals may shift their activity to focusing their attention towards threat and/or seeking for social support. In the present study, the presence of an observer was unfamiliar to piglets from all treatments since they were always trained without having a human in sight. It seems that they were more anxious, or at least attentive towards the observer, and they were less willing to explore or seek for rewards than when the observer was absent. This may be explained by the loss of visual control over the observer when being in the apparatus. Roughly handled piglets should have been particularly wary and refuse to participate to CBT when the familiar rough handler was present but it was not the case. Perhaps the value of food rewards was higher than the risk to lose sight of the familiar rough handler for few seconds. In addition, the way an animal perceive a same human being may vary according to the context. This new context, in which the negative handler

was motionless outside of the pen may have induced a lower emotional response. Nevertheless, regardless of the treatment, the presence of the human observer did not bias the judgement of piglets since the way they interpreted the ambiguous situation, as observed by the choice of approaching (or not) and the latency to approach ambiguous cues, was not influenced by the presence of the handler. This does not preclude that differences between treatments on the proportion of approach tended to appear more clear-cut in absence of the observer, reinforcing the idea that the presence of an observer, an unfamiliar situation for piglets, disturbed them.

Some methodological aspects should also be discussed. Firstly, the present study demonstrates that piglets can be trained to discriminate auditory cues that differ quantitatively. In the study of Douglas et al. (2012), pigs failed to discriminate notes differing only in frequency (Hz). In pigs, the various grunts and calls do not appear to have specific meanings, but the intensity, the frequency and the duration vary with the type of situations (von Borell et al., 2009; Houpt, 2011). Thus, it has been supposed that pigs may discriminate more easily notes differing in frequencies (Hz) but also in repetition (number) in the available time. Since high tonalities and longer sound durations are associated with experiences considered highly stressful in pigs (von Borell et al., 2009), played cues could have a kind of meaning for pigs and influence their behavioural responses. Therefore, notes associated with positive and negative cues were balanced between treatments. Secondly, to optimise learning, pre-experiments showed that it was important to find a way to maintain a strong motivation to approach during positive trials and a strong motivation to avoid approaching during negative trials over time. Whereas some authors rationed pigs for cognitive bias experiments (Douglas et al., 2012; Murphy et al., 2013b), others provided food *ad libitum* (Düpjan et al., 2013). Rationing piglets proved to be efficient to maintain such level of motivation, even if it seems that it also motivated them to take risks (incorrect responses to negative cues). In addition, punishments used in negative trials were regularly changed to prevent from habituation. Training duration was adapted according to individual learning performances. It is supposed that this individual learning may have decrease inter-individual differences of approaches to learnt P and N cues during CBT. A potential criticism of the present study is about the low success rate in the task learning. Overall, 59% of piglets learnt the task, which is poor compared to other studies in which all pigs

learnt the task (Douglas et al., 2012; Murphy et al., 2013b; Scollo et al., 2014). Compared to other studies in pigs, animals used in the present study were younger (i.e. four weeks old) when they started training. Perhaps discriminative learning is much more difficult for weaned piglets than for older pigs. One exception is the study from Döpjan et al. (2013) who worked with 6-9 weeks old pigs, with two pigs out of 17 that failed to learn a discriminative spatial task. In another study (Murphy et al., 2013a), a go/no-go task with young pigs (i.e. six weeks old) comparable to the one used in the present study was also learnt with a success rate of 50% within 25 sessions of 12 trials. In the same study, a significantly higher success rate (i.e. 100% within 16 sessions of 13 trials) was observed with five months pigs by using an active-choice task. Although these older animals were already used in other cognitive experiments (Gieling et al., 2013), authors suggested that active-choice tasks, for which responses are operant for the two trained cues (e.g. animals have to go-left to positive cues and have to go-right to negative cues), gave clearer and more consistent results than go/no-go tasks, especially because they allow differentiating a pessimistic response (approach of negative location/lever) from an omission.

6.7. Conclusion

The present study shows that weaned piglets are endowed with cognitive abilities to learn a go/no-go task, just as older pigs. This study originally demonstrates that the emotional state of a farm animal such as piglets can be affected by the way humans interact with them. Gentle interactions with humans induced more positive emotional states, as observed by the optimistic judgement bias of gently handled piglets compared to piglets which were roughly handled or received minimal contact. In addition, the presence of a human as an observer during cognitive bias tests caught the attention of piglets and affected their motivation to explore the apparatus and the trough, even though it did not significantly bias their judgement. The demonstration of such cognitive and emotional abilities in farm animals should be taken into account in animal welfare research and management. Furthermore, it should modify our own perception of animals and may lead to the development of techniques by which humans can, not only decrease bad mood, but also trigger positive emotional states of animals.

6.8. Acknowledgements

The authors are very grateful to Sandra Döpjan and Ricard Carreras Ubach for sharing their experience of cognitive bias tests. They would like to acknowledge Renée Bergeron and Céline Tallet for their advices and their outside scientific eye. They also would like to thank Steve Méthot for his statistical advices and Michel Dietrich for building the apparatus. Many thanks to Marjolaine St-Louis and the piggery staff for their appreciated assistance and their enthusiastic participation during experiments.

6.9. References

- Albarella, U., Dobney, K., Ervynck, A., Rowley-Conwy, P., 2007. Pigs and humans: 10,000 years of interaction. Oxford University Press Inc., New York.
- Allen, N.B., Badcock, P.B., 2006. Darwinian models of depression: a review of evolutionary accounts of mood and mood disorders. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry* 30, 815-826. doi: 10.1016/j.pnpbp.2006.01.007.
- Bateson, M., Desire, S., Gartside, S.E., Wright, G.A., 2011. Agitated honeybees exhibit pessimistic cognitive biases. *Current Biology* 21, 1070-1073. doi: 10.1016/j.cub.2011.05.017.
- Boissy, A., Manteuffel, G., Jensen, M.B., Moe, R.O., Spruijt, B., Keeling, L.J., Moe, R.O., Spruijt, B., Keeling, L.J., 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 & Behavior* 92: 375-397. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.02.003.
- Brajon, S., Laforest, J.P., Bergeron, R., Tallet, C., Devillers, N., 2015a. The perception of humans by piglets: Recognition of familiar handlers and generalisation to unfamiliar humans. *Animal Cognition*, *in press*.
- Brajon, S., Laforest, J.P., Bergeron, R., Tallet, C., Hötzel, M.J., Devillers, N., 2015b. Persistency of the piglet's reactivity to the handler following a previous positive or negative experience. *Applied Animal Behaviour Science* 162, 9-19. doi: 10.1016/j.applanim.2014.11.009.

- Briefer Freymond, S., Briefer, E.F., Zollinger, A., Gindrat-von Allmen, Y., Wyss, C., Bachmann, I., 2014. Behaviour of horses in a judgment bias test associated with positive or negative reinforcement. *Applied Animal Behaviour Science* 158, 34-45. doi: 10.1016/j.applanim.2014.06.006.
- CCAC, 2009. Canadian Council on Animal Care guideline on: the care and use of farm animals in research, teaching and testing. Canadian Council on Animal Care in Science, Ottawa.
- Cussen, V.A., Mench, J.A., 2014. Personality predicts cognitive bias in captive psittacines, *Amazona amazonica*. *Animal Behaviour* 89, 123-130. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.12.022.
- Daros, R.R., Costa, J.H.C., von Keyserlingk, M.A., Hötzel, M.J., Weary, D.M., 2014. Separation from the dam causes negative judgement bias in dairy calves. *PLoS ONE* 9, e98429. doi: 10.1371/journal.pone.0098429.
- DeBoer, S.P., Garner, J.P., Lay, D.C., Eicher, S.D., Lucas, J.R., Marchant-Forde, J.N., 2013. Does the presence of a human affect the preference of enrichment items in young, isolated pigs? *Applied Animal Behaviour Science* 143, 96-103. doi: 10.1016/j.applanim.2012.10.007.
- Douglas, C., Bateson, M., Walsh, C., Bédoué, A., Edwards, S.A., 2012. Environmental enrichment induces optimistic cognitive biases in pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 139, 65-73. doi: 10.1016/j.applanim.2012.02.018.
- 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 Science* 122, 28-34. doi: 10.1016/j.applanim.2009.11.003.
- Düpjan, S., Ramp, C., Kanitz, E., Tuchscherer, A., Puppe, B., 2013. A design for studies on cognitive bias in the domestic pig. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* 8, 485-489. doi: 10.1016/j.jveb.2013.05.007.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.C., Canali, E., Jones, R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behavior* 92, 340-374. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.03.016.
- Gaddy, M.A., Ingram, R.E., 2014. A meta-analytic review of mood-congruent implicit memory in depressed mood. *Clinical psychology review* 34, 402-416. doi: 10.1016/j.cpr.2014.06.001.
- Gielsing, E., Wehkamp, W., Willigenburg, R., Nordquist, R.E., Ganderup, N.C., van der Staay, F.J., 2013. Performance of conventional pigs and Gottingen miniature pigs in a spatial holeboard task: effects of the putative muscarinic cognition impairer Biperiden. *Behavioral and brain functions : BBF* 9, 4. doi : 10.1186/1744-9081-9-4.

- Gonyou, H.W., Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., 1986. Effects of frequent interactions with humans on growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 16, 269-278. doi: 10.1016/0168-1591(86)90119-X.
- Gygax, L., 2014. The A to Z of statistics for testing cognitive judgement bias. *Animal Behaviour* 95, 59-69. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.06.013.
- Harding, E.J., Paul, E.S., Mendl, M., 2004. Cognitive bias and affective state, *Animal Behaviour*, p. 312. doi: 10.1038/427312a.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1986. The influence of handling by humans on the behaviour, reproduction and corticosteroids of male and female pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 15, 303-314. doi: 10.1016/0168-1591(86)90123-1.
- Hemsworth, P.H., Rice, M., Karlen, M.G., Calleja, L., Barnett, J.L., Nash, J., Coleman, G.J., 2011. Human-animal interactions at abattoirs: Relationships between handling and animal stress in sheep and cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 135, 24-33. doi: 10.1016/j.applanim.2011.09.007.
- Hemsworth, P.H., Verge, J., Coleman, G.J., 1996. Conditioned approach-avoidance responses to humans: the ability of pigs to associate feeding and aversive social experiences in the presence of humans with humans. *Applied Animal Behaviour Science* 50, 71-82. doi: 10.1016/0168-1591(96)01065-9.
- Houpt, K.A., 2011. Domestic animal behavior for veterinarians & animal scientists, in: Wiley-Blackwell (Ed.), John Wiley & Sons, Ames, p. 195.
- Mendl, M., Brooks, J., Basse, C., Burman, O., Paul, E., Blackwell, E., Casey, R., 2010. Dogs showing separation-related behaviour exhibit a 'pessimistic' cognitive bias. *Current Biology* 20, R839-R840. doi: 10.1016/j.cub.2010.08.030.
- Mendl, M., Burman, O.H.P., Parker, R.M.A., Paul, E.S., 2009. Cognitive bias as an indicator of animal emotion and welfare: Emerging evidence and underlying mechanisms. *Applied Animal Behaviour Science* 118, 161-181. doi: 10.1016/j.applanim.2009.02.023.
- Murphy, E., Kraak, L., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2013a. Successive and conditional discrimination learning in pigs. *Animal Cognition* 16, 883-893. doi: 10.1007/s10071-013-0621-3.
- Murphy, E., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2013b. Responses of conventional pigs and Göttingen miniature pigs in an active choice judgement bias task. *Applied Animal Behaviour Science* 148, 64-76. doi: 10.1016/j.applanim.2013.07.011.
- Neave, H.W., Daros, R.R., Costa, J.H., von Keyserlingk, M.A., Weary, D.M., 2013. Pain and pessimism: dairy calves exhibit negative judgement bias following hot-iron disbudding. *PLoS One* 8, e80556. doi: 10.1371/journal.pone.0080556.

- Paul, E.S., Harding, E.J., Mendl, M., 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29, 469-491. doi: 10.1016/j.neubiorev.2005.01.002.
- Rygula, R., Papciak, J., Popik, P., 2013. Trait pessimism predicts vulnerability to stress-induced anhedonia in rats. *Neuropsychopharmacology* 38, 2188-2196. doi:10.1038/npp.2013.116.
- Rygula, R., Pluta, H., Popik, P., 2012. Laughing Rats Are Optimistic. *PLoS ONE* 7. doi: 10.1371/journal.pone.0051959.
- Sanger, M.E., Doyle, R.E., Hinch, G.N., Lee, C., 2011. Sheep exhibit a positive judgement bias and stress-induced hyperthermia following shearing. *Applied Animal Behaviour Science* 131, 94-103. doi: 10.1016/j.applanim.2011.02.001.
- Schick, A., Wessa, M., Vollmayr, B., Kuehner, C., Kanske, P., 2013. Indirect assessment of an interpretation bias in humans: Neurophysiological and behavioral correlates. *Front. Human Neurosci.* doi: 10.3389/fnhum.2013.00272.
- Scollo, A., Gottardo, F., Contiero, B., Edwards, S.A., 2014. Does stocking density modify affective state in pigs as assessed by cognitive bias, behavioural and physiological parameters? *Applied Animal Behaviour Science*. doi: 10.1016/j.applanim.2014.01.006.
- Tanida, H., Miura, A., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1995. Behavioral response to humans in individually handled weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 42: 249-259. doi: 10.1016/0168-1591(94)00545-P.
- Tanida, H., Nagano, Y., 1998. The ability of miniature pigs to discriminate between a stranger and their familiar handler. *Applied Animal Behaviour Science* 56, 149-159. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00095-6.
- von Borell, E., Bünger, B., Schmid, T., Horn, T., 2009. Vocal-type classification as a tool to identify stress in piglets under on-farm conditions. *Animal Welfare* 18.
- Waiblinger, S., Boivin, X., Pedersen, V., Tosi, M.-V., Janczak, A.M., Visser, E.K., Jones, R.B., 2006. Assessing the human-animal relationship in farmed species: A critical review. *Applied Animal Behaviour Science* 101, 185-242. doi: 10.1016/j.applanim.2006.02.001.
- Yardimci, M., Sahin, E.H., Cetingul, I.S., Bayram, I., Aslan, R., Sengor, E., 2012. Stress responses to comparative handling procedures in sheep. *animal*, 1-8. doi: 10.1017/S1751731112001449.

7.ARTICLE 4: MOTIVATION ET APPRENTISSAGE

**A PRELIMINARY STUDY OF THE EFFECTS OF
PREVIOUS EXPERIENCE WITH HUMANS AND
INDIVIDUAL RESPONSE TO CHALLENGE TESTS ON
LEARNING PERFORMANCE OF WEANED PIGLETS (*SUS
SCROFA*)**

Sophie Brajon^{1,2}, Jean-Paul Laforest², Océane Schmitt¹, Nicolas Devillers¹

¹ Agriculture and Agri-Food Canada, Dairy and Swine R&D Centre, Sherbrooke, Qc, Canada

² Université Laval, Department of Animal Science, Quebec city, Qc, Canada

7.1. Résumé

L'étude suivante visait à explorer l'influence du stress induit par l'expérience avec l'humain et des caractéristiques comportementales individuelles sur les performances d'apprentissage des porcelets. Après sevrage, cinquante-quatre porcelets ont reçu une expérience chronique avec l'humain : douce (GEN), brusque (ROU) ou contacts minimaux (MIN). Simultanément, ils ont été entraînés à une tâche de discrimination en deux étapes. Ensuite, leur comportement durant des tests de challenge a été évalué. La première étape d'entraînement de la tâche impliquait l'association d'un stimulus sonore positif avec une réponse d'approche d'une mangeoire et le succès des porcelets dépendait principalement de leur motivation à rechercher une récompense alimentaire. Bien que l'expérience avec l'humain n'a pas eu d'effet, les degrés de peur de l'humain, mesurés durant un test de réactivité à l'humain, étaient corrélés avec la motivation à chercher des récompenses et la vitesse d'apprentissage des porcelets ROU, mais pas des porcelets GEN et MIN. En contraste, la deuxième étape d'entraînement était plus exigeante, cognitivement parlant, étant donné qu'elle impliquait l'apprentissage discriminatif, incluant des signaux sonores négatifs durant lesquels les porcelets devaient apprendre à éviter la mangeoire pour ne pas recevoir de punition. L'activité locomotrice, mesurée durant un test open-field, était associée avec les performances d'apprentissage discriminatif. Pour conclure, des effets différentiels entre la peur de l'humain et l'activité locomotrice étaient observés selon la complexité de la tâche, soulignant la nécessité de prendre en compte ces facteurs en recherche.

Mots-clefs : Apprentissage discriminatif ; peur de l'humain ; relation homme-animal ; nouveauté ; motivation à explorer ; activité.

7.2. Abstract

This study investigated whether stress induced by experience with humans and individual behavioural characteristics of piglets can influence learning performances. After weaning, piglets received a chronic experience with humans to modulate their emotional state: rough, gentle, or minimal experience. Simultaneously, they were trained to a discrimination task. Afterward, their behaviour during challenge tests was assessed. A first learning step involved associating a positive sound cue with a response (approach a trough) and success of piglets depended mostly on motivation to seek for reward. Although the experience with humans did not have direct effect, the degrees of fear of handler, measured based on their reactivity to a human approach test, were related to motivation to seek rewards and learning speed of this first step of stressed ROU piglets, but not of MIN and GEN piglets. In contrast, the second learning step was more cognitively challenging, since it involved discrimination learning, including negative cues during which piglets had to learn to avoid the trough. Locomotion activity, measured during an open-field test, was associated with discrimination learning performance. To conclude, differential effects of fear of human and locomotion activity were observed in relation to task complexity, highlighting the necessity to take into account these factors in animal research and management.

Keywords: Discrimination learning; motivation; fear; motor activity; exploratory behavior; domestic animal..

7.3. Introduction

The ability to learn varies widely among animals according to individual characteristics such as temperament, rearing conditions and stress level of animals under study (Schrijver et al., 2004; Jansen et al., 2008; Lansade & Simon, 2010; Bolhuis et al., 2013; Valenchon et al., 2013a, 2013b; Webb et al., 2015). However, the relationship between learning performances and stress as well as the variability of this phenomenon among individuals due to temperament is poorly understood. A growing interest in research on the cognitive abilities of pigs has emerged in recent decades (Gieling et al., 2011; Kornum & Knudsen, 2011), primarily because of the similarities between the pig brain and the human brain, which are greater than those between the brains of rodents and humans (Lind et al., 2007). Furthermore, pigs are widely available from livestock farms and the use of the pig as a model for studies of cognition rather than primates offers ethical and economic advantages (Lind et al., 2007). In addition, an understanding of the cognitive processes of captive animals, including pigs, and the link between those processes and emotional processes is of considerable interest from the perspective of laboratory and farm animal welfare (Wechsler et al., 2007).

The relationship between stress and cognitive processes has been extensively studied in the past few decades (Park et al., 2001; Schrijver et al., 2002; Schwabe et al., 2010). However, the effects of stress on learning and memory are not always clear-cut; stress appears to both facilitate and impair cognitive processes (Mendl, 1999; Valenchon et al., 2013b). Joëls et al. (2006) suggested that stress may facilitate cognitive processes only when it is experienced around the time of and in the context of the event that needs to be remembered. Otherwise, it may impair learning and memory. For instance, it has been reported that the cognitive performance of animals is impaired under poor housing conditions (Bolhuis et al., 2013). Although the impact of poor housing conditions on learning abilities is a good example of how chronic stress can affect cognition (de Jong et al., 2000; Jansen et al., 2008; Bolhuis et al., 2013), other stressful agents such as social experience can impact cognition. For example, Schrijver et al. (2004) found in rats

dissociable effects of social (isolation vs group rearing) and environmental (barren vs enriched cage) conditions on spatial and reversal learning. In pigs, it is recognised that a negative experience with humans can induce chronic stress responses (Hemsworth et al., 1986). Based on behavioural responses in a judgement bias task, it was also recently demonstrated that the way humans behave and interact with weaned piglets has an impact on piglets' emotional states (Brajon et al., 2015c). Hence, it can be supposed that chronic negative treatments given by humans may also affect cognitive processes like learning, in much the same way as poor housing conditions do.

Like stress induced by the environment, individual characteristics, such as temperament, may influence cognition. Temperament is defined by the particular configuration of behaviours that an animal exhibits which are relatively stable over time and across situations and is therefore the property of the individual (van Erp-van der Kooij et al., 2000; Bell, 2007). Temperament is involved in challenging situations and can also modulate learning abilities, as previously shown in various mammal species (rodents: Herrero et al. 2006; Dulka et al., 2015, dogs: Jakovcevic et al., 2012, horses: Lansade & Simon, 2010, calves: Webb et al., 2015, pigs: Bolhuis et al., 2004; Lind & Moustgaard, 2005). For example, Lansade and Simon (2010) found that performance of ponies in stressful tasks, such as avoidance task, is linked to locomotion activity. Various challenge tests have been developed to measure the temperament. The open-field test (OFT) and the novel object test (NOT) figure among the most commonly used and are referred as tests of fear since they measure responses to potentially threatening stimuli, even though they also measure other motivations (Brown et al., 2009; Murphy et al., 2014). More specifically, behavioural variables observed in the NOT (e.g. time spent in contact with a novel object) are often referred as “motivation for exploration” or “fearfulness”. Forkman et al. (2007) suggest that a habituation effect can lead to discrepancy of results. However, van Erp-van der Kooij et al. (2002) found consistency between NOT over time in young pigs. In contrast, behaviours observed in OFT (e.g. number of crossed areas) include “locomotion activity” (Murphy et al., 2014), a temperament trait that is thought to be independent of “fearfulness” or “motivation to explore” (Andersen et al., 2000; Reimert et al., 2014). Locomotion activity appears to be consistent over time in weaned piglets as demonstrated by Jensen et al. (1995), but not in adult pigs (von Borell & Ladewig, 1992). Previous

animal studies found a link between the learning abilities and responses to novelty (i.e. number of contacts with a novel object, locomotion activity) (Schrijver et al., 2002; Lind & Moustgaard, 2005). For instance in pigs, Lind and Moustgaard (2005) hypothesised that the trait of “emotional reactivity”, measured by the number of contacts with a novel object, is involved in discrimination learning ability on a go/no-go task; however, they recommended that further studies be conducted.

Recently, some authors have explored the three-way interaction between cognition, stress and temperament (Jiao et al., 2011; Valençon et al., 2013b). Some studies have reported that the effects of temperament on learning abilities can be amplified by stress. For example, in a study with horses, Valençon et al. (2013b) found that temperament influenced learning performances in stressed horses, which had been isolated in an unfamiliar test box and subjected to sudden unpredictable negative events for 30-min before the learning task; however, this effect was not observed in non-stressed animals. Stressed horses which had the highest level of locomotion activity performed the best on an instrumental task in which they had to touch one of two cones to obtain a food reward in response to an experimenter command. Similarly, Lansade and Simon (2010) showed that locomotion activity modulates acquisition performances of horses only in a stressful task. Hence, considering that the type of treatment received from humans has an impact on emotional states and stress response, it may also influence the effect of temperament on learning performance.

The objectives of the present study were to investigate the influence of stress induced by experience with humans, and the influence of individual behavioural responses to challenge tests, on learning performance of weaned piglets. The learning task was an operant discrimination task (i.e. go/no-go task) which was divided in two main steps. The first step involved associating a sound with a food reward and the second step involved discriminating between a positive stimulus predictive of a food reward and a negative stimulus predictive of a punishment. The success to the first step was thought to be mainly based on motivation to explore, while the success in the second step was most likely related to discrimination learning abilities. To evaluate the influence of stress induced by experience with humans, piglets received minimal contact or were subjected to chronic

positive or chronic negative experience with humans while they were daily trained to the learning task. To evaluate the influence of individual behavioural responses to challenge tests, piglets were subjected to a NOT and an OFT at the end of the experiments. It was hypothesised that curiosity or motivation to explore may be involved in learning in the first step. In contrast, because locomotion activity has been linked to learning of stressful task, such as avoidance task (Lansade & Simon, 2010), it was supposed that it may play a role in the second step involving discrimination learning between positive and negative cues. Finally, the stress induced by the experience with humans could reveal or increase the influence of temperament on cognitive performances, as previously shown by Valenchon et al. (2013b).

7.4. Method

7.4.1. Subjects

Fifty-four weaned piglets from nine litters ((Yorkshire x Landrace) x Duroc) born at the experimental piggery of the Dairy and Swine Research and Development Centre (Sherbrooke, QC, Canada) and weaned at 21 ± 2 days of age were used in two replicates of experiments. On the weaning day, 18 groups composed of three piglets were formed (6 groups/treatment). Because individual characteristics such as body weight at weaning, litter or sex can influence the behavioural responses of animals (Erhard & Mendl, 1997, Hemsworth et al., 1990, van Erp-van der Kooij et al., 2000), interindividual variability for these factors was distributed between groups and treatments. Hence, groups were composed of both male and female animals from three different litters, with a difference of at least 1 kg in weaning weight between the medium and both the lightest and the heaviest piglets. Teeth were not clipped or ground, tails were not docked and males were not castrated. After the groups were established and they were placed in pens, piggery staff were not allowed to enter the pens or to handle piglets and could only visually check their health status once a day and fill the feeders.

7.4.2. Housing and management

Groups of three piglets were housed in rooms containing three pens of 3.46 m² made with plastic-coated expanded metal flooring. Each room contained piglets of a same treatment only. Rooms were supplemented with artificial light between 0700 and 1900 hours and the temperature was maintained between 22°C and 25°C. Water was supplied ad libitum. Commercial feed was supplied ad libitum during the first two weeks following weaning. However, as of the third week post-weaning, piglets were rationed at 90% from Monday to Friday with 1/3 of the daily ration on the morning and 2/3 in the afternoon in order to increase their motivation to seek for food reward during discrimination learning tasks. The piglets were still fed ad libitum on weekends (from Friday afternoon to Sunday afternoon) to evaluate the quantity of food spontaneously ingested and to calculate the amount of food to be given to each group for the following week. Rations were eventually adjusted according to the level of hunger of the animals. Hence, rations were increased if piglets ate the entire afternoon meal within 30 min, but the ration was decreased if it was not finished by the following morning. At the end of the experiments, the subjects were returned to the current management of farm production.

7.4.3. Treatments

All procedures in this study were performed in accordance with the recommendations in the Canadian Council on Animal Care guidelines on the care and use of farm animals in research, teaching and testing (CCAC, 2009), and the experimental protocol was approved by the Institutional animal care committee at the Dairy and Swine Research and Development Centre (Sherbrooke, QC, Canada) (authorisation #437).

The treatments, as previously described by Brajon et al. (2015c), consisted in giving chronic gentle (N=18 piglets, GEN), chronic rough (N=18 piglets, ROU) or minimal (N=18 piglets, MIN) contact to groups of piglets in their home pens. However, piglets were individually trained for discrimination learning task in another room. Since moving animals from the home pen to the learning task arena or to the behavioural test arena involved interactions between piglets and humans, the moving procedure was matched to the handling treatment. Treatments were initiated in the first week post-weaning and were

continued throughout the entire experiment; they therefore lasted between 3 and 5 weeks, depending on the performance of the piglets on the discrimination learning task.

Gentle contact treatment (GEN) was aimed at gradually habituating piglets to the handler's presence, movements and contact from the third to the tenth day post-weaning (four sessions of 5 min/day, 5 d/week), and then at maintaining this relationship during the rest of the experiment (two sessions of 2 min/day, 5 days/week). After only 5 days of treatment, the handler could change her posture, walk quietly, talk and stroke the animals without provoking an escape. On the two last days before the beginning of training to the discrimination task, the piglets received four sessions of 10-minute sessions of habituation to the trolley with the same familiar handler. A trolley with a ramp was introduced into the home pen and the handler attracted the piglets inside using food rewards (raisins). This procedure was used to move piglets to and from the learning task arena.

Rough contact treatment (ROU) was aimed at maintaining fear of humans throughout the experiment. The number and duration of sessions was kept to a minimum to maintain fearfulness and avoid habituation. Twice per week for 2 min, the handler chased the piglets, hit the walls with her hands and stamped on the floor with her feet, talked loudly and abruptly, and applied one sudden and unpredictable rough contact (e.g. immobilising the piglet, shaking a plastic rattle paddle near the piglet) to each piglet. Unlike the GEN piglets, the ROU piglets were not habituated to the trolley. From the first day of training, piglets were chased, caught and put into the trolley roughly by another handler who was unfamiliar to them. From four weeks post-weaning, piglets were chased with a board (Ukal®, Canada Inc.), pushed, struck with a hand and forced to climb up the ramp into the trolley. Out of concern for the welfare of the piglets, all aversive treatments were intense enough to instil fear in the animal, but not to physically hurt them.

Minimal contact treatment (MIN) was aimed at avoiding contact with humans as much as possible although some interactions were unavoidable, such as when the piglets were moved from the home pen to the arenas. From the first day of training on the discrimination task, the handler quietly entered into the pen only to load on or unload piglets from the trolley by using a board.

The handlers who carried out the treatments and tests were three women who consistently applied a particular treatment and wore a black, white or striped black and white coverall and boots within the same experiment replicate in order to facilitate discrimination of humans by piglets. These coveralls differed from the usual blue or green coveralls worn by the piggery staff. Coveralls and roles were exchanged between the two replicates of experiment to standardise the association between treatments and coverall colour.

7.4.4. Discrimination learning task

7.4.4.1. Task learning arena and apparatus

The apparatus and the training procedure were previously described by Brajon et al. (2015c). Briefly, piglets were gradually trained to discriminate positive and negative auditory cues, predicting food reward or punishment delivery, respectively, whenever they made contact with a trough inside the apparatus within 35 s. Training was conducted in a separate room from the home pens. The learning task arena was a 2.30 m² trapezoidal arena with an apparatus on the narrow side. The apparatus consisted of a wooden box (50.5 x 73 x 122 cm) containing a black plastic tube which opened onto a trough. The apparatus was open at the top and fitted with a guillotine door (38 x 60 cm) that can be opened using a rope and a pulley system. A light was fixed above the apparatus. A tennis ball was fixed at the top of the apparatus and linked to a fishing line. A tube connected to an air compressor and another one connected to a water gun (itself linked to the air compressor) opened onto the trough. Because the task was not automated, an experimenter (different person from the familiar handler) was present during training. However, she was never visible, and always remained silent and hidden behind the apparatus.

7.4.4.2. Training

Before their habituation to the learning task arena, piglets were previously habituated to palatable food rewards (puffed wheat cereals, Sugar Crisps©, Post, Niagara Falls, Canada) in their home pen. Afterward, the piglets were habituated to the arena with their group twice for 12 min two days before training, and alone twice for 8 min the day before

training. During habituation, food rewards were delivered into the trough each time piglets approached. No time limit and no auditory cues were applied during habituation, and the guillotine door remained opened.

Starting on the 11th day after weaning, each piglet individually received two daily training sessions (one in the morning, one in the afternoon) consisting of six trials on the discrimination learning task, five days per week. Auditory cues of 4 seconds long varying in tonality and frequency in the available time were computed using the software Reaper© (module 4Front Piano, version 4.402). The high-pitched auditory cue was a C7 (2093 Hz) repeated 20 times, whereas the low-pitched auditory cue was a C1 (32.70 Hz) repeated 4 times. Piglets had to gradually learn to discriminate two auditory cues, a positive one (P cue), which predicted a food reward, and a negative one (N cue), which predicted a punishment that would be given when the piglet reached the trough. The type of cue (C1 or C7) predictive of reward or punishment was counter-balanced within treatments. Trials started with an auditory cue and the light switching on over the apparatus while the guillotine door was opening. The auditory cue was played again when the piglet ate the reward or received the punishment. Piglets had a maximum of 35 seconds to touch the trough inside the apparatus with their snout before the light would be switched off and the guillotine door would close. Food rewards (two pieces of cereal) were provided in a predictable and consistent manner, whereas punishments were varied across trials to avoid habituation. More specifically, each punishment was given three consecutive times (i.e. in three consecutive failed trials) before a new punishment was introduced, in the following order: a tennis ball fell on the piglet's back, a fresh water bowl spilled on the piglet's back, an air spray spouted in the piglet's face, a black plastic bag waved over the piglet, a fresh water spray spouted in the piglet's face. A correct response was defined as reaching the trough and eating the reward (i.e. a "go" response, approach) following a positive cue, and not reaching the trough (i.e. "no-go" response, do not approach) following a negative cue. Piglets were trained in two steps involving different learning mechanisms. The first was based on the simple association between the positive cue and the food reward. The second step was based on learning to discriminate between positive and negative cues. Each step was separated into two levels, for a total of four levels.

- Level 1: The six trials were positive (6P). Piglets were trained to associate the positive auditory cue with the food reward delivered into the trough. When they successfully ate all of the six rewards within one training session, they were upgraded to level 2.
- Level 2: Two blank trials were incorporated (ratio of 4P/2B). During blank trials, no auditory cue was performed and no reward was given but the trap door was opened and the light switched on. This procedure was initially proposed to ensure that the piglets would associate the reward with the auditory cue only. From level 2, piglets had to perform successfully in three training sessions (consecutive or not) within the considered level to go on to the next level. The criterion chosen for successful completion of a training session was success in the four positive trials given.
- Level 3: Two negative trials were incorporated at a ratio of 4P/2N. The criterion chosen for successful completion of a training session was a success on at least 5 out of the 6 trials presented.
- Level 4: Half of the trials were positive, half were negative (ratio of 3P/3N). The criterion chosen for successful completion of a training session was a success in at least 5 out of the 6 trials presented.

The first trial of each training session was always a positive one but all other trials were pseudo-randomly ordered with never more than two consecutive similar cues (e.g. level 3: P-P-N-P-N-P; level 4: P-N-N-P-N-P). The experimenter was unfamiliar to the piglets and always hidden behind the apparatus so piglets never saw or interacted physically with her. The success rate and the learning speed of training (number of sessions required to complete each step) as well as the success rate of P and N trials were calculated for each step (i.e. step 1 = levels 1 and 2, step 2 = levels 3 and 4). The training ended when the piglets completed all the four levels of training, failed to complete the level 2 or 3 after 32 sessions, or failed to complete the level 4 after 36 sessions.

7.4.5. Behavioural tests

Once piglets had completed the training or failed to complete one of the levels, they were subjected to behavioural tests. Piglets were between 48 and 65 days of age ($\bar{X} = 56.1$

± 0.5 days) at the time of testing. The behavioural test arena measured 3.46 m² and had plastic-coated expanded metal flooring; it was located in the same room as the learning task arena. Piglets were never tested on their response to challenge test at the same time as another piglet was being trained on the learning task. An object unfamiliar to piglets, a 2.5 kg bag closed with a plastic lid and filled with gravel, had previously been attached to the ceiling over the centre of the arena to be released using an electromechanical switch during the novel object test (NOT).

7.4.5.1. Open-field test (OFT) and novel object test (NOT)

The open-field test (OFT) started when the piglets entered the arena. The arena was virtually divided into nine squares so that the position of the animal and the number of squares the pig entered (midpoint between the shoulders) could be recorded. After 10 min, the novel object was dropped down exactly in the centre of the arena, and the novel object test (NOT) started. Before releasing the object, the experimenters checked the camera to make sure that the piglet was not in the centre of the arena. The NOT test lasted 10 min. The latency to first contact the object with the snout, the number of contacts and the percentage of time spent in physical contact with the object (within one snout length from the object) were recorded. In addition, the numbers of specific object-directed behaviours (moving object, shaking object and backing away from the object) were noted. Moving the object was defined as using the snout to move the object more than one object's length; shaking the object was defined as performing lateral movements of the head and neck while holding the object with the mouth (Newberry et al., 1988); and backing away from the object was defined as moving backward from more than one piglet length.

7.4.5.2. Reactivity to human test (RHT)

Half a day after the OFT and NOT, piglets were taken back into the testing arena for the reactivity to human test (RHT). While the familiar gentle or rough handler performed the RHT with for GEN and ROU piglets, an unfamiliar handler performed the test with MIN piglets. Of course, reactivity to humans should be strongly influenced by treatments (Brajon et al., 2015a, b). Although the effect of temperament on reactivity to humans in the RHT may be strongly masked by the effects of the experience with humans, this test was

performed to validate the effects of the handling treatment by humans and to compare the level of fear of humans with the behavioural variables recorded in the NOT, the OFT and the discrimination task. The procedure was adapted from Brajon et al. (2015b) and was divided into two phases: “motionless handler” phase and “handler approach” phase. During the motionless handler phase, the handler sat on a stool, remained motionless in a corner and waited for the piglet to make physical contact with its snout. The amount of time spent in physical contact with the handler (after contact, within one snout’s length of the handler) was recorded. Thirty seconds after the piglet had come into contact or 4.5 min after the beginning of the test, the handler approach phase started and the handler slowly attempted to touch the snout and then an ear of the piglet. A reactivity score was assigned according to the response of the piglet: the piglet escaped before any contact (score = 4), when the handler touched its snout with her hand (score = 3), when the handler moved her hand towards its ear (score = 2), when the handler touched its ear with her hand (score = 1) or the piglet did not escape at all (score = 0). Backing up more than a piglet length or turning back more than 90° was considered as an escape. The handler could move slowly away from the stool and adopt a quadruped posture to attempt to touch the piglet if it was too far away (more than an arm’s length).

7.4.6. Data analyses

Digital video cameras (Panasonic WV-CP 480, Panasonic©, Mississauga, ON, Canada) fixed above the arenas were used to record behaviour of piglets at 15 FPS during every training session and behavioural test. Behaviour was analysed using specialised recording and viewing software (Omnicast©, Genetec Inc., Montréal, QC, Canada). All data analyses were carried out using SAS software (version 9.2; SAS institute Inc.) and the significance threshold was set to 0.05. Data were tested to see if they satisfied the requirements for parametric testing.

Spearman’s rank correlations were done between percentage of approach of positive and negative trials during the second training step for success and fail piglets. Then, the MIXED procedure of SAS was used to analyse discrimination performance between positive and negative cues during the last three sessions of training, with cue (P or N),

treatment (GEN, ROU or MIN piglets) and interaction as fixed effect. The MIXED procedure was also applied to analyse learning speed during training (i.e. number of sessions required to complete the first or the second step) and the variables recorded during behavioural tests, with outcome of the training (success or fail), treatment (GEN, ROU or MIN piglets) and the interaction as fixed effects. Multiple comparisons were also performed by using Student's t-tests with Tukey adjustments. Variables of percentage of time spent in contact and reactivity scores were previously transformed with an angular transformation. Data in the text are presented as least square means \pm SEM.

Variables recorded during behavioural tests and training sessions were also described using principal component analysis (PCA) and summarised into the first two principal components. Two PCAs including behavioural variables from OFT, NOT and RHT tests were performed. The first one included learning variables from the first training step, and the second one included learning variables from the second training step. Only piglets that successfully completed the focused step were included in the PCAs since the number of training sessions required to complete the step cannot be calculated for piglets that failed. Because variables of latency and scores did not satisfy requirements for parametric analyses, PCAs were performed using matrixes of Spearman's rank correlations. Based on the results, loadings higher than 0.30 were considered as high loadings that best explain the variance of principal components (PCs). Spearman's rank correlations were then performed between behavioural and learning variables associated with these loadings. Owing to the multiple comparisons, probabilities were then corrected for false discovery rates.

Because piglets were not submitted to behavioural tests at the same age (age range from 48 and 65 days of age), correlations between age of piglets at testing and behavioural responses during NOT, OFT and RHT were performed, but none of them were significant ($r < 0.25$; $P > 0.10$). Therefore, age of piglets was not included in the analyses.

7.5. Results

7.5.1. Success in training and effect of treatments

Only one piglet failed the first step of the training and 32 piglets (59%) successfully completed all of the training. Overall, a strong positive correlation was also found between the propensity to approach during P and N trials during the second step of the training for both success and fail piglets. Piglets that often approached following the presentation of P cues also often approached following N cues (success piglets: $r = 0.85$, $P < 0.0001$, fail piglets: $r = 0.73$, $P = 0.0002$) (Figure 7.1). Nevertheless, piglets that completed the training successfully discriminated both positive and negative cues during the three last training sessions (approaches: 74.8 ± 5.9 % vs 15.8 ± 4.3 %, for positive and negative cues respectively, $F_{1,559.9} = 157.86$, $P < 0.0001$). Treatments with the handler had no effect on the proportion of subjects that successfully completed the training (GEN: 50%, MIN: 67%, ROU: 61 %, $\chi^2_2 = 1.06$, $P = 0.59$). Piglets that failed the complete training already required more training sessions to complete the first step than piglets that succeeded (13.3 ± 1.1 vs 7.5 ± 0.9 sessions, $F_{1,48} = 16.72$, $P = 0.0002$), independently of the treatment (GEN: 9.4 ± 1.2 sessions, ROU: 10.2 ± 1.2 sessions, and MIN: 11.5 ± 1.3 sessions, $F_{2,48} = 0.78$, $P = 0.46$). In addition, no treatment effect was observed for learning speed of the full training by successful piglets (GEN: 30.47 ± 1.77 sessions, MIN: 31.54 ± 1.70 sessions, ROU: 32.86 ± 1.72 sessions, $F_{2,38} = 0.47$, $P = 0.63$). Finally, behavioural responses to the OFT and the NOT were not influenced by treatment or success in the training ($P > 0.05$).

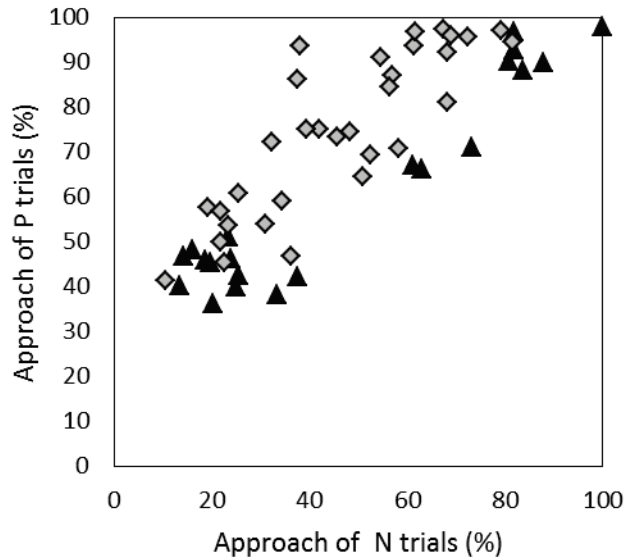


Figure 7.1. Relationship between the percentage of approach during positive trials and the percentage of approach during negative trials during the second training step.

Piglets that successfully completed the training (SUCCESS piglets, $n = 32$) are represented by the grey diamonds, while piglets that failed (FAIL piglets, $n = 21$) are represented by the black triangles.

In contrast, behavioural responses to handler during RHT was deeply modulated by the experience with her, as evidenced by the percentage of time spent in contact with the motionless handler ($F_{2,23} = 39.62$, $P < 0.0001$) and the reactivity scores to the handler's approach ($F_{2,23} = 26.24$, $P < 0.0001$) during the RHT. GEN piglets spent considerably more time in contact with the motionless gentle handler than ROU piglets with the rough handler (95.18 [86.42-99.58] % vs 8.61 [1.19-21.83] %, $t_{23} = -8.89$, $P < 0.0001$) and MIN piglets showed an intermediate response to the unfamiliar handler (59.50 [42.94-75.03] %) that was significantly different from the response of GEN ($t_{23} = -4.25$, $P = 0.0009$) and ROU piglets ($t_{23} = 4.80$, $P = 0.0002$). In addition, GEN piglets showed mostly lower reactivity scores to the handler's approach than ROU (0.27 [0.04-0.68] vs 3.12 [2.41-3.67], $t_{23} = 6.71$, $P < 0.0001$) and MIN piglets (2.37 [1.68-3.01], $t_{23} = 5.38$, $P < 0.0001$) whereas the scores of MIN and ROU piglets did not differ ($t_{23} = -1.65$, $P = 0.25$).

7.5.2. Learning speed and relationship between behavioural variables

Because piglets rarely shook or backed away from the object, these variables were excluded from subsequent analyses. Results of the PCAs for the first and the second steps of training on variables from behavioural tests and training are described in the Figure 7.2. The first two principal components (PCs) of the PCAs including learning variables for the first and the second steps of the training explained 57.1% and 54.3% of the total variance, respectively.

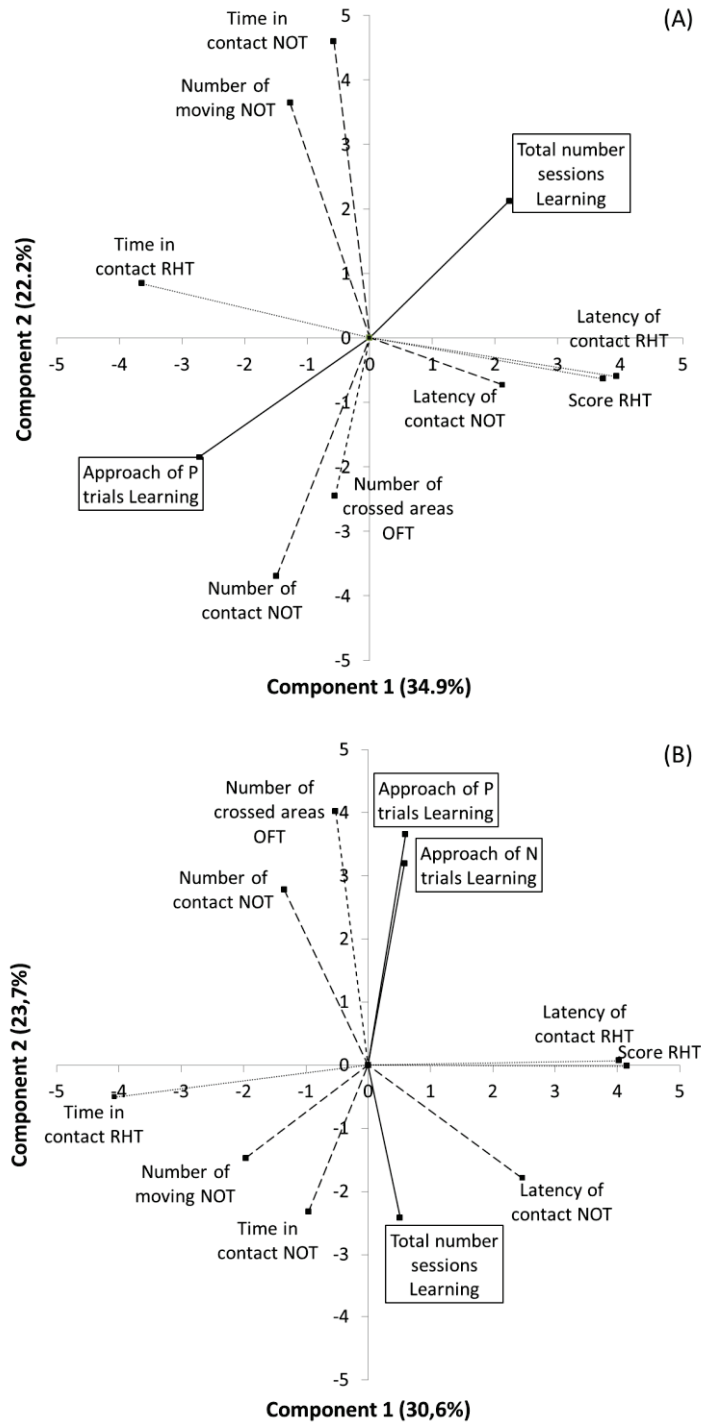


Figure 7.2. Principal Component Analyses on the behavioural variables from the novel object test (NOT, long dashed line), the open-field test (OFT, short dashed line), the reactivity to humans test (RHT, dotted line) and the learning performance (full line); (A) for the first step of the training; (B) for the second step of the training.

Nine individuals did not perform behavioural tests. In addition, one piglet did not complete the first step and a total of 22 piglets did not complete the entire training, leaving the maximal sample size at 44 piglets for the first PCA and 28 for the second PCA.

With regard to the first component of the PCA for the first training step, loadings higher than 0.30 included latency of first contact (0.49) and percentage of time spent in contact with the motionless handler (-0.45) and reactivity score to the handler's approach (0.47) during the RHT as well as approach rate in positive trials (-0.34) during the first training step. Subsequent Spearman's correlations showed that approach rate in P trials during the first step was negatively correlated with latency to approach the motionless handler ($r = -0.42$, $P = 0.005$) and with the reactivity score to the handler's approach ($r = -0.37$, $P = 0.01$) (Figure 7.3). The behavioural response of GEN piglets was minimal during the RHT, while the response of ROU piglets seems to better explain the correlation between reactivity to the handler during the RHT and approach in P trials during the first training step (Figure 7.3). In fact, the approach rate of ROU piglets in positive trials was significantly correlated with their latency of first contact ($r = -0.64$, $P = 0.04$) and the time they spent in contact with the motionless handler ($r = 0.62$, $P = 0.04$) during the RHT. In addition, the number of sessions it took for ROU piglets to complete the first training step was correlated with the latency of first contact ($r = 0.62$, $P = 0.04$) and the time spent in contact with the motionless handler ($r = -0.67$, $P = 0.04$) as well as with the reactivity score to the handler approach ($r = 0.83$, $P = 0.004$) during the RHT. However, no correlations were found between the behavioural variables of the RHT and the learning variables of the first training step for either the GEN piglets or the MIN piglets.

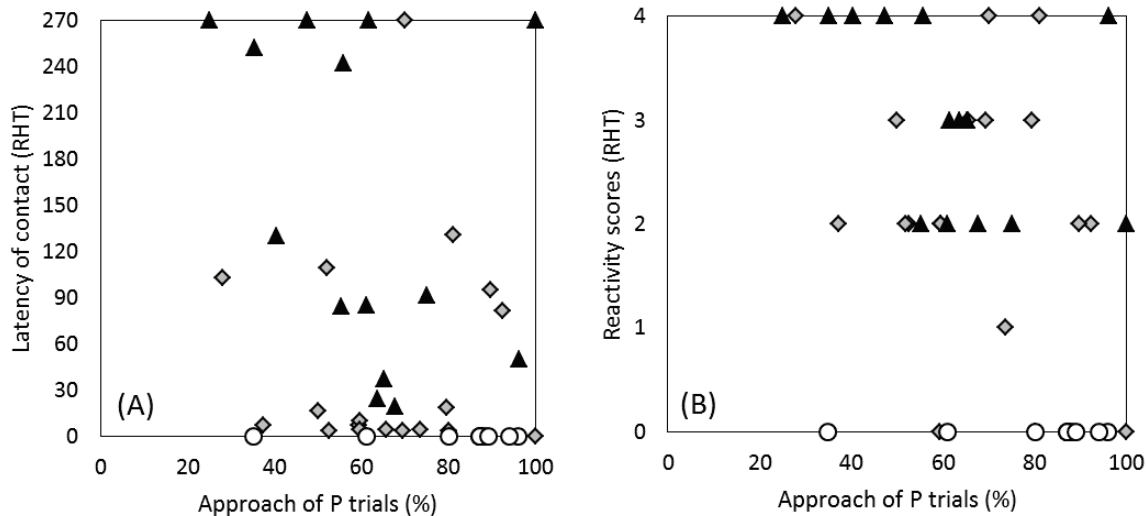


Figure 7.3. Relationship between the percentage of approach of positive trials during the first training step and (A) the latency to first contact the motionless handler and; (B) the reactivity score to the handler's approach during the reactivity to human test (RHT).

The treatments are: gentle contact (GEN, $n = 17$, white circles), rough contact (ROU, $n = 13$, black triangles) and minimal contact (MIN, $n = 16$, grey diamonds).

Although the variance of the second PC was explained well by the number of area crossed during the OFT (-0.31) as well as by the number of contacts with the object (-0.46), the number of moving the object (0.46) and the percentage of time spent in contact with the object (0.57) during the NOT, no significant correlations were found between the OFT and NOT variables ($P > 0.05$).

Results from the PCA for the second step show that much of the variance of the first PC was explained by some behavioural variables recorded during the NOT and the RHT, including latency of first contact with the object during NOT (0.31), latency of first contact (0.52) and time spent in contact (-0.51) with the motionless handler and reactivity score to the handler approach (0.52) during the RHT (Figure 7.2B). Although significant correlations were found between behavioural variables within tests (e.g. negative correlation between reactivity scores and time in contact with the handler: $r = -0.82$, $P < 0.0001$), no significant correlations were found between variables between tests ($P > 0.05$).

The second PC of the PCA for the second step was mostly explained by the total number of sessions to complete the second step (-0.30), the percentage of approach of P

trials (0.46), the percentage of approach of N trials (0.40) as well as the number of crossed areas during the OFT (0.50) and the number of contact with the object during the NOT (0.35) (Figure 7.2B). Further analyses showed that learning performance in the second step of the training, which included positive and negative trials, was correlated with the number of crossed areas during the OFT. The more piglets crossed areas during the OFT, the more they approached following P cues during the learning task ($r = 0.35$, $P = 0.04$) and the less they required training sessions to complete the second step of the training ($r = -0.37$, $P = 0.04$) (Figure 7.4). Nevertheless, no significant correlations were found when analyses were run by treatment ($r < 0.57$, $P > 0.10$).

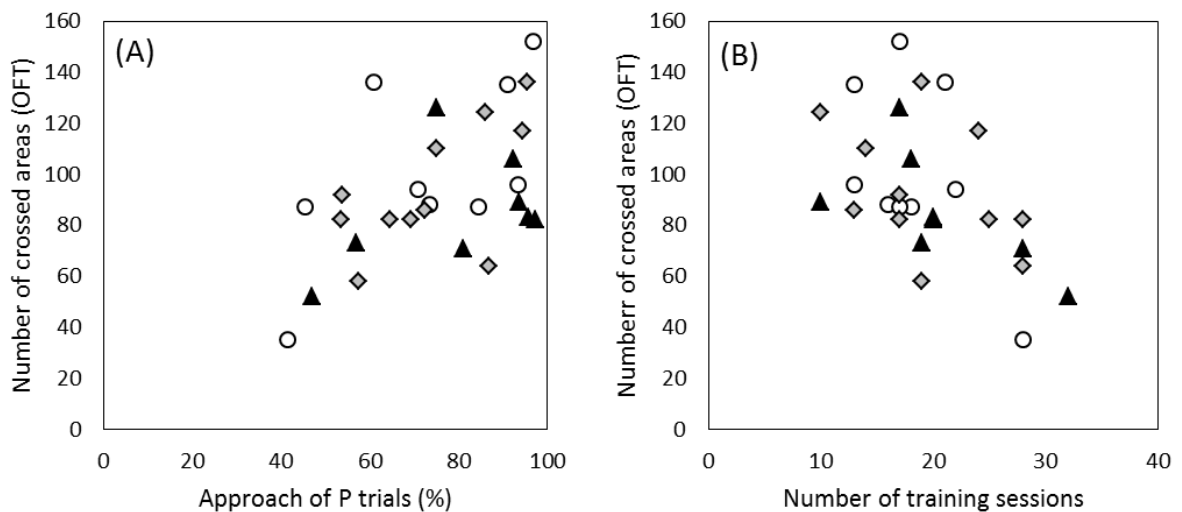


Figure 7.4. Relationship between the number of areas crossed during the open-field test (OFT) and (A) the percentage of approach during P trials and; (B) the number of training sessions required to complete the second training step for piglets that successfully completed the training (SUCCESS piglets, $n = 28$).

The treatments are: gentle contact (GEN, $n = 9$, white circles), rough contact (ROU, $n = 8$, black triangles) and minimal contact (MIN, $n = 11$, grey diamonds).

7.6. Discussion

In the present study, strong interindividual variability in learning performance of the operant discrimination task was observed. Young pigs have been shown to have the ability to learn discrimination tasks and are relatively quick at discriminating different cues (Düpjan et al., 2013; Murphy et al., 2013a, 2013b). Therefore, a lack of discrimination

learning abilities of weaned piglets is unlikely the reason for the moderate success rate in the present study. Perhaps the nature of the task may have made it harder to learn, especially for young animals as previously discussed by Brajon et al. (2015c) and Murphy et al. (2013a). Nevertheless, the resultant variability in performances among piglets allowed for the study of the influence of individual behavioural characteristics, thought to be temperament factors, and stress induced by experience with humans, on learning performances. The results from the present study support the idea that stress induced by experience with humans and temperament influence learning performance. In a study with horses (Valençon et al., 2013b), it was found that the influence of temperament on learning abilities was revealed only under a certain level of stress. The experience with humans is one of the experiences that can raise the level of stress and modulate emotional states (Brajon et al., 2015c). In the present study, associated and dissociable effects of the chronic experience with humans and the individual behavioural characteristics, as hypothesised to reflect temperament, have been observed on the basis of the task complexity, i.e. association of a sound with a reward vs. discrimination of a sound predictive of reward from a sound predictive of punishment.

It is assumed that the first step of training was not so cognitively demanding since it simply involved associating a stimulus (sound cue or even just guillotine door opening) with a response (approach to the trough) and individual success of piglets depended mostly on their motivation to seek food rewards. Less cognitive or more rigid memory processes, such as “(stimulus)-response” learning processes, may have been involved (Bolhuis et al., 2004). Although the acquisition of this task was not difficult, piglet fear of or confidence in the handler observed during RHT was correlated with the propensity to approach in positive trials, which reflected motivation to seek rewards. Of course, fear of and confidence in the handler was greatly influenced by the treatments. Furthermore, a subsequent analysis taking into account the different handling treatments showed that the effect was observed only for piglets that had previously been subjected to stress through contact with humans. The effect of fear of the handler on learning in the first training step was revealed by stress induced by a chronic experience with humans. This finding is in agreement with previous studies that explored the threefold interaction between cognition, stress and temperament (Jiao et al., 2011, Valençon et al., 2013b). Some authors have

reported a certain degree of stability over time in the reactions of animals towards humans (Réale et al., 2000, Lansade and Bouissou, 2008, Gibbons et al., 2011), and suggested the existence of a “reactivity-to-humans” temperament trait. Other authors have not found this kind of stability (Seaman et al., 2002). Réale et al. (2007) mention that temperament often appears to be expressed in novel, risky or challenging situations. This may explain why inter-individual variability was observed solely for ROU piglets, as they may have found the reactivity to human test challenging. Indeed, all GEN piglets were confident with the handler and, even though MIN piglets were not tame, they were used to being passively moved from home pen to test pen. This handling procedure may explain why they showed only moderate fear. In contrast, among stressed ROU piglets, some individuals exhibited an exacerbated fear response to the negative handler; however, the bolder ones appear to have become habituated to the negative handler, to the extent that they started to approach and explore her and were less reactive to her approach. It cannot be assumed from the present study that the reaction of piglets to the handler reflects a temperament trait. Nonetheless, this remains a possibility and further studies are needed to address this aspect.

The reactivity of stressed ROU piglets to the negative handler was correlated with propensity to approach following positive trials and learning speed in the first training step. Indeed, the ROU piglets that showed particularly strong fear response to the negative handler learned the task more slowly than the least fearful ROU piglets. This suggests that fear of the handler could be generalised to non-social situations, such as the operant task during which the animal had to approach in order to receive rewards. Hemsworth et al. (1996) showed that pigs that had previously received daily exposure to a handler showed a generalised reduction in fear and were faster to approach both a human and a novel object. A previous study carried out by the present authors with the same piglets showed that the piglets that had received chronic gentle contact with humans showed an optimistic judgement bias and approached more often during uncertain situations than piglets that had received minimal contact or chronic rough contact with humans (Brajon et al., 2015c). Furthermore, it was assumed that handling and moving the animals from the home pen to the learning task arena or the behavioural test arena would inevitably induce emotional responses through generalisation across contexts. That is why the decision was made to match the moving procedure to the treatment. However, we cannot exclude the possibility

that the brief experience of being moved to the arenas just before testing induced acute short-term emotional responses, rather than the overall chronic experience with humans which induced a positive or negative mood state. Further studies, using automated training, may help to distinguish the separate influence of the short-term contact with an experimenter just before training and the overall chronic experience with the handler. Taken together, however, these results stress the important effect that human behaviour towards captive animals has on the animals' decision-making and their motivation to cope with their environment. This does not mean that their experience with humans directly influences their coping, but rather may predispose them to react in a certain way to stimuli in the environment. Indeed, adaptation involves cognitive abilities, but it can also involve an inherent motivation to cope and learn.

Compared with the first step, the second step of the training task was more stressful (i.e. introduction of punishments), and more cognitively demanding and it required higher behavioural flexibility since piglets had to learn to approach in one context and to avoid approaching in another context (i.e. discriminative learning). Contrary to the initial hypothesis, reactivity to the handler was not related to success in this step. However, temperament factors may be involved, as evidenced by the positive correlation between the propensity to approach following P cues and N cues during the second step. In fact, piglets that often approached following P cues also often approached following N cues, independently of their success in discrimination task. Piglets at the two extreme sides, the ones which persevere in approaching during positive and negative trials and the demotivated ones which rarely approached in the two types of trials, failed at learning the second step. In contrast, more than half of the piglets finally learnt at discriminating both cues, despite inter-individual variation in motivation of approaching the trough, suggesting better behavioural flexibility. Behavioural responses in the NOT were not correlated with learning abilities during the second step of the training. Lind and Moustgaard (2005) found the opposite results in Göttingen minipigs; they showed that reaction to a novel object was correlated with learning performance in a go/no-go task. By contrast, in the present study, piglets with an active behavioural profile during the OFT learnt the discriminative learning task faster. Lansade and Simon (2010) also argued that in horses the locomotion activity trait enhances learning under stressful situations. In addition, several studies found that

high activity in an OFT is associated with both higher stress reactivity on the Hypothalamic-pituitary-adrenal axis and reactive coping style (e.g. Bolhuis et al., 2005; von Borell & Ladewig, 1992). For instance in pigs, von Borell and Ladewig (1992) found a positive correlation between adrenocortical reactivity and locomotion activity in an OFT. Besides, Bolhuis et al. (2005) found that high basic activity as observed in an OFT is not attributable to a high level of activity induced by acute stress (i.e. high resistance during the backtest in pigs), in which responses are in fact opposite. Evidence shown that a reactive coping style is related to higher behavioural flexibility and lower propensity to develop inflexible behavioural routines (for a review, see Koolhaas et al., 1999), and is associated with improved discrimination or reversal learning performances (e.g. Bolhuis et al., 2004; Dulka et al., 2015), compared to proactive coping style. Thus, it could be hypothesised that variability in locomotion activity in the OFT is related to differences in coping strategy. Active piglets in the OFT could be considered as reactive individuals (passive copers) which explore their whole environment to a greater extent instead of focusing on a particular aspect of the environment. In this sense, they may have a more flexible response to changes and this may have positive implications for discrimination learning performance. In the line with this assumption, Bolhuis et al. (2004) showed that pigs classified as reactive are more successful in reversal learning, even though they performed similarly to proactive pigs in acquisition of the initial spatial task. The same effect was found in pigs with low suckling stereotypy early in life, which explored more novel objects and performed better in reversal learning than pigs with high suckling stereotypy (Lien & Klopfer, 1978).

The present study could be criticised because challenge tests were performed once after the completion of the training and at different ages. However, it was deliberately chosen to hold the tests at that point in time so that the piglets would not acquire additional experience before the completion of the training. Because behavioural tests were not repeated over time, it is impossible to state that behavioural responses observed during the OFT and the NOT provide a good reflection of temperament traits. However, some earlier studies already did find a certain degree of consistency in the reactions of pigs in these situations (van Erp-van der Kooij et al., 2002; Janczak et al., 2003; Brown et al., 2009).

In conclusion, this study originally demonstrates that the stress induced by negative experience with humans and the individual response of piglets in OFT challenge tests have dissociable effects on motivation and learning performance in discrimination task training. One of the strength of this study is that it investigated learning performance at different levels of training, thus highlighting differential effects. Clearly, chronic rough contact as applied in this study was less aversive and/or painful than some of the current procedure used on commercial farming (e.g. castration without analgesic, abrupt weaning). Yet, it was sufficient to observe a relationship between degrees of fear of the handler following chronic negative contacts and decrease in motivation to seek rewards during the first training step. Because farmed and laboratory pigs live in challenging environments in which they have to adapt quickly (e.g. adaptation to novel environment, to feeding and drinking systems, to new congeners, etc.), motivation to work for resources is a pre-requisite in terms of animal performance and welfare. In addition, level of activity in the open-field test was associated with good discrimination learning performances. Indeed, the more active piglets learned the discrimination task faster than the less active piglets. Hence, it reminds us the extent to which stress induced by experience with humans and individual behavioural characteristics can affect motivation and learning abilities and suggest that these factors should be taken into account in future research studies in cognition.

7.7. Acknowledgements

The authors acknowledge Sandra Döpjan and Ricard Carreras Ubach for sharing their experience of pig training for go/no-go tasks. The authors would like to thank Renée Bergeron and Céline Tallet for their helpful advices. They are also very grateful to Steve Méthot for providing statistical advices and to Michel Dietrich for building the apparatus. Thanks to Marjolaine St-Louis and the piggery staff for their assistance and their enthusiastic participation in the experiments.

7.8. References

- Andersen, I.L., Bøe, K.E., Førevik, G., Janczak, A.M., Bakken, M., 2000. Behavioural evaluation of methods for assessing fear responses in weaned pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 69: 3, 227-240. doi: 10.1016/S0168-1591(00)00133-7.
- Bell, A.M., 2007. Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 1611, 755-761. doi: 10.1098/rspb.2006.0199.
- Bolhuis, J.E., Oostindjer, M., Hoeks, C.W., de Haas, E.N., Bartels, A.C., Ooms, M., Kemp, B., 2013. Working and reference memory of pigs (*Sus scrofa domesticus*) in a holeboard spatial discrimination task: the influence of environmental enrichment. *Animal Cognition* 16: 5, 845-850. doi: 10.1007/s10071-013-0646-7.
- Bolhuis, J.E., Schouten, W.G., de Leeuw, J.A., Schrama, J.W., Wiegant, V.M., 2004. Individual coping characteristics, rearing conditions and behavioural flexibility in pigs. *Behavioural Brain Research* 152: 2, 351-360. doi: 10.1016/j.bbr.2003.10.024.
- Bolhuis, J.E., Schouten, W.G., Schrama, J.W., Wiegant, V.M., 2005. Behavioural development of pigs with different coping strategies in barren and substrate-enriched housing conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 93:3-4, 213-228. doi: 10.1016/j.applanim.2005.01.006.
- Brajon, S., Laforest, J.P., Bergeron, R., Tallet, C., Devillers, N., 2015a. The perception of humans by piglets: Recognition of familiar handlers and generalisation to unfamiliar humans. *Animal Cognition* 18:6, 1299-1316. doi: 10.1007/s10071-015-0900-2.
- Brajon, S., Laforest, J.P., Bergeron, R., Tallet, C., Hötzel, M.J., Devillers, N., 2015b. Persistency of the piglet's reactivity to the handler following a previous positive or negative experience. *Applied Animal Behaviour Science* 162:1, 9-19. doi: 10.1016/j.applanim.2014.11.009.
- Brajon, S., Laforest, J.P., Schmitt, O., Devillers, N., 2015c. The way humans behave modulates the emotional states of piglets. *PLoS ONE* 10:8, e0133408. doi: 10.1371/journal.pone.0133408.
- Brown, J.A., Dewey, C., Delange, C.F.M., Mandell, I.B., Purslow, P.P., Robinson, J.A., Squires, E.J., Widowski, T.M., 2009. Reliability of temperament tests on finishing pigs in group-housing and comparison to social tests. *Applied Animal Behaviour Science* 118: 1-2, 28-35. doi: 10.1016/j.applanim.2009.02.005.
- CCAC, 2009. Canadian Council on Animal Care guideline on: the care and use of farm animals in research, teaching and testing. Canadian Council on Animal Care in Science, Ottawa, Canada.

- de Jong, I.C., Prelle, I.T., van de Burgwal, J.A., Lambooi, E., Korte, S.M., Blokhuis, H.J., Koolhaas, J.M., 2000. Effects of environmental enrichment on behavioral responses to novelty, learning, and memory, and the circadian rhythm in cortisol in growing pigs. *Physiology and Behavior* 68: 4, 571-578. doi: 10.1016/S0031-9384(99)00212-7.
- Dulka, B.N., Lynch III, J.F., Latsko, M.S., Mulvany, J.L., Jasnow, A.M., 2015. Phenotypic responses to social defeat are associated with differences in cued and contextual fear discrimination. *Behavioural Processes* 118, 115-122. doi: 10.1016/j.beproc.2015.06.009.
- Düpjan, S., Ramp, C., Kanitz, E., Tuchscherer, A., Puppe, B., 2013. A design for studies on cognitive bias in the domestic pig. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* 8: 6, 485-489. doi: 10.1016/j.jveb.2013.05.007.
- Erhard, H.W., Mendl, M., 1997. Measuring aggressiveness in growing pigs in a resident-intruder situation. *Applied Animal Behaviour Science* 54:2-3, 123-136. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00069-5.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.-C., Canali, E., Jones, R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology and Behavior* 92:3, 340-374. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.03.016.
- Gibbons, J.M., Lawrence, A.B., Haskell, M.J., 2011. Consistency of flight speed and response to restraining in a crush in dairy cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 131:1-2, 15-20. doi: 10.1016/j.applanim.2011.01.009.
- Gieling, E.T., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2011. Assessing learning and memory in pigs. *Animal Cognition* 14: 2, 151-173. doi: 10.1007/s10071-010-0364-3.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1986. The influence of handling by humans on the behaviour, reproduction and corticosteroids of male and female pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 15: 4, 303-314. doi: 10.1016/0168-1591(86)90123-1.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Treacy, D., Madgwick, P., 1990. The heritability of the trait fear of humans and the association between this trait and subsequent reproductive performances of gilts. *Applied Animal Behaviour Science* 25:1-2, 85-95. doi: 10.1016/0168-1591(90)90072-L.
- Hemsworth, P.H., Price, E.O., Borgwardt, R., 1996. Behavioural responses of domestic pigs and cattle to humans and novel stimuli. *Applied Animal Behaviour Science* 50: 1, 43-56. doi: 10.1016/0168-1591(96)01067-2.
- Herrero, A.I., Sandi, C., Venero, C., 2006. Individual differences in anxiety trait are related to spatial learning abilities and hippocampal expression of mineralocorticoid receptors. *Neurobiology of Learning and Memory* 86: 2, 150-159. doi: 10.1016/j.nlm.2006.02.001.

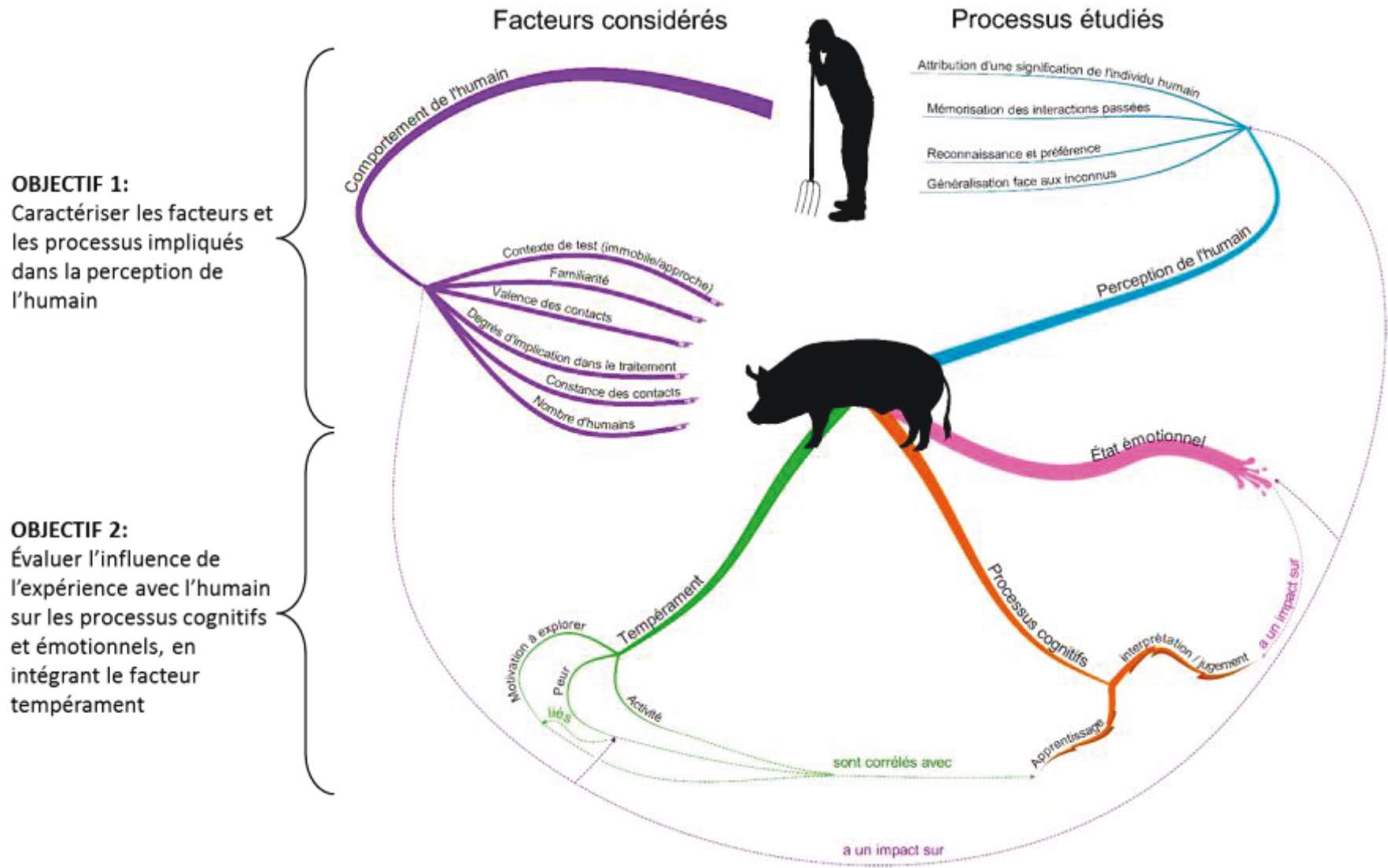
- Jakovcevic, A., Mustaca, A., Bentosela, M., 2012. Do more sociable dogs gaze longer to the human face than less sociable ones? *Behavioural Processes* 90: 2, 217-222. doi: 10.1016/j.beproc.2012.01.010.
- Janczak, A.M., Pedersen, L.J., Bakken, M., 2003. Aggression, fearfulness and coping styles in female pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 81:1, 13-28. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00252-6.
- Jansen, J., Bolhuis, J.E., Schouten, W.G.P., Spruijt, B.M., Wiegant, V.M., 2008. Spatial learning in pigs: effects of environmental enrichment and individual characteristics on behaviour and performance. *Animal Cognition* 12: 2, 303-315. doi: 10.1007/s10071-008-0191-y.
- Jensen, P., Forkman, B., Thodberg, K., Köster, E., 1995. Individual variation and consistency in piglet behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 45:1-2, 43-52. doi: 10.1016/0168-1591(95)00591-F.
- Jiao, X., Pang, K.C.H., Beck, K.D., Minor, T.R., Servatius, R.J., 2011. Avoidance perseveration during extinction training in Wistar-Kyoto rats: an interaction of innate vulnerability and stressor intensity. *Behavioural Brain Research* 221:1, 98-107. doi: 10.1016/j.bbr.2011.02.029.
- Joëls, M., Pu, Z., Wiegert, O., Oitzl, M. S., Krugers, H.J., 2006. Learning under stress: how does it work? *Trends in Cognitive Sciences* 10: 4, 152-158. doi: 10.1016/j.tics.2006.02.002.
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C. Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23:7, 925-935. doi: 10.1016/S0149-7634(99)00026-3.
- Kornum, B.R., Knudsen, G.M., 2011. Cognitive testing of pigs (*Sus scrofa*) in translational biobehavioral research. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35: 3, 437-451. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.05.004.
- Lansade, L., Bouissou, M.-F., 2008. Reactivity to humans: A temperament trait of horses which is stable across time and situations. *Applied Animal Behaviour Science* 114:3-4, 492-508. doi: 10.1016/j.applanim.2008.04.012.
- Lansade, L., Simon, F., 2010. Horses' learning performances are under the influence of several temperamental dimensions. *Applied Animal Behaviour Science* 125: 1-2, 30-37. doi: 10.1016/j.applanim.2010.02.010.
- Lien, J., Klopfer, F.D., 1978. Some relationships between stereotyped suckling in piglets and exploratory behaviour and discrimination reversal learning in adult swine. *Applied Animal Behaviour Science* 4: 3, 223-233. doi: 10.1016/0304-3762(78)90113-X.

- Lind, N.M., Moustgaard, A., 2005. Response to novelty correlates with learning rate in a Go/No-Go task in Göttingen minipigs. *Neural Plasticity* 12: 4, 341-345. doi: 10.1155/NP.2005.341.
- Lind, N.M., Moustgaard, A., Jelsing, J., Vajta, G., Cumming, P., Hansen, A.K., 2007. The use of pigs in neuroscience: modeling brain disorders. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 31: 5, 728-751. doi: 10.1016/j.neubiorev.2007.02.003.
- Mendl, M., 1999. Performing under pressure: stress and cognitive function. *Applied Animal Behaviour Science* 65: 3, 221-244. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00088-X.
- Murphy, E., Kraak, L., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2013a. Successive and conditional discrimination learning in pigs. *Animal Cognition* 16: 6, 883-893. doi: 10.1007/s10071-013-0621-3.
- Murphy, E., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2013b. Responses of conventional pigs and Göttingen miniature pigs in an active choice judgement bias task. *Applied Animal Behaviour Science* 148: 1-2, 64-76. doi: 10.1016/j.applanim.2013.07.011.
- Murphy, E., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2014. A review of behavioural methods to study emotion and mood in pigs, *Sus scrofa*. *Applied Animal Behaviour Science* 159: 1, 9-28. doi: 10.1016/j.applanim.2014.08.002.
- Newberry, R.C., Wood-Gush, D.G.M., Hall, J.W., 1988. Playful behaviour of piglets. *Behavioural Processes* 17:3, 205-216. doi: 10.1016/0376-6357(88)90004-6.
- Park, C.R., Campbell, A.M., Diamond, D.M., 2001. Chronic psychosocial stress impairs learning and memory and increases sensitivity to yohimbine in adult rats. *Biological Psychiatry* 50:12, 994-1004. doi: 10.1016/S0006-3223(01)01255-0.
- Réale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M., Festa-Bianchet, M., 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* 60:5, 589-597. doi: 10.1006/anbe.2000.1530.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemans, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 2, 291-318. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x.
- Reimert, I., Rodenburg, T.B., Ursinus, W.W., Kemp, B., Bolhuis, J.E., 2014. Responses to novel situations of female and castrated male pigs with divergent social breeding values and different backtest classifications in barren and straw-enriched housing. *Applied Animal Behaviour Science* 151, 24-35. doi: 10.1016/j.applanim.2013.11.015.
- Seaman, S.C., Davidson, H.P.B., Waran, N.K., 2002. How reliable is temperament assessment in the domestic horse (*Equus Caballus*)? *Applied Animal Behaviour Science* 78:2-4, 175-191. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00095-3.

- Schrijver, N.C., Pallier, P.N., Brown, V.J., Würbel, H., 2004. Double dissociation of social and environmental stimulation on spatial learning and reversal learning in rats. *Behavioural Brain Research* 152: 2, 307-314. doi: 10.1016/j.bbr.2003.10.016.
- Schrijver, N.C.A., Bahr, N.I., Weiss, I.C., Würbel, H., 2002. Dissociable effects of isolation rearing and environmental enrichment on exploration, spatial learning and HPA activity in adult rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior* 73: 1, 209-224. doi: 10.1016/S0091-3057(02)00790-6.
- Schwabe, L., Wolf, O.T., Oitzl, M.S., 2010. Memory formation under stress: quantity and quality. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 34:4, 584-591. doi: 10.1016/j.neubiorev.2009.11.015.
- Valençon, M., Lévy, F., Fortin, M., Leterrier, C., Lansade, L., 2013a. Stress and temperament affect working memory performance for disappearing food in horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour* 86: 6, 1233-1240. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.09.026.
- Valençon, M., Levy, F., Prunier, A., Moussu, C., Calandreau, L., Lansade, L., 2013b. Stress modulates instrumental learning performances in horses (*Equus caballus*) in interaction with temperament. *PLoS One* 8: 4, e62324. doi: 10.1371/journal.pone.0062324.
- van Erp-van der Kooij, E., Kuijpers, A.H., Schrama, J.W., Ekkel, E.D., Tielen, M.J.M., 2000. Individual behavioural characteristics in pigs and their impact on production. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 3, 171-185.
- van Erp-van der Kooij, E., Kuijpers, A.H., Schrama, J.W., van Eerdenburg, F.J.C.M., Schouten, W.G.P., Tielen, M.J.M., 2002. Can we predict behaviour in pigs?: Searching for consistency in behaviour over time and across situations. *Applied Animal Behaviour Science* 75: 4, 293-305. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00203-9.
- von Borell, A., Ladewig, J., 1992. Relationship between behaviour and adrenocortical response pattern in domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 34:3, 195-206. doi: 10.1016/S0168-1591(05)80115-7.
- Webb, L.E., van Reenen, C.G., Jensen, M.B., Schmitt, O., Bokkers, E.A.M., 2015. Does temperament affect learning in calves? *Applied Animal Behaviour Science* 165: 1, 33-39. doi: 10.1016/j.applanim.2015.01.013.
- Wechsler, B., Lea, S.E.G., 2007. Adaptation by learning: Its significance for farm animal husbandry. *Applied Animal Behaviour Science* 108: 3-4, 197-214. doi: 10.1016/j.applanim.2007.03.012.
- Wechsler, B., Lea, S.E.G., 2007. Adaptation by learning: Its significance for farm animal husbandry. *Applied Animal Behaviour Science* 108: 3-4, 197-214. doi: 10.1016/j.applanim.2007.03.012.

8. DISCUSSION GÉNÉRALE

Le travail effectué au cours de ce doctorat s'inscrivait aussi bien dans une problématique appliquée que dans une problématique fondamentale. Il visait à comprendre le développement de la relation homme-porcelet et l'influence de cette relation sur la perception de l'humain, l'état émotionnel et les capacités cognitives du jeune porcin. La Figure 8.1 présente sous forme schématique les principaux objectifs et les principales conclusions obtenus au cours de ce projet doctoral. Brièvement, sur la base de l'expérience passée avec l'humain, impliquant de nombreux facteurs intrinsèques à l'humain, les porcelets sevrés développent une perception de l'individu humain qu'ils peuvent généraliser face aux inconnus (Articles 1 et 2). La manière dont l'humain se comporte avec les porcelets a aussi un impact sur leur état émotionnel (Article 3). D'ailleurs, une faible peur de l'humain semble être reliée à une plus grande motivation à explorer et rechercher des récompenses (Article 4). D'un point de vue adaptatif, un bon état émotionnel découlant d'une bonne relation avec l'humain pourrait alors conduire à une augmentation de la motivation à explorer et une meilleure perception des situations ambiguës associée à un biais de jugement et une prise de décision optimiste, le tout pouvant permettre d'améliorer l'engagement dans le milieu et l'apprentissage (Articles 3 et 4). Finalement, le tempérament des porcelets agit en parallèle de leur perception de l'humain sur leurs capacités d'apprentissage d'une tâche de discrimination (Article 4). Dans les sections suivantes, une discussion portant sur les principaux résultats, les grandes conclusions, l'implication en terme de recherche et de développement de l'élevage ainsi que les perspectives de recherche seront présentées, incluant des renvois vers les articles scientifiques et les diverses sections de la revue de littérature.



OBJECTIF 1:
Caractériser les facteurs et les processus impliqués dans la perception de l'humain

OBJECTIF 2:
Évaluer l'influence de l'expérience avec l'humain sur les processus cognitifs et émotionnels, en intégrant le facteur tempérament

Figure 8.1. Représentation schématique des objectifs proposés et des principales conclusions obtenues durant ce projet de doctorat. Les flèches en pointillés représentent les effets et les corrélations observés entre les facteurs considérés et/ou les processus étudiés.

8.1. De la perception de l'individu humain vers la perception générale de l'être humain

8.1.1. Synthèse des principaux résultats sur la perception de l'humain

Regardez un porc dans les yeux et vous pourrez être pardonnés de penser qu'il y a une personne vous regardant en retour derrière un masque. Il y a quelque chose dans ce regard presque humain, dans ce comportement alerte, curieux, et réactif, et dans ce corps dépourvu de poils, qui nous intrigue et suscite un sentiment de familiarité et même d'égalité (Michael Mendl et ses collaborateurs, 2010c).

Derrière cette citation de Mendl et al. (2010c) se cache une autre question : comment le porc pourrait-il percevoir l'humain en retour ? Selon Hinde (1987, p.23-24), lorsque deux individus interagissent, chacun porte une idée préconçue du comportement que l'autre pourrait exprimer ou du comportement approprié qu'il devrait adopter ; mais suite à une série d'interactions, une relation naît. Au cours de chacun des projets, les porcelets ont été assujettis à des interactions avec un ou plusieurs humains sur une durée plus ou moins longue, variant de 1 à 6 semaines. Ainsi, le premier projet (Article 1) a mis en évidence que, suite à une série d'interactions, les porcelets sont capables d'associer l'humain à des propriétés positives ou négatives, d'attribuer une signification et de former une mémoire de l'individu humain qui persiste au moins 5 semaines (Figure 8.2, section 2.3.2, voir aussi Hemsforth et al. 1986b).

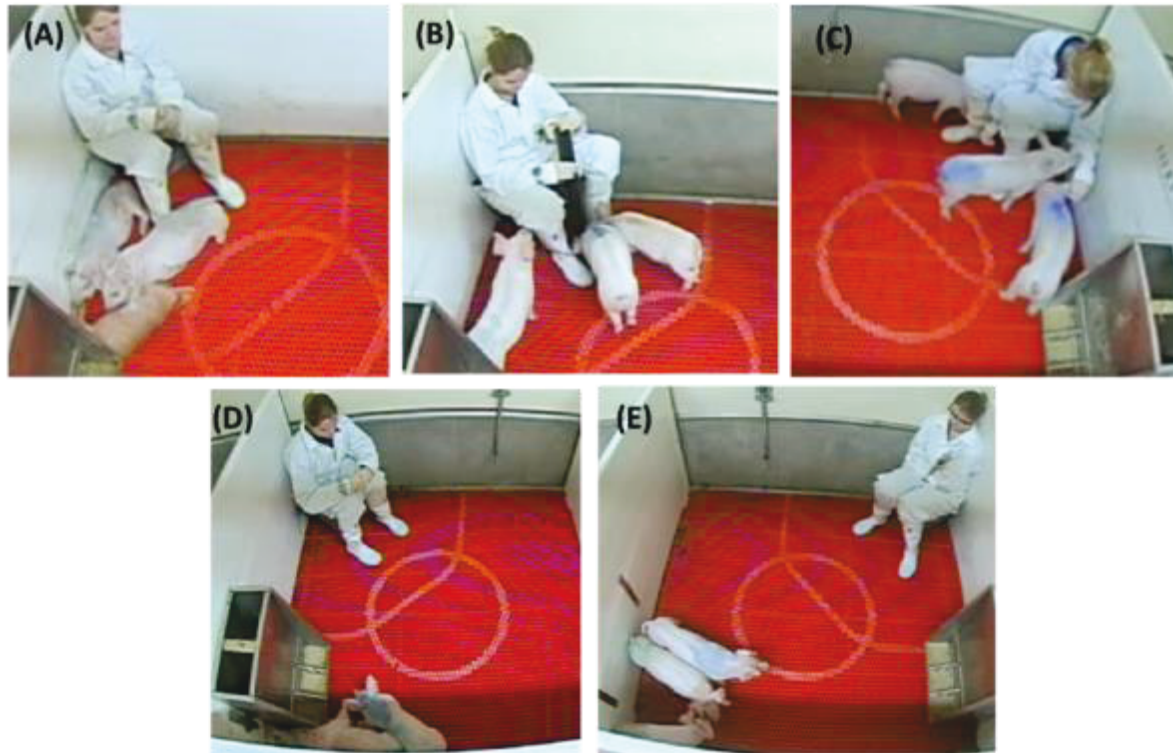


Figure 8.2. Photographies de porcelets au cours des sessions standardisées d'expérience avec l'humain (Article 1).

Les photographies représentent les traitements (A) présence passive ; (B) contacts positifs avec caresses ; (C) récompenses alimentaires ; (D) contacts négatifs avec tentative de capture et ; (E) coups de pistolet à bille. Les trois images du haut (A, B et C) montrent que la simple présence de l'humain, même passif, est attrayante. Le fait de donner des récompenses alimentaires n'augmente pas la motivation à approcher et explorer l'humain. De plus, les porcelets se familiarisent aux contacts tactiles. Les deux images du bas (D et E) montrent que simples captures suffisent à provoquer des réponses de peur et que la présence d'un léger stress physique (coup de pistolet à bille) n'exacerbe pas cette peur.

Seuls 5 jours de traitements ont permis le développement d'une telle relation entre l'homme et le porcelet et il a été montré lors du second projet (Article 2) que cette relation est spécifique à l'expérimentatrice en question (Figure 8.3, section 2.3.3, voir aussi Koba & Tanida, 2001).



Figure 8.3. Photographie de porcelets durant un test de choix entre les deux expérimentatrices (Article 2).

Ici les porcelets approchent et explorent préférentiellement l'expérimentatrice avec qui ils ont eu une expérience positive plutôt que celle avec qui ils ont eu une expérience négative.

En outre, comme cela a déjà été observé chez le porc adulte (Hemsworth et al., 1994), les porcelets sont capables de généraliser leur expérience face à d'autres humains, c'est-à-dire qu'ils peuvent se servir de leur expérience passée avec un ou plusieurs humains pour adapter leur comportement face à un inconnu (Article 2, Figure 8.4, voir aussi section 2.3.4).



Figure 8.4. Photographie de porcelets qui généralisent leur expérience positive avec un humain inconnu (Article 2).

Bien que les porcelets soient capables de discriminer et reconnaître les humains (mémoire de l'individu) et généraliser leurs réponses comportementales face aux inconnus (mémoire générale), plusieurs facteurs ont paru interférer avec ces processus et moduler la perception de l'humain. Durant les deux premiers projets (Articles 1 et 2), six principaux facteurs ont été explorés, à savoir, la familiarité avec l'humain, la valence de l'expérience (positive ou négative), la constance des contacts, incluant l'ordre de l'inconstance (positif/négatif ou négatif/positif), le degré d'implication de l'humain dans le traitement (élevé (ex. contacts tactiles) ou faible (ex. récompenses alimentaires)), le nombre d'humains impliqués et le contexte de test (humain immobile ou approchant) (Figure 8.1, objectif 1). Ces investigations complètes et poussées ont ainsi fait l'originalité de ces projets comparativement aux études précédentes faites chez le porc, bien souvent chez le porc adulte, qui apportaient des résultats apparemment contradictoires (section 2.3.4, ex. Hemsworth et al., 1994 ; Tanida & Nagano, 1998).

Le point marquant de ces études est la mémoire spécifique au contexte des porcelets. Grandin (2015) considère que les animaux mémorisent sous forme d'images, de sons, d'odeurs et qu'ils sont très spécifiques dans leur manière de percevoir les choses. Lors de la phase d'approche du test de réactivité, il a été noté que le mouvement d'approche qu'amorçait l'expérimentatrice vers les porcelets avait été perçu comme prédicteur de son comportement envers eux et avait induit un rappel explicite des interactions passées avec elle. Ainsi, des porcelets ayant une expérience positive avec l'humain impliquant la réception de récompenses alimentaires sans contacts tactiles sont réactifs lorsque l'humain tente de les toucher durant les tests de réactivité (Article 1, Figure 8.5). En fait, seuls ceux qui ont reçu des contacts tactiles préalables se laissent toucher facilement.

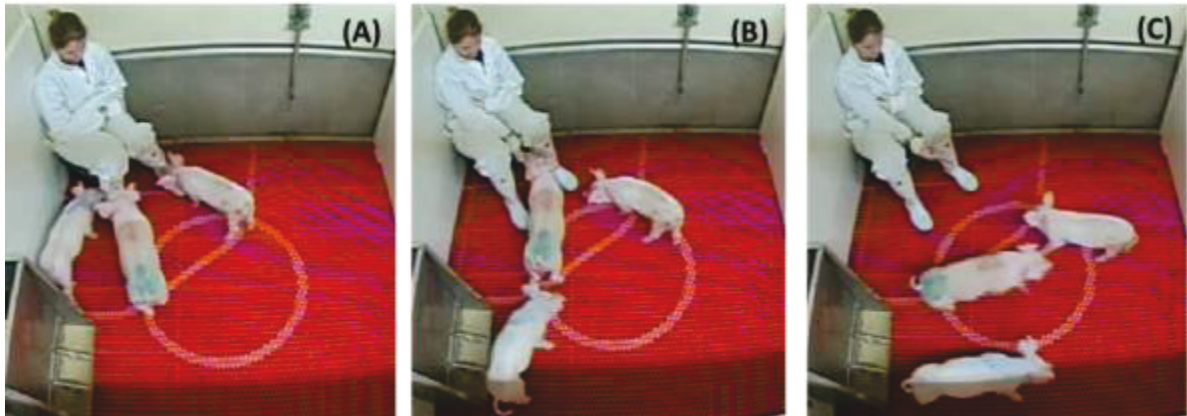


Figure 8.5. Photographies de porcelets familiarisés à la présence passive de l'humain lors du test de réactivité à l'humain (Article 1).

Cette séquence de photos illustre la mémoire spécifique au contexte des porcelets. (A) Les porcelets familiarisés à la présence passive de l'expérimentatrice l'approchent et l'explorent lorsqu'elle est immobile ; (B) Lorsque l'expérimentatrice amorce l'approche de l'un des porcelets avec sa main, celui-ci flaire d'abord sa main alors que les deux autres porcelets ont déjà un mouvement de recul ; (C) Lorsque l'expérimentatrice tente finalement d'aller plus loin et d'approcher l'oreille du porcelet visé, celui-ci fuit.

Bien sûr, les porcelets ayant reçu une expérience négative avec l'humain sont davantage peureux comparativement à ceux qui ont reçu le traitement positif incluant des récompenses alimentaires. Néanmoins, cela n'empêche pas que la réactivité des porcelets en traitement négatif face à l'approche par l'humain avec lequel ils ont eu une expérience négative aurait pu grandement diminuer avec le temps, soit par habituation si les traitements avaient continué, soit par extinction suite à l'arrêt des traitements. En effet, les porcelets sont souvent reconnus comme étant doués d'une grande adaptabilité et les résultats de ces études semblent aller dans ce sens (Kornum & Knudsen, 2011). En ce qui a trait à l'approche par l'humain inconnu (Article 2), deux semaines de conditionnement positif avec deux humains différents ont été nécessaires pour que les porcelets commencent à être moins réactifs lorsque l'humain inconnu les approche, là où une expérience positive d'une seule semaine avec un seul humain n'a pas été suffisante. Malheureusement, ce projet n'impliquait pas de traitement de deux semaines de conditionnement constant avec un seul et même humain. Il est donc impossible de savoir si les porcelets ont généralisé leurs réactions face à l'approche de l'humain inconnu en raison de la durée de l'expérience (c'est-à-dire deux semaines plutôt qu'une seule) ou de la multiplication de l'expérience avec différents humains (c'est-à-dire deux humains plutôt qu'un seul). De même, les

résultats ne permettent pas de savoir si des porcelets qui auraient reçu un conditionnement négatif sur deux semaines avec un même humain se seraient davantage habitués au traitement que ceux ayant reçu les mêmes conditionnements mais avec deux humains.

Si la phase d'approche par l'humain prédit la perception que les porcelets ont de cet humain, la phase avec humain immobile illustre plutôt la forte propension des porcelets à vouloir explorer l'humain (Figure 8.5A). Les porcelets dissocient parfaitement un humain immobile d'un humain approchant vers eux, et l'humain immobile a paru être bien moins effrayant qu'un humain en mouvement, tel que précédemment démontré par Hemsworth et al. (1986c) (section 2.3.1). Toutefois, les porcelets n'ont pas approché ou ont passé très peu de temps en contact avec un humain avec qui ils venaient tout juste d'avoir des contacts négatifs, ce qui montre que l'approche de l'humain immobile a bel et bien été associée à la réception d'une punition (ex. tentative de capture), comme précédemment illustré dans plusieurs études chez le porc (ex. Hemsworth et al., 1987). Le tempérament semblait prendre une place importante dans les réactions des porcelets étant donné qu'au sein d'un même traitement négatif, alors que certains groupes finissaient par approcher et explorer l'humain, d'autres restaient très distants durant tout le test (Figure 8.6).



Figure 8.6. Photographies de porcelets ayant reçu une expérience négative avec l'humain lors du test de réactivité à l'humain (Article 1 et 2).

Cette séquence de photos montre un groupe de porcelets particulièrement peureux face à l'expérimentatrice. (A) Ces porcelets maintiennent une distance maximale avec l'expérimentatrice immobile et ; (B et C) présentent une réponse de fuite lorsque celle-ci tente de les approcher.

Par contre, lors du second projet (Article 2), les porcelets se sont montrés motivés à ré-approcher un humain avec qui ils avaient eu des premiers contacts négatifs après qu'un second humain se soit comporté de manière douce et positive avec eux. En revanche, dans

l'ordre inverse, une expérience négative avec un second humain n'a pas modifié la relation positive que des porcelets avaient déjà développée avec un premier humain. Finalement, les porcelets ayant reçu ces types de traitements inconstants ont aussi approché rapidement un humain étranger, bien qu'ils aient été relativement peureux à son approche.

Globalement, les études conduites dans le cadre de cette thèse ont relevé d'importantes informations quant au développement de la perception de l'humain et aux processus cognitifs impliqués. Bien qu'ils reconnaissent les personnes familières et aient une mémoire spécifique au contexte, les porcelets montrent aussi une grande flexibilité à s'adapter à de nouvelles personnes et situations. Ainsi, les processus de discrimination et de généralisation participent conjointement et harmonieusement au développement de la perception de l'individu humain et de la perception générale de l'homme sur la base de l'expérience passée.

8.1.2. Implications pour le domaine de l'élevage

Les résultats de cette thèse devraient contribuer à alimenter les connaissances pour améliorer le bien-être en élevage. Depuis ces dernières décennies, les contacts entre l'animal et l'humain ont profondément été réduits dans les élevages commerciaux, mais certaines procédures aversives (ex. castration chirurgicale sans anesthésie, sevrage, procédures vétérinaires) nécessitent encore la présence de l'humain (Forkman et al., 2007). Les animaux pourraient alors développer une mémoire générale négative de l'humain, celui-ci devenant la figure d'évènements aversifs. Dans les expériences de ce projet doctoral, les interactions négatives données aux porcelets n'étaient pas comparables à des interventions aversives telles que celles subies en élevage comme lors d'une castration, par exemple. Outre les raisons évidentes d'éthique, il avait été décidé d'appliquer des traitements négatifs somme toute peu aversifs et probablement moins effrayants que de nombreuses procédures retrouvées en élevage. Si un effet pouvait être observé, alors un point sensible de la relation homme-animal en élevage était touché. En ce sens, les réactions des porcelets lors de la phase d'approche des tests ont montré que de simples tentatives de captures suffisent à entraîner des réponses de peur face à l'approche de l'humain, des réponses de peur qui persistent dans le temps et qui s'étendent à des

nouvelles personnes. Ces résultats pourraient être alarmants en considérant que la période post-sevrage correspond à une période critique pour le développement social chez le porcelet (Jensen & Stangel, 1992 ; Held & Špinka, 2011). Ainsi, l'humain, faisant partie intégrante de l'environnement social des animaux de ferme, pourrait donc avoir un impact prépondérant dans ce développement social.

Cependant, une autre partie des résultats a soulevé des points encourageants. Les porcelets, tout comme les porcs adultes (ex. Hemsworth et al. 1986a, 1986b, 1992), sont naturellement motivés à explorer l'humain et ils se familiarisent très vite avec lui. Quelques épisodes d'interactions positives avec eux pourraient suffire au développement d'une mémoire positive de l'humain, malgré la présence de quelques épisodes d'interactions négatives. Des auteurs avaient d'ailleurs déjà remarqué que les porcs de deux mois persistaient à vouloir entrer en contact avec l'humain même si celui-ci refusait constamment le contact et les repoussait (Terlouw & Porcher, 2005). Ils avaient même noté des comportements de frustration (soit, augmentation de la locomotion, des contacts nasaux avec le mur, des frottements avec le groin et des immobilités) en réponse au refus de contacts par l'humain. La motivation des porcelets à explorer l'humain est donc un facteur qui devrait inciter les éleveurs à améliorer la relation avec leurs animaux. Un élément important est qu'il n'est pas nécessaire de donner des renforcements alimentaires car l'humain en lui-même est attrayant pour les porcelets. Bien que cela puisse prendre du temps, cela ne requiert finalement pas grand effort pour apprivoiser ces petits ongulés, en vue de leur motivation intrinsèque à approcher l'homme. L'amélioration de la relation homme-animal pourrait alors potentiellement favoriser la productivité et faciliter les manipulations, ce qui, assurément, optimiserait le bien-être de l'éleveur et la confiance du consommateur (section 2.1.2). Cependant, il faut garder en mémoire que la perception de l'humain est spécifique au contexte et que l'humain familier dans un nouveau contexte peut redevenir potentiellement dangereux (Figure 8.5, voir aussi section 2.2.4). Aussi, si un éleveur souhaite familiariser des porcelets à des manipulations ou des déplacements, il ne lui suffit pas de les familiariser à sa présence mais il faut aussi les familiariser aux procédures en elles-mêmes. Bien sûr, il est très probable que des animaux déjà familiers avec un éleveur positif présentent des réponses de peur moins élevées lors de situations nouvelles, par processus de généralisation des contextes, que des animaux manipulés par

des éleveurs négatifs ou non familiers (Tanida et al., 1995). De plus, au vu de la grande faculté d'adaptation des porcelets (Kornum & Knudsen, 2011), il est aussi envisageable que l'habituation soit rapide.

8.1.3. Aspects méthodologiques

Les observations se sont surtout concentrées sur l'analyse des comportements d'approche / évitement des porcelets, ce qui a permis d'apporter un grand nombre d'informations sur la motivation des porcelets à interagir avec l'homme. Lors des expériences menées dans le cadre de cette thèse, des tests de manipulation n'ont pas été inclus étant donné que les objectifs étaient : (1) de développer des tests simples et facilement reproductibles et ; (2) d'étudier la perception de l'humain seulement, sans que la procédure en elle-même interfère avec la perception de l'humain. Les deux types de tests employés se basent plutôt sur les deux motivations fondamentales dans le monde animal : l'approche (d'une ressource pouvant potentiellement améliorer la fitness, système de « recherche ») et l'évitement (d'une menace pouvant potentiellement menacer la fitness, système de « peur ») (section 2.4.4). En soi, les traitements avec l'humain lors des deux premiers projets et les tests de réactivité face à l'humain immobile pourraient fortement être critiqués par des connaisseurs de l'élevage étant donné qu'ils ne reflètent absolument pas la relation homme-animal en élevage. Mais le projet de doctorat n'avait pas pour objectif l'application directe pour le monde de l'élevage et visait plutôt à identifier précisément et à comprendre ce qui, dans le comportement de l'humain, influence la perception de l'humain par l'animal. Grâce aux résultats mis en lumière dans ce projet, il a été possible de comprendre comment se développe la relation, de voir dans quelle mesure certains processus cognitifs (mémoire, reconnaissance, généralisation) sont impliqués et de déterminer sur quels facteurs se focaliser pour améliorer la relation homme-animal (importance du mouvement dans les interactions, importance du contexte, attractivité naturelle de l'humain).

8.1.4. Perspectives de recherche

En ce qui concerne les perspectives de recherche, des zones de flou subsistent toujours sur la perception de l'humain, notamment en termes d'éveil émotionnel. Par

exemple, il aurait été intéressant d'étudier les vocalisations émises ou l'attention visuelle des porcelets, notamment lors de l'arrivée et de la sortie de l'expérimentatrice. En effet, il apparaît que les vocalisations sont un moyen de communication qui traduit aussi les émotions chez certaines espèces, dont le porc (Weary & Fraser, 1995 ; von Borell et al., 2009 ; Brieffer & Le Comber, 2012 ; Wöhr & Schwarting, 2013). D'ailleurs, dans une étude portant sur les vocalisations émises par les cochettes dans le cadre d'interactions avec l'homme, il a été suggéré que les longs grognements (de l'anglais « *long single grunts* ») pourraient être des appels au contact et que les couinements (de l'anglais « *squeals* ») auraient la même fonction, mais sembleraient résulter d'un plus grand niveau d'éveil (Marchant et al., 2001). Les auteurs ont aussi noté que les grognements courts, répétés rapidement (de l'anglais « *short, rapidly-repeated grunts* ») semblaient avoir aussi bien une valence positive que négative (Marchant et al., 2001). Ces informations suggèrent donc que de plus grandes investigations sur la communication vocale devraient être faites pour comprendre la perception de l'humain en termes d'émotions, notamment chez le porcelet. Par exemple, l'analyse d'un tel paramètre aurait pu permettre d'évaluer dans quelle mesure les porcelets en traitement positif pourraient être excités face à l'arrivée de l'expérimentatrice, ou frustrés lors de son départ.

De plus, lors des travaux de cette thèse, l'attention a été portée sur des paramètres visuels (mouvements et gestes de l'humain envers le porc) mais pas sur des paramètres sonores ou olfactifs, qui pourtant prennent une place prépondérante dans la communication chez le porc (Houpt, 2011, p.21-23). L'attention visuelle de l'humain envers le porc n'a pas non plus été investiguée. Les travaux de Tanida & Nagano (1998) ont montré que les porcs se basent sur des critères multimodaux pour discriminer les humains familiers et inconnus. Les signaux vocaux sont souvent considérés comme essentiels en terme de communication chez le porc (Houpt, 2011, p.21-22) mais étrangement, la perception de différents types de vocalisations humaines (absentes, douces ou fortes) ne semble pas avoir fait l'objet d'étude. Les porcs se servent aussi beaucoup des signaux olfactifs, notamment pour la reconnaissance individuelle (Houpt, 2011, p.23). Finalement, bien que les porcs n'aient pas une bonne vision, il est apparu qu'ils étaient capables de percevoir l'état attentionnel de l'homme et de réagir en fonction (Nawroth et al., 2013b). Cependant, le rôle que jouent ces signaux dans le développement de la perception de l'humain reste incompris.

Finalement, l'aspect tempérament semble prendre une place prépondérante dans les réactions de porcelets à l'humain. Des études précédentes ont déjà montré une certaine constance des réactions des porcs au cours du temps et au travers des contextes (ex. réactivité à un humain immobile vs réactivité à un nouvel objet) (Brown et al., 2009 ; Reimert et al., 2014), bien que d'autres études aient apporté des résultats contradictoires (Janczak et al., 2003). Cependant, il ne semble pas que le tempérament des porcelets lors de l'approche par l'humain ait été comparé avec d'autres situations sociales (ex. test avec humain immobile) ou non sociales (ex. test de nouvel objet). De plus, le tempérament n'a quasiment jamais été investigué chez le porcelet, malgré quelques exceptions (Magnani et al., 2012). En outre, il semble qu'aucune étude n'ait exploré l'aspect tempérament avant et après une expérience avec l'humain, le tempérament étant généralement mesuré face à des humains non familiers et sans que les animaux n'aient reçu d'expérience particulière et standardisée avec l'humain. Pourtant, le tempérament est relié à la fitness et, par conséquent, il devrait être particulièrement illuminé en situations nouvelles ou représentant un risque pour la survie et le succès reproducteur de l'animal (Wilson et al., 1994 ; Réale et al., 2007). Ainsi, il se pourrait que le tempérament ait un impact plus ou moins important selon l'expérience que les animaux ont vécu avec l'humain. Il pourrait notamment jouer un rôle prépondérant dans les réactions des porcelets en situation stressante de rencontre d'un humain avec qui ils ont eu une mauvaise expérience. De grandes variabilités interindividuelles seraient alors observées lorsque l'humain les approche, avec certains individus plutôt proactifs qui auraient une réaction vive de fuite et d'autres individus plutôt réactifs qui auraient une réaction d'immobilisation tonique. En revanche, de telles variabilités comportementales ne seraient pas forcément observées chez des porcelets en situation peu stressante, voire même supposément agréable, lors de la rencontre d'un humain positif, tous les porcelets ayant été habitués aux contacts tactiles et acceptant donc d'être touchés. En ce sens, les investigations devraient être poussées pour comprendre dans quelle mesure le tempérament des porcelets joue un rôle important dans les réactions face à l'humain, dépendamment de leur expérience passées avec l'humain.

8.2. Implication de la relation établie sur les états émotionnels et les capacités cognitives

8.2.1. Synthèse des principaux résultats sur le biais cognitif

L'esprit existe chez les animaux, il est totalement dépendant de certaines fonctions cérébrales, et il commence à être reconnu [...] (ce qui signifie qu') à un certain moment dans l'évolution neurale, les complexités neurales dans le cerveau n'ont pas simplement contrôlé le comportement, mais ont commencé à générer des expériences affectives qui pourraient nous guider dans les comportements présents et futurs (Panksepp, 2011).

Après avoir établi l'impact d'interactions précoces sur la perception de l'humain, le pas suivant a été de déterminer si ces interactions peuvent aussi moduler l'état émotionnel des jeunes porcs (Article 3, Figure 8.1, objectif 2). L'environnement physique comme social des animaux d'élevage peut affecter les émotions (Baciadonna & McElligott, 2015). Étant donné que l'humain fait partie de cet environnement et a du sens pour le porcelet (Articles 1 et 2), il semble logique qu'il puisse jouer un rôle sur les états affectifs. En effet, comme cela a été montré dans la section 2.4.4, la mémorisation des événements qui ont du sens pour l'animal et qui peuvent jouer un rôle sur la survie et/ou le succès reproducteur de l'animal pourrait être facilitée grâce à l'association des événements avec des émotions particulières (Scherer, 1984, p.296 ; Hinde, 1985). L'accumulation d'émotions pourrait alors affecter l'état émotionnel. Pour cela, la composante cognitive des émotions a été considérée, au travers de l'évaluation des capacités de jugement des porcelets face à une situation ambiguë à l'aide d'un test de go/no-go (Figure 8.7, section 2.5.2.3, Harding et al. 2004 ; Paul et al. 2005 ; Mendl et al. 2010b).

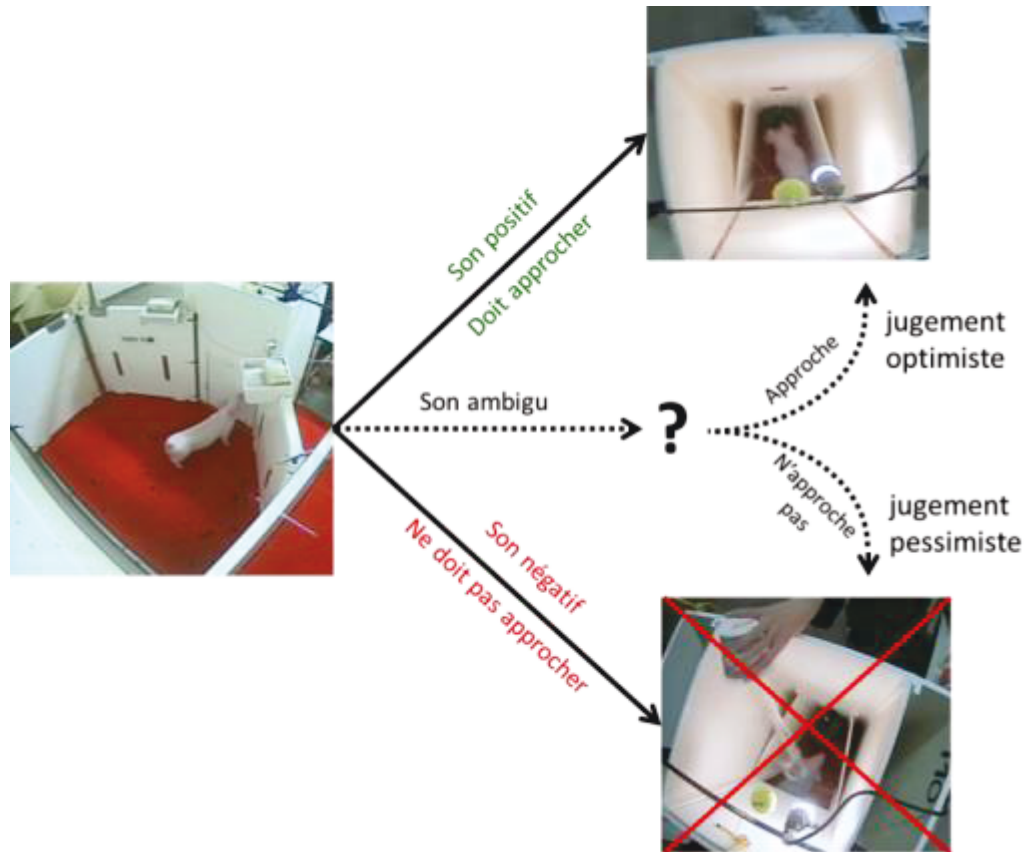


Figure 8.7. Représentation schématique du protocole de test de go/no-go utilisé pour mesurer le biais de jugement des porcelets (Article 3).

Alors que le son positif signale la délivrance d'une récompense alimentaire, le son négatif signale la réception d'une punition si le porcelet approche. Le porcelet apprend donc à discriminer les deux signaux pour n'approcher que les sons positifs. Après l'apprentissage discriminatif, les porcelets sont testés pour leur réponse aux signaux ambigus.

Les travaux de recherche effectués pour cette thèse ont alors permis de conclure que le comportement de l'humain peut affecter l'état émotionnel des porcelets. Ainsi, les porcelets ayant reçu des interactions douces avec l'humain impliquant des caresses quotidiennes ont été significativement plus optimistes en situation ambiguë que des porcelets ayant reçu des interactions brusques ou des contacts minimaux (Figure 8.8). Par contre, les porcelets ayant reçu des interactions brusques n'ont pas différé du traitement témoin ayant reçu des contacts minimaux.

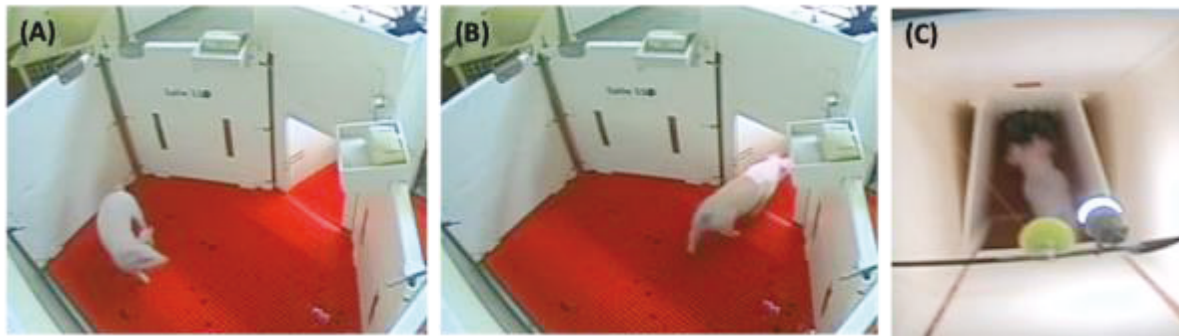


Figure 8.8. Photographies d'un porcelet lors du test de biais cognitif (Article 3).

Cette séquence de photos montre un porcelet (A) qui se retourne vers le dispositif expérimental lorsqu'il entend le son ambigu et la trappe qui s'ouvre ; (B) approche et entre dans le dispositif et ; (C) attend de recevoir une récompense. Ce comportement d'approche suite à l'écoute du son ambigu suggère que le porcelet est optimiste car il associe la situation ambiguë plutôt avec la situation positive et s'attend donc à recevoir une récompense. Ainsi, il peut être conclu que ce porcelet a un meilleur état émotionnel comparativement à un porcelet qui déciderait de ne pas approcher dans cette situation incertaine.

Il semble que les porcelets du traitement négatif se soient habitués aux interactions brusques au fur et à mesure des jours, même si de nombreuses précautions avaient été prises pour éviter cette habitude (ex. limiter les séances d'interactions à 2 x 2 min / sem, constamment varier les types d'interactions négatives) (*observation personnelle de l'auteur*). Il faut tout de même rappeler que, par mesure d'éthique, aucun contact douloureux ou exagérément aversif n'a été appliqué alors que certaines procédures appliquées en élevage le sont assurément (ex. castration chirurgicale sans anesthésie, Weary et al., 1998). Ainsi, l'application d'une procédure douloureuse aurait sûrement eu un impact négatif sur l'état émotionnel, comparativement à des témoins, comme c'est le cas pour l'écornage chez le veau (Neave et al., 2013). Cependant, les résultats de la présente étude (Article 3) sont d'autant plus exaltants qu'ils rebondissent sur les dernières préoccupations en termes de bien-être et rappellent que le bien-être n'est pas simplement une question d'absence d'émotions négatives mais aussi une question de présence d'émotions positives (Seligman & Csikszentmihalyi, 2000 ; Boissy et al., 2007b). L'homme, la manière dont il se comporte, peut donc jouer un rôle prépondérant dans le bien-être des animaux et conduire au développement d'état émotionnel positif chez le porcelet. Le fait de donner l'opportunité d'interagir avec l'humain semble stimuler cognitivement et constituer une forme « d'enrichissement » dans la vie des jeunes porcins

qui sont hébergés en conditions appauvries. À ce jour, c'est la première étude démontrant l'impact d'interactions avec l'humain *per se* sur l'état émotionnel d'un animal de ferme, et non d'une procédure impliquant un humain comme précédemment investigué (Doyle et al., 2010 ; Neave et al., 2013 ; Briefer Freymond et al., 2014).

8.2.2. Lien entre bien-être émotionnel et engagement dans le milieu

La fonction de l'expérience émotionnelle (section 2.4.4) et l'importance d'un bon état de bien-être (émotionnel) en termes d'éthique, de productivité et de gestion (section 2.1) ont été relatés dans la revue de littérature. Mais il est souhaitable de revenir sur un aspect en particulier : quel est le lien entre l'état émotionnel, l'engagement dans son milieu/l'adéquation avec les conditions de vie naturelles et la santé des animaux ? Les trois conceptions ou cadres conceptuels du bien-être selon Fraser (2008) sont en effet intimement liés et agissent les uns sur les autres (sections 2.1.1 et 2.5.3). Les travaux de Puppe, Manteuffel et leurs collaborateurs (ex. Puppe et al., 2007 ; Manteuffel et al., 2009a) illustrent bien cette triple interaction. Ils ont notamment montré que des porcs ayant l'opportunité de participer à une tâche d'apprentissage pour recevoir de la nourriture présentaient une diminution de l'anxiété dans un nouvel environnement, ce qui laisse à penser que la tâche d'apprentissage pourrait améliorer le bien-être émotionnel des animaux et permettre le développement d'une meilleure habileté à s'adapter émotionnellement aux diverses situations. Il apparaît que de donner la possibilité aux animaux de contrôler leur environnement et de s'adapter avec succès aux défis rencontrés peut être une source d'émotions positives et améliorer le bien-être (Manteuffel et al., 2009a). Bien sûr, dans un premier temps, un état d'alerte et un certain degré de stress s'activent (ex. augmentation de la concentration salivaire en cortisol dans les premiers jours d'entraînement), mais cet effet disparaît rapidement pour laisser place aux émotions positives lorsque l'animal devient acteur et maître de son environnement (Ernst et al., 2006). D'un point de vue santé, un tel enrichissement cognitif induit une augmentation de la concentration en immunoglobuline de type G (IgG) et une amélioration de la cicatrisation (Ernst et al., 2006). Dans cette dernière étude, l'apprentissage (lié à l'engagement et la capacité de répondre efficacement à son environnement) avait un impact sur l'état émotionnel et la santé, mais il est tout à fait

possible d'imaginer un engrenage dans l'autre sens ; l'état émotionnel pourrait avoir un impact sur l'apprentissage.

En fait, la tâche utilisée par ces auteurs présentait certains points communs avec la tâche de discrimination (tâche go/no-go) utilisée durant ce projet de thèse dans le sens où, dans les deux cas, les porcs devaient apprendre à discriminer des sons et n'approcher que ceux qui prédisaient la délivrance de nourriture. Cependant, l'apprentissage de la tâche de discrimination a été divisé en deux étapes principales. La première étape impliquait seulement l'association des signaux positifs avec la réception d'une récompense. La réussite de cette étape était donc basée sur la motivation à approcher et recevoir une récompense. La seconde étape impliquait quant à elle l'apprentissage discriminatif étant donné que les signaux négatifs étaient introduits. La réussite de cette étape pourrait donc plutôt être liée à une grande flexibilité comportementale. Afin de discerner l'influence du stress induit par l'expérience avec l'humain de l'influence des caractéristiques comportementales individuelles, les porcelets ont été assujettis à un test de réactivité à l'humain et deux tests de challenge, savoir un test open-field et un test d'objet nouveau (Figure 8.9). Les résultats ont montré que les degrés de peur de l'humain pour les porcelets ayant reçu des interactions brusques étaient corrélés avec la propension à approcher les signaux positifs durant la première étape d'apprentissage. Plus les porcelets étaient peureux face à l'humain, moins ils étaient motivés à approcher et rechercher des récompenses lors de la première étape d'apprentissage. Par contre, l'effet n'était pas observable pour les porcelets des deux autres traitements avec l'humain. Le stress induit par l'expérience avec l'humain semble donc avoir illuminé les caractéristiques comportementales individuelles de réactivité face à l'humain, pour lesquelles une forte peur de l'humain serait associée à une faible motivation à explorer et rechercher des récompenses.

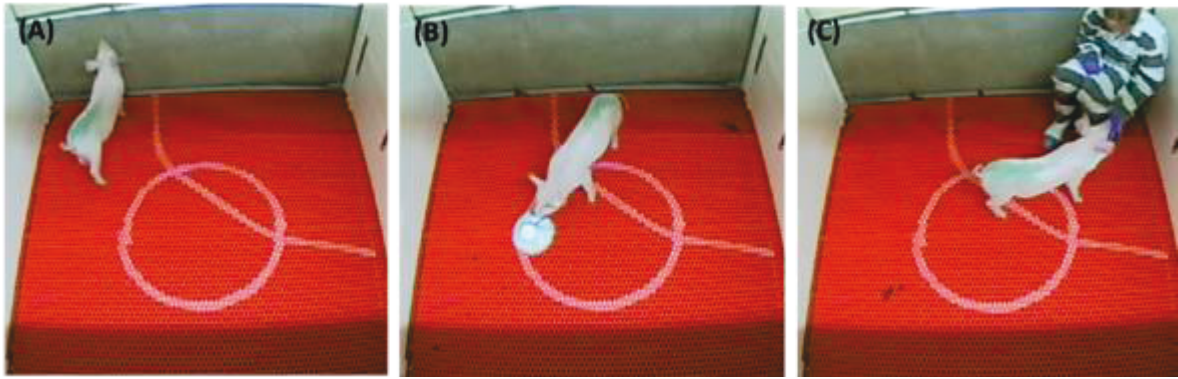


Figure 8.9. Photographies d'un porcelet lors des tests comportementaux effectués pour mesurer (A et B) les caractéristiques comportementales individuelles lors de tests de challenge et; (C) la réactivité à l'humain (Article 4).

Les porcelets ont été assujettis à (A) un test open-field pour évaluer l'activité locomotrice ; (B) un test de réactivité à un objet nouveau pour mesurer la motivation à explorer un objet nouveau et ; (C) un test de réactivité à l'humain. L'humain était soit familier pour les porcelets ayant reçu une expérience positive ou négative avec l'humain, soit inconnu pour les porcelets ayant reçu des contacts minimaux. Ce test permettait de valider l'effet des traitements sur leur perception de l'humain.

8.2.3. Implications pour le domaine de l'élevage

La motivation à explorer et rechercher une récompense est tributaire du système de « recherche » au niveau neural et se termine par le comportement de consommation des récompenses, qui lui-même est tributaire du système de « plaisir » (section 2.4.5). Cette séquence comportementale s'enracine parfaitement dans les modèles classiques de motivation (lien entre les systèmes de « recherche » et de « plaisir ») (Panksepp, 2005). Elle a des propriétés renforçatrices et augmente le contrôle de l'environnement, contribuant ainsi au bien-être animal. La recherche en bien-être animal prend un nouveau souffle avec la considération de l'engagement de l'animal dans son milieu et le lien entre deux des cadres conceptuels du bien-être (section 2.1.1, Figure 2.1). L'impact d'un tel bien-être émotionnel sur la santé n'a pas été exploré mais il se pourrait que des résultats comparables à ceux d'Ernst et al. (2006) soient observables. D'un point de vue appliqué, il est assez délicat de vouloir que l'humain devienne une source d'émotions positives et constitue une sorte d'enrichissement social pour les porcelets, étant donné qu'il n'est pas forcément recommandable de développer une relation d'affinité ou d'attachement avec un animal destiné à la consommation. Cependant, sans aller jusqu'au développement d'une relation

d'attachement, le développement d'une relation homme-animal positive pourrait grandement participer au bien-être en élevage. Boissy et al. (2007a) rappellent les critères élémentaires prépondérants au bien-être émotionnel de l'individu, incluant les notions de valence, familiarité, signification en termes d'attentes, prévisibilité et contrôlabilité. Si l'humain, sans pour autant devenir un partenaire de jeu, peut constituer un élément familier, positif, prévisible, avec lequel l'animal a un certain contrôle et peut exprimer ses comportements naturels d'exploration, alors une touche d'émotions positives pourrait naître de cette relation homme-animal.

8.2.4. Le tempérament agit sur les capacités d'apprentissage

La nature de l'expérience avec l'humain, et donc l'état émotionnel en découlant, n'a pas corrélé avec la capacité des animaux à discriminer des signaux positifs et négatifs dans la dernière étude (Article 4). Ainsi, globalement, la manière dont l'humain s'est comporté avec les animaux n'a pas affecté la vitesse d'apprentissage de l'ensemble de la tâche de discrimination. L'exploration des caractéristiques comportementales individuelles, supposée refléter des traits de tempérament, s'est imposée afin de trouver des éléments de réponse (Figure 8.9). L'activité locomotrice, relevée durant le test open-field, a corrélé avec les performances d'apprentissage discriminatif des porcelets. Des études suggèrent que ces comportements de locomotion traduisent un trait de tempérament d'activité rencontré fréquemment chez l'animal non-humain (porc : Andersen et al., 2000 ; Magnani et al., 2012 ; Murphy et al., 2014 ; Reimert et al., 2014 ; cheval : Lansade & Simon, 2010 ; Valençon et al., 2013 ; veau : Webb et al., 2015). Ainsi, les porcs ayant un tempérament plus actif apprendraient plus rapidement les tests, et ce, indépendamment du stress induit par l'expérience avec l'humain et donc de l'état émotionnel (Article 4). Murphy et al. (2014) avaient d'ailleurs déjà fait remarquer que le trait d'activité n'est pas relié aux états émotionnels, notamment parce qu'un individu actif dans un nouvel environnement peut aussi bien être un animal anxieux qu'un animal téméraire. En s'inspirant des travaux de Bolhuis et al. (2004), les auteurs de la présente étude ont émis l'hypothèse que le trait d'activité pourrait davantage refléter une stratégie d'adaptation (section 2.2.2.2, voir aussi Benus et al., 1991 ; Bolhuis, 2004 ; Coppens et al., 2010).

En effet, des études ont montré que l'activité locomotrice des porcs lors d'un test open-field est associée à une grande réactivité de l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénal et à une stratégie d'adaptation réactive (von Borell and Ladewig, 1992 ; Bolhuis et al., 2005). D'autres études ont aussi mis en évidence que la stratégies d'adaptation réactive est associée à une plus grande flexibilité comportementale et une plus faible propension à développer des routines comportementales inflexibles (Koolhaas et al., 1999), en comparaison à la stratégie d'adaptation proactive. Ainsi, les animaux réactifs ont souvent de meilleurs performances d'apprentissage discriminatif et inverse (Bolhuis et al., 2004 ; Dulka et al., 2015). Dans l'étude présente, les porcelets actifs pourraient donc être des individus actifs qui explorent plus leur environnement global au lieu de se focaliser sur certains aspects particulier de l'environnement. En ce sens, ils pourraient être considérés comme plus flexibles et avoir de meilleures performances d'apprentissage discriminatif que les porcelets les moins actifs. Si les performances d'apprentissage sont influencées par des facteurs de tempérament ou de stratégie d'adaptation, cela suggère que le développement d'enrichissements cognitifs en élevage, comme ceux de Puppe et al. (2007), devrait nécessiter un gros travail préalable afin de déterminer comment les individus, entre espèces ou au sein d'une espèce, perçoivent ces enrichissements pour possiblement les ajuster en fonction des stratégies d'adaptation. Le bien-être du groupe pourrait être optimisé par l'introduction d'enrichissements cognitifs qui restent constants au cours du temps mais aussi d'autres qui changent souvent pour éviter la frustration et la démotivation des uns et l'ennui des autres.

8.2.5. Aspects méthodologiques

Quelques critiques méthodologiques pourraient être faites étant donné qu'un faible ratio de porcelets (59 %) a appris la tâche de go/no-go comparativement aux autres études faites chez le porc. La critique majeure concerne la nature de la tâche qui ne permet pas de différencier un refus d'approcher les signaux négatifs d'une omission de réponse (section 2.5.2.3). Cependant, il avait été expressément choisi d'appliquer le test de go/no-go afin de pouvoir entraîner facilement les porcelets sans avoir à rentrer dans l'enclos de test et les manipuler, et ce, afin d'éviter des contacts additionnels avec l'humain. En effet, les tâches de discrimination spatiales (ex. Döpjan et al., 2013) impliquent souvent que l'humain entre

dans l'enclos pour ramener le porc au point de départ. L'utilisation d'une tâche de choix actif comme celle développée par Murphy et al. (2013a, 2013b) aurait été idéale pour notre étude (Figure 2.9c). Durant leur tâche, les porcs devaient approcher une localisation A suite à l'émission du signal sonore A, ou une localisation B suite à l'émission du signal sonore B, afin de recevoir une récompense. Aucune punition n'était donnée afin de limiter la frustration. Par contre, si les porcs se trompaient de localisation (approche A suite à l'émission du signal B), ils ne recevaient pas de récompense. Durant les entraînements, les expérimentateurs restaient cachés dans un compartiment adjacent et pouvaient contrôler l'ouverture de chacune des trappes et la délivrance de récompenses à distance. Malheureusement, ce type de dispositif associé à un contrôle électronique demande des compétences d'ingénierie et des moyens financiers qui n'étaient pas disponibles pour le présent projet. Qui plus est, cette tâche de choix actif nécessite des déplacements des porcs du compartiment de test vers le compartiment d'attente à chaque essai. Ce type de tâche n'était donc adapté pour travailler sur la relation homme-animal étant donné que les contacts avec l'humain devaient être les plus réduits possibles en dehors des sessions standardisés d'expérience avec l'humain.

8.2.6. Perspectives de recherche

En vue des résultats de cette thèse, la recherche pourrait dès lors se tourner vers la compréhension de l'impact de bonnes interactions avec l'humain sur le bien-être émotionnel d'un animal en conditions d'hébergement sous-optimales. Dans le projet de thèse, les porcelets étaient tous placés en condition standard et ce sont les traitements avec l'humain qui variaient. L'idée serait donc de tester l'effet d'un traitement avec l'humain en particulier, comme par exemple celui avec des contacts doux prodigués par l'humain, sur des porcs hébergés dans diverses conditions. En effet, la force du renforçateur dépend du besoin qu'à l'animal vis-à-vis de celui-ci (Hemsworth & Coleman, 1998, p.77). Par exemple, il est connu que chez le rat, les chatouilles données par l'humain peuvent conduire à l'émission de vocalisations ultrasoniques de 50-kHz, une fréquence sonore émise lors d'expériences positives et traduisant de bonnes expériences émotionnelles (Knutson et al., 2002). Cependant, il a été montré que ces vocalisations sont plus souvent émises par les rats hébergés seuls que par ceux hébergés en groupe, ce qui souligne le besoin ou le désir plus

intense des rats isolés de recevoir des stimulations sociales (Panksepp & Burgdorf, 2000). En ce sens, il serait probable que des contacts positifs avec l'humain aient plus d'impact et constituent davantage un enrichissement social pour des porcelets hébergés en conditions appauvries. Ainsi, une bonne relation homme-animal pourrait contribuer à une amélioration substantielle de l'état émotionnel de l'animal hébergé en condition appauvrie et pas forcément de celui hébergé en condition enrichie.

En outre, de nombreuses questions se posent aussi quant à l'aspect bien-être à l'échelle du groupe. Pour le bien-être d'animaux élevés en groupe, il est non seulement important de comprendre comment un individu se sent, mais aussi l'étendue dans laquelle les partenaires sociaux sont affectés par le mal-être ou le bien-être de l'autre. Les études originales de Reimert et al. (2013, 2015) ont d'ailleurs révélé que les porcs étaient sensibles à la contagion émotionnelle, celle-ci étant l'habileté à être affecté et partager l'état émotionnel d'un autre (de Waal, 2008). Par exemple, ils ont montré que des porcs naïfs déféquaient plus lorsque des porcs situés dans un enclos adjacent recevaient une expérience aversive. De plus, ils jouaient plus lorsque les porcs de l'enclos adjacent recevaient une expérience positive. Il se pourrait donc que les porcelets soient aussi capables de transmettre les émotions vécues lors d'interactions avec l'humain mais aussi de partager l'état émotionnel qui en résulte. Si les porcelets sont capables de percevoir et d'être affecté par l'état émotionnel de l'autre, que ce soit consciemment ou pas, et d'adapter leur comportement en fonction de celui de l'autre, alors le développement d'une relation durable et positive avec certains individus pourrait améliorer la perception de l'humain et permettre le développement d'émotions positives généralisées dans tout le groupe.

Finalement, tout au long de ces travaux, le doigt a été pointé sur la période post-sevrage étant donné qu'elle correspond à une période critique d'apprentissage (ex. apprendre à s'adapter à un nouvel environnement, à manipuler une nouvelle nourriture, etc.) et d'intégration dans le groupe social (Jensen & Stangel, 1992 ; Wechsler & Lea, 2007 ; Held & Špinka, 2011). Aussi, l'impact de l'état émotionnel sur la capacité (ou la motivation) d'adaptation des porcelets à leur environnement et à leur groupe social mériterait de faire l'objet d'études poussées.

8.3. Conclusion

D'un point de vue fondamental, ce doctorat met en lumière de nombreux aspects sur (1) le développement de la relation hétérospecificque entre l'homme et un jeune animal social domestique et (2) l'impact de cette relation hétérospecificque sur les processus émotionnels et cognitifs du jeune animal. Les porcelets sont capables de former une mémoire de l'individu humain et une mémoire générale de l'humain sur la base de l'expérience passée, mais une des originalités de ces projets a été la mise en évidence de l'importance du mouvement et du contexte dans la formation de la perception de l'humain. Qui plus est, il a été montré que la manière dont l'humain se comporte avec le porcelet a non seulement un impact sur la perception de l'humain par le porcelet, mais a aussi un impact l'état émotionnel des jeunes animaux. En outre, la peur de l'humain, observée chez des animaux stressés par l'humain, est aussi corrélée avec une faible motivation à explorer et rechercher des récompenses. Étonnamment, l'expérience avec l'humain n'a pas eu d'effet sur les performances d'apprentissage discriminatif qui semblent plutôt être influencées par le tempérament d'activité locomotrice. Cependant, le fait de savoir que l'humain peut avoir un impact sur l'état émotionnel des jeunes porcs soulève la question du rôle de l'humain sur la cognition (ex. attention, apprentissage, mémoire) et l'adaptation des porcelets post-sevrés en élevage. De plus grandes investigations devraient être faites en ce sens.

D'un point de vue appliqué, ces informations apportent un bagage de connaissances qui pourraient contribuer à l'amélioration de la relation homme-animal en élevage. En effet, les stratégies de développement de l'élevage employées au siècle dernier, avec l'arrivée de l'élevage intensif, présentent malheureusement de nombreux défauts, notamment au niveau de la relation homme-animal et du bien-être. Au terme de ce travail, il apparaît que la relation homme-porcelet serait un de ces points critiques du bien-être en élevage. Pourtant, le facteur humain est un point qui peut être amélioré grâce à de simples formations du personnel pour le changement de l'attitude et du comportement de l'éleveur vis-à-vis de l'animal (c'est-à-dire diminuer les contacts négatifs au maximum, laisser l'opportunité au porcelet d'explorer l'humain et améliorer, voire augmenter, les contacts avec les animaux).

Bien que le temps passé à familiariser des animaux ait un coût, il a été montré que les porcelets sont naturellement curieux, motivés à explorer l'humain et ils ont une bonne mémoire, ce qui devrait motiver les éleveurs à interagir avec eux, comme par exemple durant les visites de routine. En revanche, les informations relevées sur le rôle que joue l'humain sur l'état émotionnel des jeunes porcs vont donc au-delà de l'aspect gestion et productivité. Le bien-être animal en élevage est actuellement au cœur des préoccupations éthiques et sociétales et la question de la place de l'animal dans la société fait aujourd'hui débat. Les informations relevées lors de ce doctorat pourraient ainsi apporter des arguments supplémentaires pour le changement des stratégies actuelles d'élevage de porcs commerciaux. Si les animaux sont des êtres sensibles qui peuvent bel et bien être affectés, émotionnellement parlant, par les interactions avec l'humain, est-il encore possible de justifier le fait de placer les animaux dans des conditions sous-optimales ?

9.LISTE DES OUVRAGES CITÉS

- Ainsworth, M. D. S., Bell, S. M., 1970. Attachment, exploration, and separation: illustrated by the behavior of one-year-olds in a strange situation. *Child Development* 41: 1, 49-67.
- Ajzen, I., 2005. Attitudes, personality and behavior. 2nd Edn., Open University Press, Berkshire, England.
- Albiach-Serrano, A., Bräuer, J., Cacchione, T., Zickert, N., Amici, F., 2012. The effect of domestication and ontogeny in swine cognition (*Sus scrofa scrofa* and *S. s. domestica*). *Applied Animal Behaviour Science* 141: 1-2, 25-35. doi: 10.1016/j.applanim.2012.07.005.
- Alcaro, A., Panksepp, J., 2011. The SEEKING mind: primal neuro-affective substrates for appetitive incentive states and their pathological dynamics in addictions and depression. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35: 9, 1805-1820. doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.03.002.
- Andersen, I. L., Bøe, K. E., Førevik, G., Janczak, A. M., Bakken, M., 2000. Behavioural evaluation of methods for assessing fear responses in weaned pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 69: 3, 227-240. doi: 10.1016/S0168-1591(00)00133-7.
- Anderson, D. J., Adolphs, R., 2014. A framework for studying emotions across species. *Cell* 157: 1, 187-200. doi: 10.1016/j.cell.2014.03.003.
- Armone, M., Dantzer, R., 1980. Does frustration induce aggression in pigs? *Applied Animal Ethology* 6: 4, 351-362. doi: 10.1016/0304-3762(80)90135-2.
- Baars, B. J., 2005. Subjective experience is probably not limited to humans: the evidence from neurobiology and behavior. *Consciousness and Cognition* 14: 1, 7-21. doi: 10.1016/j.concog.2004.11.002.
- Baciadonna, L., McElligott, A. G., 2015. The use of judgement bias to assess welfare in farm livestock. *Animal Welfare* 24: 1, 81-91. doi: 10.7120/09627286.24.1.081.
- Barnett, J. L., Hemsworth, P. H., Hennessy, D. P., McCallum, T. H., Newman, E. A., 1994. The effects of modifying the amount of human contact on behavioural, physiological and production responses of laying hens. *Applied Animal Behaviour Science* 41: 1-2, 87-100. doi: 10.1016/0168-1591(94)90054-X.
- Barnett, J. L., Hemsworth, P. H., Jones, R. B., 1993. Behavioural responses of commercially farmed laying hens to humans: evidence of stimulus generalization. *Applied Animal Behaviour Science* 37: 2, 139-146. doi: 10.1016/0168-1591(93)90106-Y.
- Bateson, P., 1979. How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour* 27: 2, 470-486. doi: 10.1016/0003-3472(79)90184-2.

- Beattie, V. E., Walker, N., Sneddon, I. A., 1996. Influence of maternal experience on pig behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 46: 3-4, 159-166.
- Beausoleil, N. J., Stafford, K. J., Mellor, D. J., 2005. Sheep show more aversion to a dog than to a human in an arena test. *Applied Animal Behaviour Science* 91: 3-4, 219-232. doi: 10.1016/j.applanim.2004.10.008.
- Benus, R. F., Bohus, B., Koolhaas, J. M., van Oortmerssen, G. A., 1991. Heritable variation for aggression as a reflection of individual coping strategies. *Experientia* 47: 10, 12.
- Bertenshaw, C., Rowlinson, P., Edge, H., Douglas, S., Shiel, R., 2008. The effect of different degrees of 'positive' human-animal interaction during rearing on the welfare and subsequent production of commercial dairy heifers. *Applied Animal Behaviour Science* 114: 1-2, 65-75. doi: 10.1016/j.applanim.2007.12.002.
- Blanchette, I., Richards, A., 2010. The influence of affect on higher level cognition: A review of research on interpretation, judgement, decision making and reasoning. *Cognition & Emotion* 24: 4, 561-595. doi: 10.1080/02699930903132496.
- Boissy, A., 1995. Fear and fearfulness in animals. *The Quarterly Review of Biology* 70: 2, 165-191.
- Boissy, A., Arnould, C., Chaillou, E., Désiré, L., Duveaux-Ponter, C., Greiveldinger, L., Leterrier, C., Richard, S., Roussel, S., Saint-Dizier, H., Meunier-Salaün, M. C., Valance, D., Veissier, I., 2007a. Emotions and cognition: a new approach to animal welfare. *Animal Welfare* 16: Suppl., 37-43.
- Boissy, A., Bouix, J., Orgeur, P., Poindron, P., Bibé, B., Le Neindre, P., 2005a. Genetic analysis of emotional reactivity in sheep: effects of the genotypes of the lambs and of their dams. *Genetics Selection Evolution* 37: 5, 381. doi: 10.1186/1297-9686-37-5-381.
- Boissy, A., Fisher, A. D., Bouix, J., Hinch, G. N., Le Neindre, P., 2005b. Genetics of fear in ruminant livestock. *Livestock Production Science* 93: 1, 23-32. doi: 10.1016/j.livprodsci.2004.11.003.
- Boissy, A., Lee, C., 2014. How assessing relationships between emotions and cognition can improve farm animal welfare. *OIE Revue Scientifique et Technique* 33: 1, 103-110.
- Boissy, A., Manteuffel, G., Jensen, M. B., Moe, R. O., Spruijt, B., Keeling, L. J., Winckler, C., Forkman, B., Dimitrov, I., Langbein, J., Bakken, M., Veissier, I., Aubert, A., 2007b. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior* 92: 3, 375-397. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.02.003.
- Boivin, X., Lensink, B. J., Tallet, C., Veissier, I., 2003. Stockmanship and farm animal welfare. *Animal Welfare* 12: 4, 479-492.

- Bolhuis, J. E., 2004. Personalities in pigs: Individual characteristics and coping with environmental challenges. Wageningen University, The Netherlands, PhD thesis.
- Bolhuis, J. E., Schouten, W. G., de Leeuw, J. A., Schrama, J. W., Wiegant, V. M., 2004. Individual coping characteristics, rearing conditions and behavioural flexibility in pigs. *Behavioural Brain Research* 152: 2, 351-360. doi: 10.1016/j.bbr.2003.10.024.
- Breuer, K., Hemsworth, P. H., Coleman, G. J., 2003. The effect of positive or negative handling on the behavioural and physiological responses of nonlactating heifers. *Applied Animal Behaviour Science* 84: 1, 3-22. doi: 10.1016/s0168-1591(03)00146-1.
- Briefer, E. F., Le Comber, S., 2012. Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence. *Journal of Zoology* 288: 1, 1-20. doi: 10.1111/j.1469-7998.2012.00920.x.
- Briefer Freymond, S., Briefer, E. F., Zollinger, A., Gindrat-von Allmen, Y., Wyss, C., Bachmann, I., 2014. Behaviour of horses in a judgment bias test associated with positive or negative reinforcement. *Applied Animal Behaviour Science* 158, 34-45. doi: 10.1016/j.applanim.2014.06.006.
- Broom, D. M., 2010. Cognitive ability and awareness in domestic animals and decisions about obligations to animals. *Applied Animal Behaviour Science* 126: 1-2, 1-11. doi: 10.1016/j.applanim.2010.05.001.
- Brown, J. A., Dewey, C., Delange, C. F. M., Mandell, I. B., Purslow, P. P., Robinson, J. A., Squires, E. J., Widowski, T. M., 2009. Reliability of temperament tests on finishing pigs in group-housing and comparison to social tests. *Applied Animal Behaviour Science* 118: 1-2, 28-35. doi: 10.1016/j.applanim.2009.02.005.
- Brydges, N. M., Leach, M., Nicol, K., Wright, R., Bateson, M., 2011. Environmental enrichment induces optimistic cognitive bias in rats. *Animal Behaviour* 81: 1, 169-175. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.09.030.
- Burgdorf, J., Panksepp, J., 2006. The neurobiology of positive emotions. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 30: 2, 173-187. doi: 10.1016/j.neubiorev.2005.06.001.
- Burman, O. H. P., Parker, R. M. A., Paul, E. S., Mendl, M.T., 2009. Anxiety-induced cognitive bias in non-human animals. *Physiology & Behavior* 98: 3, 345-350. doi: 10.1016/j.physbeh.2009.06.012.
- Cannon, W. B., 1915. Bodily changes in pain, hunger, fear and rage, an account of recent researches into the function of emotional excitement. D. Appleton and Co., New York, USA.
- Caroprese, M., Napolitano, F., Boivin, X., Albenzio, M., Annicchiarico, G., Sevi, A., 2012. Development of affinity to the stockperson in lambs from two breeds. *Physiology & Behavior* 105: 2, 251-256. doi: 10.1016/j.physbeh.2011.08.027.

- CCPA, 2009. Lignes directrices du CCPA sur : le soin et l'utilisation des animaux de ferme en recherche, en enseignement et dans les tests. Conseil Canadien de Protection des Animaux, Ottawa, Canada.
- Chaloupková, H., Illmann, G., Bartoš, L., Špinka, M., 2007. The effect of pre-weaning housing on the play and agonistic behaviour of domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 103: 1-2, 10. doi: 10.1016/j.applanim.2006.04.020.
- Chance, P., 1992. The rewards of learning. *Phi Delta Kappan* 73, 200-207
- Clouard, C., Meunier-Salaün, M.-C., Devillers, N., 2011. Development of approach and handling tests for the assessment of reactivity to humans of sows housed in stall or in group. *Applied Animal Behaviour Science* 133: 1-2, 26-39. doi: 10.1016/j.applanim.2011.04.015.
- Cloutier, S., Baker, C., Wahl, K., Panksepp, J., Newberry, R.C., 2013. Playful handling as social enrichment for individually- and group-housed laboratory rats. *Applied Animal Behaviour Science* 143: 2-4, 85-95. doi: 10.1016/j.applanim.2012.10.006.
- CNSAE, 2014. Code de pratiques pour le soin et la manipulation des porcs. Conseil National pour les Soins aux Animaux d'Élevage, Ottawa, Canada.
- Coleman, G.J., Hemsworth, P.H., Hay, M., 1998. Predicting stockperson behaviour towards pigs from attitudinal and job-related variables and empathy. *Applied Animal Behaviour Science* 58: 1-2, 63-75. doi: 10.1016/S0168-1591(96)01168-9.
- Coleman, G.J., Hemsworth, P.H., Hay, M., Cox, M., 2000. Modifying stockperson attitudes and behaviour towards pigs at a large commercial farm. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 1-2, 11-20. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00073-8.
- Coppens, C.M., de Boer, S.F., Koolhaas, J.M., 2010. Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 1560, 4021-4028. doi: 10.1098/rstb.2010.0217.
- Correa, J.A., Torrey, S., Devillers, N., Laforest, J.P., Gonyou, H.W., Faucitano, L., 2010. Effects of different moving devices at loading on stress response and meat quality in pigs. *Journal of Animal Science* 88: 12, 4086-4093. doi: 10.2527/jas.2010-2833.
- Coulon, M., Hild, S., Schroeder, A., Janczak, A.M., Zanella, A.J., 2011. Gentle vs. aversive handling of pregnant ewes: II. Physiology and behavior of the lambs. *Physiology & Behavior* 103: 5, 575-584. doi: 10.1016/j.physbeh.2011.04.010.
- Csatádi, K., Ágnes, B., Vilmos, A., 2007. Specificity of early handling: Are rabbit pups able to distinguish between people? *Applied Animal Behaviour Science* 107: 3-4, 322-327. doi: 10.1016/j.applanim.2006.10.013.
- D'Eath, R.B., Roehe, R., Turner, S.P., Ison, S.H., Farish, M., Jack, M.C., Lawrence, A.B., 2009. Genetics of animal temperament: aggressive behaviour at mixing is genetically

- associated with the response to handling in pigs. *Animal* 3: 11, 1544-1554. doi: 10.1017/S1751731109990528.
- Dalla Costa, E., Minero, M., Lebelt, D., Stucke, D., Canali, E., Leach, M.C., 2014. Development of the Horse Grimace Scale (HGS) as a pain assessment tool in horses undergoing routine castration. *PLoS One* 9: 3, e92281. doi: 10.1371/journal.pone.0092281.
- Dantzer, R., Armone, M., Mormède, P., 1980. Effects of frustration on behaviour and plasma corticosteroid levels in pigs. *Physiology & Behavior* 24: 1, 1-4. doi: 10.1016/0031-9384(80)90005-0.
- Daros, R.R., Costa, J.H.C., von Keyserlingk, M.A., Hötzel, M.J., Weary, D.M., 2014. Separation from the dam causes negative judgement bias in dairy calves. *PLoS ONE* 9: 5, e98429. doi: 10.1371/journal.pone.0098429.g001.
- Darwin, C. (Ed.), 1872. *The expression of the emotions in man and animals*. John Murray, London, UK.
- Davis, H., Gibson, J.A., 2000. Can Rabbits Tell Humans Apart?: Discrimination of Individual Humans and Its Implications for Animal Research. *Comparative Medicine* 50: 5, 483-485.
- Davis, H., Norris, C., Taylor, A., 1998. Wether ewe know me or not: The discrimination of individual humans by sheep. *Behavioural Processes* 43: 1, 27-32. doi: 10.1016/s0376-6357(97)00082-x.
- Davis, H., Taylor, A., 2001. Discrimination between individual humans by domestic fowl (*Gallus gallus domesticus*). *British Poultry Science* 42: 2, 276-279. doi: 10.1080/00071660120048564.
- Day, J.E.L., Spooler, H.A.M., Burfoot, A., Chamberlain, H.L., Edwards, S.A., 2002. The separate and interactive effects of handling and environmental enrichment on the behaviour and welfare of growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 75: 3, 177-192. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00199-X.
- de Jonge, F.H., Bokkers, E.A.M., Schouten, W.G.P., Helmond, F.A., 1996. Rearing piglets in a poor environment: developmental aspects of social stress in pigs. *Physiology & Behavior* 60: 2, 8. doi: 10.1016/0031-9384(96)00013-3.
- de Oliveira, D., Paranhos da Costa, M.J.R., Zupan, M., Rehn, T., Keeling, L.J., 2015. Early human handling in non-weaned piglets: Effects on behaviour and body weight. *Applied Animal Behaviour Science* 164: 1, 56-63. doi: 10.1016/j.applanim.2015.01.002.
- de Passillé, A.M., Rushen, J., 2005. Can we measure human–animal interactions in on-farm animal welfare assessment? *Applied Animal Behaviour Science* 92: 3, 193-209. doi: 10.1016/j.applanim.2005.05.006.

- de Passillé, A. M., Rushen, J., Ladewig, J., Petherick, C., 1996. Dairy calves' discrimination of people based on previous handling. *Journal of Animal Science* 74: 5, 969-974.
- de Sevilla, X.F., Casellas, J., Tibau, J., Fàbrega, E., 2009. Consistency and influence on performance of behavioural differences in Large White and Landrace purebred pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 117: 1-2, 13-19. doi: 10.1016/j.applanim.2008.11.004.
- DeBoer, S.P., Garner, J.P., Lay, D.C., Eicher, S.D., Lucas, J.R., Marchant-Forde, J.N., 2013. Does the presence of a human affect the preference of enrichment items in young, isolated pigs? *Applied Animal Behaviour Science* 143: 2-4, 96-103. doi: 10.1016/j.applanim.2012.10.007.
- Descartes, R., 1637. *Discours de la méthode*. http://classiques.uqac.ca/classiques/Descartes/discours_methode/Discours_methode.pdf
- Désiré, L., Boissy, A., Veissier, I., 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes* 60: 2, 165-180. doi: 10.1016/S0376-6357(02)00081-5.
- Désiré, L., Veissier, I., Despres, G., Boissy, A., 2004. On the way to assess emotions in animals: do lambs (*Ovis aries*) evaluate an event through its suddenness, novelty, or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology* 118: 4, 363-374. doi: 10.1037/0735-7036.118.4.363.
- Destrez, A., Coulon, J., Deiss, V., Delval, E., Boissy, A., Boivin, A., 2013. The valence of the long-lasting emotional experiences with various handlers modulates discrimination and generalization of individual humans in sheep. *Journal of Animal Science* 91: 11, 5418-5426. doi: 10.2527/jas.2012-5654.
- Destrez, A., Deiss, V., Leterrier, C., Boivin, X., Boissy, A., 2012. Long-term exposure to unpredictable and uncontrollable aversive events alters fearfulness in sheep. *Animal* 7: 3, 476-484. doi: 10.1017/s1751731112001796.
- De Waal, F.B.M., 2008. Putting the altruism back into altruism: the evolution of empathy. *Annual Review of Psychology* 59, 279-300. doi: 10.1146/annurev.psych.59.103006.093625.
- Dodd, C.L., Pitchford, W.S., Hocking Edwards, J.E., Hazel, S.J., 2012. Measures of behavioural reactivity and their relationships with production traits in sheep: A review. *Applied Animal Behaviour Science* 140: 1-2, 1-15. doi: 10.1016/j.applanim.2012.03.018.
- Donald, R.D., Healy, S.D., Lawrence, A.B., Rutherford, K.M.D., 2011. Emotionality in growing pigs: Is the open field a valid test? *Physiology & Behavior* 104: 5, 906-913. doi: 10.1016/j.physbeh.2011.05.031.

- Douglas, C., Bateson, M., Walsh, C., Bédoué, A., Edwards, S.A., 2012. Environmental enrichment induces optimistic cognitive biases in pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 139: 1-2, 65-73. doi: 10.1016/j.applanim.2012.02.018.
- 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 Science* 122: 1, 28-34. doi: 10.1016/j.applanim.2009.11.003.
- 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 & Behavior* 102: 5, 503-510. doi: 10.1016/j.physbeh.2011.01.001.
- Dresler, T., Hindi Attar, C., Spitzer, C., Lowe, B., Deckert, J., Buchel, C., Ehlis, A.C., Fallgatter, A.J., 2012. Neural correlates of the emotional Stroop task in panic disorder patients: an event-related fMRI study. *Journal of Psychiatric Research* 46: 12, 1627-1634. doi: 10.1016/j.jpsychires.2012.09.004.
- Dúcs, A., Bilkó, Á., Altbäcker, V., 2009. Physical contact while handling is not necessary to reduce fearfulness in the rabbit. *Applied Animal Behaviour Science* 121: 1, 51-54. doi: 10.1016/j.applanim.2009.07.005.
- Dudink, S., Simonse, H., Marks, I., de Jonge, F.H., Spruijt, B.M., 2006. Announcing the arrival of enrichment increases play behaviour and reduces weaning-stress-induced behaviours of piglets directly after weaning. *Applied Animal Behaviour Science* 101: 1-2, 86-101. doi: 10.1016/j.applanim.2005.12.008.
- Duffy, D.L., Hsu, Y., Serpell, J.A., 2008. Breed differences in canine aggression. *Applied Animal Behaviour Science* 114: 3-4, 441-460. doi: 10.1016/j.applanim.2008.04.006.
- Düpjan, S., Ramp, C., Kanitz, E., Tuchscherer, A., Puppe, B., 2013. A design for studies on cognitive bias in the domestic pig. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* 8: 6, 485-489. doi: 10.1016/j.jveb.2013.05.007.
- Edgar, J.L., Nicol, C.J., Clark, C.C.A., Paul, E.S., 2012. Measuring empathic responses in animals. *Applied Animal Behaviour Science* 138, 182-193. doi: 10.1016/j.applanim.2012.02.006.
- Ekman, P., 1999. Basic emotions. *Handbook of Cognition and Emotion* 4, 5-60.
- Ellingsen, K., Coleman, G.J., Lund, V., Mejdell, C.M., 2014. Using qualitative behaviour assessment to explore the link between stockperson behaviour and dairy calf behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 153, 10-17. doi: 10.1016/j.applanim.2014.01.011.
- Emery, N. J., 2000. The eyes have it: the neuroethology, function and evolution of social gaze. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 24: 6, 581-604. doi: 10.1016/S0149-7634(00)00025-7.

- Engel, G. L., Schmale, A.H., 1972. Conservation-withdrawal: a primary regulatory process for organismic homeostasis. *Ciba Foundation symposium* 8, 57-75.
- Ernst, K., Tuchscherer, M., Kanitz, E., Puppe, B., Manteuffel, G., 2006. Effects of attention and rewarded activity on immune parameters and wound healing in pigs. *Physiology & Behavior* 89: 3, 448-456. doi: 10.1016/j.physbeh.2006.07.001.
- Feuerbacher, E.N., Wynne, C.D., 2014. Shut up and pet me! Domestic dogs (*Canis lupus familiaris*) prefer petting to vocal praise in concurrent and single-alternative choice procedures. *Behavioural Processes* 110, 47-59. doi: 10.1016/j.beproc.2014.08.019.
- Figuroa, J., Solà-Oriol, D., Manteca, X., Pérez, J.F., 2013. Social learning of feeding behaviour in pigs: Effects of neophobia and familiarity with the demonstrator conspecific. *Applied Animal Behaviour Science* 148: 1-2, 120-127. doi: 10.1016/j.applanim.2013.06.002.
- Forkman, B., Boissy, A., Meunier-Salaün, M.C., Canali, E., Jones, R.B., 2007. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behavior* 92: 3, 340-374. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.03.016.
- Forkman, B., Furuhaug, I.L., Jensen, P., 1995. Personality, coping patterns, and aggression in piglets. *Applied Animal Behaviour Science* 45: 1-2, 12. doi: 10.1016/0168-1591(95)00601-N.
- Fraser, D., 1988. Animal suffering: the appraisal and control of depression and distress in livestock. *Applied Animal Behaviour Science* 20: 1-2, 127-133. doi: 10.1016/0168-1591(88)90132-3.
- Fraser, D., 2008. Understanding animal welfare. *Acta Veterinaria Scandinavica* 50: Suppl. 1, S1. doi: 10.1186/1751-0147-50-s1-s1.
- Fraser, D., Weary, D.M., Pajor, E.A., Milligan, B.N., 1997. A scientific conception of animal welfare that reflects ethical concerns. *Animal Welfare* 6: 3, 187-205.
- Fureix, C., Jégo, P., Sankey, C., Hausberger, M., 2009. How horses (*Equus caballus*) see the world: humans as significant “objects”. *Animal Cognition* 12: 4, 643-654. doi: 10.1007/s10071-009-0223-2.
- Gácsi, M., Miklósi, Á., Varga, O., Topál, J., Csányi, V., 2004. Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention. *Animal Cognition* 7: 3, 144-153. doi: 10.1007/s10071-003-0205-8.
- Gaddy, M.A., Ingram, R.E., 2014. A meta-analytic review of mood-congruent implicit memory in depressed mood. *Clinical Psychology Review* 34: 5, 402-416. doi: 10.1016/j.cpr.2014.06.001.

- Gentle, M.J., 2001. Attentional shifts alter pain perception in the chicken. *Animal Welfare* 10: Suppl., 187-194.
- Gonyou, H.W., Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., 1986. Effects of frequent interactions with humans on growing pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 16: 3, 269-278. doi: 10.1016/0168-1591(86)90119-X.
- Gosling, S.D., John, O. P., 1999. Personality dimensions in nonhuman animals: A cross-species review. *Current Directions in Psychological Science* 8: 3, 69-75.
- Graeff, F.G., 2004. Serotonin, the periaqueductal gray and panic. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 28: 3, 239-259. doi: 10.1016/j.neubiorev.2003.12.004.
- Grandin, T., 2012. Recommended animal handling guidelines & audit guide: a systematic approach to animal welfare. AMI Science. <http://www.animalhandling.org/ht/a/GetDocumentAction/i/63215>.
- Grandin, T., 2015. Behavioral principles of livestock handling. <http://www.grandin.com/references/new.corral.html>.
- Grandin, T., Deesing, M.J., 2014. Genetics and behavior during handling, restraint, and herding. *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*, 115-158. doi: 10.1016/b978-0-12-394586-0.00004-4.
- Haskel, M.J., Simm, G., Turner, S.P., 2014. Genetic selection for temperament traits in dairy and beef cattle. *Frontiers in Genetics* 5: 368. doi: 10.3389/fgene.2014.00368.
- Harding, E.J., Paul, E.S., Mendl, M., 2004. Cognitive bias and affective state. *Nature* 427: 6972, 312. doi: 10.1038/427312a.
- Hargreaves, A.L., Hutson, G.D., 1990a. Changes in heart rate, plasma cortisol and haematocrit of sheep during a shearing procedure. *Applied Animal Behaviour Science* 26: 1-2, 91-101. doi: 10.1016/0168-1591(90)90090-Z.
- Hargreaves, A.L., Hutson, G.D., 1990b. The effect of gentling on heart rate, flight distance and aversion of sheep to a handling procedure. *Applied Animal Behaviour Science* 26: 3, 243-252. doi: 10.1016/0168-1591(90)90140-9.
- Hausberger, M., Fureix, C., Bourjade, M., Wessel-Robert, S., Richard-Yris, M.A., 2012. On the significance of adult play: what does social play tell us about adult horse welfare? *Naturwissenschaften* 99: 4, 291-302. doi: 10.1007/s00114-012-0902-8.
- Hediger, H.K.P., 2009. The Clever Hans phenomenon from an animal psychologist's point of view. *Annals New York Academy of Sciences*, 1-17.
- Held, S., Mendl, M., Devereux, C., Byrne, R.W., 2000. Social tactics of pigs in a competitive foraging task: the 'informed forager' paradigm. *Animal Behaviour* 59: 3, 569-576. doi: 10.1006/anbe.1999.1322.

- Held, S., Mendl, M., Devereux, C., Byrne, R.W., 2001. Behaviour of domestic pigs in a visual perspective taking task. *Behaviour* 138: 11-12, 1337-1354. doi: 10.1163/156853901317367627.
- Held, S., Mendl, M., Devereux, C., Byrne, R.W., 2002. Foraging pigs alter their behaviour in response to exploitation. *Animal Behaviour* 64: 2, 157-165. doi: 10.1006/anbe.2002.3044.
- Held, S.D.E., Byrne, R.W., Jones, S., Murphy, E., Friel, M., Mendl, M.T., 2010. Domestic pigs, *Sus scrofa*, adjust their foraging behaviour to whom they are foraging with. *Animal Behaviour* 79: 4, 857-862. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.12.035.
- Held, S.D.E., Špinková, M., 2011. Animal play and animal welfare. *Animal Behaviour* 81: 5, 891-899. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.01.007.
- Hellbrügge, B., Tölle, K.-H., Presuhn, U., Krieter, J., 2009. A note on genetic parameters of gilt responses to humans. *Applied Animal Behaviour Science* 121: 3-4, 153-156. doi: 10.1016/j.applanim.2009.09.014.
- Hemsworth, P.H., 2003. Human-animal interactions in livestock production. *Applied Animal Behaviour Science* 81: 3, 185-198. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00280-0.
- Hemsworth, P. H., 2007. Ethical stockmanship. *Australian Veterinary Journal* 85: 5, 194-200. doi: 10.1111/j.1751-0813.2007.00112.x.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., 1991. The effects of aversively handling pigs, either individually or in groups, on their behaviour, growth and corticosteroids. *Applied Animal Behaviour Science* 30: 1-2, 61-72. doi: 10.1016/0168-1591(91)90085-C.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., 1992. The effects of early contact with humans on the subsequent level of fear of humans in pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 35: 1, 83-90. doi: 10.1016/0168-1591(92)90018-7.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Coleman, G.J., 2009. The integration of human-animal relations into animal welfare monitoring schemes. *Animal Welfare* 18: 4, 335-345.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Coleman, G.J., Hansen, C., 1989. A study of the relationships between the attitudinal and behavioural profiles of stockpersons and the level of fear of humans and reproductive performance of commercial pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 23: 4, 301-314. doi: 10.1016/0168-1591(89)90099-3.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1986a. The influence of handling by humans on the behaviour, reproduction and corticosteroids of male and female pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 15: 4, 303-314. doi: 10.1016/0168-1591(86)90123-1.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1987. The influence of inconsistent handling by humans on the behaviour, growth and corticosteroids of young pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 17: 3-4, 245-252. doi: 10.1016/0168-1591(87)90149-3.

- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., Gonyou, H.W., 1986b. The influence of early contact with humans on subsequent behavioural response of pigs to humans. *Applied Animal Behaviour Science* 15: 1, 55-63. doi: 10.1016/0168-1591(86)90022-5.
- Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Treacy, D., Madgwick, P., 1990. The heritability of the trait fear of humans and the association between this trait and subsequent reproductive performance of gilts. *Applied Animal Behaviour Science* 25: 1-2, 85-95. doi: 10.1016/0168-1591(90)90072-L.
- Hemsworth, P.H., Coleman, G.J., 1998. Human-livestock interactions: the stockperson and the productivity and welfare of intensively farmed animals. Biddles Ltd, Guildford and King's Lynn, Bristol, UK.
- Hemsworth, P.H., Coleman, G.J., Cox, M., Barnett, J.L., 1994. Stimulus generalization: the inability of pigs to discriminate between humans on the basis of their previous handling experience. *Applied Animal Behaviour Science* 40: 2, 129-142. doi: 10.1016/0168-1591(94)90077-9.
- Hemsworth, P.H., Gonyou, H.W., Dziuk, P.J., 1986c. Human communication with pigs: The behavioural response of pigs to specific human signals. *Applied Animal Behaviour Science* 15: 1, 10. doi: 10.1016/0168-1591(86)90021-3.
- Hemsworth, P.H., Verge, J., Coleman, G.J., 1996. Conditioned approach-avoidance responses to humans: the ability of pigs to associate feeding and aversive social experiences in the presence of humans with humans. *Applied Animal Behaviour Science* 50: 1, 71-82. doi: 10.1016/0168-1591(96)01065-9.
- Henry, S., Hemery, D., Richard, M.A., Hausberger, M., 2005. Human-mare relationships and behaviour of foals toward humans. *Applied Animal Behaviour Science* 93: 3-4, 341-362. doi: 10.1016/j.applanim.2005.01.008.
- Henry, S., Richard-Yris, M.A., Hausberger, M., 2006. Influence of various early human-foal interferences on subsequent human-foal relationship. *Developmental Psychobiology* 48: 8, 712-718. doi: 10.1002/dev.20189.
- Hessing, M.J.C., Hagelsø, A.M., van Beek, J.A.M., Wiepkema, P.R., Schouten, W.G.P., Krukow, R., 1993. Individual behavioural characteristics in pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 37: 4, 285-295. doi: 10.1016/0168-1591(93)90118-9.
- Hinde, R.A., 1985. Was "the expression of the emotions" a misleading phrase? *Animal Behaviour* 33: 3, 985-999. doi: 10.1016/S0003-3472(85)80032-4.
- Hinde, R.A., 1987. *Individuals, Relationships and Culture. Links between Ethology and the Social Sciences.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hötzel, M.J., de Souza, G.P.P., Costa, O.A.D., Machado Filho, L.C.P., 2011. Disentangling the effects of weaning stressors on piglets' behaviour and feed intake: Changing the

housing and social environment. *Applied Animal Behaviour Science* 135: 1-2, 44-50. doi: 10.1016/j.applanim.2011.09.003.

Hötzel, M.J., Machado Filho, L.C., Irgang, R., Alexandre Filho, L., 2010. Short-term behavioural effects of weaning age in outdoor-reared piglets. *Animal* 4: 1, 102-107. doi: 10.1017/S1751731109990875.

Houpt, K.A., 2011. *Domestic animal behavior for veterinarians & animal scientists*. Fifth Edition ed. John Wiley & Sons, Ames, USA.

Jago, J.G., Krohn, C.C., Matthews, L.R., 1999. The influence of feeding and handling on the development of the human-animal interactions in young cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 62: 2-3, 137-151. doi: 10.1016/S0168-1591(98)00219-6.

Janczak, A.M., Pedersen, L.J., Bakken, M., 2003. Aggression, fearfulness and coping styles in female pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 81: 1, 13-28. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00252-6.

Jaskulke, S., Manteuffel, G., 2010. No apparent effect of an experimental narrow confinement on heart activity and cortisol in domestic pigs. *Animal* 5: 3, 433-438. doi: 10.1017/s1751731110002004.

Jensen, P., 2010. Domestication, selection, behaviour and welfare of animals - genetic mechanisms for rapid responses. *Animal Welfare* 19: Suppl. 1, 7-9.

Jensen, P., Recén, B., 1989. When to wean - Observations from free-ranging domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 23: 1-2, 49-60. doi: 10.1016/0168-1591(89)90006-3.

Jensen, P., Stangel, G., 1992. Behaviour of piglets during weaning in a seminatural enclosure. *Applied Animal Behaviour Science* 33: 2-3, 227-238. doi: 10.1016/S0168-1591(05)80010-3.

Joëls, M., Pu, Z., Wiegert, O., Oitzl, M.S., Krugers, H.J., 2006. Learning under stress: how does it work? *Trends in Cognitive Sciences* 10: 4, 152-158. doi: 10.1016/j.tics.2006.02.002.

Kaminski, J., Riedel, J., Call, J., Tomasello, M., 2005. Domestic goats, *Capra hircus*, follow gaze direction and use social cues in an object choice task. *Animal Behaviour* 69: 1, 11-18. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.05.008.

Kauppinen, T., Vesala, K.M., Valros, A., 2012. Farmer attitude toward improvement of animal welfare is correlated with piglet production parameters. *Livestock Science* 143: 2-3, 142-150. doi: 10.1016/j.livsci.2011.09.011.

Keeling, L.J., Hurnik, J. F., 1996. Social facilitation and synchronization of eating between familiar and unfamiliar newly weaned piglets. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A - Animal Science* 46: 1, 54-60. doi: 10.1080/09064709609410924.

- Keller, F.S., Schoenfeld, W. N., 1950. Principle of psychology: a systematic text in the science of behavior. Appleton Century Crofts, Inc., New York, USA.
- Kendrick, K.M., Baldwin, B. A., 1987. Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science* 236: 4800, 448-450.
- Kiliç, I., Bozkurt, Z., 2013. The relationship between farmers' perceptions and animal welfare standards in sheep farms. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences* 26: 9, 1329-1338. doi: 10.5713/ajas.2013.13124.
- Kleiman, D.G., 2011. Canid mating systems, social behavior, parental care and ontogeny: are they flexible? *Behavior Genetics* 41: 6, 803-809. doi: 10.1007/s10519-011-9459-0.
- Kluever, B.M., Breck, S.W., Howery, L.D., Krausman, P.R., Bergman, D.L., 2008. Vigilance in cattle: the influence of predation, social interactions, and environmental factors. *Rangeland Ecology & Management* 61: 3, 321-328. doi: 10.2111/07-087.1.
- Knutson, B., Burgdorf, J., Panksepp, J., 2002. Ultrasonic vocalizations as indices of affective states in rats. *Psychological Bulletin* 128: 6, 961-977. 10.1037//0033-2909.128.6.961.
- Koba, Y., Tanida, H., 1999. How do miniature pigs discriminate between people? The effect of exchanging cues between a non-handler and their familiar handler on discrimination. *Applied Animal Behaviour Science* 61: 3, 239-252. doi: 10.1016/S0168-1591(98)00192-0.
- Koba, Y., Tanida, H., 2001. How do miniature pigs discriminate between people?: Discrimination between people wearing coveralls of the same colour. *Applied Animal Behaviour Science* 73: 1, 45-58. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00106-X.
- Koda, N., 2001. Development of play behavior between potential guide dogs for the blind and human raisers. *Behavioural Processes* 53: 1-2, 41-46. doi: 10.1016/S0376-6357(00)00146-7.
- Köhn, F., Sharifi, A.R., Simianer, H., 2009. Genetic analysis of reactivity to humans in Goettingen minipigs. *Applied Animal Behaviour Science* 120: 1-2, 68-75. doi: 10.1016/j.applanim.2009.05.006.
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., de Boer, S.F., van der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., de Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23: 7, 11. doi: 10.1016/S0149-7634(99)00026-3.
- Kornum, B.R., Knudsen, G.M., 2011. Cognitive testing of pigs (*Sus scrofa*) in translational biobehavioral research. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 35: 3, 437-451. doi: 10.1016/j.neubiorev.2010.05.004.

- Kratzer, D.D., 1971. Learning in farm animals. *Journal of Animal Science* 32: 6, 1268-1273.
- Krohn, C.C., Jago, J.G., Boivin, X., 2001. The effect of early handling on the socialisation of young calves to humans. *Applied Animal Behaviour Science* 74: 2, 121-133. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00161-7.
- Kuhne, F., Sauerbrey, A.F.C., Adler, S., 2013. The discrimination-learning task determines the kind of frustration-related behaviours in laying hens (*Gallus gallus domesticus*). *Applied Animal Behaviour Science* 148: 3-4, 192-200. doi: 10.1016/j.applanim.2013.09.003.
- Laborit, H., 1985. *Éloge de la fuite*. Gallimard, Paris, France.
- Lagos, P.A., Ebensperger, L.A., Herberstein, M.E., 2014. A quantitative test of the “economic” and “optimal” models of escape behaviour. *Animal Behaviour* 97: 1, 221-227. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.09.019.
- Lakin, J.L., Jefferis, V.E., Cheng, C.M., Chartrand, T.L., 2003. The chameleon effect as social glue: Evidence for the evolutionary significance of nonconscious mimicry. *Journal of Nonverbal Behavior* 27: 3, 145-162. doi: 10.1023/A:1025389814290.
- Lansade, L., Simon, F., 2010. Horses' learning performances are under the influence of several temperamental dimensions. *Applied Animal Behaviour Science* 125: 1-2, 30-37. doi: 10.1016/j.applanim.2010.02.010.
- LeDoux, J., 2012. Rethinking the emotional brain. *Neuron* 73: 4, 653-676. doi: 10.1016/j.neuron.2012.02.004.
- Lensink, B.J., Boivin, X., Pradel, P., Le Neindre, P., Veissier, I., 2000. Reducing veal calves' reactivity to people by providing additional human contact. *Journal of Animal Science* 78: 5, 1213-1218.
- Leventhal, H., Scherer, K., 1987. The relationship of emotion to cognition: a functional approach to a semantic controversy. *Cognition and Emotion* 1: 1, 3-28.
- Lewis, N.J., 1999. Frustration of goal-directed behaviour in swine. *Applied Animal Behaviour Science* 64: 1, 19-29. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00025-8.
- Lucas, M., Ilin, Y., Anunu, R., Kehat, O., Xu, L., Desmedt, A., Richter-Levin, G., 2014. Long-term effects of controllability or the lack of it on coping abilities and stress resilience in the rat. *Stress* 17: 5, 423-430. doi: 10.3109/10253890.2014.930430.
- Magnani, D., Cafazzo, S., Calà, P., Costa, L. N., 2012. Searching for differences in the behavioural response of piglet groups subjected to novel situations. *Behavioural Processes* 89: 1, 68-73. doi: 10.1016/j.beproc.2011.10.019.

- Manteuffel, G., Langbein, J., Puppe, B., 2009a. From operant learning to cognitive enrichment in farm animal housing: bases and applicability. *Animal Welfare* 18: 1, 87-95.
- Manteuffel, G., Langbein, J., Puppe, B., 2009b. Increasing farm animal welfare by positively motivated instrumental behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* 118: 3-4, 191-198. doi: 10.1016/j.applanim.2009.02.014.
- Marchant-Forde, J.N., 2002. Piglet- and stockperson-directed sow aggression after farrowing and the relationship with a pre-farrowing, human approach test. *Applied Animal Behaviour Science* 75: 2, 115-132. doi: 10.1016/S0168-1591(01)00170-8.
- Marchant-Forde, J.N., Harry Bradshaw, R., Marchant-Forde, R.M., Broom, D.M., 2003. A note on the effect of gestation housing environment on approach test measures in gilts. *Applied Animal Behaviour Science* 80: 4, 287-296. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00229-0.
- Marchant, J.N., Whittaker, X., Broom, D.M., 2001. Vocalisations of the adult female domestic pig during a standard human approach test and their relationships with behavioural and heart rate measures. *Applied Animal Behaviour Science* 72: 1-2, 23-39. 10.1016/S0168-1591(00)00190-8.
- Markowitz, T.M., Dally, M.R., Gursky, K., Price, E.O., 1998. Early handling increases lamb affinity for humans. *Animal Behaviour* 55: 3, 573-587. doi: 10.1006/anbe.1997.0640.
- Maros, K., Gácsi, M., Miklósi, Á., 2008. Comprehension of human pointing gestures in horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* 11: 3, 457-466. doi: 10.1007/s10071-008-0136-5.
- Mason, G.J., 1991. Stereotypies: a critical review. *Animal Behaviour* 41: 6, 1015-1037. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80640-2.
- Mateo, J.M., Estep, D.Q., McCann, J.S., 1991. Effects of differential handling on the behaviour of domestic ewes (*Ovis aries*). *Applied Animal Behaviour Science* 32: 1, 45-54. doi: 10.1016/S0168-1591(05)80162-5.
- Mathews, A., Richards, A., Eysenck, M., 1989. Interpretation of homophones related to threat in anxiety states. *Journal of Abnormal Psychology* 98: 1, 31-34.
- McKinley, J., Sambrook, T.D., 2000. Use of human-given cues by domestic dogs (*Canis familiaris*) and horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* 3: 1, 13-22. doi: 10.1007/s100710050046.
- McLeman, M.A., Mendl, M., Jones, R.B., White, R., Wathes, C.M., 2005. Discrimination of conspecifics by juvenile domestic pigs, *Sus scrofa*. *Animal Behaviour* 70: 2, 451-461. 10.1016/j.anbehav.2004.11.013.

- McMillan, F.D., Duffy, D.L., Zawistowski, S.L., Serpell, J.A., 2015. Behavioral and psychological characteristics of canine victims of abuse. *Journal of Applied Animal Welfare Science* 18: 1, 92-111. doi: 10.1080/10888705.2014.962230.
- McNaughton, N., Corr, P.J., 2004. A two-dimensional neuropsychology of defense: fear/anxiety and defensive distance. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 28: 3, 285-305. doi: 10.1016/j.neubiorev.2004.03.005.
- Meehan, C. L., Mench, J.A., 2007. The challenge of challenge: Can problem solving opportunities enhance animal welfare? *Applied Animal Behaviour Science* 102: 3-4, 246-261. doi: 10.1016/j.applanim.2006.05.031.
- Mendl, M., 1999. Performing under pressure: stress and cognitive function. *Applied Animal Behaviour Science* 65: 3, 221-244. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00088-X.
- Mendl, M., Brooks, J., Basse, C., Burman, O., Paul, E., Blackwell, E., Casey, R., 2010a. Dogs showing separation-related behaviour exhibit a 'pessimistic' cognitive bias. *Current Biology* 20: 19, R839-R840. doi: 10.1016/j.cub.2010.08.030.
- Mendl, M., Burman, O.H., Paul, E.S., 2010b. An integrative and functional framework for the study of animal emotion and mood. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 1696, 2895-2904. doi: 10.1098/rspb.2010.0303.
- Mendl, M., Burman, O.H.P., Parker, R.M.A., Paul, E.S., 2009. Cognitive bias as an indicator of animal emotion and welfare: Emerging evidence and underlying mechanisms. *Applied Animal Behaviour Science* 118: 3-4, 161-181. doi: 10.1016/j.applanim.2009.02.023.
- Mendl, M., Held, S., Byrne, R.W., 2010c. Pig cognition. *Current Biology* 20: 18, R796-R798. doi: 10.1016/j.cub.2010.07.018.
- Mendl, M., Paul, E.S., 2008. Do animals live in the present? Current evidence and implications for welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 113: 4, 357-382. doi: 10.1016/j.applanim.2008.01.013.
- Miklósi, Á., Kubinyi, E., Topál, J., Gácsi, M., Virányi, Z., Csányi, V., 2003. A simple reason for a big difference: Wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current Biology* 13: 9, 763-766. doi: 10.1016/s0960-9822(03)00263-x.
- Mills, D.S., Marchant-Forde, J.N., McGreevy, P.D., Morton, D.B., Nicol, C.J., Phillips, C.J.C., Sandøe, P., Swaisgood, R.R., 2010. *The encyclopedia of applied animal behaviour and welfare*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Miranda-de la Lama, G.C., Mattiello, S., 2010. The importance of social behaviour for goat welfare in livestock farming. *Small Ruminant Research* 90: 1-3, 1-10. doi: 10.1016/j.smallrumres.2010.01.006.

- Miura, A., Tanida, H., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1996a. Behavioral response to humans of weanling pigs exposed to a short period of individual handling. *Animal Science and Technology* 67: 8, 693-701.
- Miura, A., Tanida, H., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1996b. The influence of human posture and movement on the approach and escape behaviour of weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 49: 3, 247-256. doi: 10.1016/0168-1591(95)00658-3.
- Mormede, P., Andanson, S., Auperin, B., Beerda, B., Guemene, D., Malmkvist, J., Manteca, X., Manteuffel, G., Prunet, P., van Reenen, C. G., Richard, S., Veissier, I., 2007. Exploration of the hypothalamic-pituitary-adrenal function as a tool to evaluate animal welfare. *Physiology & Behavior* 92: 3, 317-339. doi: 10.1016/j.physbeh.2006.12.003.
- Munksgaard, L., de Passillé, A.M., Rushen, J., Ladewig, J., 1999. Dairy cows use of colour cues to discriminate between people. *Applied Animal Behaviour Science* 65: 1, 11. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00055-6.
- Munksgaard, L., de Passillé, A.M., Rushen, J., Thodberg, K., Jensen, M.B., 1997. Discrimination of people by dairy cows based on handling. *Journal of Dairy Science* 80: 6, 1106-1112.
- Murphy, E., Kraak, L., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2013a. Successive and conditional discrimination learning in pigs. *Animal Cognition* 16: 6, 883-893. doi: 10.1007/s10071-013-0621-3.
- Murphy, E., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2013b. Responses of conventional pigs and Göttingen miniature pigs in an active choice judgement bias task. *Applied Animal Behaviour Science* 148: 1-2, 64-76. doi: 10.1016/j.applanim.2013.07.011.
- Murphy, E., Nordquist, R.E., van der Staay, F.J., 2014. A review of behavioural methods to study emotion and mood in pigs, *Sus scrofa*. *Applied Animal Behaviour Science* 159: 1, 9-28. doi: 10.1016/j.applanim.2014.08.002.
- Nawroth, C., Ebersbach, M., von Borell, E., 2013a. Juvenile domestic pigs (*Sus scrofa domestica*) use human-given cues in an object choice task. *Animal Cognition* 17: 3, 701-713. doi: 10.1007/s10071-013-0702-3.
- Nawroth, C., Ebersbach, M., Von Borell, E.H., 2013b. Are juvenile domestic pigs (*Sus scrofa domestica*) sensitive to the attentive states of humans? - The impact of impulsivity on choice behaviour. *Behavioural Processes* 96, 53-58. doi: 10.1016/j.beproc.2013.03.002.
- Neave, H.W., Daros, R.R., Costa, J.H., von Keyserlingk, M.A., Weary, D.M., 2013. Pain and pessimism: dairy calves exhibit negative judgement bias following hot-iron disbudding. *PLoS One* 8: 12, e80556. doi: 10.1371/journal.pone.0080556.

- Nesse, R.M., 2000. Is depression an adaptation? *Archives of General Psychiatry* 57: 1, 14-20.
- Nettle, D., Bateson, M., 2012. The evolutionary origins of mood and its disorders. *Curr Biol* 22: 17, R712-721. doi: 10.1016/j.cub.2012.06.020.
- Newberry, R.C., Wood-Gush, D.G.M., 1986. Social relationships of piglets in a semi-natural environment. *Animal Behaviour* 34, 1311-1318. doi: 10.1016/S0003-3472(86)80202-0.
- O'Connell, N.E., Beattie, V.E., 1999. Influence of environmental enrichment on aggressive behaviour and dominance relationships in growing pig. *Animal Welfare* 8: 3, 269-279.
- Panksepp, J., 2005. *Affective neuroscience: The foundations of human and animal emotions*. Series in Affective Science, Oxford University Press, Oxford, UK.
- Panksepp, J., 2011. Toward a cross-species neuroscientific understanding of the affective mind: do animals have emotional feelings? *American Journal of Primatology* 73: 6, 545-561. doi: 10.1002/ajp.20929.
- Panksepp, J., Burgdorf, J., 2000. 50-kHz chirping (laughter?) in response to conditioned and unconditioned tickle-induced reward in rats: effects of social housing and genetic variables. *Behavioural Brain Research* 115, 25-38.
- Panksepp, J.B., Lahvis, G.P., 2011. Rodent empathy and affective neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioural Reviews* 35: 9, 1864-1875. doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.05.013.
- Paul, E.S., Harding, E. J., Mendl, M., 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 29: 3, 469-491. doi: 10.1016/j.neubiorev.2005.01.002.
- Pearce, J.M., 1997. Conditioning techniques, in: Pearce, J. M. (Ed.), *Animal learning and cognition: An introduction*, Psychology Press Ltd., Wiltshire, UK, pp. 28-34.
- Pedersen, L.J., Jensen, M.B., Hansen, S.W., Munksgaard, L., Ladewig, J., Matthews, L., 2002. Social isolation affects the motivation to work for food and straw in pigs as measured by operant conditioning techniques. *Applied Animal Behaviour Science* 77: 4, 295-309. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00066-7.
- Pfungst, O., 1911. *Clever Hans, the horse of Mr. von Osten*. Henry Holt, New York, USA.
- Preston, S.D., de Waal, F.B.M., 2002. Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and Brain Science* 25: 1, 1-72. doi: 10.1017/S0140525X02000018.
- Price, E.O., 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *The Quarterly Review of Biology* 59: 1, 1-32.

- Probst, J.K., Spengler Neff, A., Leiber, F., Kreuzer, M., Hillmann, E., 2012. Gentle touching in early life reduces avoidance distance and slaughter stress in beef cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 139: 1-2, 42-49. doi: 10.1016/j.applanim.2012.03.002.
- Proops, L., McComb, K., 2009. Attributing attention: the use of human-given cues by domestic horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* 13: 2, 197-205. doi: 10.1007/s10071-009-0257-5.
- Puppe, B., Ernst, K., Schön, P.C., Manteuffel, G., 2007. Cognitive enrichment affects behavioural reactivity in domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 105: 1-3, 75-86. doi: 10.1016/j.applanim.2006.05.016.
- Réale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M., Festa-Bianchet, M., 2000. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* 60: 5, 589-597. doi: 10.1006/anbe.2000.1530.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T., Dingemans, N.J., 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 2, 291-318. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x.
- Reefmann, N., Wechsler, B., Gygas, L., 2009. Behavioural and physiological assessment of positive and negative emotion in sheep. *Animal Behaviour* 78: 3, 651-659. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.06.015.
- Reimert, I., Bolhuis, J.E., Kemp, B., Rodenburg, T.B., 2013. Indicators of positive and negative emotions and emotional contagion in pigs. *Physiology and Behavior* 109: 1, 42-50. doi: 10.1016/j.physbeh.2012.11.002.
- Reimert, I., Bolhuis, J.E., Kemp, B., Rodenburg, T.B., 2015. Emotions on the loose: emotional contagion and the role of oxytocin in pigs. *Animal Cognition* 18: 2, 517-532. doi: 10.1007/s10071-014-0820-6.
- Reimert, I., Rodenburg, T.B., Ursinus, W.W., Kemp, B., Bolhuis, J.E., 2014. Responses to novel situations of female and castrated male pigs with divergent social breeding values and different backtest classifications in barren and straw-enriched housing. *Applied Animal Behaviour Science* 151, 24-35. doi: 10.1016/j.applanim.2013.11.015.
- Reisberg, D., Heuer, F., 1995. Emotion's multiple effects on memory, in: McCaugh, J. L., Weiberger, N. M., Lynch, G. (Eds.), *Brain and Memory: Modulation and Mediation of Neuroplasticity*, Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 84-92.
- Rochais, C., Henry, S., Sankey, C., Nassur, F., Goracka-Bruzda, A., Hausberger, M., 2014. Visual attention, an indicator of human-animal relationships? A study of domestic horses (*Equus caballus*). *Frontiers in Psychology* 5: FEB, 108. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00108.

- Ruis, M.A.W., te Brake, J.H.A., van de Burgwal, J.A., de Jong, I.C., Blokhuis, H.J., Koolhaas, J.M., 2000. Personalities in female domesticated pigs: behavioural and physiological indications. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 1-2, 31-47.
- Rushen, J., Taylor, A.A., de Passillé, A.M., 1999. Domestic animals' fear of humans and its effect on their welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 65: 3, 285-303. doi: 10.1016/S0168-1591(99)00089-1.
- Russel, J.A., 2003. Core affect and the psychological construction of emotion. *Psychological Review* 110: 1, 145-172. doi: 10.1037//0033-295X.110.1.145.
- Russel, J.A., Barrett, L.F., 1999. Core affect, prototypical emotional episodes, and other things called emotion: dissecting the elephant. *Journal of Personality and Social Psychology* 76: 5, 805-819. doi: 10.1037/0022-3514.76.5.805.
- Rybarczyk, P., Rushen, J., de Passillé, A.M., 2003. Recognition of people by dairy calves using colour of clothing. *Applied Animal Behaviour Science* 81: 4, 307-319. doi: 10.1016/s0168-1591(02)00273-3.
- Rygula, R., Pluta, H., Popik, P., 2012. Laughing rats are optimistic. *PLoS ONE* 7: 12, e51959. doi: 10.1371/journal.pone.0051959.
- Sanger, M.E., Doyle, R.E., Hinch, G.N., Lee, C., 2011. Sheep exhibit a positive judgement bias and stress-induced hyperthermia following shearing. *Applied Animal Behaviour Science* 131: 3-4, 94-103. doi: 10.1016/j.applanim.2011.02.001.
- Sankey, C., Henry, S., André, N., Richard-Yris, M.-A., Hausberger, M., 2011. Do horses have a concept of person? *PLoS ONE* 6: 3, e18331. doi: 10.1371/journal.pone.0018331.t001.
- Sankey, C., Henry, S., Gorecka-Bruzda, A., Richard-Yris, M.-A., Hausberger, M., 2010a. The way to a man's heart is through his stomach: What about horses? *PLoS One* 5: 11, e15446. doi: 10.1371/journal.pone.0015446.g001.
- Sankey, C., Richard-Yris, M.-A., Henry, S., Fureix, C., Nassur, F., Hausberger, M., 2010b. Reinforcement as a mediator of the perception of humans by horses (*Equus caballus*). *Animal Cognition* 13: 5, 753-764. doi: 10.1007/s10071-010-0326-9.
- Sankey, C., Richard-Yris, M.-A., Leroy, H., Henry, S., Hausberger, M., 2010c. Positive interactions lead to lasting positive memories in horses, *Equus caballus*. *Animal Behaviour* 79: 4, 869-875. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.12.037.
- Scherer, K.R., 1984. On the nature and function of emotion: a component process approach, in: Scherer, K. R., Ekman, P. (Eds.), *Approaches to emotion*, Psychology Press, New York, USA.

- Schmied, C., Boivin, X., Waiblinger, S., 2008. Stroking different body regions of dairy cows: effects on avoidance and approach behavior toward humans. *Journal of Dairy Science* 91: 2, 596-605. doi: 10.3168/jds.2007-0360.
- Schrader, L., Ladewig, J., 1999. Temporal differences in the responses of the pituitary adrenocortical axis, the sympathoadrenomedullary axis, heart rate, and behaviour to a daily repeated stressor in domestic pigs. *Physiology & Behavior* 66: 5, 775-783. doi: 10.1016/S0031-9384(99)00015-3.
- Schrijver, N.C., Pallier, P.N., Brown, V.J., Würbel, H., 2004. Double dissociation of social and environmental stimulation on spatial learning and reversal learning in rats. *Behavioural Brain Research* 152: 2, 307-314. doi: 10.1016/j.bbr.2003.10.016.
- Schrijver, N.C., Würbel, H., 2001. Early social deprivation disrupts attentional, but not affective, shifts in rats. *Behavioral Neuroscience* 115: 2, 437-442. doi: 10.1037//0735-7044.115.2.437.
- Schrijver, N.C.A., Bahr, N.I., Weiss, I.C., Würbel, H., 2002. Dissociable effects of isolation rearing and environmental enrichment on exploration, spatial learning and HPA activity in adult rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior* 73: 1, 209-224. doi: 10.1016/S0091-3057(02)00790-6.
- Scollo, A., Gottardo, F., Contiero, B., Edwards, S.A., 2014. Does stocking density modify affective state in pigs as assessed by cognitive bias, behavioural and physiological parameters? *Applied Animal Behaviour Science* 153, 26-35. doi: 10.1016/j.applanim.2014.01.006.
- Scott, K., Laws, D.M., Courboulay, V., Meunier-Salaün, M.-C., Edwards, S.A., 2009. Comparison of methods to assess fear of humans in sows. *Applied Animal Behaviour Science* 118: 1-2, 36-41. doi: 10.1016/j.applanim.2009.02.004.
- Seligman, M.E.P., Csikszentmihalyi, M., 2000. Positive psychology: An introduction. *American Psychologist* 55: 1, 5-14. doi: 10.1037//0003-066x.55.1.5.
- Selye, H., 1975. Stress and distress. *Comprehensive Therapy* 1: 8, 9-13.
- Shettleworth, S.J., 1998. Cognition, evolution, and behaviour. Oxford University Press, New York, USA.
- Sih, A., Bell, A., Johnson, J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 7, 372-378. doi: 10.1016/j.tree.2004.04.009.
- Sommavilla, R., Hötzel, M.J., Dalla Costa, O.A., 2011. Piglets' weaning behavioural response is influenced by quality of human-animal interactions during suckling. *Animal* 5: 9, 1426-1431. doi: 10.1017/s1751731111000358.

- Søndergaard, E., Jago, J., 2010. The effect of early handling of foals on their reaction to handling, humans and novelty, and the foal–mare relationship. *Applied Animal Behaviour Science* 123: 3-4, 93-100. doi: 10.1016/j.applanim.2010.01.006.
- Sotocinal, S.G., Sorge, R.E., Zaloum, A., Tuttle, A.H., Martin, L.J., Wieskopf, J.S., Mapplebeck, J.C., Wei, P., Zhan, S., Zhang, S., McDougall, J.J., King, O.D., Mogil, J.S., 2011. The Rat Grimace Scale: a partially automated method for quantifying pain in the laboratory rat via facial expressions. *Molecular Pain* 7, 55. doi: 10.1186/1744-8069-7-55.
- Spake, J.R., Gray, K.A., Cassady, J.P., 2012. Relationship between backtest and coping styles in pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 140: 3-4, 146-153. doi: 10.1016/j.applanim.2012.06.007.
- Špinka, M., 2012. Social dimension of emotions and its implication for animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 138: 3-4, 170-181. doi: 10.1016/j.applanim.2012.02.005.
- Stewart, M., Verkerk, G.A., Stafford, K.J., Schaefer, A.L., Webster, J.R., 2010. Noninvasive assessment of autonomic activity for evaluation of pain in calves, using surgical castration as a model. *Journal of Dairy Science* 93: 8, 3602-3609. doi: 10.3168/jds.2010-3114.
- Tallet, C., Sy, K., Prunier, A., Nowak, R., Boissy, A., Boivin, X., 2014. Behavioural and physiological reactions of piglets to gentle tactile interactions vary according to their previous experience with humans. *Livestock Science* 167: 1, 331-341. doi: 10.1016/j.livsci.2014.06.025.
- Tallet, C., Veissier, I., Boivin, X., 2005. Human contact and feeding as rewards for the lamb's affinity to their stockperson. *Applied Animal Behaviour Science* 94: 1-2, 59-73. doi: 10.1016/j.applanim.2005.02.007.
- Tallet, C., Veissier, I., Boivin, X., 2008. Temporal association between food distribution and human caregiver presence and the development of affinity to humans in lambs. *Developmental Psychobiology* 50: 2, 147-159. doi: 10.1002/dev.20254.
- Tallet, C., Veissier, I., Boivin, X., 2009. How does the method used to feed lambs modulate their affinity to their human caregiver? *Applied Animal Behaviour Science* 119: 1-2, 56-65. doi: 10.1016/j.applanim.2009.03.012.
- Tanida, H., Miura, A., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1994. The role of handling in communication between humans and weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 40: 3-4, 219-228. doi: 10.1016/0168-1591(94)90063-9.
- Tanida, H., Miura, A., Tanaka, T., Yoshimoto, T., 1995. Behavioral response to humans in individually handled weanling pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 42: 4, 249-259. doi: 10.1016/0168-1591(94)00545-P.

- Tanida, H., Nagano, Y., 1998. The ability of miniature pigs to discriminate between a stranger and their familiar handler. *Applied Animal Behaviour Science* 56: 2-4, 149-159. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00095-6.
- Taylor, A.A., Davis, H., 1998. Individual humans as discriminative stimuli for cattle (*Bos taurus*). *Applied Animal Behaviour Science* 58: 1-2, 9. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00061-0.
- Terlouw, C., 2005. Stress reactions at slaughter and meat quality in pigs: genetic background and prior experience. *Livestock Production Science* 94: 1-2, 125-135. doi: 10.1016/j.livprodsci.2004.11.032.
- Terlouw, E.M.C., Porcher, J., 2005. Repeated handling of pigs during rearing. I. Refusal of contact by the handler and reactivity to familiar and unfamiliar humans. *Journal of Animal Science* 83: 7, 1653-1663.
- Terlouw, E.M.C., Porcher, J., Fernandez, X., 2005. Repeated handling of pigs during rearing. II. Effect of reactivity to humans on aggression during mixing and on meat quality. *Journal of Animal Science* 83: 7, 1664-1672.
- Thorpe, W.H., 1963. *Learning and instinct in animals*. 2nd Edn., Methuen, London, UK.
- Topál, J., Gácsi, M., Miklósi, Á., Virányi, Z., Kubinyi, E., Csányi, V., 2005. Attachment to humans: a comparative study on hand-reared wolves and differently socialized dog puppies. *Animal Behaviour* 70: 6, 1367-1375. doi: 10.1016/j.anbehav.2005.03.025.
- Valenchon, M., Levy, F., Prunier, A., Moussu, C., Calandreau, L., Lansade, L., 2013. Stress modulates instrumental learning performances in horses (*Equus caballus*) in interaction with temperament. *PLoS One* 8: 4, e62324. doi: 10.1371/journal.pone.0062324.
- Vallacher, R.R., Nowak, A., Zochowski, M., 2005. Dynamics of social coordination: The synchronization of internal states in close relationships. *Interaction Studies* 6: 1, 35-52. doi: 10.1075/is.6.1.04val.
- van Erp-van der Kooij, E., Kuijpers, A.H., Schrama, J.W., Ekkel, E.D., Tielen, M.J.M., 2000. Individual behavioural characteristics in pigs and their impact on production. *Applied Animal Behaviour Science* 66: 3, 171-185.
- Vas, J., Topál, J., Gácsi, M., Miklósi, Á., Csányi, V., 2005. A friend or an enemy? Dogs' reaction to an unfamiliar person showing behavioural cues of threat and friendliness at different times. *Applied Animal Behaviour Science* 94: 1-2, 99-115. doi: 10.1016/j.applanim.2005.02.001.
- Veenema, A.H., 2012. Toward understanding how early-life social experiences alter oxytocin- and vasopressin-regulated social behaviors. *Hormones and Behavior* 61: 3, 304-312. doi: 10.1016/j.yhbeh.2011.12.002.

- Virányi, Z., Topál, J., Gácsi, M., Miklósi, Á., Csányi, V., 2004. Dogs respond appropriately to cues of humans' attentional focus. *Behavioural Processes* 66: 2, 161-172. doi: 10.1016/j.beproc.2004.01.012.
- Vollmayr, B., Gass, P., 2013. Learned helplessness: unique features and translational value of a cognitive depression model. *Cell and Tissue Research* 354: 1, 171-178. doi: 10.1007/s00441-013-1654-2.
- von Borell, E., Bünger, B., Schmid, T., Horn, T., 2009. Vocal-type classification as a tool to identify stress in piglets under on-farm conditions. *Animal Welfare* 18: 4, 407-416.
- von Uexküll, J., 1965. *Monde Animaux et Monde Humain, suivi de : Théorie de la Signification*. Denoël, Paris, France.
- Waiblinger, S., Boivin, X., Pedersen, V., Tosi, M.-V., Janczak, A.M., Visser, E.K., Jones, R.B., 2006. Assessing the human-animal relationship in farmed species: A critical review. *Applied Animal Behaviour Science* 101: 3-4, 185-242. doi: 10.1016/j.applanim.2006.02.001.
- Waiblinger, S., Menke, C., Coleman, G.J., 2002. The relationship between attitudes, personal characteristics and behaviour of stockpeople and subsequent behaviour and production of dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science* 79: 3, 25. doi: 10.1016/S0168-1591(02)00155-7.
- Watanabe, S., 2010. Pigeons can discriminate “good” and “bad” paintings by children. *Animal Cognition* 13: 1, 75-85. doi: 10.1007/s10071-009-0246-8.
- Weary, D.M., Braithwaite, L.A., Fraser, D., 1998. Vocal response to pain in piglets. *Applied Animal Behaviour Science* 56: 2-4, 161-172. doi: 10.1016/S0168-1591(97)00092-0.
- Weary, D.M., Fraser, D., 1995. Calling by domestic piglets: reliable signals of need? *Animal Behaviour* 50: 4, 1047-1055. doi: 10.1016/0003-3472(95)80105-7.
- Weary, D.M., Jasper, J., Hötzel, M.J., 2008. Understanding weaning distress. *Applied Animal Behaviour Science* 110: 1-2, 24-41. doi: 10.1016/j.applanim.2007.03.025.
- Webb, L.E., van Reenen, C.G., Jensen, M.B., Schmitt, O., Bokkers, E.A.M., 2015. Does temperament affect learning in calves? *Applied Animal Behaviour Science* 165: 1, 33-39. doi: 10.1016/j.applanim.2015.01.013.
- Wechsler, B., Lea, S.E.G., 2007. Adaptation by learning: Its significance for farm animal husbandry. *Applied Animal Behaviour Science* 108: 3-4, 197-214. doi: 10.1016/j.applanim.2007.03.012.
- Wessel, I., Merckelbach, H., 1994. Characteristics of traumatic memories in normal subjects. *Behavioural and Cognitive Psychotherapy* 22: 4, 315-324.

- Wiepkema, P.R., Koolhaas, J.M., 1993. Stress and animal welfare. *Animal Welfare* 2: 3, 195-218.
- Williams, J.M.G., Mathews, A., MacLeod, C., 1996. The emotional stroop task and psychopathology. *Psychological Bulletin* 120: 1, 3-24.
- Wilson, D.S., Clark, A.B., Coleman, K., Dearstyne, T., 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 11, 442-446. doi: 10.1016/0169-5347(94)90134-1.
- Winckler, C., Brinkmann, J., Glatz, J., 2007. Long-term consistency of selected animal-related welfare parameters in dairy farms. *Animal Welfare* 16: 2, 197-199.
- Windschnurer, I., Barth, K., Waiblinger, S., 2009. Can stroking during milking decrease avoidance distances of cows towards humans? *Animal Welfare* 18: 4, 507-513.
- Wöhr, M., Schwarting, R.K., 2013. Affective communication in rodents: ultrasonic vocalizations as a tool for research on emotion and motivation. *Cell and Tissue Research* 354: 1, 81-97. doi: 10.1007/s00441-013-1607-9.
- Wolf, M., Weissing, F.J., 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 8, 452-461. doi: 10.1016/j.tree.2012.05.001.
- Yeates, J.W., Main, D.C.J., 2008. Assessment of positive welfare: a review. *The Veterinary Journal* 175: 3, 293-300. doi: 10.1016/j.tvjl.2007.05.009.
- Yin, Y., Zhang, W.G., Zhou, G.H., Guo, B., 2014. Comparison of protein degradation, protein oxidation, and μ -calpain activation between pale, soft, and exudative and red, firm, and nonexudative pork during postmortem aging. *Journal of Animal Science* 92: 8, 3745-3752. doi: 10.2527/jas2014-7850.
- Zambra, N., Gimeno, D., Blache, D., van Lier, E., 2015. Temperament and its heritability in Corriedale and Merino lambs. *Animal* 9: 3, 373-379. doi: 10.1017/S1751731114002833.
- Zebunke, M., Langbein, J., Manteuffel, G., Puppe, B., 2011. Autonomic reactions indicating positive affect during acoustic reward learning in domestic pigs. *Animal Behaviour* 81: 2, 481-489. doi: 10.1016/j.anbehav.2010.11.023.
- Zentall, T.R., Galizio, M., Critchfield, T.S., 2002. Categorization, concept learning, and behavior analysis: an introduction. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 78: 3, 237-248.
- Zulkifli, I., 2013. Review of human-animal interactions and their impact on animal productivity and welfare. *Journal of Animal Science and Biotechnology* 4: 1, 25. doi: 10.1186/2049-1891-4-25.