



HAL
open science

Processus d'évaluation et réponses émotionnelles chez les ovins: prévisibilité, contrôlabilité, correspondance aux attentes et contexte social

Lucile Greiveldinger

► **To cite this version:**

Lucile Greiveldinger. Processus d'évaluation et réponses émotionnelles chez les ovins: prévisibilité, contrôlabilité, correspondance aux attentes et contexte social. Sciences agricoles. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2007. Français. NNT : 2007CLF21777 . tel-00718313v2

HAL Id: tel-00718313

<https://theses.hal.science/tel-00718313v2>

Submitted on 16 Jul 2012

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

UNIVERSITE BLAISE PASCAL
N°D.U. 1777

UNIVERSITE D'AUVERGNE
ANNEE 2007

**ECOLE DOCTORALE
DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE
N° d'ordre 466**

THESE

Présentée à l'Université Blaise Pascal
Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR D'UNIVERSITE

(SPECIALITE : ETHOLOGIE COGNITIVE)

soutenue le 26 octobre 2007

LUCILE GREIVELDINGER

**PROCESSUS D'EVALUATION ET REponses EMOTIONNELLES CHEZ LES OVINS
: PREVISIBILITE, CONTROLABILITE,
CORRESPONDANCE AUX ATTENTES
ET CONTEXTE SOCIAL**

Directeurs de thèse : Alain Boissy et Isabelle Veissier

Président :	P. Chambres	Prof. Université B. Pascal, Clermont-Ferrand
Membres :	R. Dantzer	Prof. Université de l'Illinois (Etats-Unis)
	G. Gheusi	MCF Université Paris 13
	M.-C. Meunier-Salaün	IR INRA Saint-Gilles
	I. Veissier	DR INRA Centre de Clermont-Ferrand/Theix
	A. Boissy	DR INRA Centre de Clermont-Ferrand/Theix
Rapporteurs :	M.-A. Richard	Prof. Université de Rennes 1
	P. Philippot	Prof. Université Louvain-la-Neuve (Belgique)



Laboratoire d'accueil
Equipe Adaptation et Comportements Sociaux
Unité de Recherches sur les Herbivores
INRA Centre de Clermont-Ferrand Theix
F-63122 Saint-Genès-Champanelle



Quelle pitié, quelle pauvreté
d'avoir dit que les bêtes sont des machines
privées de connaissance et de sentiment.

Voltaire
(1694-1778)

REMERCIEMENTS

Je commencerai bien sûr ces remerciements par Alain Boissy et Isabelle Veissier : merci d'avoir été des directeurs de thèse aussi humains que scientifiquement efficaces. Vous avez su guider, conseiller, corriger... mais aussi encourager, reconforter et être disponibles.

Un merci tout spécial à mes compagnons d'expérimentations et d'analyses de chez ACS: Gilles Toporenko, le Mac Gyver de la cardio à toujours avoir à ses côtés en cas de panne en tout genre; Stéphane Andanson (dit Raoul), l'as de la pipette mais surtout une belle personnalité d'une droiture et d'une gentillesse exceptionnelles ; Eric Delval, le Luc Besson de l'observation comportementale, compagnon indispensable des heures (des jours, des mois ?) passés devant la télé à compter les moutons ; Hervé Chandèze, le jongleur d'ordinateurs toujours prêt à apporter son aide quelle que soit la demande ; et Christine Ravel (dit œil pétillant) la petite dernière toujours souriante et compagne de gourmandise à l'heure du café.

Parmi les acteurs indispensables de mes expérimentations : Dominique Chassaignes que j'ai stressé pendant 3 ans à toujours regarder si les agnelles allaient bien, Christine Ravel que j'ai dû supporter aux installations avant de la supporter au labo (!). Merci à vous deux pour votre implication auprès des animaux. Merci aussi à tous ceux qui ont veillé sur mes nenettes de manière plus exceptionnelle mais tout aussi importante : Didier Gouttebel, Pascal Payard, Lionel Lavelle, Mickaël Bernard, Bernard Mallet, Marc Planeix et Bernard Guillaume. Merci aux responsables successifs de la bergerie : Jean-Bernard Teuma, Pascal Faure et Jean-Claude Bonnefoy. Un grand merci aussi à Jean-Pierre Chaise et Joël Ferreira de l'atelier, les rois du distributeur à air comprimé ; et à Thierry Vimal et Bruno Carlier de l'électronique, inventeurs géniaux du « pti boîtier qui commande tout à distance ».

Je tiens à mentionner pour son soutien particulier Gérard Després, mon tuteur de monitorat, sur lequel j'ai toujours pu compter pour me faire faire pleins de TPs sympas avec ses étudiants, pour me guider dans mon travail lors des comités de thèse et réunions d'équipe, et tout simplement pour prendre régulièrement des nouvelles pour savoir « comment ça va Lulu ? ». J'en profite pour remercier Patrick Chambres de m'avoir intégré à son équipe d'enseignement de l'UFR de Psycho et j'ai une pensée pour tous les collègues que j'ai croisé en TPs ou en surveillance d'examens. Je remercie également Arnaud Aubert pour son aide précieuse, ses conseils et ses idées toujours avisés. Merci de s'être montré si disponible.

Une grosse pensée pour tous les collègues que j'ai côtoyés pendant ces trois années à l'INRA : Céline, Séverine et Sophie, les indétrônables ; toute la bande : Raphaëlle, Loïc, Angélique (maintenant qui va me faire des gâteaux au chocolat quand je serai malheureuse ?), Nadège, Marie (tout compte fait, je te donnerai quand même ma nouvelle adresse parce que des gens comme toi, on n'en rencontre pas 100 dans une vie), Véronique (je te promets que je te montrerai comment marche la touche « sans sucre » de la machine à café avant de partir !), Luc, Lara, Amandine, Aurélie, Jean-Loup, Ines... Merci aussi aux autres collègues ACS : Pascale, Madeleine, Xavier, Claudia, Gilbert, Hervé... Merci aux stagiaires qui ont travaillé sur mes données : Jérémy, Amel et Emilie. Merci à tous ces gens qu'on croise de temps en temps dans les couloirs et dont la gentillesse vous saute au visage le temps d'un bonjour : Maryse Teyssède la « maman » des stagiaires, Claude Bareyre, Odile Poux, Michel Doreau, Jocelyne Aufrère...

Merci aux bibliothécaires dont le sourire dépassait du tas de commandes d'articles sous-lequel je les ensevelissais ! Merci aux cuisiniers pour les bons pti plats de la cantine !

Je suis reconnaissante au département PHASE et à l'équipe ACS de l'INRA pour avoir financé ce travail. Merci à Philippe Chemineau, à la tête du département PHASE, et à Jean-Baptiste Coulon et Jean-François Hocquette directeurs successifs de l'URH, de m'avoir accueillie pendant ces trois années. Merci aussi à Claude Baudoin de m'avoir accueillie au sein de son DEA.

Je remercie aussi les membres de mes comités de thèse : Catherine Belzung dont la gentillesse et le regard bienveillant me font du bien à chaque visite ; Robert Dantzer et Pierre Philippot qui se sont toujours donné la peine de me conseiller même quand la distance les empêchait d'être physiquement présents.

Merci à Marie-Annick Richard, Marie-Christine Meunier-Salaün, Patrick Chambres, Gilles Gheusi, Robert Dantzer et Pierre Philippot d'avoir accepté de juger ce travail.

Je n'en serais pas là aujourd'hui si certaines personnes ne m'avaient pas donné ma chance le moment venu : Merci à Christian Graff d'avoir cédé à mon harcèlement téléphonique et de m'avoir offert mon premier stage en éthologie, puis de m'avoir recommandé par la suite. Merci à Eric Baubet, plus qu'un maître de stage, un ami qui m'a appris à courir le sanglier ! Merci à Bernard Clément, je pense que vous ne vous souvenez pas de moi mais moi je me souviens du jour où vous m'avez accepté en salle d'examen malgré mon énorme retard et le refus du personnel administratif : sans vous, avec un zéro, j'aurais été d'office au rattrapage et je n'aurais sûrement pas été prise en DEA. Merci à Denis Poinot et Anne-Marie Cortesero de m'avoir accueillie en tant que stagiaire dans leur équipe : mon indécision m'a fait vous quitter d'une manière très inélégante que je regretterai toujours.

Merci à mes amis : Fred et Claire (les meilleures amies du lycée !), qu'est-ce que je vous aime mes louloutes ; Bérangère ; Céline, Séverine et Sophie : déjà trois beaux résultats obtenus avec cette thèse !

Enfin, le dernier merci, mais pas le moindre, ira à mes parents, Dedel son homme et son ptio, Thierry et le poisson dans l'bocal. Papa, maman, comment écrire tout l'amour, toute la reconnaissance que j'ai pour vous ? Lire la fierté dans vos yeux est ma plus belle récompense. Ma soeurette, l'Adrinouche et toi, vous êtes mes rayons de soleil. Mon coeur, merci d'être si compréhensif (il est 22h30, j'arrive bientôt !). Et mon dernier mot sera pour le pti poisson dans l'bocal : Me sentir accompagnée pendant cette dernière ligne droite m'a réconfortée et m'a obligée à tenir mes nerfs !

Je tiens à dédier tout particulièrement cette thèse à mon papa, qui a toujours cru, envers et contre tout, que je serai le prochain docteur de la famille.

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	i
SOMMAIRE	iii
INTRODUCTION GENERALE	3
1. Pourquoi tenir compte des émotions dans l'étude du bien-être animal ?	3
1.1. Emotions et bien-être animal	3
1.2. Emotions et perception	5
2. Les théories des émotions chez l'homme	6
2.1. Les grandes théories actuelles et leur pertinence pour l'étude des émotions chez l'animal	7
2.2. Présentation du cadre conceptuel retenu	9
2.2.1. Présentation des théories de l'évaluation	9
2.2.2. Présentation du modèle componentiel de Scherer	9
2.2.3. Originalité du cadre théorique pour l'étude des émotions chez l'animal	15
2.2.4. Ajustement de l'utilisation du cadre théorique	16
3. Les émotions chez les animaux	17
3.1. Comment définir une émotion dans le cadre des théories de l'évaluation	17
3.2. Analogie des composantes expressives et des structures cérébrales impliquées entre espèces	18
3.3. Capacités cognitives des animaux	19
3.3.1. Soudaineté	19
3.3.2. Familiarité	19
3.3.3. Prévisibilité	19
3.3.4. Agrément	20

3.3.5. Correspondance aux attentes	20
3.3.6. Contrôlabilité	21
3.3.7. Normes sociales	22
3.4. Combinaison entre les critères à l'origine d'une différenciation des émotions	23
4. Les objectifs de la thèse	23
METHODOLOGIE GENERALE	25
1. Modèle animal	25
1.1. La race romane	25
1.2. Animaux expérimentaux	26
1.3. Mode d'élevage	26
2. Phase d'habituation	27
3. Phase d'expérimentation	29
CHAPITRE 1 – Critère de prévisibilité	33
1. Objectifs	33
2. Méthodes	33
3. Résultats	34
4. Conclusions	34
<i>Article 1 – Emotional experience in sheep : Predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses</i>	<i>35</i>
CHAPITRE 2 – Critère de correspondance aux attentes	57
1. Objectifs	57
2. Méthodes	57
3. Résultats	58

4. Conclusions	59
<i>Article 2 – The ability of lambs to form expectations and the emotional Consequences of a discrepancy from their expectations</i>	61
CHAPITRE 3 – Critère de contrôlabilité	85
1. Objectifs	85
2. Méthodes	85
3. Résultats	86
4. Conclusions	87
<i>Article 3 – Aversivity of uncontrollable events in lambs</i>	89
CHAPITRE 4 – Critère de normes sociales	113
1. Objectifs	113
2. Méthodes	113
3. Résultats	114
4. Conclusions	114
<i>Article 4 – Effects of the social mate’s rank on sheeps’ emotional responses to a sudden event</i>	115
DISCUSSION GENERALE	141
1. Rappel des principaux résultats	144
2. Pertinence des variables utilisées	146
2.1. Modifications comportementales et physiologiques les plus discriminantes et mise en relation avec les critères les ayant induites	146
2.2. Pourquoi certaines des variables utilisées n’ont pas donné de résultats et pourquoi certaines variables qui auraient pu donner des résultats n’ont pas été prises en compte ?	152
3. Bilan sur l’ensemble des critères étudiés chez l’ovine	154
3.1. Pourquoi les mêmes critères testés ne donnent pas toujours de résultats ?	154

3.2. Quels sont les critères accessibles aux ovins ?	155
3.3. Peut-on dresser des « profils types » de réponses physiologique et comportementale aux différents critères ?	155
3.4. Quels types d'émotions pourraient être ressentis par les ovins ?	156
3.5. Qu'est-ce que cela implique en terme de capacités cognitives et de conduites en élevage ?	160
4. Intérêt des théories de l'évaluation dans l'étude du bien-être	164
4.1. Intérêt pour les études comparatives et l'étude du répertoire émotionnel	164
4.2. Intérêt pour l'étude des états chroniques et donc du bien-être animal	164
4.3. Intérêt pour les études chez l'humain	166
5. Perspectives	166
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	171
LISTE DES PUBLICATIONS	183
ANNEXE : Article 5 – Emotions and cognition : a new approach to animal welfare	

INTRODUCTION

GENERALE

« **Tout animal étant un être sensible** doit être placé par son propriétaire dans des conditions compatibles avec les impératifs biologiques de son espèce ». Cette citation de la loi nature du 10 juillet 1976 a été reprise dans l'article 214 du Code Rural et constitue le premier texte instaurant une réelle protection animale en France. Au niveau européen, la notion de sensibilité a été définitivement adoptée avec le traité d'Amsterdam (1999) qui fait passer les animaux d'élevage du statut de biens marchands à celui d'êtres sensibles. La protection des animaux et l'utilisation du terme « bien-être animal » découlent de la conception de l'animal en tant qu'être vivant et sensible. Cependant, plusieurs définitions du bien-être existent. Ainsi, pour certains, le bien-être est un état qui dépend essentiellement de la façon dont l'animal s'adapte à son environnement : si l'environnement ne répond pas d'emblée aux besoins de l'individu mais que celui-ci peut s'y adapter à moindre coût - c'est-à-dire sans que les adaptations nécessaires n'aient de conséquences négatives pour le fonctionnement de l'organisme - alors le bien-être est respecté (Broom 1998). Pour d'autres, le bien-être est désormais principalement considéré comme un état mental correspondant à l'absence d'émotions négatives accompagnée vraisemblablement de la présence d'émotions positives (Dawkins 1983, Duncan 1996). Ainsi, l'étude du bien-être animal nécessite de savoir si les animaux ressentent des émotions et si ces émotions donnent lieu à des états affectifs durables. Même la conception adaptative du bien-être se base essentiellement sur la notion de stress qui au départ a été considérée comme une réponse non spécifique de l'organisme face à une agression (Selye 1936). Cette réponse nécessite que la situation soit reconnue comme menaçante par l'individu sachant que l'émotion ressentie par l'animal est essentielle dans le déclenchement des réponses de stress (Mason 1971). Cependant, comme le souligne Dantzer (2002), la recherche sur le bien-être des animaux d'élevage s'est généralement limitée à établir des indicateurs de stress sans pour autant pouvoir les relier à l'existence d'états affectifs. De même, si l'on sait comment mesurer des réponses émotionnelles, ce que l'on sait moins, c'est comment les interpréter. Pour cela, le point de vue des animaux, c'est-à-dire la manière dont ils perçoivent leur environnement, devrait être essentiel dans toutes les études de bien-être car il fournit le seul lien plausible entre les changements physiologiques et comportementaux, qui sont les données basiques à notre disposition, et l'expérience subjective des animaux (Dawkins 1990). Il est désormais nécessaire de passer de la simple description des comportements et de la physiologie de l'animal à la compréhension de ses propres expériences émotionnelles sous-tendant un état de bien-être (Désiré *et al.* 2002, Mendl & Paul 2004).

Cette introduction fait une revue de l'importance et du rôle des processus cognitifs dans le déclenchement des émotions, dont l'étude plus approfondie chez les animaux devrait permettre une meilleure compréhension de leur état de bien-être. La première partie traite de l'importance de la prise en compte des émotions dans l'étude du bien-être animal. Une seconde partie présente les théories de l'évaluation et discute du bien-fondé de ce cadre conceptuel pour faciliter l'étude des émotions chez les animaux. Une troisième et dernière partie fait le point sur ce que l'on sait déjà des émotions chez les animaux. Enfin, les objectifs de la thèse sont énoncés.

1. Pourquoi tenir compte des émotions dans l'étude du bien-être animal ?

1.1. Emotions et bien-être animal

Il existe de nombreuses définitions du bien-être animal qui peuvent être classées en trois catégories (Veissier *et al.* 2000) :

- La première catégorie s'articule autour de la notion d'harmonie entre l'individu et son environnement. Cette conception du bien-être sous-entend que l'individu est motivé pour obtenir certains éléments du milieu (un aliment, un partenaire...) ou pour réaliser certains comportements (celui de rechercher cet aliment, d'interagir avec ce partenaire...). L'harmonie découle de la satisfaction de ces besoins qui permet une parfaite santé physique et mentale assurant le bien-être de l'animal (Hugues & Duncan 1988).
- La deuxième catégorie de définitions fait appel à la notion d'adaptation : le bien-être peut être préservé même quand l'environnement est imparfait dans la mesure où l'individu reste capable de s'adapter sans trop de difficultés à cet environnement. Ainsi Broom (1998) définit le bien-être comme l'état d'un individu au regard de ses tentatives pour s'ajuster à (i.e. coping) son environnement.
- Enfin, la troisième catégorie regroupe les définitions mettant l'accent sur la notion de souffrance. Le bien-être correspond à l'absence de souffrance, c'est-à-dire à l'absence d'émotions négatives telles que la peur, la douleur ou la frustration. Ainsi, pour Dawkins (1990), le bien-être animal implique les sentiments subjectifs des animaux.

Veissier *et al.* (2000) proposent une conception synthétique du bien-être qui intègre ces trois catégories plutôt que de les opposer. Ainsi, le bien-être absolu serait atteint si l'environnement répond d'emblée à tous les besoins et motivations de l'individu, ce qui correspond à un état d'harmonie. Cependant, si l'environnement est imparfait mais qu'il ne s'éloigne pas trop de l'idéal, des ajustements restent possibles. Si ces ajustements ne permettent pas de diminuer suffisamment l'écart entre les besoins de l'individu et la réalité, un état de souffrance s'installe. En réalité, plus que la taille de l'écart entre l'idéal et le milieu actuel, c'est le fait que l'animal

perçoive cet écart comme important ou non et qu'il perçoive qu'il pourra (ou non) s'ajuster qui crée la situation de bien-être (Veissier & Boissy 2007). Ainsi, l'animal ne sera dans une situation de bien-être que s'il « se sent » bien. Pour comprendre l'importance de l'expérience subjective, c'est-à-dire ce que l'individu ressent, dans le bien-être, Duncan et Petherick (1991) donnent cet exemple chez l'homme : un individu gravement malade, s'il ne sent ni ne sait rien de sa maladie, ne souffrira pas. Par contre, même s'il ne sent toujours rien, s'il apprend qu'il est gravement malade, il pourra en souffrir et son bien-être en sera altéré. De même, des animaux peuvent grandir, se reproduire et sembler en bonne santé bien qu'étant dans un état durablement altéré de bien-être s'ils vivent une souffrance telle qu'une frustration prolongée d'avoir un espace réduit dans lequel bouger (Mendl 2001). **C'est pourquoi l'étude du bien-être ne peut pas se limiter au bien-être physique de l'animal mais doit aussi prendre en compte les émotions que les animaux sont susceptibles de ressentir et dans quelle mesure ces émotions et les états affectifs durables sur lesquels elles peuvent déboucher peuvent nuire ou au contraire contribuer au bien-être.** Aussi, la prise en compte des émotions dans l'étude du bien-être doit concerner aussi bien les émotions négatives que les émotions positives, rarement appréhendées chez l'animal alors qu'elles ont aussi un rôle à jouer dans son bien-être (Fraser & Duncan 1998, Boissy *et al.* 2007a).

Mieux comprendre le type d'émotions que les animaux sont capables de ressentir est une des clés pour comprendre quel type de situations est susceptible de nuire à leur bien-être ou au contraire d'y contribuer. Depuis longtemps, la question du ressenti émotionnel des animaux se pose puisque dès 1890 Darwin évoquait l'universalité des émotions et depuis, beaucoup ont appréhendé les émotions par ce biais évolutif en mettant l'accent aussi bien sur la valeur adaptative des émotions que sur leur valeur communicative (par exemple, Broom 1998 ou pour une revue récente sur la phylogénie des émotions, Belzung & Philippot 2007). Désormais, il est bien reconnu qu'il existe un continuum des états affectifs chez les animaux mais leur nature exacte reste peu connue car les études, qui ne s'appuient pour la plupart sur aucune théorie, restent difficilement généralisables. Il s'agit le plus souvent de mettre les animaux dans une situation qui est jugée par l'expérimentateur comme étant effrayante, frustrante ou douloureuse (avec toute la variabilité que l'on peut imaginer entre différentes situations potentiellement effrayantes par exemple) et de faire un catalogue des patterns de comportements observés. Ces

catalogues sont ensuite utilisés comme des indicateurs de peur, de frustration ou de douleur. Bien sûr, ces études donnent des résultats intéressants et les patterns qui ont été identifiés de la sorte peuvent s'avérer très informatifs et refléter l'émotion supposée ressentie dans la mesure où, s'il existe un continuum entre espèces, les situations jugées aversives par l'expérimentateur ont des chances d'être perçues comme aversives également par l'animal. Cependant, de par leur construction, le seul type de conclusions qui peut être tiré de ces études est que les animaux se comportent de telles manières quand on les soumet à des situations supposées effrayantes et de telles autres manières quand on les soumet à des situations supposées frustrantes. Rien ne peut être dit de leurs états mentaux (Duncan & Petherick 1991) car on ne sait rien de la manière dont l'animal placé dans ces situations perçoit la situation, c'est-à-dire qu'on ne sait pas si les caractéristiques de la situation, sensées rendre celle-ci effrayante ou frustrante, sont bien perçues par l'animal. On ne peut donc pas être sûr que la réponse observée corresponde bien à la situation présentée ou seulement à certaines des caractéristiques de cette situation. Ceci pourrait expliquer pourquoi, des paradigmes semblant similaires peuvent parfois induire des réponses contradictoires (Boissy 1998).

1.2. Emotions et perception

Il est maintenant admis que les réponses émotionnelles dépendent de la façon dont l'animal perçoit la situation déclenchante. Ainsi, dès les années 70, Mason (1971) avait montré que des singes privés de nourriture présentaient des taux élevés de métabolites des corticoïdes dans leurs urines, signe de stress, lorsqu'ils assistaient à la distribution d'aliments à d'autres singes. Par contre, si ces singes privés de nourriture recevaient un substitut alimentaire non nutritif pendant que leurs voisins recevaient de l'aliment ou s'ils n'assistaient pas à la distribution, leur taux de métabolites des corticoïdes n'augmentait pas. Le facteur « absence d'aliment » n'était donc pas responsable de la réponse, c'était la perception d'une privation par rapport aux individus voisins qui en était responsable. L'année suivante, Weiss (1972) rapportait que les effets délétères (ulcères gastriques) de chocs électriques étaient réduits sur des rats pouvant contrôler l'arrêt des chocs en comparaison à des rats n'ayant pas cette possibilité, alors que la fréquence, la durée et l'intensité des chocs étaient identiques. Une fois de plus, la perception du niveau de contrôle qu'a l'individu sur l'événement auquel il est soumis joue un rôle déterminant dans les réponses. Chez les animaux d'élevage, un des premiers exemples provient des travaux de Johnson et Vanjonack

(1975) qui ont soumis des vaches à une augmentation de température de même amplitude mais sur un laps de temps différent, c'est-à-dire que l'élévation était soit progressive, soit brutale. Quand la température augmentait graduellement, les niveaux de cortisol plasmatique déclinaient, permettant une réduction progressive du métabolisme de base et donc une réduction de la production de chaleur. Par contre, quand l'augmentation était brutale, un pic de sécrétion de cortisol était observé. De nouveau, c'est la perception par l'animal de l'élévation de température qui déclenche la réponse de stress qui se manifeste par le pic de cortisol. Il est fort probable que lorsque cette élévation est progressive, l'animal ne se rend pas compte du changement alors que celui-ci est manifeste lors que l'élévation est brutale. Ainsi la non spécificité des réponses de stress communes à diverses situations aversives -telles que l'augmentation de corticostéroïdes- proviendrait de leur origine émotionnelle commune (Mason 1971).

De plus, de situations apparemment similaires aux yeux de l'expérimentateur, résultent parfois des réponses comportementales et physiologiques différentes. Ainsi un stress chronique peut mener dans certains cas à une hyper-réactivité comportementale et dans d'autres cas à une apathie. Veissier et Boissy (2007) suggèrent que ces variations sont dues à une perception différente de la situation par l'animal. A l'identique, les études mesurant l'activité de l'axe corticotrope en réponse à des stress montrent des résultats très contradictoires (Abbott *et al.* 1984).

Plus précisément que la prise en compte des émotions dans l'étude du bien-être animal, ce qui semble important c'est de pouvoir appréhender la composante perceptive de la réponse émotionnelle car cette composante influence directement la manière dont l'individu ressent la situation à laquelle il est soumis.

2. Les théories des émotions chez l'homme

Classiquement, une émotion se définit au travers d'une composante subjective qui est l'expérience émotionnelle proprement dite (le vécu subjectif), et de deux composantes expressives, l'une somato-motrice et l'autre neuroviscérale (Dantzer 1994). La composante subjective est généralement estimée chez l'homme à partir de ses rapports verbaux (par exemple, Bollini *et al.* 2004). Tandis que seules la composante somato-motrice, comme les réponses de fuite ou d'attaque, et la composante neuroviscérale, comme l'élévation de la fréquence cardiaque,

sont directement accessibles. Leur observation présente cependant des limites car il n'est pas certain que ces deux composantes, constituées par les réponses périphériques, soient directement liées à la composante émotionnelle ressentie par l'individu. Pour répondre à ces questions, nous avons exploré les théories sur les émotions développées en psychologie humaine.

2.1. Les grandes théories actuelles et leur pertinence pour l'étude des émotions chez l'animal

Les psychologues ont reconnu la variété des émotions et en ont proposé plusieurs classifications. Au début du 20^{ème} siècle, l'opposition entre les "périphéralistes", avec comme chef de file James, et les "centralistes", avec Cannon, a relancé l'étude des émotions en psychologie humaine. Selon James (1884), l'activation physiologique est cruciale dans le processus émotionnel puisque l'émotion résulterait de la perception des modifications physiologiques, théorie qui suppose l'existence d'une activation physiologique spécifique pour chaque émotion. Cannon (1927) s'est fortement opposé à cette idée et a proposé que la différenciation des émotions se ferait au niveau du système nerveux central. Par la suite, Schachter et Singer (1962) ont mis l'accent sur l'interaction entre l'activation physiologique et la cognition dans le processus émotionnel : suite à la perception d'une activation physiologique, l'individu chercherait une explication à cette activation en analysant la situation à laquelle il est confronté, et c'est le résultat de cette analyse qui permettrait la différenciation des émotions. Ce débat historique était essentiellement centré sur la séquence temporelle du processus émotionnel et sur l'importance ou non de l'activation physiologique dans la genèse de l'émotion. Par la suite, en plus des trois composantes qui sont généralement déclinées pour définir les processus émotionnels (le vécu subjectif, les réponses neurophysiologiques et les expressions motrices), deux autres composantes ont été avancées : la tendance à l'action (Fridja 1987) et l'évaluation cognitive (Scherer 1984, Fridja 1987, Ellsworth 1991, Lazarus 1991).

Actuellement, les théories qui sont développées en psychologie pour apprécier les émotions peuvent être classées en trois grandes familles :

- Les théories dimensionnelles postulent que les états affectifs peuvent être appréhendés au travers d'un espace à deux (voire trois) dimensions indépendantes l'une de l'autre telles

que la valence (agréable/désagréable) et l'activation (inactivité/tension) (Osgood 1952, Schlossberg 1954, Russel 1979). Le type d'émotion ressentie par le sujet est apprécié à partir des « coordonnées » données par le sujet sur chacune de ces dimensions. Les théories dimensionnelles s'appuient sur la participation active du sujet qui doit pouvoir indiquer sur une échelle à quel niveau de valence ou d'activation il estime pouvoir positionner ce qu'il ressent. Obtenir ce genre d'information est difficilement faisable chez les animaux qui ne disposent pas du rapport verbal ou écrit. De plus, ces théories ne renseignent pas sur les caractéristiques de la situation déclenchante de l'émotion et ne peuvent expliquer les différences inter-individuelles car elles se focalisent sur la manière dont l'individu répond à la situation.

- Les théories des émotions discrètes postulent l'existence d'un nombre réduit d'émotions primaires ou basiques tels que la joie, la peur, le dégoût... qui sont préprogrammées (Ekman 1992, Izard 1992, Stein & Oatley 1992). Les autres émotions jugées plus complexes seraient générées par un mélange de ces émotions primaires. Ces théories sont à la base des approches neurobiologiques des émotions visant à identifier les circuits neuronaux de la peur, de la colère ou encore du désir (Panksepp 2005). Elles résultent principalement en une catégorisation des émotions sur la base notamment des expressions faciales mais, comme les théories dimensionnelles, ne renseignent pas sur les déclencheurs émotionnels et n'expliquent pas les différences inter-individuelles dans les réponses émotionnelles à un même évènement déclencheur.
- Les théories de l'évaluation postulent que les émotions sont déclenchées et différenciées sur la base d'une double évaluation cognitive ou double appréciation de la signification de la situation, de l'objet ou de l'évènement par l'individu (Arnold 1945, Lazarus *et al.* 1970, Scherer 1999). Le sujet évalue d'abord la situation (évaluation primaire) puis la pertinence de sa réponse à la situation déclenchante (évaluation secondaire). C'est l'issue de cette double évaluation qui déterminerait le type d'émotion qui va être ressentie et donc exprimée. Cette évaluation influence et est influencée à la fois par le vécu émotionnel et par les réponses motrices et physiologiques. Les théories de l'évaluation semblent offrir un cadre conceptuel intéressant pour l'étude des émotions chez l'animal (Dantzer 2002, Désiré *et al.* 2002) car, par rapport aux deux autres familles de théories, un

des principaux avantages est de pouvoir s'affranchir du rapport verbal et/ou des expressions faciales. De plus, elles tiennent compte à la fois des composantes évaluative, subjective, somato-motrice et physiologique de l'émotion et permettent ainsi de relier clairement la manière dont la situation est évaluée avec les composantes expressives de la réponse émotionnelle et d'approcher ainsi plus précisément la composante subjective.

2.2. Présentation du cadre conceptuel retenu

2.2.1. Présentation des théories de l'évaluation

Il existe différents modèles de théories de l'évaluation tels que le modèle de Smith et Kirby (2001), celui de la théorie bi-mnésique (Philippot *et al.* 2004), ou encore la théorie componentielle de Scherer (1999). Pour Smith & Kirby (2001), l'évaluation que l'individu fait de la situation se ferait au travers de différentes dimensions d'évaluation comme par exemple la pertinence et la congruence motivationnelles de l'événement, le potentiel d'ajustement (i.e. coping) instrumental et émotionnel de l'individu, ou encore la responsabilité personnelle ou d'autrui dans l'événement. Selon Scherer (1999), les dimensions d'évaluation peuvent être détaillées en critères simples tels que la soudaineté de l'événement, sa familiarité ou encore sa prévisibilité. Quant au modèle bi-mnésique (Philippot *et al.* 2004), il met l'accent sur l'existence de différents niveaux d'évaluation qui permettent de rendre compte des processus d'évaluation soit automatiques (anoétiques) soit déclaratifs ou conscients (noétiques). Quoiqu'il en soit, ces modèles offrent la possibilité d'appréhender l'étendue des émotions que des animaux autres que l'humain peuvent ressentir après s'être assurés des dimensions, des critères et/ou des niveaux accessibles aux animaux, ceci en étudiant comment ils les distinguent et y répondent. En présentant aux animaux des situations pour lesquelles l'évaluation a été manipulée, en enregistrant leurs réponses physiologique et comportementale, des relations directes entre l'évaluation présumée et les sorties émotionnelles mesurées peuvent être établies. Cette approche a des avantages clairs sur les interprétations des mesures comportementales et physiologiques faites *a posteriori* ou par analogie car elle considère non seulement les réponses émotionnelles découlant de l'événement mais aussi les caractéristiques de cet événement qui ont mené à ces réponses.

2.2.2. Présentation du modèle componentiel de Scherer

Parmi les différents modèles de théories de l'évaluation, celui proposé par Scherer est particulièrement intéressant à utiliser comme cadre conceptuel pour l'étude des émotions chez l'animal car ce modèle componentiel décrit précisément les critères impliqués dans l'évaluation de la situation et ces critères proposés semblent être accessibles aux animaux pour générer des émotions. Ce modèle théorique a par ailleurs été validé par Scherer et ses collaborateurs par de nombreuses études expérimentales chez l'humain (e.g. Mikula *et al.* 1998, Van Reekum *et al.* 2004, Scherer *et al.* 2004, Aue *et al.* 2007).

Selon Scherer (Sander *et al.* 2005), les différents critères sont regroupés en quatre classes majeures qui sont : la détection de la signification de la situation, l'estimation de l'implication de la situation par rapport aux besoins et attentes de l'individu, la détermination du potentiel de maîtrise (« coping ») de la situation par l'individu, et l'évaluation de la signification par rapport aux normes propres à l'individu ou au groupe auquel il appartient. Chacune de ces classes est subdivisée en sous-classes.

- La détection de la signification de la situation comprend : i) l'évaluation de la nouveauté selon la soudaineté, la familiarité et la prévisibilité de l'événement déclenchant ; ii) l'évaluation de la valence intrinsèque (i.e. agrément : cet événement est-il, par nature, désagréable ou agréable ?) ; et iii) l'évaluation de la pertinence par rapport aux buts et aux besoins.
- L'estimation de l'implication de la situation par rapport aux besoins et attentes de l'individu comprend : i) l'évaluation de l'attribution causale (qui l'a fait et pourquoi) ; ii) l'évaluation de la probabilité de la résultante : l'individu a besoin d'estimer la probabilité ou la certitude avec laquelle certaines conséquences peuvent être attendues ; iii) l'évaluation de la non-correspondance aux attentes : la situation créée par l'événement peut être consistante ou pas avec ce à quoi l'individu s'attendait ; iv) l'évaluation de la facilitation par rapport aux buts et aux besoins : l'évènement peut faciliter ou aider à la réalisation des buts ou au contraire être un obstacle à cette réalisation ; et v) l'évaluation de l'urgence : une action adaptative en réponse à un événement est urgente quand des buts

ou des besoins hautement prioritaires sont menacés et/ou quand le fait de retarder la réponse peut aggraver le problème. L'urgence dépend aussi de la contingence temporelle.

- La détermination du potentiel de maîtrise (« coping ») de la situation par l'individu comprend : i) l'évaluation de la contrôlabilité : la mesure dans laquelle un événement ou ses conséquences peuvent être influencés ou contrôlés ; ii) l'évaluation du pouvoir : la capacité à changer les conséquences ; et iii) l'évaluation du potentiel d'ajustement : la possibilité de vivre avec et de s'accommoder des effets d'un événement.

- L'évaluation de la signification par rapport aux normes propres à l'individu ou au groupe auquel il appartient comprend : i) l'évaluation des standards internes : évaluer la mesure dans laquelle le fait d'échouer nuirait aux standards internes de l'individu comme l'estime de soi ou le code moral ; et ii) l'évaluation des standards externes : évaluer dans quelle mesure une action est compatible avec les normes perçues ou les demandes d'un groupe auquel l'individu se réfère en terme de conduite préférable et obligatoire.

Dans la théorie componentielle de Scherer, il est postulé que les évaluations sont organisées en cascade : l'évaluation de l'estimation de l'implication n'est considérée que si l'événement est détecté comme pertinent, et la détermination du potentiel de coping n'est considérée que si l'événement a une implication pour les besoins et les buts de l'individu et ainsi de suite. Au début de la cascade d'évaluations, les premiers critères seraient évalués de manière quasi-immédiate et inconsciente. Puis plus les critères sont complexes, plus l'évaluation serait réfléchie (Kappas 2006). Ainsi, il est proposé que trois degrés de traitement de l'information soient impliqués dans le processus d'évaluation : sensorimoteur, schématique et conceptuel (Leventhal & Scherer 1987) (Tableau 1). Le degré sensorimoteur inclut des programmes expressifs et moteurs innés activés automatiquement (tels que la phobie des araignées). Le degré schématique requiert la mémoire des expériences émotionnelles passées et fonctionne comme les réponses conditionnées. Le degré conceptuel requiert une mémoire des liens entre des expériences émotionnelles passées dont l'activation est volontaire et consciente. Pour l'évaluation de la nouveauté par exemple, chaque sous-évaluation serait effectuée à un degré cognitif différent : la soudaineté au niveau sensorimoteur, la familiarité au niveau schématique et la prévisibilité au niveau conceptuel. L'accessibilité à un degré cognitif donné et donc à certains critères, dépendrait pour un individu

Tableau 1 : Niveaux de traitement requis pour les différents critères d'évaluation. Le premier niveau de traitement implique l'existence de programmes sensori-moteurs et de systèmes d'activation cérébrale innés, qui sont stimulés automatiquement. Le second niveau de traitement implique le développement de schémas, qui intègrent les traitements sensori-moteurs avec des prototypes imagés des situations émotionnelles ; la stimulation de ce niveau est aussi automatique. Le troisième niveau de traitement est volontaire, il implique une mémoire des expériences émotionnelles (adapté de Leventhal & Scherer 1987).

	i. Pertinence		ii. Implication	iii. Potentiel de maîtrise	iv. Signification aux normes
	Nouveauté	Agrément			
1) Niveau sensorimoteur	Stimulation intense, soudaine	Préférences / aversions innées	Besoins basiques	Energie disponible	Adaptation empathique ?
2) Niveau schématique	Familiarité : correspondance aux schémas	Préférences / aversions appries	Besoins acquis, motivations	Schémas corporels	Schémas propres, sociaux
3) Niveau conceptuel	Attentes : cause / effets, probabilités estimées	Evaluations positives ou négatives remémorées, anticipées ou dérivées	Buts conscients, plans	Capacité à résoudre des problèmes	Idéal propre, évaluation morale

Les cellules blanches contiennent les critères qui sont les plus susceptibles d'être évalués par les animaux de ferme d'après ce que l'on sait de leurs capacités cognitives. Les cellules gris pâle contiennent les critères qui existent peut-être chez les animaux d'élevage. Les cellules gris foncé contiennent les critères qui ne sont pas présumés accessibles aux animaux d'élevage (adapté de Désiré et al. 2002).

de son développement phylogénétique et ontogénétique. Ainsi, au fur et à mesure que l'on s'élève dans l'arbre évolutif (i.e. phylogenèse) et que le développement de l'individu s'effectue (i.e. ontogenèse), un plus grand nombre de critères serait accessible et le traitement pour chaque critère serait plus complexe (Belzung & Philippot 2007). Ceci implique que les individus appartenant à des espèces phylogénétiquement peu évoluées et/ou les très jeunes individus ne pourraient accéder qu'à très peu de critères et au travers de traitements de l'information peu élaborés. Ainsi, de par son découpage en critères dont l'accessibilité fait appel à des capacités cognitives différentes, le pragmatisme du modèle de théorie de l'évaluation développé par Scherer est particulièrement bien adapté aux études comparées puisqu'il permet de structurer l'approche en identifiant quels critères sont accessibles dans les différentes espèces et à différents stades de développement.

La théorie componentielle propose aussi de définir les émotions modales comme le vécu subjectif résultant de patterns d'évaluation particuliers, c'est-à-dire que ces émotions sont caractérisés par des combinaisons particulières de critères (Tableau 2). Comme discuté précédemment, les critères accessibles et leur évaluation varient en fonction des espèces et de leur développement. Il devient alors possible, partant de la connaissance des capacités d'évaluation, de déduire la nature des émotions que peut ressentir un individu.

Ce cadre théorique a reçu certaines critiques. Ainsi les théories de l'évaluation ne tiennent pas compte des interactions possibles entre les différents niveaux d'évaluation, en effet, les relations ne sont pas spécifiées. De plus la théorie componentielle de Scherer a souvent été taxée d'hypercognitivism et a opposé à ce sujet Zajonc et Lazarus (Schorr 2001). Le premier considère que les mécanismes sous-jacents l'émotion sont indépendants et séparables de ceux sous-jacent la cognition et que les processus cognitifs sont trop lourds et coûteux en temps pour rendre compte de la rapidité des émotions. A l'inverse, Lazarus suggère que les réactions cognitives et émotionnelles sont complexes voire complètement entrelacées dans tous les épisodes du comportement émotionnel. Il semble en réalité que le terme d'évaluation puisse recouvrir à la fois des évaluations complexes, cognitives (par exemple pour l'évaluation de la correspondance aux attentes) et également des processus beaucoup plus simples, faisant vraisemblablement appel à des mécanismes préprogrammés de traitement de l'information (comme pour la détection de la soudaineté) (Kappas 2006).

Tableau 2 : Patterns d'évaluation pour certaines émotions modales (adapté de Sander et al. 2005). Ce tableau présente les profils des critères produisant les émotions modales citées.

Critère \ Emotion	Emotion			
	Joie	Tristesse	Peur	Colère
Pertinence				
Nouveauté				
Soudaineté	Haute/Moyenne	Faible	Haute	Haute
Familiarité	Ouvert (*)	Faible	Faible	Faible
Prévisibilité	Moyenne	Ouverte	Faible	Faible
Agrément	Ouvert	Ouvert	Faible	Ouvert
Pertinence aux buts/besoins	Haute	Haute	Haute	Haute
Implication				
Cause : agent	Ouvert	Ouvert	Autre/Naturel	Autre
Cause : mobile	Chance/Intentionnel	Chance/Négatif	Ouvert	Intentionnel
Probabilité de résultante	Très haute	Très haute	Haute	Très haute
Correspondance aux attentes	Ouvert	Ouvert	Dissonante	Dissonante
Facilitation	Très facilitant	Obstruée	Obstruée	Obstruée
Urgence	Faible	Faible	Très haute	Haute
Potentiel de coping				
Contrôlabilité	Ouverte	Très basse	Ouverte	Haute
Pouvoir	Ouvert	Très bas	Très bas	Haut
Ajustement	Moyen	Moyen	Faible	Haut
Signification aux normes				
Standards internes	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Ouvert
Standards externes	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Faible

(*) « ouvert » signifie que différents niveaux du critère sont compatibles avec l'occurrence de l'émotion ou que le critère n'est pas pertinent pour cette émotion.

Pour la présente thèse, nous avons considéré que la théorie componentielle de Scherer offrait un cadre théorique adapté au décryptage des émotions chez les animaux, même si des précisions pouvaient être apportées à l'avenir.

2.2.3. Originalité du cadre théorique pour l'étude des émotions chez l'animal

Le cadre conceptuel de la théorie componentielle apporte des éléments nouveaux à l'étude des émotions chez l'animal. Tout d'abord, il permet d'estimer au plus juste de manière expérimentale la composante subjective la plus probablement ressentie et ce, pas uniquement à partir d'interprétations comparatives *a posteriori*. En effet, comme nous l'avons discuté plus haut, contrairement à ce qui a été fait jusqu'à aujourd'hui, on peut, dans le cadre de la théorie componentielle, manipuler *a priori* une situation expérimentale pour que la combinaison de critères (après avoir été montrés accessibles à l'espèce et à l'âge de l'animal testé) qui la caractérise corresponde à l'émotion X. Si cette situation expérimentale entraîne des réponses émotionnelles (i.e. une réponse comportementale et une réponse physiologique à une situation pertinente pour l'individu), alors on peut inférer que la composante subjective la plus probablement ressentie est celle correspondant à l'émotion X.

Le cadre de la théorie componentielle permet également une description plus précise de la situation déclenchant l'émotion. En effet, s'il existe des centaines d'études, elles traitent presque autant de situations expérimentales différentes. L'animal peut être placé dans un environnement effrayant en étant soumis à un bruit de forte intensité, à la chute d'un objet, à un environnement inconnu, à l'odeur d'un prédateur, à un isolement, à une contention... De telle sorte que la variété des situations envisageables rend impossible la comparaison entre études : en effet, le même individu pourra réagir différemment à deux situations proches, présentées sous le même qualificatif d'« effrayante ». Reprenons l'exemple du bruit de forte intensité. La réaction de l'animal ne sera pas la même si le bruit démarre subitement à son intensité maximale ou s'il démarre en partant d'une faible intensité avant d'atteindre une intensité maximale quelques millisecondes ou secondes plus tard car il sera soudain dans un cas et pas dans l'autre (Fleshler 1965). De plus, si ce bruit est connu, il n'engendrera pas la même réponse que s'il ne l'est pas car la familiarité n'est pas la même (Davis & Wagner 1968). Ou encore, si la source du bruit est localisable ou diffuse, la réaction de l'animal sera différente car dans le premier cas, il peut

contrôler son exposition au bruit en s'éloignant (Misslin & Cigrang 1986)... Ce cadre conceptuel permet donc de comprendre les divergences entre expérimentations qui pouvaient être considérées comme similaires car visant à provoquer la même émotion alors que variant sur des critères qui pour l'animal sont saillants et déterminants.

Enfin, de par l'analyse relativement exhaustive des caractéristiques de la situation déclenchante, déclinée selon chacun des critères, l'utilisation du cadre de la théorie componentielle pour l'étude des émotions chez l'animal permet d'utiliser des paradigmes impliquant l'individu sans pour autant être forcément nociceptifs. En effet, jusqu'à présent, pour que les situations expérimentales soient suffisamment pertinentes pour déclencher des émotions, le plus sûr moyen de s'en assurer était d'utiliser des situations nociceptives du type chocs électriques. A l'inverse, dans le cadre de la théorie componentielle, la manipulation des critères contenus dans l'évaluation de la pertinence permet de créer une situation expérimentale pertinente pour l'animal en jouant sur des critères simples tels que la soudaineté, l'agrément, ou encore la pertinence par rapport aux besoins de l'animal. Il n'est ainsi pas nécessaire d'utiliser des stimuli douloureux pour entraîner une réponse émotionnelle chez l'animal.

2.2.4. Ajustement de l'utilisation du cadre théorique

Partant de ce qui était connu des capacités cognitives des animaux d'élevage, les critères de soudaineté, familiarité, prévisibilité, agrément, correspondance aux attentes et contrôlabilité ont dans un premier temps été retenus comme étant les plus susceptibles d'être utilisés par les animaux d'élevage (Désiré *et al.* 2002). Certains de ces critères d'évaluation ont déjà été testés et tous n'ont pas donné de résultats probants chez l'agneau. Ce travail de thèse a nécessité de revoir la méthodologie employée afin notamment d'exacerber le critère de pertinence de la situation de test pour l'animal. Ainsi, nous avons mis l'accent d'une part sur la recherche de paradigmes qui soient suffisamment impliquant pour l'animal pour nous permettre d'observer des réponses au critère étudié, et d'autre part sur la recherche d'outils de mesures des expressions physiologiques et motrices qui soient les plus discriminants possible. Ainsi, l'étude des critères d'évaluation se situera préférentiellement sur le versant négatif (bien que non nociceptif) afin d'accroître l'implication des animaux dans les situations expérimentales. Pour placer l'animal dans une situation motivante, les critères de soudaineté (événement soudain utilisé comme déclenchant),

agrément (utilisation d'un aliment très appétant pour attirer l'animal) et pertinence par rapport aux besoins (l'aliment appétant n'est distribué qu'en test, en-dehors, les animaux ne reçoivent que du foin moins appétant) seront exacerbés mais seuls le critère étudié sera manipulé afin de distinguer les causes. De plus, cette thèse, en abordant les critères d'évaluation les plus complexes va appréhender des processus cognitifs plus poussés chez les animaux. En effet, les critères de soudaineté et de familiarité déjà validés chez les agneaux (Désiré *et al.* 2004a) relèvent de niveaux de traitement de l'information relativement simples et automatiques et font partie des critères qui étaient considérés comme *a priori* susceptibles d'être accessibles aux animaux d'élevage étant donné ce qu'on savait déjà de leurs capacités cognitives (Tableau 1) (Désiré *et al.* 2002). Les critères abordés lors de la présente thèse font appel au niveau conceptuel qui est le niveau de traitement cognitif le plus élevé puisqu'il est volontaire et implique une mémoire des expériences émotionnelles. De plus ces critères sont considérés soit comme *a priori* possibles, soit supposés inaccessibles pour les animaux d'élevage (Tableau 1).

3. Les émotions chez les animaux

3.1. Comment définir une émotion dans le cadre des théories de l'évaluation

Une émotion peut se définir comme une réaction affective brève et intense en réponse à un évènement. La référence aux théories de l'évaluation permet d'associer aux composantes classiques d'une émotion, qui sont la composante somato-motrice, la composante physiologique, et la composante subjective, une composante dite « cognitive » qui caractérise l'évaluation faite par l'individu de l'évènement déclenchant (Scherer 1999). Le qualificatif « cognitive » insiste sur le traitement de l'information, même dans sa forme la plus simple, que réalise le sujet. Ainsi cette composante cognitive ne nécessite pas d'avoir des facultés cognitives élevées.

Chez l'homme, les composantes expressives (somato-motrices et physiologiques) sont facilement mesurables et les deux autres composantes sont accessibles au travers du rapport verbal et/ou des expressions faciales (Niedhental 2007). Chez les animaux, les deux premières composantes restent plus ou moins facilement mesurables aussi mais il est difficile de savoir comment l'évènement a été évalué et ce qui a été ressenti. Ainsi, pour savoir comment l'évènement a été évalué, il faut avoir une idée précise des capacités cognitives de l'individu lui permettant d'avoir

accès aux différents critères d'évaluation. Quant au ressenti émotionnel, il est évident qu'il ne peut qu'être inféré, le défi étant d'avoir un maximum d'indices permettant de justifier et d'affiner le ressenti proposé. Nous sommes partis du principe que la composante cognitive nous permettrait de nous rapprocher de la composante émotionnelle car chez l'humain l'évaluation et l'émotion ressentie sont fortement liées (Siemer *et al.* 2007).

3.2. Analogie des composantes expressives et des structures cérébrales impliquées entre espèces

Dans la plupart des études, la possibilité que l'animal ressente une émotion est postulée *a posteriori* à travers les réponses comportementale et physiologique et ce, par analogie entre les manifestations émotionnelles connues chez l'homme et les réactions observées chez l'animal. Ainsi, à partir d'une démarche par analogie, plusieurs arguments ont été avancés en faveur de l'existence d'émotions chez les animaux :

- au niveau de l'expression des émotions. Darwin (1890) argumente en faveur de l'existence d'émotions chez les animaux en s'appuyant sur le fait que beaucoup des situations qui génèrent des émotions chez l'homme génèrent des expressions similaires chez d'autres animaux. Par exemple, les expressions de fierté/honte chez l'homme sont homologues à celles de la dominance et la soumission chez d'autres espèces (Weisfeld 1999). Darwin insiste ainsi sur « la communauté de certaines expressions dans des espèces distinctes », à la base de la continuité entre espèces.
- au niveau de la structure et du fonctionnement du cerveau, notamment entre mammifères (Panksepp 2005). En effet l'abus de drogue à la recherche de plaisir ou d'euphorie est identique chez l'homme et d'autres animaux avec intervention des mêmes structures cérébrales (Leon & Gallistel 1998). De même, les données neurologiques suggèrent que les loci de contrôle majeurs pour les expériences affectives chez l'homme et l'animal sont situés dans des régions du cerveau très similaires dont les principales sont l'amygdale et le cortex préfrontal (Le Doux 2000). En outre, les études de stimulation cérébrales montrent que les aires qui génèrent des indices comportementaux d'états affectifs positifs et négatifs chez l'homme et l'animal sont remarquablement similaires et que les affects

les plus puissants sont obtenus à partir des aires cérébrales subcorticales où les homologues sont rencontrés (Panksepp 2005). Enfin, les modèles animaux s'avèrent pertinents dans l'étude des mécanismes cérébraux liés au conditionnement aversif (Le Doux 2000) et aux états dépressifs (Maier 1984, Willner 1997) chez l'homme.

3.3. Capacités cognitives des animaux

Plusieurs études suggèrent l'utilisation par les animaux de critères élémentaires définis dans la théorie componentielle des émotions.

3.3.1. Soudaineté

Un événement soudain déclenche une réponse de sursaut chez de nombreuses espèces de mammifères comme les rats (Fleshler 1965) ou les vaches (Sandem *et al.* 2004). De plus, chez l'agneau au moins, les réponses à la soudaineté (sursaut, tachycardie transitoire) diffèrent de celles à la non-familiarité (Désiré *et al.* 2004a).

3.3.2. Familiarité

La non-familiarité, souvent désignée sous le nom de nouveauté (à distinguer de l'évaluation de la nouveauté d'un événement dans la théorie de Scherer qui comprend à la fois soudaineté, familiarité et prévisibilité de cet événement), est utilisée dans de nombreux tests de réactivité émotionnelle chez les animaux comme le test d'open-field qui consiste à placer l'animal dans une large enceinte nouvelle (revue : Boissy 1998). La pertinence de ce critère a été montrée chez les agneaux exposés à un même objet alors qu'il était familier pour certains et inconnu pour d'autres (Désiré *et al.* 2004a). La réponse à la non-familiarité est caractérisée par une orientation vers l'objet et une augmentation fugace du tonus parasympathique (plus grande variabilité de la fréquence cardiaque).

3.3.3. Prévisibilité

L'imprévisibilité d'un événement semble avoir des effets prononcés sur les animaux. Ses effets négatifs ont été les plus étudiés mais, selon la théorie componentielle, elle est aussi impliquée dans le pattern déclenchant des émotions positives comme la joie. Elle a surtout été étudiée chez les rats chez qui il a été montré que des sujets optent moins pour des événements aversifs imprévisibles que prévisibles quand on leur donne le choix (Badia *et al.* 1973, Mineka & Hendersen 1985). Chez ces animaux, une répétition d'événements imprévisibles peut être à l'origine d'une altération dans le jugement (Harding *et al.* 2004) et peut accentuer l'anxiété (Zvolensky *et al.* 2000) allant même jusqu'à un état dépressif (Anisman & Matheson 2005). Chez le chien, l'imprévisibilité du délai entre le stimulus conditionné et le stimulus inconditionné dans le cadre d'un conditionnement peut aller jusqu'à entraîner la névrose (Mineka & Kihlstrom 1978). Concernant les animaux d'élevage, une étude faite chez les cochons conclut à des effets négatifs lorsque l'accessibilité de l'aliment devient imprévisible (Carlstead 1986). Cependant, comme celle-ci était induite par une perte de fiabilité d'un signal et donc par une non-correspondance avec les attentes du sujet, il se peut que l'imprévisibilité ne soit pas le seul critère en cause. La prévisibilité est aussi impliquée dans des expériences émotionnelles positives comme l'anticipation positive dans le cadre d'un conditionnement classique (Boissy *et al.* 2007a). Toutefois, une première étude sur agneaux menée au sein du laboratoire n'avait pas permis de trancher quant à la pertinence de ce critère dans les processus d'évaluation (Désiré *et al.* 2004a).

3.3.4. Agrément

La question du bien-être animal et l'étude des émotions n'auraient aucun sens si l'on ne considérait pas la capacité pour les animaux d'attribuer une valeur affective aux objets ou aux situations. L'agrément est une propriété de base de l'expérience émotionnelle (Charland 2005, Barrett 2006). Dans les théories dimensionnelles des émotions, l'agrément (aussi appelé valence) est une des deux dimensions fondamentales par rapport à laquelle le déclenchant émotionnel est automatiquement estimé (Osgood 1952, Schlossberg 1954, Russel 1979). Cette valeur affective peut être simplement estimée en déterminant comment l'animal approche ou évite une situation spontanément. Un objet est décrit comme plaisant s'il est approché et éventuellement consommé

ou si l'animal reste proche de lui. Au contraire, un objet est dit déplaisant ou aversif si l'animal s'échappe ou fait des efforts pour l'éviter (Dantzer 2002). Cette valence intrinsèque aux objets est utilisée pour les conditionnements aversifs ou appétitifs.

3.3.5. Correspondance aux attentes

La capacité de construire des attentes a été montrée pour la première fois chez l'animal par Crespi (1942) chez les rats. Les sujets marchent plus lentement vers une récompense alimentaire quand celle-ci est distribuée en plus petite quantité que celle qu'ils ont l'habitude de recevoir comparativement à des rats qui ont toujours reçu une petite récompense. À l'inverse, des rats pour lesquels la récompense est plus importante que la quantité habituelle, se déplacent plus vite vers la récompense que des rats qui ont toujours reçu cette large récompense. Selon Crespi, ces résultats révèlent « une variable chez le rat qui pourrait être appelée sur la base de l'analogie avec l'homme une "attente" et que, par conséquent, les rats recevant une récompense en deçà du niveau d'attente sont « frustrés » tandis que les rats recevant une récompense au-delà du niveau d'attente sont « joyeux » ». Toutefois, dans cette expérience, les réponses émotionnelles n'étaient pas prises en compte mais seulement la performance de l'animal (vitesse de déplacement). Chez les animaux d'élevage, le terme "frustration" a déjà été utilisé pour expliquer les réponses émotionnelles de porcs (Bishop *et al.* 1999), de chèvres (Carbonaro *et al.* 1992), de bovins (Johannesson & Ladewig 2000, Sandem *et al.* 2006) et de chevaux (Goodwin *et al.* 2006) exposés à des changements dans leur environnement. Cependant, dans ces études, le terme de frustration est utilisé comme élément de réponse *a posteriori* sans que le paradigme ait été clairement construit autour de l'exacerbation du critère de correspondance aux attentes et/ou dans le but de déclencher précisément de la frustration. Les études sur les oiseaux d'élevage ont données des résultats contradictoires (Duncan & Wood-Gush 1971, Petherick *et al.* 1990, Widowski & Duncan 2000, Haskell *et al.* 2001, Rodenburg *et al.* 2004, Zulkifli *et al.* 2006) et la capacité à construire des attentes n'a pas pu être mise en évidence chez les poissons (Nicol 1996). Une étude menée au laboratoire sur des agneaux n'a pas donné non plus de résultats concluant permettant de trancher quand à l'utilisation du critère de correspondance aux attentes dans cette espèce (Désiré *et al.* 2004b).

3.3.6. Contrôlabilité

La grande majorité des études sur la contrôlabilité ont été menées sur les rats dans des paradigmes de conditionnement opérant. Elles ont montré que la possibilité de contrôler avait en soi une valeur de récompense (Overmier *et al.* 1980). Au contraire, l'impossibilité de contrôler peut induire un stress comme le montrent les études sur l'activité des systèmes endogènes d'inhibition de la douleur (Tazi *et al.* 1987) ou peut accentuer les effets délétères de stimulations aversives répétées sur la santé en augmentant les ulcères et la perméabilité du colon (Weiss 1972, Milde *et al.* 2005). En ce qui concerne les animaux d'élevage, il a été montré qu'un manque de contrôle peut induire une résignation acquise (i.e. un état dans lequel un sujet exposé à des stimuli aversifs auxquels il ne peut échapper devient incapable d'apprendre à éviter les stimuli aversifs suivants) chez les poulets (Haskell *et al.* 2004). Au contraire, la possibilité d'exercer un contrôle sur l'environnement pourrait réduire les effets d'événements aversifs chez les animaux d'élevage (Bassett & Buchanan-Smith 2006). Ainsi, chez les porcs, la possibilité de contrôle réduit les réactions de peur (Puppe *et al.* 2006) et favoriserait même la cicatrisation (Ernst *et al.* 2006). Là encore, une première approche au laboratoire n'a pas montré de résultats concluants permettant de trancher quant à la pertinence de ce critère dans le processus d'évaluation chez les agneaux (Désiré *et al.* 2004b).

3.3.7. Normes sociales

L'évaluation de la signification par rapport aux normes, normes personnelles (ou standards internes) et normes sociales (ou standards externes), telle qu'elle est décrite par Scherer pourrait n'être accessible qu'aux primates qui seraient les seuls animaux ayant des capacités cognitives suffisamment élaborées pour procéder à cette évaluation (Désiré *et al.* 2004a). Cependant, même si elle ne correspond peut-être pas exactement au modèle théorique proposé par Scherer, il semble impossible de rejeter l'existence d'une évaluation de la signification par rapport aux normes sociales, notamment à la présence et à la composition du groupe social chez un grand nombre d'espèces animales sociales autres que primates. Ceci correspondrait au moins à la sous-évaluation des « standards externes » du modèle théorique. C'est le cas chez les animaux d'élevage qui se définissent comme hautement sociables et grégaires (Keeling & Gonyou 2001). Ainsi, on sait que la taille et la composition du groupe, ou encore le rang hiérarchique de

l'individu ou des individus constituant ce groupe influencent très fortement le comportement de la plupart des animaux d'élevage. Ainsi, des poulets apprennent une tâche opérante pour obtenir de l'aliment plus vite quand un poulet dominant est utilisé comme démonstrateur plutôt qu'un poulet subordonné, même si les démonstrateurs dominant et subordonné ne sont pas différents en terme de fréquence ou d'efficacité pour effectuer la tâche opérante (Nicol & Pope 1994). De même, chez les moutons, des différences dans le choix d'un emplacement d'alimentation où se trouve un type d'aliment préféré, ont été montrées en fonction de la position de l'individu dans la hiérarchie du groupe, de la présence ou non d'un congénère et de la position de ce dernier dans la hiérarchie (Hewitson *et al.* 2007). Ainsi, quand ils s'alimentent seuls, les individus dominants ou subordonnés agissent de la même manière. Par contre, quand ils sont testés en paires, les individus dominants utilisent des informations émanant du comportement du subordonné. Au contraire, les subordonnés peuvent ne pas tenir compte de leur propre expérience apprise de la qualité de l'environnement si cela mène à une confrontation avec les dominants pour l'accès à un aliment préféré. Ces exemples montrent que les animaux ne se comportent pas de la même manière selon qu'ils dominent ou sont dominés par les animaux qui les accompagnent. Il est donc fort probable que ces différences de comportement soient liées à des expériences émotionnelles.

3.4. Combinaison entre les critères à l'origine d'une différenciation des émotions

Généralement, les situations auxquelles les animaux sont confrontés sont composites et impliquent la prise en compte de plusieurs critères d'évaluation simultanément. Selon la théorie componentielle, l'évaluation de la situation par l'animal se fait via une analyse séquentielle qui implique une interaction entre critères et qui est à l'origine de la différenciation émotionnelle (cf. chapitre 2.2.2). Une fois établis les critères accessibles aux animaux, la différenciation des émotions peut donc être plus précisément étudiée en combinant différents critères. De cette manière, l'effet synergique sur les composantes expressives de la réponse émotionnelle de la combinaison entre la soudaineté et la non familiarité d'un événement a pu être mis en évidence chez l'agneau (Désiré *et al.* 2006). Tandis que la soudaineté seule induit un sursaut et une tachycardie, et que la non-familiarité seule induit une réponse d'orientation, la combinaison des deux accentue la tachycardie et la réponse d'orientation.

4. Les objectifs de la thèse

Cette thèse fait suite à un premier travail, mené par Lara Désiré, qui a permis d'élaborer le cadre conceptuel, de choisir le modèle animal adéquat et de développer les outils de mesures des expressions physiologiques et motrices des émotions. Sur la base de ce cadre conceptuel, mon travail a consisté à explorer la pertinence des critères qui n'avaient pas pu être validés durant cette précédente thèse ou qui n'avaient pas encore fait l'objet d'étude. Concernant le modèle animal initialement défini, j'ai été amenée à tester des agnelles plus âgées que celles utilisées par L. Désiré, du fait de la longueur des phases d'habituation et d'entraînement pour tester les critères les plus complexes (contrôle, correspondance aux attentes).

La présente thèse a pour objectifs :

- de tester les critères de prévisibilité (cf. Chapitre 1), de non-correspondance aux attentes (cf. Chapitre 2) et de contrôlabilité (cf. Chapitre 3) qui n'avaient pas donné de résultats probants lors de la thèse précédente.
- de tester pour la première fois le critère de normes sociales (cf. Chapitre 4) chez l'agneau.

Ainsi, la présente thèse, associée à la précédente, devrait permettre d'avoir une idée relativement complète de tous les critères accessibles à cette espèce, choisie comme espèce modèle.

Avant d'aborder ces chapitres expérimentaux, la méthodologie générale employée commune aux différentes expérimentations va être brièvement décrite. Puis, les quatre critères étudiés feront chacun l'objet d'un chapitre spécifique, comprenant un article primaire précédé d'un résumé en français.

METHODOLOGIE

GENERALE

1. Modèle animal

Le choix du mouton comme espèce modèle vient principalement de la facilité et du faible coût de leur élevage. De plus, ils représentent un modèle standard d'espèce d'élevage dans le sens où ils ne sont pas considérés comme faisant partie des espèces aux capacités cognitives élevées comme les chevaux ou les cochons, ou des espèces aux capacités cognitives plus réduites comme les poulets ou les poissons (Nicol 1992). Ainsi, les résultats obtenus sur cette espèce sont plus facilement généralisables aux autres mammifères d'élevage. Parmi les races de moutons disponibles, la race Romane (ex-INRA 401) a été choisie pour sa facilité d'approche et de manipulation. Ensuite, un seul sexe a été choisi afin de limiter la variabilité interindividuelle et de faciliter l'élevage au sein d'un seul grand groupe d'animaux. Les femelles ont été préférées aux mâles car elles sont plus faciles à élever en groupe et à manipuler pour l'expérimentateur, et pouvaient ensuite être réintégrées dans le circuit de renouvellement de l'élevage contrairement aux mâles qui pour la plupart sont voués à la boucherie. De plus, les agnelles semblent exprimer plus fortement leurs réponses émotionnelles que les mâles (Vandenhede & Bouissou 1993, Boissy *et al.* 2005), ce qui pouvait faciliter nos observations. Enfin, les agnelles ont généralement été testées jeunes (entre 5 et 6 mois) afin de limiter l'influence de l'expérience individuelle sur leur évaluation cognitive et leurs réponses émotionnelles. Concernant l'expérimentation sur le critère de normes sociales, les agnelles ont été testées à un âge plus avancé afin que la hiérarchie soit suffisamment installée et exprimée. Pour les autres expérimentations, l'âge de 5 à 6 mois était déterminé par la nécessité d'attendre que les animaux soient sevrés et bien habitués à la consommation de foin et de concentré ainsi que par le temps d'habitation (au minimum 2 mois) avant de pouvoir tester le critère recherché. Chaque expérimentation nécessitait donc 3 à 4 mois de manipulation des animaux en incluant l'habitation.

1.1. La race Romane

La race Romane (Figure 1), anciennement INRA 401, est le fruit du croisement entre la race Romanov connue pour sa prolificité et la race Berrichon du Cher qui est une race bouchère. La sélection a débuté en 1963 et l'élevage en ferme date de 1980. C'est une race qui est prolifique

(1.99 agneaux par brebis en moyenne) et qui est aujourd'hui bien représentée en France avec environ 30 000 brebis.



Figure 1 : Moutons de race Romane

1.2. Animaux expérimentaux

Les animaux utilisés lors de cette thèse étaient issus de l'installation expérimentale des Intrabois sur le site de Theix (63). La reproduction y est dessaisonnée et permet de bénéficier chaque année de deux périodes d'agnelage : l'une en mars, l'autre en novembre. A chacune de ces périodes, durant ma thèse, sont nés respectivement un peu moins de 300 et un peu moins de 250 agneaux en moyenne dont la moitié était des femelles. Pour chaque agnelage, nous réservions environ 60 agnelles choisies pour être homogènes en poids et en taille. Cinq expérimentations ont été menées, ce qui représente près de 300 animaux qui ont participé chacun au moins à la phase d'habituation.

1.3. Mode d'élevage

Les agnelles que nous avons utilisées étaient toutes élevées en intérieur depuis la naissance à une température moyenne de 14 °C, sur litière de paille voire de copeaux. Elles provenaient indifféremment d'allaitement naturel ou artificiel. Après le sevrage, réalisé à sept semaines, elles étaient regroupées dans un parc d'élevage unique. Elles étaient nourries de foin *ad libitum* et d'un complément de concentré adapté à leurs besoins de croissance en fonction de leur âge. Au moins deux semaines avant le début de la phase d'habituation, les agnelles étaient placées dans le ou les

parcs d'élevages qui allaient être utilisés lors de l'expérimentation afin qu'elles s'y habituent. A ce moment, les agnelles étaient vermifugées, tondues et numérotées (à la peinture pour bestiaux pour faciliter leur identification).

2. Phase d'habituat

Toutes les agnelles utilisées lors de cette thèse ont été soumises à une phase d'habituat de plusieurs semaines avant les tests afin de réduire au maximum les réponses aux manipulations nécessaires à l'expérimentation (environnement, manipulateur, manipulations...). Lors de cette phase d'habituat, les animaux malades et/ou présentant des difficultés pour se déplacer étaient écartés de l'étude. Quelle que soit l'expérience, la période d'habituat était divisée en quatre phases. Dans une première phase, un des expérimentateurs passaient au moins une heure par jour dans le parc d'élevage pour habituer les agnelles à la présence puis au contact avec l'homme. Cela durait environ deux semaines durant lesquelles l'expérimentateur se laissait approcher et contacter par les agnelles et les caressait, en particulier au niveau des flancs, pour les habituer aux manipulations et à la future pose de la ceinture élastique devant maintenir les électrodes de mesure de l'activité cardiaque au niveau du thorax de l'animal (Figure 2). Dans une deuxième phase, les agnelles étaient habituées à la mise en place de la ceinture élastique qui était mise sur chaque agnelle et laissée en place au moins 10 minutes. Ceci était répété une à deux fois par jour pendant une dizaine de jours. Cette manipulation était réalisée sur les agnelles maintenues dans leur parc d'élevage et au sein de leur groupe.

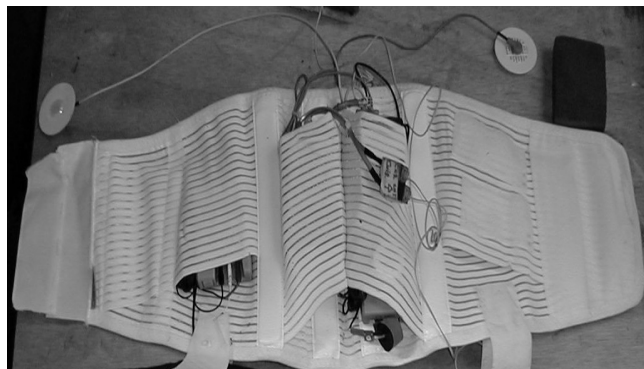


Figure 2 : Ceinture élastique maintenant les électrodes et le transmetteur pour l'enregistrement par télémétrie de l'activité cardiaque.

Dans une troisième phase, pendant deux ou trois jours consécutifs, toutes les portes étaient laissées ouvertes entre le parc d'élevage, le parc d'attente pour passer en test, les sas où les animaux allaient être équipés et déséquipés de la ceinture, et le parc de test. De plus, du concentré était placé au niveau d'un système de distribution alimentaire situé au fond du parc de test. Ainsi les animaux toujours maintenus en groupe pouvaient explorer à leur guise les différents lieux où ils seraient amenés à séjourner lors des expérimentations et pouvaient repérer où se trouvait l'aliment dans le parc de test afin d'être par la suite motivés à entrer dans ce parc. Enfin, dans une quatrième phase d'habituation, chaque agnelle était exposée individuellement au dispositif et à la procédure de test,, la durée de cette phase variait en fonction des expérimentations, essentiellement selon la nécessité ou non d'un conditionnement opérant.

- S'il n'y avait pas de conditionnement opérant, les animaux étaient d'abord habitués à s'alimenter seuls dans le parc de test équipés du matériel d'enregistrement cardiaque (Figure 3). Cette dernière phase durait de deux à quatre semaines en fonction des expérimentations. Quelques animaux pouvaient être écartés de l'étude : ceux qui ne supportaient pas d'être séparés de leurs congénères et présentaient des signes de mal-être extrême (refus d'entrer en test, pas de consommation d'aliment, énormément de bêlements, mictions, défécations et sauts contre la paroi et la porte pour tenter de fuir). Si ces signes persistaient plus de deux jours, les animaux étaient définitivement écartés de l'étude. A la fin de cette dernière phase, les animaux étaient également habitués à un prélèvement sanguin dans la jugulaire pour les dosages de cortisol. Les prélèvements avaient lieu 15 minutes après l'entrée en test et se déroulaient tous les deux jours pendant deux semaines sans prélèvement de sang la première semaine et avec prélèvement d'une petite quantité la deuxième semaine.

- S'il y avait un conditionnement opérant, les animaux étaient habitués exactement de la même manière mais l'entraînement à la tâche opérante venait s'ajouter au reste pour les animaux des traitements concernés....

Lors de la phase d'habituation, une journée était consacrée à l'enregistrement de l'activité cardiaque de chaque agnelle afin de détecter les animaux arythmiques. Ceux qui l'étaient le plus étaient écartés de l'étude afin de ne pas nuire à l'interprétation des variables cardiaques enregistrées.



Figure 3 : Agnelle équipée du matériel d'enregistrement cardiaque s'alimentant en test.

3. Phase d'expérimentation

Les détails et la durée du déroulement de la phase d'expérimentation variaient en fonction du critère étudié. Ils sont rapportés plus précisément dans chacun des articles constituant les quatre chapitres de cette thèse. Pour chaque critère, le point commun était l'utilisation d'un système de distribution alimentaire contenant du concentré qui n'était disponible qu'en test, comme facteur motivant.

Lors des phases d'expérimentation, trois types de variables étaient mesurés :

- des variables comportementales étaient directement relevées (bêlements, mictions, défécations et nombre de distributions alimentaires consommées) ou enregistrées sur support vidéo à l'aide de caméras (Figure 4) avant d'être dépouillées en laboratoire : les déplacements des animaux (immobile ; marche ; recule ; court ; saute ; piétine) et les zones du parc traversées (pour établir l'activité locomotrice), les positions de tête (regarde l'environnement, l'auge, la porte, la lucarne (le cas échéant), le congénère (le cas échéant) ; flaire l'environnement, l'auge, la lucarne (le cas échéant), le congénère (le cas échéant), la séparation entre le congénère et lui (le cas échéant) ; mange ; sursaute ; vigilance ; comportement autodirigé), les positions d'oreilles (oreilles planes, en arrière,

dressées ou asymétriques), les mouvements de la queue. Le tout était ensuite analysé grâce au logiciel « The Observer » (Noldus, Pays-Bas).



Figure 4 : Extrémité du parc de test avec le système de distribution alimentaire. Des caméras placées à l'aplomb des cloisons filment le comportement de l'animal.

- des variables cardiaques étaient enregistrées : le meanRR qui est la période cardiaque et le RMSSD qui est un indicateur de la variabilité de la fréquence cardiaque. Ces deux variables ont été validées chez l'agneau comme indicateurs de l'activité des branches sympathique et parasympathique du système nerveux autonome (Després *et al.* 2003). L'activité cardiaque était enregistrée via deux électrodes adhésives, appliquées l'une sur l'épaule droite de l'agneau et l'autre sur sa région axillaire gauche après avoir tondu et rasé les emplacements. Les électrodes étaient connectées à un transmetteur fixé dans la ceinture élastique entourant le thorax de l'animal (Figure 2). Un récepteur (Lifescop 6, Nikon Kodhen, Japan) était installé en-dehors du parc de test pour récupérer le signal transmis par télémétrie. Ce récepteur était connecté à un ordinateur Macintosh via un système de traitement des données (PowerLab, ADInstruments, GB). Les données

cardiaques étaient enregistrées pour être analysées par la suite par le logiciel Chart (version 3.6.8, HRV extension, ADInstruments, Australie).

- pour les trois dernières expérimentations (chapitres 2, 3 et 4), une variable hormonale était constituée par le dosage du cortisol plasmatique. Quinze minutes après l'entrée en test de l'animal, une prise de sang était effectuée au niveau de la jugulaire. Afin de ne pas interférer sur la réactivité de l'animal à tester, aucun prélèvement de sang n'était effectué avant la mise en situation de l'animal. Le sang était immédiatement mis à centrifuger puis le plasma était récupéré et congelé à -20 °C en attendant le dosage. Celui-ci se faisait par immunohistochimie à l'aide d'anticorps de lapin selon la méthode décrite précisément dans l'article de Boissy et Bouissou (1994).

CHAPITRE 1

CRITERE DE PREVISIBILITE

Expérience émotionnelle chez les moutons :

La prévisibilité d'un événement soudain diminue les réponses émotionnelles consécutives

Greiveldinger L, Veissier I & Boissy A, 2007. Emotional experience in sheep: Predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses. Physiology & Behavior

1. Objectifs

Dans cette expérimentation, nous avons pour but de déterminer dans quelle mesure la prévisibilité affectait les réponses émotionnelles. Nous avons comparé les réponses comportementales et physiologiques d'agneaux à un événement soudain qu'ils pouvaient ou non prévoir. Les événements soudains sont connus pour provoquer chez les ovins un sursaut associé à une tachycardie transitoire. Nous avons émis l'hypothèse que ces réponses émotionnelles seraient atténuées par la prévisibilité de l'événement.

2. Méthodes

Pendant 10 jours, 36 agnelles ont été soumises quotidiennement et individuellement au passage dans un parc de test. Chaque agnelle était introduite dans un parc de pré-test où elle était équipée des électrodes et de la ceinture élastique contenant le matériel nécessaire à l'enregistrement de son activité cardiaque et à sa transmission par télémetrie. Puis, l'agnelle était introduite dans le parc de test où elle restait 5 min. Au fond du parc, un système automatique délivrait une récompense alimentaire toutes les 30 s ; les animaux recevaient donc 10 distributions par session. Cinq de ces distributions étaient suivies de la chute soudaine d'un panneau plastifié juste derrière l'auge pendant que l'agnelle était en train de s'alimenter. Trois traitements ont été appliqués : pour les 12 agnelles du traitement « contrôle », les cinq distributions suivies de l'événement soudain étaient choisies au hasard parmi les 10 ; pour les 12 agnelles du traitement « régularité temporelle », une distribution sur deux était suivie de l'événement soudain ; enfin, pour les 12 agnelles du traitement « prévisibilité associative », les cinq distributions suivies de l'événement soudain étaient choisies au hasard parmi les 10 mais elles étaient accompagnées d'un signal lumineux qui s'activait à la distribution et restait allumé jusqu'à la chute du panneau.

Lors de chaque session, le comportement alimentaire, les vocalisations, l'activité locomotrice, les réponses d'orientation de la tête de l'animal, les sursauts, la fréquence cardiaque et sa variabilité ont été mesurés en continu.

3. Résultats

Les agnelles ont répondu à l'apparition soudaine de l'objet derrière l'auge par un sursaut et une tachycardie. Ces réponses ont été moins marquées chez les agnelles du traitement "prévisibilité associative". Ces agnelles passaient plus de temps à manger à la suite des distributions alimentaires quand la lumière restait éteinte que lorsqu'elle était allumée. Par ailleurs, chez les agnelles pour lesquelles l'apparition de l'objet n'était pas signalée par une lumière, les réponses ont été plus marquées quand l'objet apparaissait de manière aléatoire que quand il apparaissait à la suite d'une distribution sur deux.

4. Conclusions

Cette expérimentation a permis de confirmer que les agnelles peuvent évaluer les événements se produisant dans leur environnement en fonction de leur prévisibilité, et que cette évaluation module leurs réponses émotionnelles (dans le sens d'une diminution).

**Emotional experience in sheep:
Predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses**

Greiveldinger L, Veissier I and Boissy A

Institut National de Recherche Agronomique, UR1213 Herbivores, Site de Theix, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

Physiology & Behavior (In press)

ABSTRACT

The study of emotions in animals can be approached thanks to a framework derived from appraisal theories developed in cognitive psychology, according to which emotions are triggered when the individual evaluates challenging events. This evaluation is based on a limited number of criteria such as the familiarity and the predictability of an event. If animals are able to experience emotions rather than simply displaying reflex responses to their environment, then their appraisal of events should, as in humans, modulate their emotional responses. We tested this hypothesis by comparing vocalisations, feeding behaviour, and the startle and cardiac responses of lambs submitted to a sudden event that could or could not be predicted. Lambs able to predict the sudden event thanks to a light cue (associative predictability) showed weaker suddenness-induced startle and cardiac responses and spent more time feeding than their counterparts, thus supporting the existence of an emotional experience in these animals. Furthermore, lambs submitted to the regular appearance of the sudden event (temporal regularity) vocalised less and left less unconsumed food deliveries than lambs submitted to random appearances of the sudden event (controls). These results underline that the cognitive abilities of animals should be taken into account when assessing their emotional experiences and more generally their mood states, which are underlying factors of animal welfare.

INTRODUCTION

Concern for the welfare of animals living in contact with humans stems from awareness that animals are sentient beings potentially capable of experiencing emotions and moods [1-3]. However, it is unclear which emotions an animal is able to experience. Dawkins [4] claimed that in order to understand animal welfare, it was essential to consider “the animals’ view-point”, which constitutes the link between physiological and behavioural responses - which can be measured - and the subjective experiences of the animal. But how can we assess the animals’ view-point without falling into the trap of anthropomorphism? One efficient strategy is to use heuristic frameworks [5] that allow us to make unambiguous assumptions instead of case-by-case *a posteriori* interpretations of animals’ responses.

It has been proposed that appraisal theories developed in cognitive psychology [6-8] may provide a suitable framework for studying emotions in animals. These theories suggest that emotions stem from an individual’s evaluation of challenging events [9], and that this evaluation is processed via a limited number of criteria: the intrinsic characteristics of the situation (i.e. its suddenness, familiarity, pleasantness and predictability), its significance in relation to the individual’s needs (including conformity with expectations), the coping potential available to the individual, and how the situation fits with social and self-developed norms [10]. If animals genuinely experience emotions rather than simply displaying reflex responses, they can be expected to apply similar appraisal processes. In fact, appraisal, or at least intuitive appraisal, is necessary for emotion to occur in humans [11]. However, appraisal does not imply conscious feelings. Our use of the term “emotional experience” refers to the basic experience of raw feelings also referred to as “qualia” or “raw feels” [12], which requires an information process that distinguishes it from a simple reflex.

Extensive research has confirmed that mammals and birds do display emotional responses (i.e. behavioural and physiological responses) to sudden and unfamiliar events [13]. For instance, sheep facing a given physical event show variations in the nature of their emotional responses according to whether the event is sudden *vs.* unfamiliar [14]. This result further supports the relevance of the framework proposed by the appraisal theories for assessing emotional

experiences in animals. However, it can still be argued that suddenness and unfamiliarity provoke specific reflex responses.

The question that remains is whether cognitive processes such as those involved when animals make predictions or anticipations on their environment have an effect on the animal's emotional responses. Unpredictability appears to have negative effects on both humans and non-human animals: subjects opt less for unpredictability than predictability in choice situations [15, 16], and unpredictability can enhance negative emotional experiences [17, 18], negative cognitive bias [19], fear [20], affected memory [21], anxiety [22, 23], depression [24] or even neurosis [25]. Some authors have even suggested that behavioural responses to unpredictability should be factored into the assessment of animal welfare [26].

Like most farm species, sheep are considered to have good cognitive abilities, as shown from their performances in conditioning paradigms [27]. In the present study, we investigate whether predictability affects emotional responses in sheep by comparing their behavioural and physiological responses to a sudden event they could or could not predict. Sudden events are known to provoke in sheep a startle response together with transient tachycardia [14]. We hypothesised that sheep would show weaker emotional responses to a predictable sudden event than to an unpredictable sudden event.

MATERIAL AND METHODS

Animals

We used 36 five-month-old female lambs of the breed INRA 401. The lambs were separated from their dam 12 hours after birth in order to reduce fear reactions to humans [28]. They were then accommodated in groups of three lambs in order to fulfil their social needs [29] and fed a milk substitute. After weaning (at seven weeks of age), all 36 lambs were reared indoors and housed together in a single pen (7 x 7 m). The floor of the pen was bedded with wood chips and the room received ample lighting through large windows. Room temperature was maintained at a constant 14 °C. Each lamb was given hay *ad libitum* plus 500 g of food pellets composed of

barley, sugar beet, wheat, maize, sunflower and soya (Thivat Nutrition Animale, Cusset, France) distributed daily at 5 pm.

Experimental set-up

The experimental chamber adjoining the home pen was composed of two pens (a pre-test and a post-test pen; each 1.5 x 1.25 m) adjacent to the test arena (3 x 2.5 m) fenced in by 1.8 m-high wooden barriers. Sliding doors permitted access from the home pen to the pre- and post-test pens and then to the test arena. The test arena contained a food pellet delivery device (Fig. 1) comprised of a deck placed at 30 cm above floor level and pierced with a centre hole housing an adjustable 15 cm-diameter trough. Food pellets were distributed to this trough via an automatic system placed outside the arena. A blue-and-white plastic panel was held at 1 m above the trough behind a wooden board (i.e. hidden up position). A second automatic device operated a sudden vertical movement of the panel from the hidden up position to a visible low position just behind the trough (Fig.1; speed about 2 m.s⁻¹). Two lights were fitted either side of the trough that could be switched on at the same time as the food delivery. Four cameras were used to record behaviour: one camera filmed the whole experimental chamber, while the three other cameras were placed one at each side and one above the trough. All cameras were connected to a video recorder and a monitor using a quadravision system giving a simultaneous recording of the four views.

Device to record cardiac activity

Cardiac activity was recorded via two adhesive electrodes placed one on the right shoulder and the other on the left axillary region of the lamb. The electrodes were connected to a transmitter fixed to an elastic belt strapped around the animal's thorax (Fig.1). A receiver (Lifescop 6, Nikon Kodhen, Japan) installed outside the experimental chamber received the signal by telemetry. This receiver was connected to a Macintosh computer running a data processing system (PowerLab, ADInstruments, GB). Cardiac data was recorded and analysed using Chart software (version 3.6.8, HRV extension, ADInstruments, Australia).



Figure 1. At each delivery, 25 g food pellets fell from the tube to the trough. Food deliveries were either followed (top right) or not (top left) by a sudden event generated by a white and blue panel dropping down behind the trough from a hidden high point. Two round lights on either side of the tube could be turned on before the occurrence of the sudden event (bottom). Before being introduced into the experimental chamber, the lamb was fitted with an elastic belt strapped around the thorax that held two electrodes and an emitter to measure and record heart rate (bottom).

Habituation procedure

When the lambs reached 15 weeks old, they were submitted to a habituation procedure lasting four weeks. From Day 1 to Day 5, an experimenter stayed in the home pen for two hours a day (one hour in the morning and one hour in the afternoon). Between Day 6 and Day 10, the lambs were caught and an elastic belt was strapped around the thorax twice a day for a thirty-minute period. On Days 11 and 12, all the doors were opened between the home pen, the pre- and post-test pens and the test arena to allow the lambs to freely explore all the pens. From Day 13 until the end of the experiment, each lamb was exposed once a day to the experimental chamber (i.e. one session per day). From Day 13 to Day 19, each lamb was led individually to the pre-test pen where an experimenter fitted the elastic belt and two electrodes within about 30 s. The lamb was then left alone in the pre-test pen for another 30 s, after which the door to the test arena was

opened and the lamb could go to the trough containing 100 g of food pellets. When the lamb had eaten for 30 s or after 5 min if it didn't eat, it was led to the post-test pen where the belt and the electrodes were removed. The lambs could then return to the home pen. From Day 20 to Day 25, each lamb received, in the test arena, 10 deliveries of 25 g food pellets in 5 min, at a rate of one delivery every 30 s. The first delivery was already in the trough when the lamb entered the test arena. Food pellets that were not consumed remained in the trough.

Experimental procedure

From Day 26 to Day 35 the experimental treatments were applied for two weeks with five sessions a week called test sessions. The procedures for handling and food delivery were the same as for the habituation procedure. Among the 10 food deliveries, five were followed by the sudden appearance of the plastic panel, called the sudden event, which was programmed 3 s after the lamb had started to eat.

The lambs were randomly allocated to one of three treatments (12 lambs per treatment): an associative predictability treatment, a temporal regularity treatment, and a control treatment. For the associative predictability treatment, the schedule of food delivery followed by a sudden event was chosen at random, but the lights were turned on 6 s before the sudden event, at the same time as the food delivery, for a total of 10 s. For the temporal regularity treatment, the sudden event occurred after every other food delivery. For the control treatment (unpredictability), the food deliveries were followed by a sudden event that occurred randomly.

Measures

For each session, number of vocalisations was noted as a general indicator of stress, and the other behaviours were analysed based on the video recordings using The Observer software (Noldus, NL). We focused on feeding behaviour (i.e. number of food deliveries eaten and the percentage of time spent eating) as the motivating factor, and on startle response (i.e. visible transient contraction of the shoulder and/or hindquarter of the animal occurring with a flexion of the legs or with the legs moving away from each other) which is known to be a key behavioural response to suddenness [14].

Heart rate, mean heart period (mean RR) and the root of the mean squares of successive differences (RMSSD), which is an indicator of heart rate variability, were recorded. Taken together, these measurements make it possible to assess sympathovagal balance [30].

Statistical analyses

Vocalisations and number of food deliveries eaten were analysed on the last session of the habituation period (Session -1, on Day 25) and on each of the ten test sessions (Sessions 1 to 10, from Day 26 to Day 35). Startle responses and percentage of time spent eating were analysed for Session 1 (i.e. at the very beginning of testing), Session 2 (after one day of testing), Session 5 (after four days of testing) and Session 9 (after eight days of testing). Finally, measurements of cardiac rate were analysed for Sessions 1 and 5. Variables with two bounds (proportion of deliveries eaten, percentage of time spent eating) were transformed into arcsine. Variables with one bound (cardiac variables, number of startle responses) were log-transformed. First, to analyse changes across sessions, we analysed the five minutes of the test for all behavioural variables, for the last habituation session and the ten test sessions. We ran ANOVAs for repeated measures including session (i.e. the repetition), treatment and their interaction. Second, we focused on the intervals immediately preceding and following the sudden event in order to investigate the modulatory effect of predictability via anticipation of and response to the sudden event. In that case, we ran ANOVAs for repeated measures including session (i.e. the repetition, in that case only test sessions), treatment, occurrence of the event (yes or no), interval (with two intervals except for the cardiac data with three intervals: *i*) the interval between the food delivery and the time of the possible sudden event, that is 3 s after the animal had started eating ($6.26 \text{ s} \pm 1.78$ after food delivery); *ii*) the interval covering the following ten seconds; and *iii*) only for cardiac data, the interval covering the ten seconds preceding the food delivery), and interactions between all factors.

We checked the conditions of the homogeneity of residual variance. Post-hoc comparisons were performed with Least Square Means Differences (LSD). The Satterthwaite method was used for the degree of freedom estimation. The significance limit was set at $p = 0.05$.

RESULTS

Food consumption

The number of food deliveries eaten decreased between the last session of habituation and the first test session, and increased progressively thereafter (Fig. 2; $F_{10,258}(\text{session}) = 8.17$; $p < 0.001$). The increase was more rapid in lambs in the associative predictability treatment - with no significant increase after the second test session - than lambs in the control and temporal regularity treatments - with no significant increase after Session 5 or Session 6 (Fig. 2; $F_{20,258}(\text{session} \times \text{treatment}) = 1.75$; $p = 0.03$). Across the ten test sessions, the lambs in the control group consumed less complete food deliveries ($6.2 \text{ deliveries} \pm 2.1$; $F_{2,50}(\text{treatment}) = 6.60$; $p < 0.01$) than lambs in treatment groups (8.1 ± 2.2 for the temporal regularity treatment and 8.9 ± 1.2 for the associative predictability treatment).

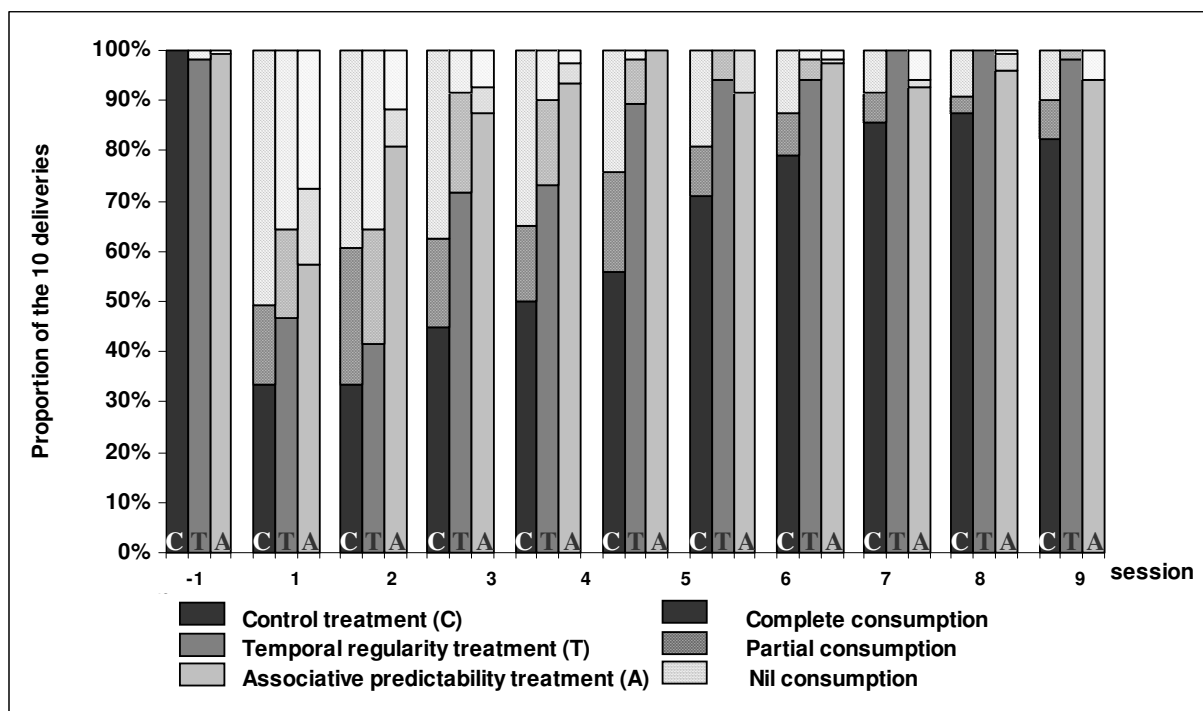


Figure 2. Changes in the proportion of the 10 food deliveries completely, partially or not consumed over the last session of habituation (Session -1) and the test sessions (Sessions 1 to 9). We compared lambs given food deliveries followed by a sudden event occurring at random (control, $n=12$), lambs for which the sudden event occurred after every other food delivery (temporal regularity, $n=12$), and lambs for which the sudden event was preceded by a light signal (associative predictability, $n=12$).

Time spent eating increased across sessions (Fig. 3; $F_{3,2492}(\text{session}) = 188.26$; $p < 0.001$). There were significant interactions between session, occurrence of the sudden event, and treatment (Fig. 3; $F_{18,2491}(\text{session} \times \text{treatment} \times \text{moment} \times \text{occurrence of the event}) = 5.75$; $p < 0.001$). During the interval following food delivery, lambs in control and temporal regularity treatments showed no variation in the percentage of time spent eating before the possible sudden event, whereas lambs in the associative predictability treatment group spent proportionately more time eating when the sudden event would not occur, and this pattern was visible as from the first test session. From the second test session, the lambs from the control and temporal regularity treatments spent less percentage of time eating during the interval following food delivery than during the interval following the sudden event time point when that sudden event did not occur. The same pattern was observed in lambs from the associative predictability treatment during Session 2, but during Sessions 1, 5 and 9, they spent the same amount of time eating during both intervals. For the interval following the sudden event when it did occur, during the first test session there were no between-treatment differences in the amount of time spent eating, but time spent eating then increased from Session 2 onwards in lambs of the associative predictability treatment and from Session 5 onwards in the two other treatment groups. Moreover, from the second test session onwards, lambs from the control treatment spent less time eating following the sudden event than lambs in the other two treatments groups.

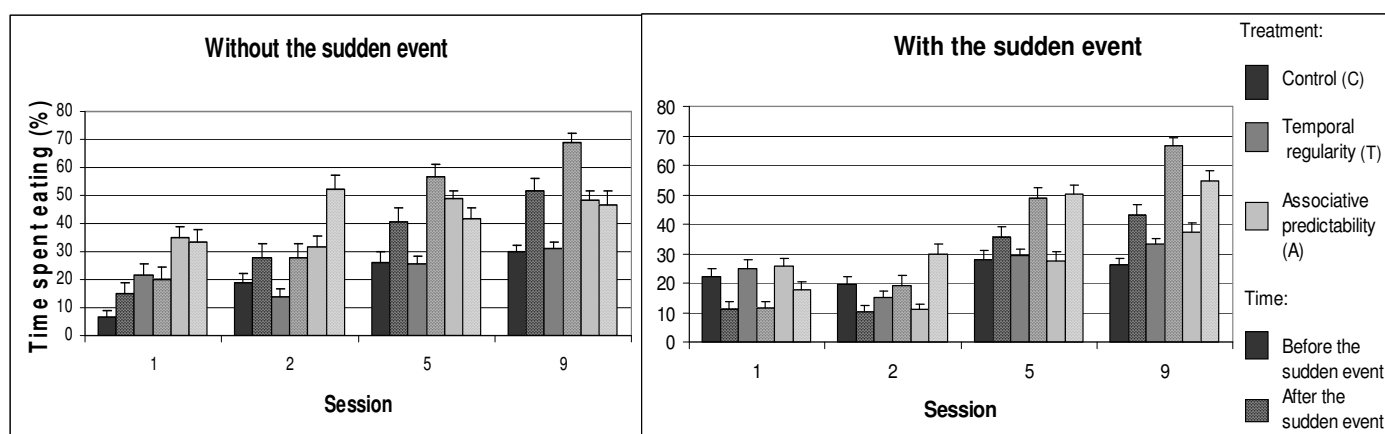


Figure 3. Mean and standard errors of time spent eating before and after the time the sudden event was due, according to whether the sudden event occurred or not. We compared lambs given food deliveries followed by a sudden event occurring at random (control, $n=12$), lambs for which the sudden event occurred after every other food delivery (temporal regularity, $n=12$), and lambs for which the sudden event was preceded by a light signal (associative predictability, $n=12$).

Vocalisations

The frequency of vocalization increased markedly between the last session of habituation and the first and second test sessions, and decreased progressively thereafter (Fig. 4; $F_{10,285}(\text{session}) = 5.68$; $p < 0.001$). The increase on the first and second test sessions and the subsequent decrease were less marked for lambs in the associative predictability group than in the other two treatments ($F_{20,285}(\text{treatment} \times \text{session}) = 1.63$; $p = 0.04$).

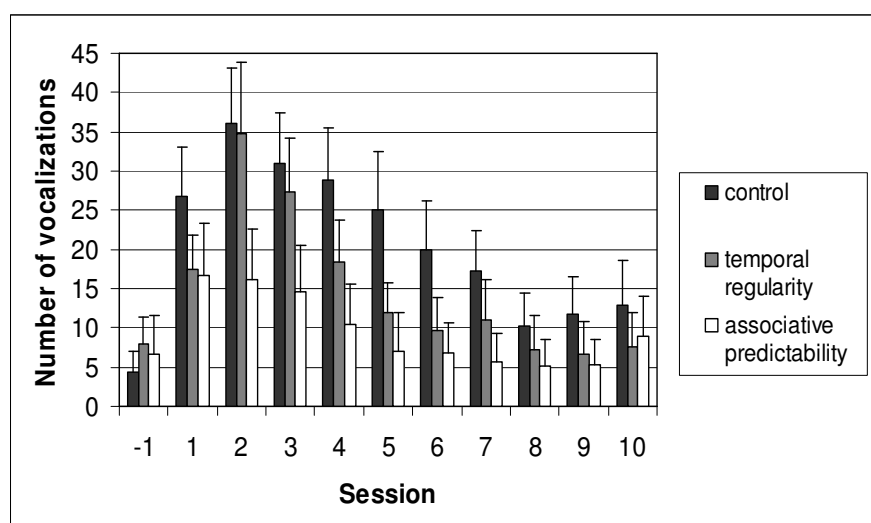


Figure 4. Changes in the mean and standard errors of the number of vocalisations over the last session of habituation (Session -1) and the test sessions (Sessions 1 to 9). We compared lambs given food deliveries followed by a sudden event occurring at random (control, $n=12$), lambs for which the sudden event occurred after every other food delivery (temporal regularity, $n=12$), and lambs for which the sudden event was preceded by a light signal (associative predictability, $n=12$).

Startle responses

The lambs demonstrated a startle response to the sudden event (0.78 startle responses ± 0.01 after the sudden event vs. 0.08 ± 0.01 before the sudden event, $F_{1,2488}(\text{occurrence of the event} \times \text{moment}) = 1047$; $p < 0.0001$). These responses were less frequent in associative predictability-group lambs than in the other groups (Fig. 5; $F_{2,2488}(\text{treatment} \times \text{occurrence of the event} \times \text{moment}) = 34.3$; $p < 0.0001$). During the interval between the food delivery and the occurrence

of the sudden event, there was no difference in the frequency of startle responses between the associative predictability group with the light on and the two other treatments without the light ($F_{2,2488}(\text{treatment} \times \text{occurrence of the event} \times \text{moment}) = 34.3$; $p < 0.0001$). Across the ten test sessions, frequency of startle responses remained stable in control lambs but decreased from the second test session in associative predictability-group lambs and from the ninth test session in temporal regularity-group lambs (Fig. 6; $F_{6,2495}(\text{treatment} \times \text{session}) = 2.51$; $p < 0.02$).

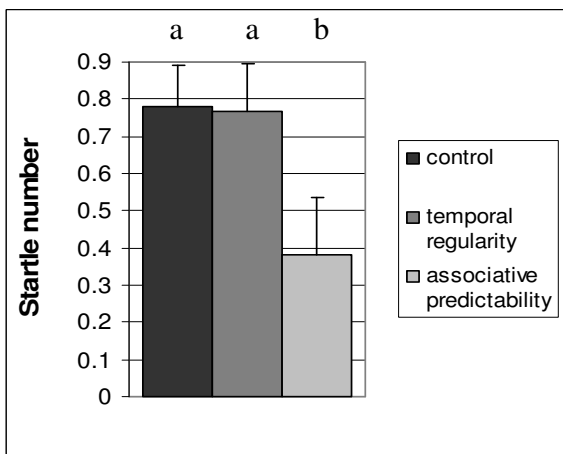


Figure 5. Mean and standard errors of startle responses at occurrence of the sudden event. The data were pooled for Sessions 1, 2, 5 and 9. We compared lambs given food deliveries followed by a sudden event occurring at random (control, $n=12$), lambs for which the sudden event occurred after every other food delivery (temporal regularity, $n=12$), and lambs for which the sudden event was preceded by a light signal (associative predictability, $n=12$). Bars with different superscript letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

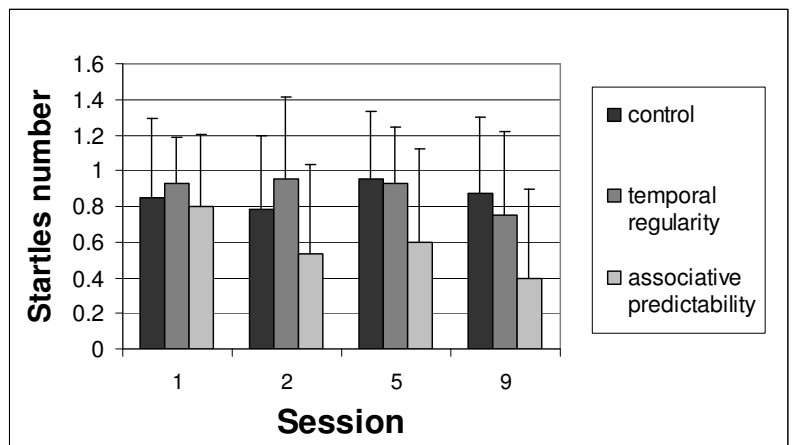


Figure 6. Changes in the mean and standard errors of number of startle responses during a 10 s interval following the sudden event. We compared lambs given food deliveries followed by a sudden event occurring at random (control, $n=12$), lambs for which the sudden event occurred after every other food delivery (temporal regularity, $n=12$), and lambs for which the sudden event was preceded by a light signal (associative predictability, $n=12$).

Cardiac activity

There were no differences in RMSSD between treatments, sessions or occurrences of the sudden event.

For all groups, Mean RR interval was lower during the fifth test session than during the first test session ($441 \text{ ms} \pm 12.5$ vs. $528 \text{ ms} \pm 12.5$, respectively; $F_{1,1807}(\text{session}) = 1248$; $p < 0.0001$). Before and after food delivery, there was no difference in the Mean RR according to the treatment whether there was a sudden event or not ($F_{6,1806}(\text{treatment} \times \text{occurrence of the event} \times \text{moment}) = 1.63$; $p = 0.13$). Mean RR decreased (i.e. the heart rate increased) just after the sudden event (Fig. 7; $F_{2,1806}(\text{occurrence of the event} \times \text{moment}) = 32.5$; $p < 0.0001$). Mean RR in response to the sudden event was lower during the first test session than during the fifth test session ($338 \text{ ms} \pm 13.0$ vs. $530 \text{ ms} \pm 13.0$, respectively; $F_{3,1806}(\text{session} \times \text{occurrence of the event} \times \text{moment}) = 11.4$; $p < 0.0001$). On the fifth test session, mean RR was higher in the associative predictability-group lambs than the control lambs after the time of the sudden event (respectively: $574 \text{ ms} \pm 22.1$ vs. $493 \text{ ms} \pm 22.1$; $F_{4,1806}(\text{session} \times \text{treatment} \times \text{moment}) = 2.59$; $p = 0.04$).

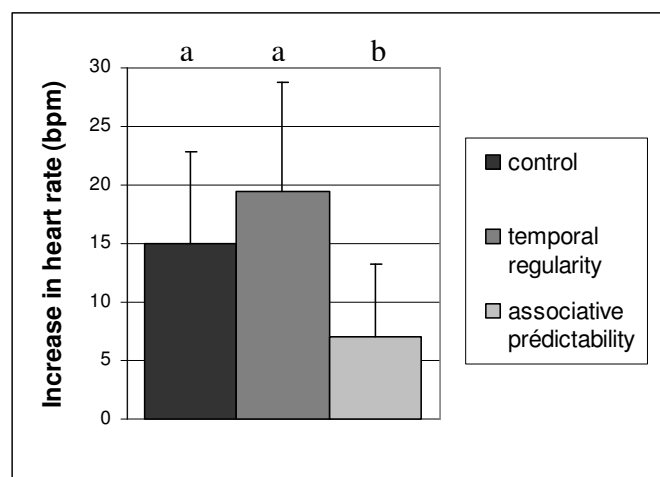


Figure 7. Mean and standard errors of the increase in heart rate between the 10 s intervals preceding and following the sudden event. The data were pooled for Sessions 1 and 5. We compared lambs given food deliveries followed by a sudden occurring at random (control, $n=12$), lambs for which the sudden event occurred after every other food delivery (temporal regularity, $n=12$), and lambs for which the sudden event was preceded by a light signal (associative predictability, $n=12$). Bars with different superscript letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

DISCUSSION

This study questioned whether lambs' perception of the aversiveness of a sudden event varies with the predictability of that event. Behavioural and cardiac responses were measured simultaneously to first determine whether lambs could predict the sudden appearance of a plastic panel behind their trough based on a light signal cuing this event (associative predictability) or based on its regularity over time (temporal regularity), and second to determine whether the possibility to predict the event influences the subsequent emotional responses of the lambs.

The main results of this study are as follows: (i) lambs displayed immediate responses to the sudden appearance of the object in the form of a startle and a transient tachycardia ; (ii) These responses were less marked when the appearance of the object was preceded by the light signal; (iii) Lambs in the group where the sudden appearance of the object was cued by the light signal spent more time eating when the light was not turned on; (iv) in the groups where there was no light-signal cue, the responses were more marked when the object appeared at random than when it appeared regularly over time.

The panel falling rapidly behind the trough triggered a startle response and a transient increase in heart rate in most lambs. This confirms previous findings that lambs respond to sudden events by startle and tachycardia [14]. There were no variations in RMSSD. RMSSD reflects heart rate variability and is influenced by the parasympathetic branch of the autonomic nervous system [30]. Thus, the absence of variation in RMSSD suggests that the increase in heart rate (and decrease in mean RR) arose mainly from an activation of the sympathetic component of the autonomic nervous system rather than a lack of activation of the parasympathetic component. In the experiment reported here, the sudden event was probably perceived as aversive by the lambs: between the last habituation session (food reward with no sudden event) and the first test session where the sudden event followed five food deliveries out of ten, we observed a significant decrease in food consumption and an increase in number of vocalisations. These behavioural patterns are classically considered to reflect an emotional reaction of animals exposed to stressful events [13]. Nevertheless, over the ten test sessions, food consumption increased and the decrease in mean RR faded. Hence, the lambs appeared to habituate to the sudden appearance of the panel. The number of startle responses decreased over the ten test sessions in the temporal regularity

and associative predictability groups but not the control group (exposed to random occurrence of the event not cued by a light). Habituation to a sudden event is a well-known phenomenon [31, 32], although it is difficult to ascertain whether the decrease in response is due to habituation to suddenness or to the event becoming less unfamiliar. Indeed, it has been shown that the effects of suddenness and unfamiliarity are additive [33]. Changes over time are generally slower in the case of repeated exposures to an unfamiliar and sudden event than in the case of repeated exposures to an event that is unfamiliar but not sudden. For instance, in our study, the sudden event triggered the same frequency of startle response in the control group from the first until the ninth test session, i.e. up to 45 occurrences of the event, whereas lambs faced with an unfamiliar object have been reported to stop walking backwards after only two to nine occurrences [34]. Therefore, lambs habituate to a sudden event to a lesser extent than to simply an unfamiliar event.

Lambs for which the appearance of the panel was cued by a light signal spent less time eating just after food delivery when the light was on than when it was off. This difference cannot be attributed to the light per se, since we have previously observed that lambs spend more time eating in the presence of a light when the light signals the non-occurrence of the event rather than its occurrence (unpublished observations). The association of the light with the appearance of the object may have led to a classical conditioning paradigm where the conditioned response was “stop eating”. However, if this was the case, then the specific response to the appearance of the panel would have been at least as high as the response to the light. However, in our study, lambs spent proportionately more time eating during the interval following the panel event than during the interval following the light signal. Moreover, if the light acted as a conditioned stimulus, then the lambs would have displayed tachycardia and a startle response when the light was on. In our study, they did not display any tachycardia after the food deliveries, whatever the light was on or off. Moreover they did not display more startle responses after the food deliveries than their counterparts that were never submitted to the light. This suggests that the few startle responses observed after the food deliveries were caused by the noise of the food pellets falling in the trough instead of the switching on of the light. Our results suggest that lambs predicted that the panel would appear after the light signal and thus anticipated its occurrence by stopping eating (i.e. negative anticipation).

In response to the sudden appearance of the panel, lambs provided with a light signal startled less often and showed less tachycardia than lambs in the other groups. The magnitude of the response to a sudden event can decrease when the sudden event is preceded by a weak sensorial event, e.g. a light flash [35]. This phenomenon, called “pre-pulse inhibition” occurs when the two events are separated by less than 500 ms, and occurs on the first exposure to the combination of the sensorial and sudden events [36]. This phenomenon is not a likely explanation for our findings: the two events were separated by approximately 6 s and several exposures were necessary to observe a decrease in the response to the sudden event. It is likely that, in our experimentation, anticipation attenuated the subsequent emotional responses to the event. The reduction in startle responses when an aversive event can be anticipated is consistent with studies in humans [37-39]: the anticipation of negative events makes it possible to plan behavioural strategies. The majority of research on predictability in non-human animals is focused on aversive events in rats [40]. In particular, Weiss [41] showed that the predictability of an electric shock moderates its long-term negative effects (less gastric ulcers). Our results suggest that this long-term effect can at least partially be due to animals experiencing the event as less aversive at the exact time of its occurrence, thereby confirming the link between the animal's perception of their environment (i.e. its cognitive appraisal) and subsequent emotional responses.

The lambs provided with a light cue before the occurrence of the panel emitted less vocalisations and showed a lower heart rate during the whole sessions than the lambs of the other groups. Vocalisations in farm animals are considered as an indicator of negative feelings [42, 43]. Lambs that couldn't predict accurately the sudden events probably evaluated this sudden event and more generally the whole test sessions as being more stressful than the lambs from the associative predictability treatment.

The lambs that were exposed to the sudden appearance of the panel regularly, i.e. after every other food delivery, showed no difference in pre- or post-event behaviour compared to lambs exposed to the event at random and without a signal. Thus, in contrast with our assumption, it appears that the lambs did not use the food deliveries alternating with or without sudden event to predict the sudden event. This suggests that lambs may be not equipped with representation of time that allows them to cope with events occurring in an alternating binary sequence. Our lambs were maybe too young (six months old) and/or this species may not have the necessary cognitive

capacity [44, 45]. Alternatively, our lambs may not have been trained for long enough to learn the alternating sequence. Another study using temporal regularity led to unclear results on whether calves could predict an event based on a regular time schedule [46]. Hence, young ruminants like calves or lambs seem able to predict an event when it is explicitly signalled but have difficulties predicting it on the bases of regular intervals.

However, over whole test sessions, the lambs in the temporal regularity treatment group vocalised less and ate more than the control-group lambs exposed to the panel on random occasions. The lambs in the temporal regularity group were always given a fixed one-minute interval between two sudden events (a food delivery not followed by the sudden event was always preceded and followed by a food delivery plus the sudden event, and vice versa). It has been shown that the use of fixed time schedule for aversive events is less stressful than a variable time schedule [47]. Hence, lambs in the temporal regularity treatment may have understood that there was always a ‘safe’ few-second period just after a sudden event, even if they were not able to accurately predict the following sudden event. An important concept in predictability studies is the “safety signal” hypothesis according to which the fear-reducing properties of the predictability of a stressful event is more due to the predictability of the safe inter-event periods than to the predictability of the stressful event itself [40, 47-51]. Thus, an individual who has the ability to predict the periods without stressful event can relax during those periods. More specifically, Badia et al. [47] showed that all human subjects given a choice between fixed-time and variable-time unsignaled shocks chose the fixed-time schedule. Thus, if lambs in the temporal regularity treatment were able to discriminate safe moments during the sessions even though they were unable to predict the exact time of the sudden event, they should have perceived the test sessions as less stressful than control lambs which were always aroused. This interpretation is confirmed by the fact that behaviours reflecting unpleasantness (e.g. vocalisations and food refusals) disappeared faster in temporal regularity-group lambs than in controls. These results could have been strengthened by measuring pain inhibition or cortisol production, which are shown to increase in response to unpredictability [52-55]. However, short-term studies using cortisol measurements give inconsistent results [56].

The differences observed between the three treatments could result from interplay between different predictability levels of the sudden event and different levels of discrimination of reliable

safety periods. In this study, these reliable safety periods were clearly identified by lambs in the associative predictability group via the absence of the light signal and were less clearly identified by lambs in the temporal regularity treatment as occurring during the few seconds immediately following the sudden event.

In conclusion, lambs evaluate the events occurring in their environment according to their predictability, and this evaluation modulates their emotional responses. This study confirms the relevance of using appraisal theories to assess animals' emotions. Sheep reactions to their environment are not simply reflex responses and therefore have to be considered as the result of an appraisal process, similarly to human beings. Research on the brain structures involved in the modulation of emotional responses should make it possible to highlight the evaluative processes influencing emotional perception and emotional responses in animals [57]. This study opens the way to further work on more complex cognitive appraisal criteria, including the controllability of an event or deviation from expectations, and whether these criteria are suitable for assessing emotion in animals. From a practical view-point, increasing predictability in the environment of farmed or captive animals could potentially improve animal welfare [40, 58], although some authors underline the risk that an environment that is too predictable may induce boredom [59].

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are most grateful to S. Andanson, E. Delval and G. Toporenko for their help in data recording and analysis, to C. Ravel and B. Mallet for animal care, and to T. Vimal, J. Ferreira and J.P. Chaise for their technical support.

LITTERATURE CITED

- [1] Gonyou HW. Why the study of animal behavior is associated with the animal welfare issue. *J Anim Sci* 1994;72:2171-2177.
- [2] Duncan IJH. Poultry welfare : science or subjectivity? *Brit Poultry Sci* 2002;43:643-652.

- [3] Mendl M, Paul ES. Consciousness, emotion and animal welfare: insights from cognitive science. *Anim welfare* 2004;13:S17-25.
- [4] Dawkins MS. From an animal point of view: Motivation, fitness, and animal welfare. *Behav Brain Sci* 1990;13:1-9.
- [5] Wynne CDL. The perils of anthropomorphism. *Nature* 2004;428:606.
- [6] Dantzer R. Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *J Anim Sci* 2002;80:E1-E9.
- [7] Désiré L, Boissy A, Veissier I. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behav Process* 2002;60:165-180.
- [8] Paul ES, Harding EJ, Mendl M. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neurosci Biobehav Rev* 2005;29:469-491.
- [9] Lazarus RS, Averill JR, Opton EMJr. Towards a cognitive theory of emotion. In: Arnold MB, editor. *Feelings and Emotions: the Loyola Symposiums*. New York: Academic Press; 1970:p207-232.
- [10] Scherer KR. Appraisal theory. In: Dalglish T, Power M, editors. *Handbook of Cognition and Emotion*. Chichester: John Wiley & Sons; 1999:p637-663.
- [11] Kappas A. Appraisals are direct, immediate, intuitive, and unwitting... and some are reflective.... *Cogn emot* 2006;20:952-975.
- [12] Dawkins MS. Through animal eyes: What behaviour tells us. *Appl Anim Behav Sci* 2006;100:4-10.
- [13] Boissy A. Fear and fearfulness in determining behavior. In: Grandin T, editor. *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. New York: Academic press;1998:p67-111.
- [14] Désiré L, Veissier I, Després G, Boissy A. On the way to assess emotions in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *J Comp Psychol* 2004;118:363-374.
- [15] Mineka S, Hendersen RW. Controllability and predictability in acquired motivation. *Annu Rev Psychol* 1985;36:495-529.

- [16] Badia P, Culbertson S, Harsh J. Choice of longer or stronger signalled shock over shorter or weaker unsignalled shock. *J Exp Anal Behav* 1973;19:25-32.
- [17] Adkin AL, Quant S, Maki BE, McIlroy WE. Cortical responses associated with predictable and unpredictable compensatory balance reactions. *Exp Brain Res* 2006;172:85-93.
- [18] Carlsson K, Andersson J, Petrovic P, Petersson KM, Ohman A, Ingvar M. Predictability modulates the affective and sensory-discriminative neural processing of pain. *NeuroImage* 2006; in press.
- [19] Harding EJ, Paul ES, Mendl M. Cognitive bias and affective state. *Nature* 2004;427:312.
- [20] Armfield JM. Cognitive vulnerability: A model of the etiology of fear. *Clin Psychol Rev* 2006; 746-768.
- [21] Burger JM, Arkin RM. Prediction, control, and learned helplessness. *J Pers Soc Psychol* 1980;38:482-491.
- [22] Zvolensky MJ, Georg HE, Lejuez CW, Hopko DR, Forsyth JP. Assessing the perceived predictability of anxiety-related events: a report on the perceived predictability index. *J Behav Ther Exp Psychiatry* 2000;31:201-218.
- [23] Zvolensky MJ, Lejuez CW, Eifert GH. Prediction and control: operational definitions for the experimental analysis of anxiety. *Behav Res Ther* 2000;38:653-663.
- [24] Anisman H, Matheson K. Stress, depression, and anhedonia: Caveats concerning animal models. *Neurosci Biobehav Rev* 2005;29(4-5):525-46.
- [25] Mineka S, Kihlstrom JF. Unpredictable and uncontrollable events: a new perspective on experimental neurosis. *J Abnorm Psychol* 1978;87:256-271.
- [26] Sandem AI, Janczak AM, Braastad BO. A short note on effects of exposure to a novel stimulus (umbrella) on behaviour and percentage of eye-white in cows. *Appl Anim Behav Sci* 2004;89:309-314.
- [27] Nicol CJ. Farm animal cognition. *Anim Sci* 1996;62:375-391.
- [28] Romeyer A, Bouissou M-F. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Appl Anim Behav Sci* 1992;34:93-119.

- [29] Penning PD, Parsons AJ, Newman JA, Orr RJ, Harvey A. The effects of group size on grazing time in sheep. *Appl Anim Behav Sci* 1993;37:101-109.
- [30] Després G, Boissy A, Désiré L, Le Neindre P, Veissier I. Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *J Anim Vet Adv* 2003;2:615-619.
- [31] Turpin G, Siddle DAT. Effects of stimulus intensity on cardiovascular activity. *Psychophysiol* 1983;20:611-624.
- [32] Groves PM, Thompson RF. Habituation: a dual-process theory. *Psychol Rev* 1970;77:419-450.
- [33] Désiré L, Veissier I, Després G, Delval E, Toporenko G, Boissy A. Appraisal process in sheep (*Ovis aries*): Interactive effect of suddenness and unfamiliarity on cardiac and behavioral responses. *J Comp Psychol* 2006;120(3):280-287.
- [34] Désiré L. Etude des processus cognitifs impliqués dans la différenciation des émotions chez l'agneau (*Ovis aries*). PhD thesis manuscript 2004.
- [35] Hoffman HS, Ison JR. Reflex modification in the domain of startle: I. Some empirical findings and their implications for how the nervous system processes sensory input. *Psychol Rev* 1980;87:175-189.
- [36] Braff DL, Geyer MA, Swerdlow NR. Human studies of prepulse inhibition of startle: normal subjects, patient groups, and pharmacological studies. *Psychopharmacol* 2001;156:234-258.
- [37] Ekman P, Friesen WV, Simons RC. Is the startle reaction an emotion? *J Pers Soc Psychol* 1985;49:1416-1426.
- [38] Grillon C, Baas JP, Lissek S, Smith K, Milstein J. Anxious responses to predictable and unpredictable aversive events. *Behav Neurosci* 2004;118:916-924.
- [39] Hagemann T, Levenson RW, Gross JJ. Expressive suppression during an acoustic startle. *Psychophysiol* 2006;43:104-112.
- [40] Bassett L, Buchanan-Smith HM. Effects of predictability on the welfare of captive animals. *Appl Anim Behav Sci* 2006; in press.
- [41] Weiss JM. Psychological factors in stress and disease. *Sci Am* 1972;226:104-113.

- [42] Vandenhede M, Bouissou MF. Sex differences in fear reactions in sheep. *Appl Anim Behav Sci* 1993;37:39-55.
- [43] Manteuffel G, Puppe B, Schön PC. Vocalization of farm animals as a measure of welfare. *Appl Anim Behav Sci* 2004;88:163-182.
- [44] Leventhal H, Scherer K. The relationship of emotion to cognition: a functional approach to a semantic controversy. *Cogn Emotion* 1987;1:3-28.
- [45] Toates F. Cognition, motivation, emotion and action: a dynamic and vulnerable interdependence. *Appl Anim Behav Sci* 2004;86:173-204.
- [46] Johannesson T, Ladewig J. The effect of irregular feeding times on the behaviour and growth of dairy calves. *Appl Anim Behav Sci* 2000;69:103-111.
- [47] Badia P, Harsh J, Coker CC. Choosing between fixed time and variable time shock. *Learn Motiv* 1975;6:264-278.
- [48] Matthews KA, Scheier MF, Brunson BI, Carducci B. Attention, unpredictability and reports of physical symptoms: eliminating the benefits of predictability. *J Pers Soc Psychol* 1980;38:525-537.
- [49] Grillon C, Ameli R. Effects of threat and safety signals on startle during anticipation of aversive shocks, sounds, or airblasts. *J Psychophysiol* 1998;12:329-337.
- [50] Tsuda A, Tanaka M, Hirai H, Pare WP. Effect of coping behavior on gastric lesions in rats as a function of predictability of shock. *Jap Psychol Res* 1983;25:9-15.
- [51] Weinberg J, Levine S. Psychobiology of coping in animals: the effects of predictability. In: Levine S, Ursin H, editors. *Coping and health*. New-York and London: Plenum Press; 1980:p39-59.
- [52] Muir JL, Pfister HP. Corticosterone and prolactin responses to predictable and unpredictable novelty stress in rats. *Physiol Behav* 1986;37:285-288.
- [53] Harlow HJ, Thorne ET, Williams ES, Belden EL, Gern WA. Adrenal responsiveness in domestic sheep (*Ovis aries*) to acute and chronic stressors as predicted by remote monitoring of cardiac frequency. *Can J Zool* 1987;65:2021-2027.

- [54] Tazi A, Dantzer R, Le Moal M. Prediction and control of food rewards modulate endogenous pain inhibitory systems. *Behav Brain Res* 1987;23:197-204.
- [55] Pinto-Ribeiro F, Almeida A, Pêgo JM, Cerqueira J, Sousa N. Chronic unpredictable stress inhibits nociception in male rats. *Neurosci Lett* 2004;359:73-76.
- [56] Abbott BB, Schoen LS, Badia P. Predictable and unpredictable shock: behavioral measures of aversion and physiological measures of stress. *Psychol Bull* 1984;96:45-71.
- [57] Hamm AO, Weike AI. The neuropsychology of fear learning and fear regulation. *Int J Psychophysiol* 2005;57:5-14.
- [58] Bloomsmith MA, Lambeth SP. Effects of predictable versus unpredictable feeding schedules on chimpanzee behavior. *Appl Anim Behav Sci* 1995;44:65-74.
- [59] Van Rooijen J. Predictability and boredom. *Appl Anim Behav Sci* 1991;31:283-287.

CHAPITRE 2

CRITERE DE CORRESPONDANCE

AUX ATTENTES

**Capacité des agneaux à construire des attentes
et conséquences émotionnelles d'une non-correspondance aux attentes**

Greiveldinger L, Veissier I & Boissy A (Submitted). The ability of lambs to form expectations and the emotional consequences of a discrepancy from their expectations. Physiology & Behavior

1. Objectifs

Cette expérimentation avait pour but de manipuler l'environnement de l'animal de manière à mettre en lumière la construction potentielle d'attentes et de vérifier si une divergence de la situation par rapport à celle attendue induisait des réponses comportementale et physiologique traduisant une expérience émotionnelle. Nous avons ainsi observé les réponses des agnelles à des changements de taille de récompenses alimentaires obtenues à la suite d'une tâche opérante. Nous avons émis l'hypothèse que si les ovins avaient construit des attentes quant à la taille de la récompense, ils présenteraient des réponses émotionnelles à un changement de taille et que ces réponses seraient indicatives d'une expérience émotionnelle négative dans le cas d'une diminution de récompense et plutôt indicatives d'une expérience émotionnelle positive dans le cas d'une augmentation de la taille de la récompense. De plus, nous nous attendions à ce que l'intensité de la réponse soit proportionnelle à l'importance de l'écart entre ce qui était attendu et ce qui était obtenu.

2. Méthodes

Quarante-cinq agnelles ont été entraînées à effectuer une tâche opérante (passer le museau dans une ouverture) afin d'obtenir une récompense alimentaire. Pour la moitié des agnelles, la récompense consistait en 10 g de granulés très appétents et pour l'autre moitié, en 50 g de ces mêmes granulés. Les agnelles étaient habituées à passer individuellement et quotidiennement dans un parc de test où elles pouvaient ainsi recevoir quatre récompenses alimentaires. Les agnelles étaient ensuite réparties en quatre traitements consistant chacun en trois étapes successives de trois sessions chacune, avec toujours une session par jour. Ainsi, 12 des agnelles

entraînées avec la petite récompense ($r = 10$ g) ont reçu la grande récompense ($R = 50$ g) durant la première étape (contraste positif) puis la petite récompense durant la deuxième (contraste négatif) et la troisième étapes. Ce traitement était désigné par les lettres rRrr symbolisant respectivement les récompenses reçues lors de l'entraînement puis des trois étapes successives. Onze agnelles entraînées avec la grande récompense ont été soumises à la petite récompense durant la première étape avant de retrouver la grande récompense durant les étapes 2 et 3, elles ont donc été exposées à un contraste négatif suivi d'un contraste positif (RrRR). Onze agnelles entraînées avec la grande récompense conservaient cette récompense durant les deux premières étapes avant d'être soumises à une suppression complète de la récompense durant la troisième étape (extinction et contraste négatif RRR0). Enfin, 11 agnelles entraînées avec la petite récompense ont également conservé cette récompense jusqu'à être soumise à la suppression (rrr0).

Lors de chaque session, le comportement alimentaire, les vocalisations, l'activité locomotrice, l'orientation de la tête de l'animal, la fréquence de réalisation de la tâche opérante, la fréquence cardiaque et sa variabilité ont été mesurés en continu. Le cortisol plasmatique a été dosé à la fin de certaines sessions.

3. Résultats

Lorsque la taille de la récompense a été diminuée ou que la récompense a été supprimée, les agnelles ont exprimé la tâche opérante avec une fréquence augmentée, se sont plus déplacées et ont présenté une augmentation de la fréquence cardiaque. Ces réponses étaient plus marquées lorsque la grande récompense était diminuée ou supprimée que lorsqu'il s'agissait de la petite récompense. De plus, les réponses comportementale et physiologique à un contraste négatif étaient plus marquées si les animaux avaient été soumis à un contraste positif au préalable (rRrr). D'autre part, un déclin dans la fréquence de la tâche opérante a été la seule réponse apparente accompagnant une augmentation de la taille de la récompense.

4. Conclusions

Cette expérimentation montre que les réponses des agnelles aux événements varient en fonction de leur expérience préalable avec ces événements. Les agnelles sont donc capables de construire des attentes et de comparer la situation à celle qui était attendue. Elles peuvent ainsi détecter les contrastes négatifs et positifs, ce qui se traduit, respectivement, par une augmentation et une diminution de la tâche opérante. De plus, le résultat de cette évaluation peut moduler leurs réponses émotionnelles, dans le cas d'un contraste négatif entraînant une augmentation de l'activité locomotrice et de la fréquence cardiaque et une diminution de la variabilité de la fréquence cardiaque. Le contraste positif quant à lui ne semble pas induire de réponse émotionnelle.

**The ability of lambs to form expectations
and the emotional consequences of a discrepancy from their expectations**

Greiveldinger L, Veissier I and Boissy A

Institut National de Recherche Agronomique, UR1213 Herbivores, Site de Theix, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

Physiology & Behavior (Submitted)

ABSTRACT

Appraisal theories developed in cognitive psychology were used here to assess emotional experiences in animals. We investigated whether the emotional responses of lambs varied with the consistency or discrepancy of a situation from the expectations of that situation that the animals may have previously formed. Forty-five lambs were trained to obtain a small or a large food reward by performing an operant task (introducing the muzzle into an aperture to break a photobeam). Half of the lambs were then exposed to a shift from small to large or from large to small rewards respectively, i.e. positive or negative contrast, whereas the remaining lambs continued to receive the same amount of reward. Thereafter, the lambs that had been exposed to a reward change were shifted back to the amount they had originally received, i.e. successive contrasts, while those previously maintained on the same amount of reward were subjected to extinction, i.e. they received no reward upon performance of the operant task. Behavioral, plasma cortisol and cardiac responses were measured and then analyzed for treatment effects using ANOVAs for mixed models. When the amount of reward delivered was decreased, lambs increased their locomotor activity, made more operant responses and showed a reduced parasympathetic influence on their cardiac activity. These responses were exacerbated when such negative contrast followed a positive contrast treatment (small to large reward). Similar responses were observed under extinction and they were more pronounced in animals that had been trained with large rather than small rewards before exposure to suppression. When a positive contrast

treatment was applied the frequency of operant responding only decreased in those lambs that had previously experienced negative contrast. However, unlike the behavioral and cardiac responses, changes in plasma cortisol levels were not consistent with variations in the amount of reward. Hence this study suggests that lambs evaluate a particular reward according to their previous experience with it. They are apparently able to form expectations and they show emotional responses when exposed to a discrepancy from such expectations, especially in the case of negative contrast.

INTRODUCTION

Concern for the welfare of animals depends largely on an acknowledgement that they can experience emotions [1]. There is now growing recognition that an animal's emotional state can be probed by studying its cognitive evaluation of a specific situation and that the results will reveal the characteristics of that situation that are likely to cause distress and suffering [2]. This approach can also help us to determine if animals can make a link between triggering situations and their own response; this ability is a critical feature of emotional experience [3]. Appraisal theories developed in human cognitive psychology [4] offer a potential framework for the study of emotions in animals. In addition to the behavioral, physiological and subjective components (i.e. the emotional experience), a cognitive component is included in an attempt to integrate the animal's appraisal of the triggering situation. According to Scherer [5], this appraisal is processed by human beings on the basis of a limited number of elementary criteria from the most simple (e.g. suddenness) to the most complex criteria (e.g. the controllability of the event or a discrepancy from a preformed expectation). If such criteria are indeed relevant for farm animals, then studying the cognitive process involved in their evaluation of the environment could improve our understanding of how their emotional responses are modulated [6, 7]. Exposure to sudden, unfamiliar [8] or unpredictable [9] events can elicit strong emotional responses in lambs. In turn, their evident recognition of such changes (discrepancy) implies the involvement of appraisal and perhaps the ability to form expectations. The latter would require complex cognitive processing and would indicate that lambs possessed good cognitive abilities [10]. If lambs are capable of forming expectations then perceived mismatches between these and the actual environment could be seen as major sources of distress and suffering [11] that are likely to damage their welfare.

An expectation can be defined as a particular knowledge that one event precedes a second event, or that one response leads to a particular outcome. When such association is established, the individual would “expect” the second event after the occurrence of the first one, or a particular outcome after a certain response has been performed [12]. In humans, expectations can have high subjective power as it is elegantly illustrated by the placebo effect [13, 14]. They also play an important role in motivation [15] and stress [12], i.e. a discrepancy between the expectation and the reality (e.g. when no reward or a less pleasant one is given) often results in decreased motivation, increased stress and a negative feeling of frustration [16-21]. Indeed, in the absence of an expected event the individual may be stressed and show increased attempts to obtain the reward and/or greater locomotor activity [22-26]; these behavioral responses are, in turn, interpreted as signs of frustration.

Expectations have also been reported in some animal species. In this case, the ability to form expectations is generally concluded from the observation of goal-directed behaviors that reflect “intentions in action” [27]. For instance, in 1942, Crespi [28] observed that rats walked more slowly or more quickly to the site of food reward if it was smaller or larger than that which they had been used to receiving. He concluded that these results revealed “a variable within the rat which may be termed on the basis of human analogy an “expectation”” and consequently that rats receiving a reward below the level of expectation were “frustrated” while those rats receiving one above the level of expectation were “elated”. Similar results were then obtained in a number of animal studies using incentive contrasts paradigms [29].

In farm animals, the term “frustration” has been used to explain the responses of pigs [22], goats [23], cattle [30, 31] and horses [32] that were exposed to changes in their environment. On the other hand, studies of domestic fowl yielded contradictory results [2, 19, 24, 33-37], and no evidence of the ability to form expectations has yet been obtained in fishes [2]. The present study was designed to manipulate an animal’s environment in order to highlight potential expectations and to check if a discrepancy from expectations induces behavioral and physiological responses indicative of emotional experiences. It was carried out on lambs since they are considered to have moderately good cognitive abilities [2]. By extension, if lambs can form expectations and react emotionally to a discrepancy between expected and actual events, similar formation of expectations could conceivably occur in most species of farmed mammals.

The lambs used here were trained to accomplish an operant task in order to obtain a certain amount of food. Once learning had been established the reward was either increased or decreased. We measured the lambs' behavioral and physiological responses to such changes and compared them to those of lambs that always received the same amount of reward. The behavioral measures included attempts to obtain the reward (i.e. the operant task) and locomotor activity, both of which are thought to be classically associated with frustration [22-26], while our measures of plasma cortisol levels and cardiac activity are commonly regarded as physiological indicators of stress.

MATERIAL AND METHODS

Animals

We used 45 five-month-old female Romane lambs which were separated from their dam 12 hours after birth and fed milk replacer. After weaning at seven weeks of age, the lambs were randomly allocated to groups of five or six and housed in eight pens each measuring 2 x 5 m. The floor of each pen was covered with wood chips, large windows provided ample natural light, and room temperature was maintained at 14°C. Each lamb was given hay *ad libitum* plus 400 g of food pellets composed of barley, sugar beet, wheat, maize, sunflower and soya (Thivat Nutrition Animale, Cusset, France) and distributed daily at 5 pm. This regimen was maintained until the beginning of the training procedure at 17 weeks of age after which the lambs received only hay in their home pens.

Experimental set-up

A corridor permitted access from the home pens to a waiting pen. An experimental chamber adjoining the waiting pen was subdivided into a pre-test and a post-test pen, 1.5 x 1.25 m each. These were adjacent to a test arena (5 x 2.5 m) fenced in by 1.8 m-high wooden partitions that prevented lambs submitted to the test session to see each other (Fig.1). Sliding doors permitted access from the waiting pen to the pre- and post-test pens and then to the test arena (see below). The test arena contained a device delivering food pellets; this consisted of a deck placed 30 cm above floor level and containing a central aperture housing an adjustable 15 cm-diameter trough.

Food pellets were delivered into the trough via an automatic system placed outside the arena and electronically controlled by the experimenter. Food delivery could also be activated if the lamb broke a photobeam. Thus, a photoelectric cell was placed on either side of a 20 x 20 cm aperture (the instrumental device) in a wooden partition situated 1 m to the left of the trough. A food pellets reward was delivered into the trough if the lamb introduced its muzzle into the aperture and thereby broke the photobeam. The test arena was subdivided into three virtual zones equidistant from the back to the front of the arena; counting the number of entries the lamb made into each of these zones enabled an estimation of its locomotor activity. The instrumental device and the food trough were situated in the same zone so movements between them were not included in the analysis of locomotion. Four cameras were used to record the lambs' behavior: one camera filmed the whole experimental chamber, the others were placed one at each side of and one above the trough. All cameras were connected to a video recorder and a monitor using a quadravision system that simultaneously displayed all four views.

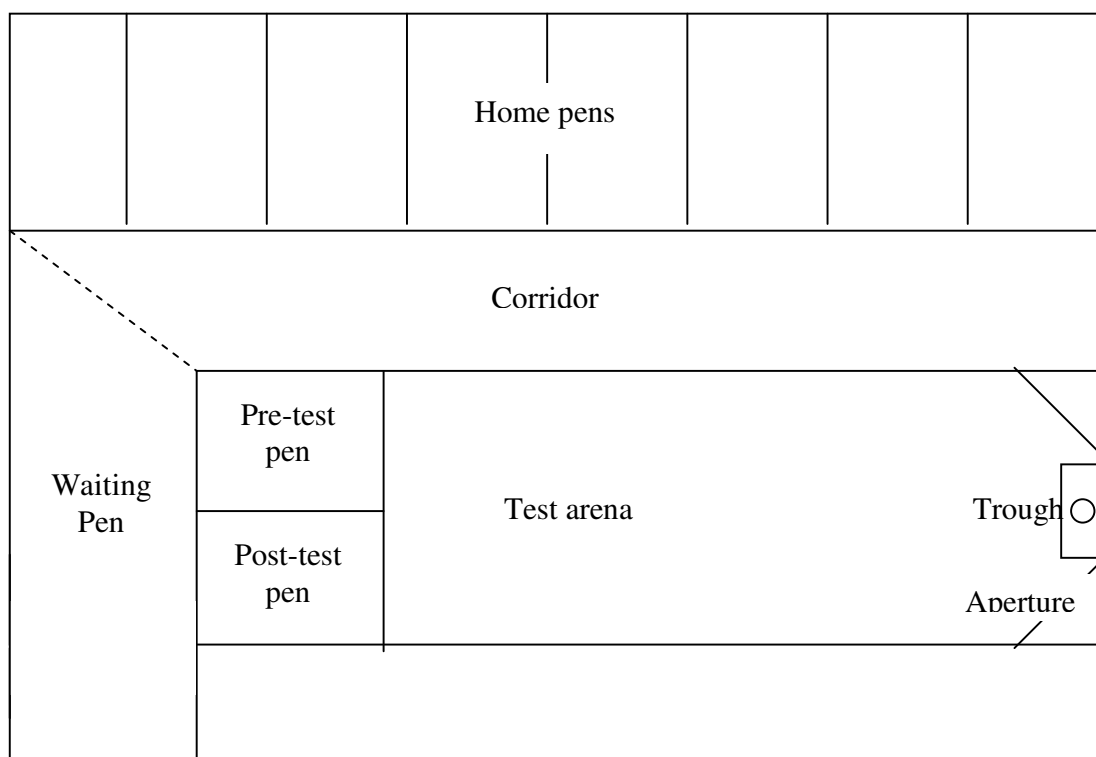


Figure 1. Plan of the experimental device.

Measurement of cardiac activity

Cardiac activity was recorded via two adhesive electrodes, one was placed on the lamb's right shoulder and the other on its left axillary region. The electrodes were connected to a transmitter housed in an elastic belt strapped around the animal's thorax. A receiver (Lifescop 6, Nikon Kodhen, Japan) was installed outside the experimental chamber to capture the signal sent by telemetry. This receiver was connected to a Macintosh computer running a data processing system (PowerLab, ADInstruments, GB). Cardiac data were recorded and analyzed using Chart software (version 3.6.8, HRV extension, ADInstruments, Australia).

Habituation procedure

At 15 weeks of age the lambs were submitted to a habituation procedure lasting three weeks. From Day 1 to Day 5 of this period an experimenter stayed in the home pens for half an hour each day. Between Day 6 and Day 15, the lambs were gently restrained and an elastic belt was strapped around the thorax once a day for 30 min. From Day 11 to Day 15, all the doors between the home pens, the waiting pen, the pre- and post-test pens and the test arena were opened for half of each day to allow the lambs to freely explore all the pens. During this "exploration period", food pellets were available in the trough in the test arena.

Training

From Day 16 to Day 30, the animals were trained five times a week to perform an operant task, i.e. to put their muzzle into the aperture to break the photobeam and thereby receive food pellets. The lambs were led in groups of eleven or twelve into the waiting pen. Two groups were trained during the morning and two during the afternoon. From the waiting pen, each lamb was led individually to the pre-test pen where an experimenter fitted the elastic belt and two electrodes; the latter procedure took about 30 s. The lamb was then left alone in the pre-test pen for 30 s after which the door to the test arena was opened thus enabling the lamb to enter. Each lamb could obtain up to 4 food rewards by breaking the photobeam during a session. Half of the lambs received rewards consisting of 50 g food pellets while the other half received food pellets weighing 10 g. This shaping was organized so that the lambs could first obtain the food reward

by simply looking at the aperture, then only when smelling its border and finally only when it poked its muzzle into the aperture. After the last reward was delivered, the door leading to the post-test pen was opened, the lamb was led into it and the belt and electrodes were removed. The lamb was then immediately returned to the waiting pen. In this pen, and on every two days of the last two weeks of training, the lamb was subjected to blood sampling (10 ml) 15 min after its entrance into the test arena. When all lambs in a group had received their training session they were returned to their home pen.

Test sessions and treatments

The lambs were allocated to one of four treatment groups and from Day 31 to Day 39, they were exposed to their pre-assigned treatment. The procedures for handling and food delivery remained the same as those used for the last week of training. Each treatment consisted of three successive steps of three sessions each, one session per day. Twelve lambs that had been trained with the small reward ($r = 10$ g) received a large reward ($R = 50$ g) in step 1 (positive contrast) and were then given a small reward in step 2 (negative contrast) and step 3. This treatment is referred to as $rRrr$ with r representing a small reward during training and steps 2 and 3 and R a large reward in step 1. Eleven lambs that had been trained with the large reward were subjected to a small reward in step 1 before again receiving a large reward in steps 2 and 3, i.e. they were exposed to a negative contrast followed by positive contrast. This treatment is referred to as $RrRR$. Eleven lambs trained with the large reward were subjected to the same large reward in steps 1 and 2 and then to no reward in step 3 (i.e. extinction and negative contrast in step 3). This treatment is referred to as $RRR0$. The remaining eleven lambs were submitted to the same schedule but with the small reward instead of the large one. This treatment is referred to as $rrr0$.

Lambs receiving large rewards were fed low quality hay in the home pen while those receiving small rewards or no reward were given high quality hay; this procedure was used to ensure that all lambs received approximately the same volume of hay and the same amount of energy per day.

Measures

For each session, the numbers of vocalizations were measured as a general indicator of stress [38], and the other behaviors were analyzed based on the video recordings using The Observer software (Noldus, NL). We focused on the frequency of operant responses (numbers of times the lamb attempted to break the photobeam to get a reward) and locomotor activity (numbers of zones traversed). Not every operant attempt resulted in food delivery because the muzzle may not have been introduced far enough to break the beam. This explains why there can be more than 4 operant attempts even though the number of food rewards delivered never exceeds four.

Mean heart beat period (meanRR) and the root of the mean squares of successive differences (RMSSD), which is an indicator of heart rate variability, were recorded. Taken together, these measurements make it possible to assess sympathovagal balance [39].

All blood samples were immediately centrifuged before storage at -20°C. The plasma levels of total cortisol were then assessed using a radioimmunoassay based on an antibody produced in rabbits [40].

Statistical analyses

All the measures, except cortisol levels, were analysed for the last training session (Session -1, on Day 30) and for each of the nine test sessions (Sessions 1 to 9, from Day 31 to Day 39). Cortisol levels were analysed on the last training session and on the first and third session of each step of the test sessions. First, to detect changes across sessions, we analysed the frequency of operant responses, locomotor activity and the number of vocalizations. Second, we focused on the interval immediately following the reward in order to determine if there was agreement with expectations. We only took cardiac measurements 10 s after the first food reward delivery of each session because this response may have influenced those made to succeeding deliveries. All measures were log-transformed before statistical analysis.

To take into account the last training session, we ran ANOVAs for mixed models including the lamb as a random factor nested in treatment, session, and their interaction as fixed effects. Then,

when considering differences between the three successive steps, we ran ANOVAs for mixed models including the lamb as a random factor nested in treatment, session (except the last training session), step, and their interactions as the fixed effects. We excluded the last training session so that session and step effects were not confounded.

After testing for homogeneity of residual variance, post-hoc comparisons were performed using Least Square Means Differences (LSD). The significance limit was set at $p = 0.05$ and the tendency limit was set at $p = 0.1$.

RESULTS

Vocalizations

There were no detectable treatment effects on the differences in the frequency of vocalizations recorded in the last training session and during Step 1.

During Step 2, the frequency of vocalizations increased significantly between Sessions 5 and 6 (i.e. second and third sessions of Step 2) for lambs of the **rRrr** treatment (bold letter indicates the step concerned). These lambs received a small reward after having been trained with it and were then shifted to the large reward. Thereafter their frequency of vocalizations decreased significantly between Sessions 6 and 7 (i.e. third session of Step 2 and first session of Step 3) while they were maintained on the small reward (Fig. 2; $F_{12,316}(\text{session} \times \text{step} \times \text{treatment}) = 2.18$, $p < 0.05$).

During Step 3, lambs from treatments for which the reward was suppressed (**rrr0** and **RRR0**) vocalized much more during the second and third sessions of suppression than before suppression, while a tendency towards increased vocalization during the first session of suppression was only apparent in lambs exposed to suppression of the large reward (**RRR0**) (Fig. 2; $F_{12,316}(\text{session} \times \text{step} \times \text{treatment}) = 2.18$, $p < 0.05$).

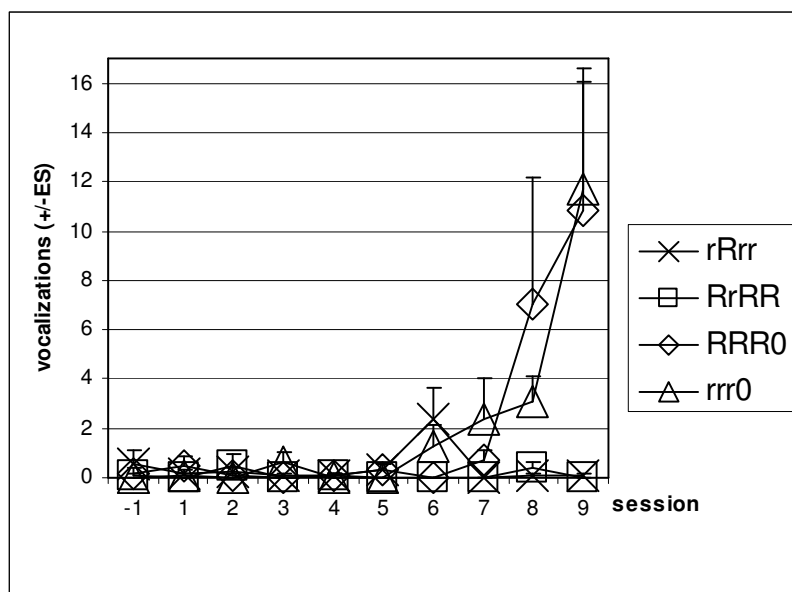


Figure 2. Changes in means and standard errors of the numbers of vocalizations in each test session (1-9) from those recorded during the last training session (Session -1). We compared: lambs trained with a small reward, given a large one in Step 1 and a small one in Steps 2 and 3 (rRrr, $n = 12$); lambs trained with a large reward, given a small one in Step 1 and a large one in Steps 2 and 3 (RrRR, $n = 11$); lambs trained with a large reward, given the same in Steps 1 and 2 but no reward in Step 3 (RRR0, $n = 11$); and lambs submitted to the same schedule but with the small reward instead of the large one (rrr0, $n = 11$).

Frequency of operant responses

The frequency of operant responding was higher during the last training session for lambs receiving the small reward (rRrr and rrr0) than for those given the large one (RrRR and RRR0) (Fig. 3; $F_{27,357}(\text{session} \times \text{treatment}) = 24.5$, $p < 0.001$).

During Step 1, lambs that had been shifted from the large reward to the small one (RrRR) made more operant attempts than those that always received the small reward (rrr0) (Fig. 3; $F_{6,34.9}(\text{step} \times \text{treatment}) = 99.05$, $p < 0.001$).

During Step 2, lambs that received the large reward after having been trained with it and were then shifted to the small one during Step 1 (RrRR) tended towards fewer operant responses than

those that always received the large reward (RRR0) (Fig. 3; $F_{6,34,9}(\text{step} \times \text{treatment}) = 99.05$, $p < 0.001$).

During the first session of Step 3, lambs submitted to the suppression of a large reward (RRR0) made more operant attempts than those from the three other treatments. Lambs exposed to suppression of the small reward (rrr0) also made more operant responses than rewarded ones (RrRR and rRrr) (Fig. 3; $F_{12,39,1}(\text{session} \times \text{step} \times \text{treatment}) = 3.54$, $p < 0.01$).

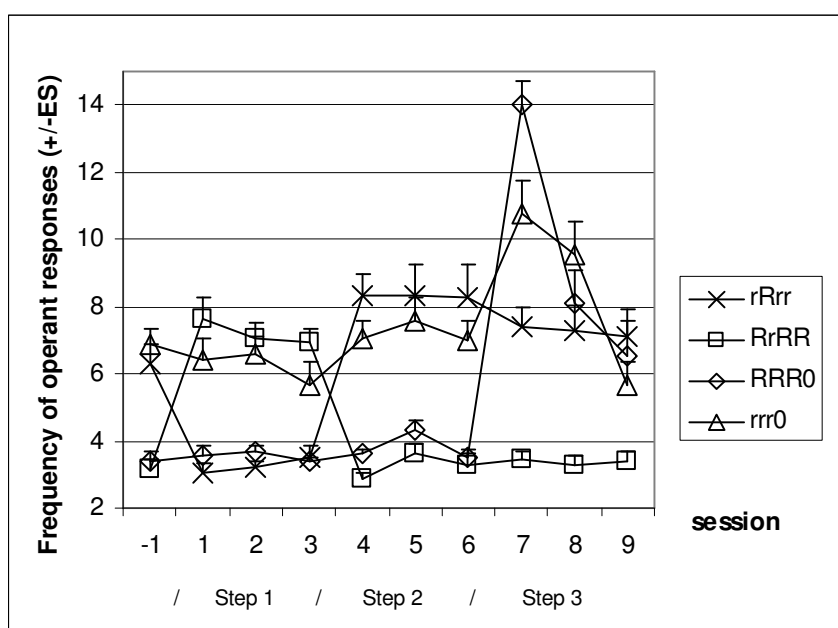


Figure 3. Changes in means and standard errors of the numbers of operant responses per minute in each test session (1-9) from those recorded during the last training session (Session -1). We compared: lambs trained with a small reward, given a large one in Step 1 and a small one in Steps 2 and 3 (rRrr, $n = 12$); lambs trained with a large reward then given a small one in Step 1 and a large one in Steps 2 and 3 (RrRR, $n = 11$); lambs trained with a large reward, given the same reward in Steps 1 and 2 and then none in Step 3 (RRR0, $n = 11$); and lambs given the same schedule but with the small reward instead of the large one (rrr0, $n = 11$).

Locomotor activity

During the final training session lambs receiving the small reward (**rRrr** and **rrr0**) walked more than did those receiving the large one (**RrRR** and **RRR0**) (Fig. 4; $F_{27,357}(\text{session} \times \text{treatment}) = 17.78, p < 0.001$).

During Step 1, no differences in locomotor activity were observed between treatment groups. During Step 2, lambs shifted back to the small reward after first having been shifted to the large one (**rRrr**) tended to walk more than those that always received the small reward (**rrr0**) (Fig. 4, $F_{6,316}(\text{step} \times \text{treatment}) = 70.24, p < 0.001$). During Step 3, lambs exposed to suppression of the large reward (**RRR0**) traversed more zones than those submitted to suppression of the small reward (**rrr0**). The lambs in these two treatment groups also walked more than the others (Fig. 4, $F_{6,316}(\text{step} \times \text{treatment}) = 70.24, p < 0.001$).

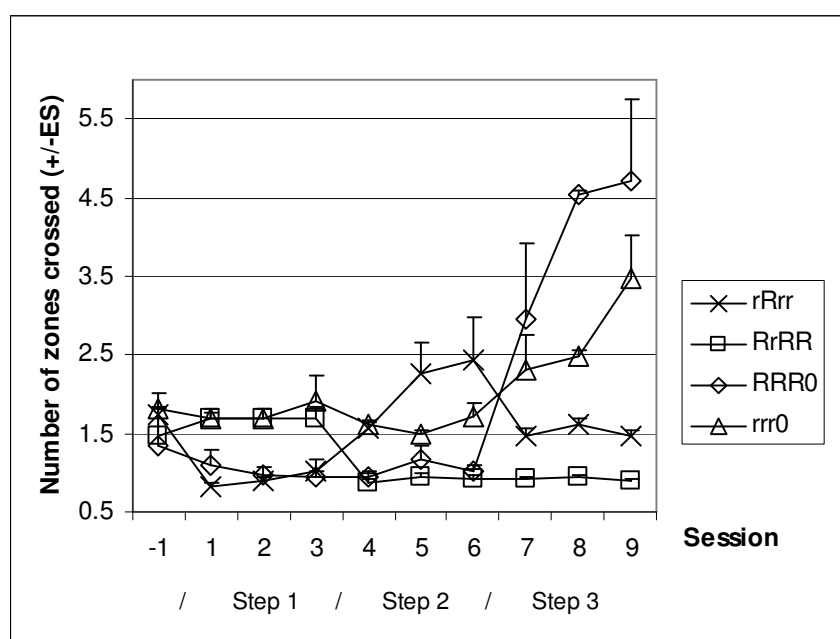


Figure 4. Changes in means and standard errors of the numbers of zones traversed per minute in each test session (1-9) from those recorded during the last training session (Session -1). We compared: lambs trained with a small reward, given a large one in Step 1 and a small one in Steps 2 and 3 (**rRrr**, $n = 12$); lambs trained with a large reward, given a small one in Step 1 and a large one in Steps 2 and 3 (**RrRR**, $n = 11$); lambs trained with a large reward, given the same reward in Steps 1 and 2 and then no reward in Step 3 (**RRR0**, $n = 11$); and lambs given the same schedule but with the small reward instead of the large one (**rrr0**, $n = 11$).

Cardiac activity

No treatment effects were observed when meanRR and RMSSD were measured immediately after the delivery of food reward at the end of training. MeanRR decreased in lambs of the RRR0 treatment between the last training session and the first test session (Fig. 5; $F_{9,379}(\text{session} \times \text{treatment}) = 2.03$, $p < 0.05$) and tended to decrease between Steps 1 and 2 when the size of the reward had remained the same from training to Step 2. MeanRR and RMSSD decreased markedly between Steps 1 and 2, when the reward was reduced after first having been increased (rRrr) (Fig. 5; $F_{6,314}(\text{step} \times \text{treatment}) = 6.61$, $p < 0.001$). MeanRR also tended to be shorter in lambs given a smaller reward during Step 2 (rRrr) than in those that had always received the small reward (rrr0). Between Steps 2 and 3, meanRR tended to fall while RMSSD decreased significantly with the suppression of the large reward (RRR0) (Fig. 6; $F_{6,314}(\text{step} \times \text{treatment}) = 2.66$, $p < 0.01$). When the small reward was suppressed (rrr0), meanRR tended to increase while RMSSD decreased. In Step 3, meanRR and RMSSD tended to be shorter when the large reward was suppressed (RRR0) rather than the small one (rrr0).

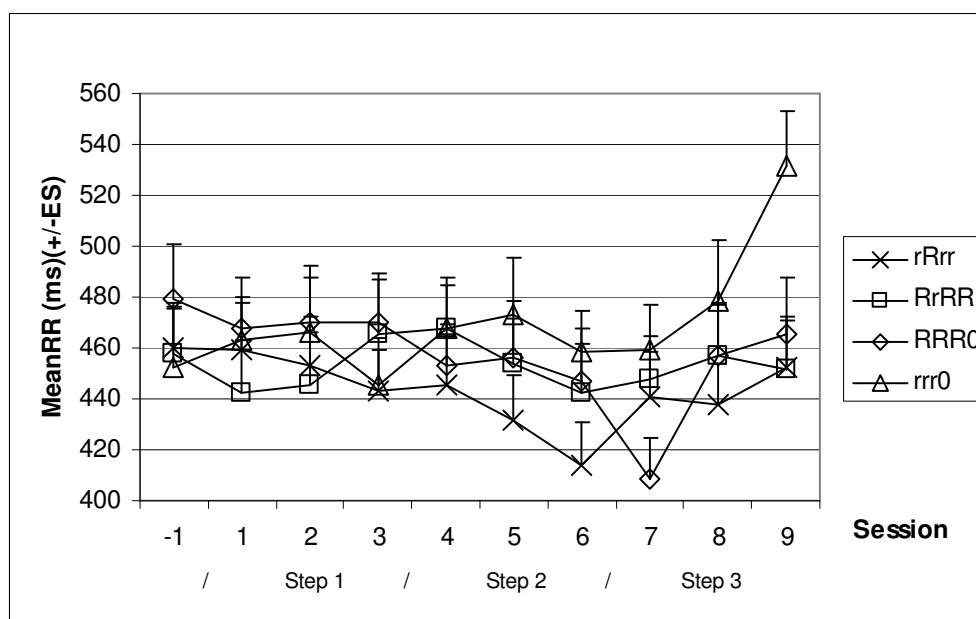


Figure 5. Changes in means and standard errors of the meanRR during the 10s following the first reward in each test session (1-9) from those recorded in the last training session (Session -1). We compared: lambs trained with a small reward, given a large one in Step 1 and a small one in Steps 2 and 3 (rRrr, $n = 12$); lambs trained with a large reward, given a small one in Step 1 and a large one in Steps 2 and 3 (RrRR, $n = 11$); lambs trained with a large reward, given the same reward in Steps 1 and 2 and then no reward in Step 3 (RRR0, $n = 11$); and lambs given the same schedule but with the small reward instead of the large one (rrr0, $n = 11$).

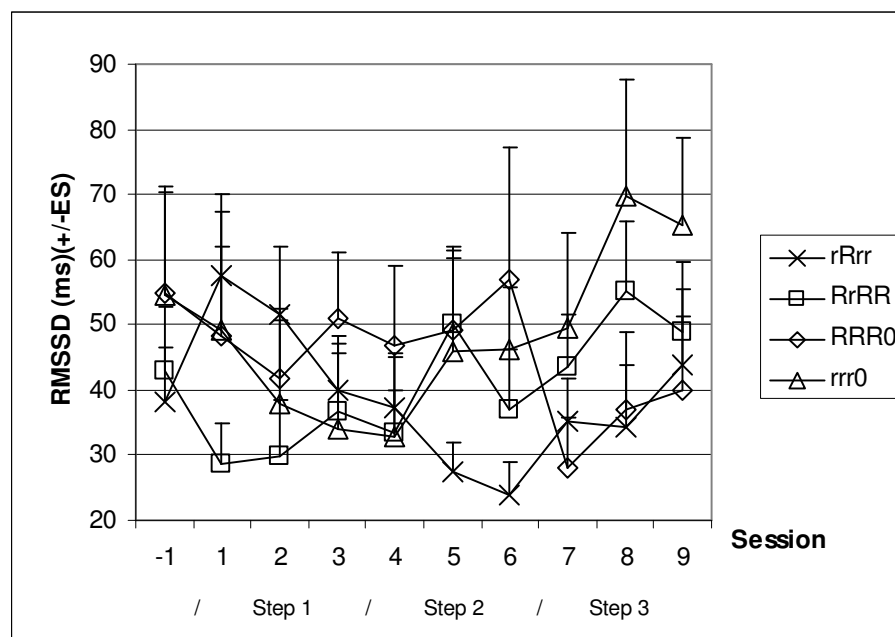


Figure 6. Changes in means and standard errors of the RMSSD during the 10s following the first reward in each test session (1-9) from those recorded in the last training session (Session -1). We compared: lambs trained with a small reward, given a large one in Step 1 and a small one in Steps 2 and 3 (rRrr, $n = 12$); lambs trained with a large reward, given a small one in Step 1 and a large one in Steps 2 and 3 (RrRR, $n = 11$); lambs trained with a large reward, given the same reward in Steps 1 and 2 and then no reward in Step 3 (RRR0, $n = 11$); and lambs given the same schedule but with the small reward instead of the large one (rrr0, $n = 11$).

Cortisol levels

There were no apparent treatment effects on plasma cortisol levels at the end of training. However, plasma cortisol increased significantly between the last training session and the first session of Step 1 when the amount of reward was changed (rRrr and RrRR) and tended to increase when the small reward remained the same (rrr0) (Fig. 7; $F_{18,241}(\text{session} \times \text{treatment}) = 1.54$, $p < 0.1$). Between the first and the third sessions of Step 1, cortisol levels increased significantly without any change of the reward when this was small (rrr0) but decreased in lambs exposed to a change in reward size (rRrr and RrRR) (Fig. 7; $F_{11,202}(\text{session} \times \text{step} \times \text{treatment}) = 3.08$, $p < 0.001$). When there was no change in reward size (rrr0 and RRR0) cortisol levels

decreased significantly between the third session of Step 1 and the first session of Step 2 but increased between the first and third sessions of Step 2.

Plasma cortisol fell significantly between the third session of Step 2 and the first session of Step 3 when the large reward was suppressed (RRR0) but increased when there was no change in the small reward (rRrr). Between the first and third sessions of Step 3, cortisol levels decreased with no change in the reward when this was small (rRrr) but increased when the small reward was suppressed (rrr0). Moreover, the cortisol levels measured after the suppression of a small reward were significantly higher than those found after suppression of a large reward during the third session of Step 3.

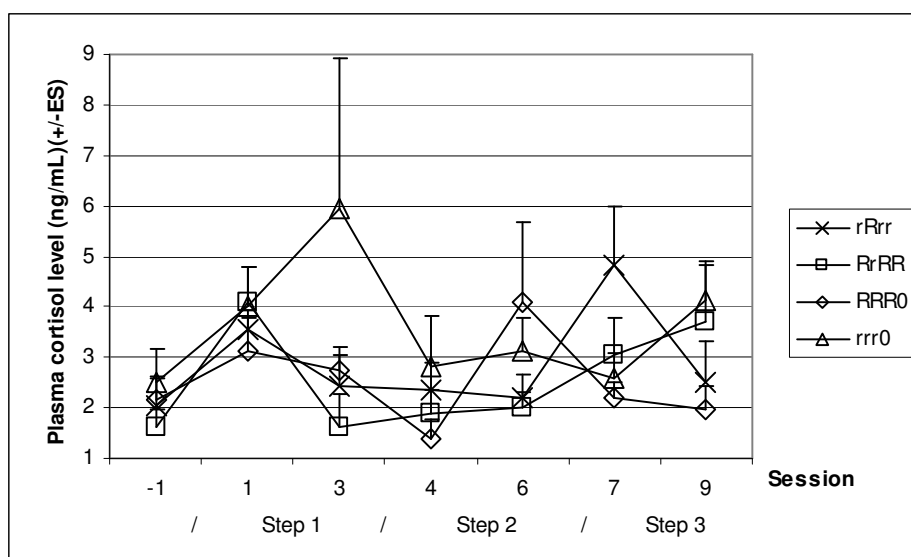


Figure 7. Changes in means and standard errors of plasma cortisol levels 15 min after the beginning of test sessions 1, 3, 4, 6, 7 and 9 from those found in the last training session (Session -1). We compared: lambs trained with a small reward, given a large one in Step 1 and a small one in Steps 2 and 3 (rRrr, $n = 12$); lambs trained with a large reward, given a small one in Step 1 and a large one in Steps 2 and 3 (RrRR, $n = 11$); lambs trained with a large reward, given the same reward in Steps 1 and 2 and then no reward in Step 3 (RRR0, $n = 11$); and lambs given the same schedule but with the small reward instead of the large one (rrr0, $n = 11$).

DISCUSSION

The present study asked if lambs are able to form expectations and whether a discrepancy from expectations induces emotional responses. Behavioral responses were measured firstly to determine whether lambs could perceive a change in the amount of a food reward, and secondly, in combination with cardiac and cortisol reactions, to establish if such a discrepancy from an expected event influenced their emotional state.

The main results of this study are: (i) When the amount of the reward was decreased or suppressed, lambs performed the operant task more often, walked more and showed increased heart rate. (ii) These responses were more marked when a large reward was decreased or suppressed. (iii) A decline in the frequency of the operant task was the only apparent response to accompany an increase in the size of the reward. (iv) The “emotional” responses to negative contrast were greater if they followed exposure to a positive contrast situation.

At the end of training lambs receiving the small reward made more operant responses (i.e. they placed their muzzle in the aperture to obtain food more often) and walked more in the experimental chamber than did lambs receiving the large reward. However, at this stage there was no detectable difference in cardiac activity. Therefore, it could be argued that lambs can perceive the intrinsic value of a reward with no emotional consequences.

After training ended, variations in the amount of the food reward were accompanied by changes in both behavior and cardiac activity. An increased frequency of the operant task was particularly evident when the size of the reward was reduced, i.e., negative contrast. Moreover, when a small reward was given lambs that had previously received a large one made more operant responses than those that had always received the small reward. Conversely, an increased reward resulted in fewer operant responses and this reduction was greater in the lambs that had always received the large reward. Thus, lambs do not only respond to the intrinsic value of a reward but also according to their previous experience of it.

According to the generalization decrement theory, a change in the learning context of an operant task (in our case a change in reward size) can elicit a decrease in the performance of the task whatever the nature of the change [41]. However, in the present study although decreases and increases in the size of the food reward both correspond to a change in the learning context they exerted opposite effects, i.e. increased and decreased operant responding, respectively. This

pattern of responding argues against the suggestion that changes in performance were due to a generalization decrement. In contrast, our results suggest that the lambs compared the reward to the one they had previously obtained and that they adjusted their performance accordingly. In other words, lambs seem able to form expectations.

In the present study, negative contrasts were accompanied by an increase in the locomotor activity of lambs, i.e., they covered more distance. This increase in locomotion cannot be explained by the necessity to walk from the trough, where the food reward was delivered, to the site of the operant apparatus because the two devices were situated next to each other. In line with previous researchers we consider that increases in operant performance and locomotion result from frustration [22-26]. This interpretation is supported by our findings that negative contrasts resulting from changes from a large reward to a small one or to no reward resulted in increased heart rate (i.e., lower meanRR) and decreased variability (RMSSD). In lambs, RMSSD is influenced by the parasympathetic branch of the autonomic nervous system, with decreased RMSSD indicative of a low activation of the parasympathetic branch [39]. The present decrease in RMSSD suggests that the increased heart rate reflected a lack of activation of the parasympathetic control, which is in turn indicative of stress [42]. Therefore, exposure to negative contrast is likely to produce frustration and stress.

We used four kinds of negative contrasts: decrease from large to small reward, the same decrease following positive contrast, suppression of a small reward, and suppression of a large reward. The effects of exposure to negative contrast varied according to whether or not it was the first time the animal experienced it, and to its nature, i.e. decrease or suppression of the reward. When contrasts were applied for the first time, negative contrast induced increased operant performance without modification of locomotor or cardiac activity. When the negative contrast followed a positive one, the increase in operant performance was more pronounced and it was accompanied by increases in locomotion and heart rate as well as decreased heart rate variability. Suppression affected behavior more strongly than did a mere decrease in the size of the reward; the increases in operant responding and locomotion were more marked than for other contrasts and the lambs vocalized. Finally, suppression of a large reward elicited greater responses than that of a small one; increases in the frequency of vocalizations and operant responding were apparent from the first session of suppression and locomotor activity was more pronounced. These findings suggest that lambs are sensitive to the size of the contrast (discrepancy) and further support our

conclusion that lambs form expectations according to previous experience and that they compare their actual environment with their pre-formed expectations.

Heart rate increased and became less variable after a shift from the large to the small reward and upon the suppression of the large reward, but suppression of the small reward exerted opposite effects. These contrasting results are likely to reflect differences in the value of the rewards (low for small rewards) and in the degree of shift-induced frustration (high when a large reward is suppressed or is changed to a small one). A shift from a small amount of food to no food might bear little biological relevance because a 10 g food pellet may not have been particularly rewarding in the first place. The decreased heart rate found after suppression may have reflected habituation to the experimental set up, particularly since suppression was only applied after seven sessions and that experimental conditions remained the same throughout this time.

We observed only few effects of positive contrasts. This is in accordance with the literature where it is reported that positive contrasts are less effective than negative ones [43]. Positive contrast effects are more likely to be observed in cases of a marked difference between the size of two rewards [43], in specific operant tasks (e.g. running a long corridor) [29, 44], and after a previous negative contrast [29, 45]. In our experiment, the positive contrast affected the lambs only when it occurred after a negative contrast. In that case, it induced a decrease in operant performance with no apparent emotional response. Therefore, positive contrasts may be less relevant to animals than negative ones.

The present plasma cortisol results were not consistent with the changes in the size of reward or the behavioral and cardiac responses of the lambs. Indeed, significant variations were even observed between sessions during which the lambs received the same amount of reward. It may be that our food rewards were too small for a decrease to induce any significant change in pituitary-adrenocortical activity [46], indeed none of the lambs were food deprived because they received hay *ad libitum* [47]. Negative contrasts have been reported to affect adrenocortical activity in rats, hens and squirrel monkeys but not in pigs or goats [48]. The present results confirm that negative contrasts do not always induce meaningful variations in cortisol levels.

In conclusion, we have shown that lambs' responses to events occurring in their environment vary with their previous experience of those events. Lambs are thus likely to form expectations and to compare the actual state of the environment at any given time to the expected one. Moreover, the result of this evaluation can modulate their emotional responses; indeed the lambs

were particularly sensitive to negative contrasts and they expressed emotional responses to them in the form of increased operant responding, locomotion and tachycardia and reduced heart rate variability. We previously reported that the emotional responses of lambs exposed to a negative event varied according to the predictability of that event [9]. Collectively, this earlier finding and the present one support the notion of cognitive intervention in the elicitation and expression of emotionality in lambs. Research on brain structures involved in the experience of frustration should make it possible to further illuminate this suggestion by determining if the pattern of activation is analogous to that observed in humans [10, 49, 50].

Other farmed mammals, such as pigs and cattle, are considered to have good cognitive abilities [2] and it is therefore likely that they too are able to form expectations. In view of the potentially harmful effects of negative contrasts described here and elsewhere (11, 18, 21, 23) it is clear that wherever possible we should strive to avoid their occurrence in the environment of farmed or captive animals. By reducing the stress and frustration associated with negative contrasts this, in turn, would help to safeguard or improve the animals' welfare.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are most grateful to G. Després for discussions about the protocol, to E. Delval, G. Toporenko and S. Andanson for their help in data recording and analysis, and to D. Chassaing, C. Ravel and D. Gouttebel for animal care. They thank also J. Aufrère and P. Nozière for their help in determining the quality and quantity of the food ration for each treatment, and T. Vimal, J. Ferreira and J.P. Chaise for their technical support. They are grateful to Bryan Jones for his help in writing the present manuscript.

LITTERATURE CITED

- [1] Dawkins MS. From an animal point of view: Motivation, fitness, and animal welfare. *Behav Brain Sci* 1990;13:1-9.
- [2] Nicol CJ. Farm animal cognition. *Anim Sci* 1996;62:375-391.
- [3] Damasio A. Fundamental feelings. *Nature* 2001;413:781.

- [4] Lazarus RS, Averill JR, Opton EM Jr. Towards a cognitive theory of emotion. In: Arnold MB, editor. *Feelings and Emotions: the Loyola Symposiums*. New York: Academic Press; 1970:p207-232.
- [5] Scherer KR. Appraisal theory. In: Dalglish T, Power M, editors. *Handbook of Cognition and Emotion*. Chichester: John Wiley & Sons; 1999:p637-663.
- [6] Dantzer R. Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *J Anim Sci* 2002;80:E1-E9.
- [7] Désiré L, Boissy A, Veissier I. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behav Process* 2002;60:165-180.
- [8] Désiré L, Veissier I, Després G, Boissy A. On the way to assess emotions in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *J Comp Psychol* 2004;118:363-374.
- [9] Greiveldinger L, Veissier I, Boissy A. The possibility to predict aversive events can reduce emotional responses in sheep. In: 29th international Ethological conference. Budapest, Hongrie;2005:p88.
- [10] Schoenbaum G, Roesch M. Orbitofrontal Cortex, Associative Learning, and Expectancies. *Neuron* 2005;47:633-636.
- [11] Mendl M. Assessing the welfare state. *Nature* 2001;410:31-32.
- [12] Ursin H, Eriksen HR. The cognitive activation theory of stress. *Psychoneuroend* 2004;29:567-592.
- [13] Keltner JRFA, Fan C, Redfern R, Inglis B, Fields HL. Isolating the modulatory effect of expectation on pain transmission: a functional magnetic resonance imaging study. *J Neurosci* 2006;26:4437-4443.
- [14] Benedetti F, Arduino C, Costa S, Vighetti S, Tarenzi L, Rainero I, Asteggiano G. Loss of expectation-related mechanisms in Alzheimer's disease makes analgesic therapies less effective. *Pain* 2006;121:133-144.
- [15] Berridge KC. Motivation concepts in behavioral neuroscience. *Physiol Behav* 2004;81:179-209.

- [16] Romero LM, Levine S, Sapolsky RM. Adrenocorticotropin secretagog release: Stimulation by frustration and paradoxically by reward presentation. *Br Res* 1995;676:151-156.
- [17] Kawasaki K, Iwasaki T. Corticosterone levels during extinction of runway response in rats. *Life Sci* 1997;61:1721-1728.
- [18] Levine S. Influence of psychological variables on the activity of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis. *Eur J Pharm* 2000;405:149-160.
- [19] Rodenburg TB, Koene P, Bokkers EAM, Bos MEH, Uitdehaag KA, Spruijt BM. Can short-term frustration facilitate feather pecking in laying hens. *Appl Anim Behav Sci* 2004;91:85-101.
- [20] Amsel A. The role of frustrative nonreward in noncontinuous reward situations. *Psychol Bull* 1958;55:102-119
- [21] Amsel A. Précis of frustration theory: an analysis of dispositional learning and memory. *Psychon Bull Rev* 1994;1:280-296.
- [22] Bishop JD, Malven PV, Singleton WL, Weesner GD. Hormonal and behavioral correlates of emotional states in sexually trained boars. *J Anim Sci* 1999;77:3339-3345.
- [23] Carbonaro DA, Friend TH, Dellmeier GR, Nuti LC. Behavioral and physiological responses of dairy goats to food thwarting. *Physiol Behav* 1992; 51:303-308.
- [24] Haskell MJ, Vilarino M, Savina M, Atamna J, Picard M. Do broiler chicks have a cognitive representation of food quality? Appetitive, behavioural and ingestive responses to a change in diet quality. *Appl Anim Behav Sci* 2001;72:63-77.
- [25] Gallup GGJr, Altomari TS. Activity as a postsituation measure of frustrative nonreward. *J Comp Physiol Psychol* 1969;68:382-384.
- [26] Dunlap WP, Hugues LF, O'Brien TJ, Lewis JH, Dachowski L. Goalbox activity as a measure of frustration in a single runway. *Psychon Sci* 1971;23:327-328.
- [27] Panksepp J. Affective consciousness: Core emotional feelings in animals and humans. *Conscious Cogn* 2005;14(1):30-80.
- [28] Crespi LP. Quantitative variation of incentive and performance in the white rat. *Am J Psychol* 1942;55:467-517.

- [29] Flaherty CF. Incentive contrast: A review of behavioral changes following shifts in reward. *Anim Learn Behav* 1982;10:409-440.
- [30] Johannesson T, Ladewig J. The effect of irregular feeding times on the behaviour and growth of dairy calves. *Appl Anim Behav Sci* 2000;69:103-111.
- [31] Sandem AI, Janczak AM, Salte R, Braastad BO. The use of diazepam as a pharmacological validation of eye white as an indicator of emotional state in dairy cows. *Appl Anim Behav Sci* 2006;96:177-183.
- [32] Goodwin D, Davidson HPB, Harris P. A note on behaviour of stabled horses with foraging devices in mangers and buckets. *Appl Anim Behav Sci* 2006.
- [33] Duncan IJH, Wood-Gush DGM. Frustration and aggression in the domestic fowl. *Anim Behav* 1971;19:500-504.
- [34] Zulkifli I, Norazlina I, Htin NN, Juriah K. Physiological and behavioural responses of laying hens to repeated feed deprivation. *Archiv fur Geflugelkunde* 2006;70:22-27.
- [35] Widowski TM, Duncan IJH. Working for a dustbath: are hens increasing pleasure rather than reducing suffering? *Appl Anim Behav Sci* 2000;68:39-53.
- [36] Petherick JC, Watson GM, Duncan IJH. Failure of domestic fowl to show contrast in learning: the implications for welfare. *Appl Anim Behav Sci* 1990;28:265-272.
- [37] Haskell M, Coerse NCA, Forkman B. Frustration-induced aggression in the domestic hen: The effect of thwarting access to food and water on aggressive responses and subsequent approach tendencies. *Behav* 2000;137:531-546.
- [38] Manteuffel G, Puppe B, Schön PC. Vocalization of farm animals as a measure of welfare. *Appl Anim Behav Sci* 2004;88:163-182.
- [39] Després G, Boissy A, Désiré L, Le Neindre P, Veissier I. Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *J Anim Vet Adv* 2003;2:615-619.
- [40] Boissy A, Bouissou M-F. Effects of androgen treatment on behavioural and physiological responses of heifers to fear-eliciting situations. *Horm Behav* 1994;28:66-83.

- [41] Mackintosh NJ. Contrast effects: interactions between conditions of reinforcement. . In: Mackintosh NJ, editor. *The psychology of animal learning*. Academic press; 1974.
- [42] Porges SW. Cardiac vagal tone: a physiological index of stress. *Neurosci Biobehav Rev* 1995;19:225-233.
- [43] Marx MH. Positive contrast in instrumental learning from qualitative shift in incentive. *Psychon Sci* 1969;16:254-255.
- [44] Seybert JA, Mellgren RL. Positive contrast: control of ceiling effect using a long runway. *Psychol Rep* 1972;31:14.
- [45] Ehrenfreund D. Effect of drive on successive magnitude shift in rats. *J Comp Physiol Psychol* 1971;76:418-423.
- [46] Coover GD. Positive and negative expectancies: the rat's reward environment and pituitary-adrenal activity. In: Ursin H, Murison R, editors. *Biological and psychological basis of psychosomatic disease*. Oxford, Pergamon Press 1983.
- [47] Flaherty CF, Kelly J. Effect of deprivation state on successive negative contrast. *Bull Psychon Soc* 1973;1:365-367.
- [48] Lyons DM, Fong KD, Schrieken N, Levine S. Frustrative nonreward and pituitary-adrenal activity in squirrel monkeys. *Physiol Behav* 2000;71:559-563.
- [49] Abler B, Walter H, Erk S. Neural correlates of frustration. *NeuroReport* 2005;16:669-672.
- [50] Davidson MC, Horvitz JC, Tottenham JA, Fossella JA, Watts R, Ulug AM, Casey BJ. Differential cingulate and caudate activation following unexpected nonrewarding stimuli. *NeuroImage* 2004;23:1039-1045.

CHAPITRE 3

CRITERE DE CONTROLABILITE

Aversion des agneaux pour les événements incontrôlables

Greiveldinger L, Veissier I & Boissy A (In preparation). Aversivity of uncontrollable events in lambs. PsychoNeuroEndocrinology

1. Objectifs

Le but de cette expérimentation était de tester si le critère de contrôlabilité était utilisé par les agnelles pour évaluer leur environnement et si il influençait leurs réponses émotionnelles. Nous avons utilisé un paradigme de conditionnement opérant pour que certains animaux puissent interrompre un jet d'air et provoquer le retrait d'une grille qui les empêchait d'accéder à une récompense alimentaire. Notre hypothèse était que les effets comportementaux et physiologiques de ces événements aversifs seraient moins prononcés chez les animaux capables de contrôler leur interruption que chez ceux soumis exactement aux mêmes événements sans possibilité de contrôle.

2. Méthodes

Quarante-six agnelles ont été entraînées à passer individuellement et quotidiennement dans un parc de test au fond duquel une récompense alimentaire se trouvait. A 10 reprises au cours de chaque séance, un jet d'air se mettait à souffler juste à la surface du bol contenant la récompense et une grille glissait au-dessus du bol jusqu'à le recouvrir totalement, bloquant l'accès à l'aliment. La moitié des agnelles, soit 23 animaux, a été entraînée à interrompre le jet d'air et à ouvrir la grille en effectuant une tâche opérante (passer le museau dans une ouverture). A chacune de ces agnelles était couplée une autre agnelle « yoked » subissant exactement la même séance sauf que les interruptions du jet d'air et de l'obstruction par la grille ne dépendait pas de leur comportement.

Lors de chaque test, le comportement alimentaire, les vocalisations, l'activité locomotrice, l'orientation de la tête de l'animal, la fréquence de réalisation de la tâche opérante, la fréquence

cardiaque et sa variabilité ont été mesurés en continu. Le cortisol plasmatique a été dosé à la fin de certaines sessions.

3. Résultats

Tout d'abord, parmi les 23 agnelles entraînées à effectuer la tâche opérante, seules 7 ont parfaitement acquis la tâche c'est-à-dire introduire suffisamment le museau dans l'ouverture pour couper la cellule photoélectrique et ainsi interrompre les événements aversifs, 6 en sont restées à une des étapes de l'entraînement sans que nous ne parvenions à les faire progresser davantage (elles se postaient devant l'ouverture en dirigeant leur tête vers elle ou en la touchant avec le museau mais sans introduire leur museau à l'intérieur), et 10 n'ont pas acquis la tâche. Ces 10 agnelles et leurs agnelles « yoked » couplées ont dû être écartées de l'étude. Les 6 agnelles intermédiaires ont été conservées, l'expérimentateur déclenchant lui-même l'arrêt des événements lorsque les agnelles s'approchaient de l'ouverture.

Les 26 agnelles ayant finalement participé à l'étude (les 13 pouvant contrôler et leur 13 « yoked ») ont réagi aux événements aversifs en adoptant des positions d'oreilles dressées ou en arrière et par une tachycardie transitoire. Les positions d'oreilles dressées et la tachycardie étaient moins prononcées chez les agnelles contrôlant l'interruption des événements aversifs. De plus, lorsqu'elles attendaient d'entrer en test dans le parc de pré-test, les agnelles qui pouvaient contrôler l'interruption de l'événement aversif étaient plus orientées vers la porte d'entrée que les agnelles « yoked »; et une fois entrées en test, elles étaient moins orientées vers la porte de sortie, sautaient moins contre les parois, commençaient à manger plus tôt, passaient plus de temps à manger et leur fréquence cardiaque était plus faible et moins variable. Par ailleurs, les différences de fréquence cardiaque entre l'animal contrôlant et son partenaire « yoked » étaient plus prononcées dans les paires où l'animal contrôlant avait parfaitement acquis la tâche opérante que dans celles où il était resté au niveau d'une étape de l'entraînement ; dans ces paires où la tâche était parfaitement acquise, l'agnelle contrôlant passait moins de temps en vigilance, bêlait moins et mangeait plus que son partenaire « yoked ». Ces agnelles étaient aussi celles qui réagissaient le moins aux événements aversifs.

4. Conclusions

Les résultats de cette expérimentation montrent que les réponses des agnelles à un environnement stressant varient en fonction de la possibilité qu'elles ont d'exercer un contrôle sur certains événements de cet environnement. Un événement aversif est moins stressant pour les agnelles quand elles peuvent en contrôler l'interruption. De plus, nos résultats suggèrent que les effets bénéfiques de la possibilité de contrôle sur un événement aversif diminuent si l'efficacité du contrôle n'est pas maximale.

Aversivity of uncontrollable events in lambs

Greiveldinger L, Veissier I and Boissy A

Institut National de Recherche Agronomique, UR1213 Herbivores, Site de Theix, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

Psychoneuroendocrinology (To be submitted in september)

ABSTRACT

The identification of the cognitive processing by which animals evaluate their environment enables to predict situations that may alter their welfare. Appraisal theories developed in cognitive psychology offer a framework to study such cognitive processing. Here, we investigated whether the controllability of an aversive event (i.e. an airblast and a sliding grate preventing access to a food reward) affect emotional responses of lambs. The animals could (vs. could not) interrupt the aversive event and thus gain access to food by performing an operant task (i.e. introducing their muzzle in an aperture). Among lambs that were trained to perform the operant task, 7 lambs completely acquired it and 6 acquired it partly (i.e. they only approached their muzzle near the aperture). Each of these 13 lambs that acquired completely or partly the task was paired with a “yoked” partner denied of the possibility to control the interruption of the aversive event. Behaviour, cortisol and cardiac activity were recorded and groups were compared with ANOVAs for mixed models. Compared to the lambs denied of the possibility to control the interruption of the aversive event, the lambs that could control were more ready to enter and stay in the test arena, and more ready to eat there. These differences were generally more marked in pairs where the operant task had been fully acquired. The presentation of the aversive event was followed by transient pointed backwards position of the ears and increase in heart rate in all lambs. These responses were less pronounced in controlling lambs that had completely acquired the operant task. Our study shows that an aversive situation is perceived as less stressful by sheep

when they can exert a control on it. Implications for improving the welfare of animals are discussed.

INTRODUCTION

Animal welfare is to do with the feelings experienced by animals (Duncan, 2005). Nevertheless, without the possibility of a verbal report, what an animal can feel is difficult to grasp. Some appraisal theories developed in cognitive psychology (Lazarus *et al.*, 1970) offer an operational and heuristic framework to study emotions in animals (Dantzer, 2002, Désiré *et al.*, 2002) as they can free themselves from the verbal report and are based on elementary cognitive processes. According to those theories, emotions result from a cognitive appraisal made by the individual facing a triggering event. According to Scherer (1999), this appraisal is accomplished according to a limited number of elementary criteria such as the novelty of the event, its intrinsic pleasantness, its significance according to the needs or expectations of the individual, the possibilities for the individual to exert a control over it... Applied to animals and according to their cognitive abilities, this framework could help to analyse how they feel about their environment. The emotional experience felt by an animal facing a triggering event can be assessed according to a likely appraisal process on the one hand and the behavioural and physiological responses on the other hand (e.g. behavioural responses such as startle and autonomous responses such as increased heart rate) (Désiré *et al.*, 2002). It has already been shown that lambs are sensitive to several simple appraisal criteria such as the suddenness and unfamiliarity of an event (Désiré *et al.*, 2004), or the unpredictability of an event (Greiveldinger *et al.*, 2007). Those criteria were shown to influence emotional responses such as the tachycardia and the startle response to a sudden event (Greiveldinger *et al.*, 2007).

The criterion of controllability is of prime importance for welfare studies for several reasons. In humans, the possibility to exert a control on the challenging environment diminishes anxiety (Sartory & Daum, 1992) and stress (Ursin & Olf, 1993). Actually, according to Ursin and Olf, stress responses should be considered as an alarm system that is triggered partly by the absence or the loss of control. More particularly, the possibility to exert a control on the termination of an aversive event reduces the negative effects of this event (Miller, 1978) due to the event becoming less aversive (Armfield, 2006a). On the contrary, a perceived lack of control can enhance stress

(Ursin & Olf, 1993) and strongly decrease motivation (Evans & Stecker, 2004), in particular motivation to exert a further control: this phenomenon called “learned helplessness” (i.e. a mental state in which a subject forced to bear aversive stimuli becomes unable or unwilling to avoid) is classically used as an animal model of depression (Willner, 1997). For instance in dogs, prior inescapable electric foot shocks interfere with later escape/avoidance learning in which shocks are the negative reinforcers (Overmier & Seligman, 1967). Actually, in human, the lack of controllability has also been shown to exacerbate negative emotions such as fear (Armfield, 2006b) and to be associated with more persistent disorders such as obsessive-compulsive disorders (Moulding & Kyrios, 2006), phobias (Sartory & Daum, 1992) or depression feeling (Markus *et al.*, 2000).

The controllability of an event by an individual can be defined as the possibility for this individual to influence the probability of the event by its behavior (Sambrook & Buchanan-Smith, 1997, Bassett & Buchanan-Smith, 2006). In the case of an aversive event, the controllability corresponds to the capacity to produce responses enabling the individual to prevent, reduce or terminate the aversive event (Weinberg & Levine, 1980). This kind of controllability is sometimes referred to as “behavioural control” (Dantzer, 2001) or “control offset” (Zvolensky *et al.*, 2000). When control offset is missing and this is combined with a lack of a “prediction onset” (i.e. a stimulus does not precede reliably the occurrence of an aversive event), a persistent negative emotional response appears (Zvolensky *et al.*, 2000).

The great majority of animal studies on controllability, which were essentially on rats, have shown that control *per se* can be rewarding (Overmier *et al.*, 1980) and that uncontrollability can induce stress assessed via the endogenous pain inhibitory systems activity (Tazi *et al.*, 1987) and have deleterious effects on health assessed via ulcers and colon permeability (Weiss, 1972, Milde *et al.*, 2005). Inversely, those deleterious effects can be reduced by the possibility for the animal to exert a control over the stressful event (Weiss, 1972). Concerning farm animals, preceding studies indicated that a lack of control can induce a learned helplessness in hens (Haskell *et al.*, 2004). Learned helplessness has been described in other various species including rodents (Seligman & Beagley, 1975). On the contrary, the possibility to exert a control on the environment could reduce the effects of aversive events in farm animals (Bassett & Buchanan-Smith, 2006) and increase welfare in pigs by enhancing their healing abilities (Ernst *et al.*, 2006)

and reducing their fear reactions (Puppe *et al.*, 2006). Most of these studies deal with the long-term effects of chronic or repetitive exposures to uncontrollability without focusing accurately at the immediate responses of animals submitted to the uncontrollable event. We hypothesize that these effects are due to the accumulation of the animals appraising the event as controllable vs. uncontrollable at the moment of its occurrence and experiencing specific emotions at that time.

The aim of our study was to test if the criterion of controllability is used by lambs to evaluate their environment and if it influences their emotional responses. We used a control offset paradigm where some animals were trained to accomplish an operant task to interrupt an aversive event represented by an airblast and a grate preventing the access to food. Our hypothesis was that the behavioral and physiological effects of the aversive event would be less pronounced when animals can exert a control on its termination. For each animal trained with the operant task, a “yoked” animal was submitted to the same experimental session but without the possibility of a control offset. This yoked procedure was used to check that the observed effects are due to the uncontrollability and not to the duration and/or the intensity of the stressor *per se* (Evans & Stecker, 2004). We particularly focused on the immediate responses to the aversive event, such as feeding and cardiac responses, on the variables directly linked to the operant task such as the locomotor activity, and on general indicators that have been linked to stressful events in farm animals: cortisol levels that are increased during stressful routine procedures like shearing or mixing in sheep (Hall *et al.*, 1998), vocalizations’ number that is increased in case of arousal in several farm animals species (Manteuffel *et al.*, 2004), food consumption and time spent eating that decrease when food deliveries are associated with an unpredictable sudden event in sheep (Greiveldinger *et al.*, 2007), vigilance that increases in front of aversive events in cattle (Welp *et al.*, 2004), and orientation and some ears posture specific to unfamiliar event in sheep (Désiré *et al.*, 2004).

MATERIAL AND METHODS

Animals and rearing conditions

We used 46 six-month-old female lambs of the Romane breed which were seven weeks old at the beginning of the experiment. The lambs were housed together in a large pen (12 x 12 m) referred to

as home pen. The floor of the pen was bedded with straw and the barn received ample natural lighting through large windows. Room temperature was maintained at 14°C. Each lamb was given hay *ad libitum* plus 800 g of food pellets composed of barley, sugar beet, wheat, maize, sunflower and soya (Thivat Nutrition Animale, Cusset, France) distributed daily at 5 pm. This regimen was maintained until the training of the animals started (see below). From the training on, the animals received only hay in the home pen.

Experimental set-up

A corridor permitted access from the home pen to a waiting room. An experimental chamber adjoining the waiting room was composed of two compartments (a pre-test and a post-test compartment, 1.5 x 1.25 m each) adjacent to a test arena (7 x 2.5 m) fenced in by 1.8 m-high wooden partitions (Fig.1). Sliding doors permitted access from the waiting room to the pre- and post-test compartments and then to the test arena. At the bottom of the test arena a device comprised of a deck placed 30 cm above floor level and pierced with a centre aperture housing an adjustable 15 cm-diameter trough was used to deliver food pellets (same pellets as the ones received in the home pen before training started). A grate could slide to recover the trough via an automatic system placed outside the arena. A tube linked to a compressor could produce an airblast at the surface of the trough. The airblast was systematically coupled with the closing of the sliding grate. The two events (i.e. the sliding of the grate over the trough and the airblast) were controlled by the experimenter thanks to an electronic command. A photoelectric cell was placed four meters from the back of the trough at each side of a square aperture (20 x 20 cm) (i.e. the instrumental device) cut in the wooden partition at 50 cm above the floor level. By introducing its muzzle in the aperture, an animal could cross the beam of the phototelectric cell and this terminated the airblast and slid the grate back, allowing access to the trough. This access was available during 30 s before the airblast and the grate were activated again by the experimenter. Four cameras were used to record behaviour: one camera filmed the whole experimental chamber, a second camera filmed the instrumental device and the two other cameras were placed one at the left side and one above the trough. All cameras were connected to a video recorder and a monitor using a quadravision system allowing to display the four views on the same frame.

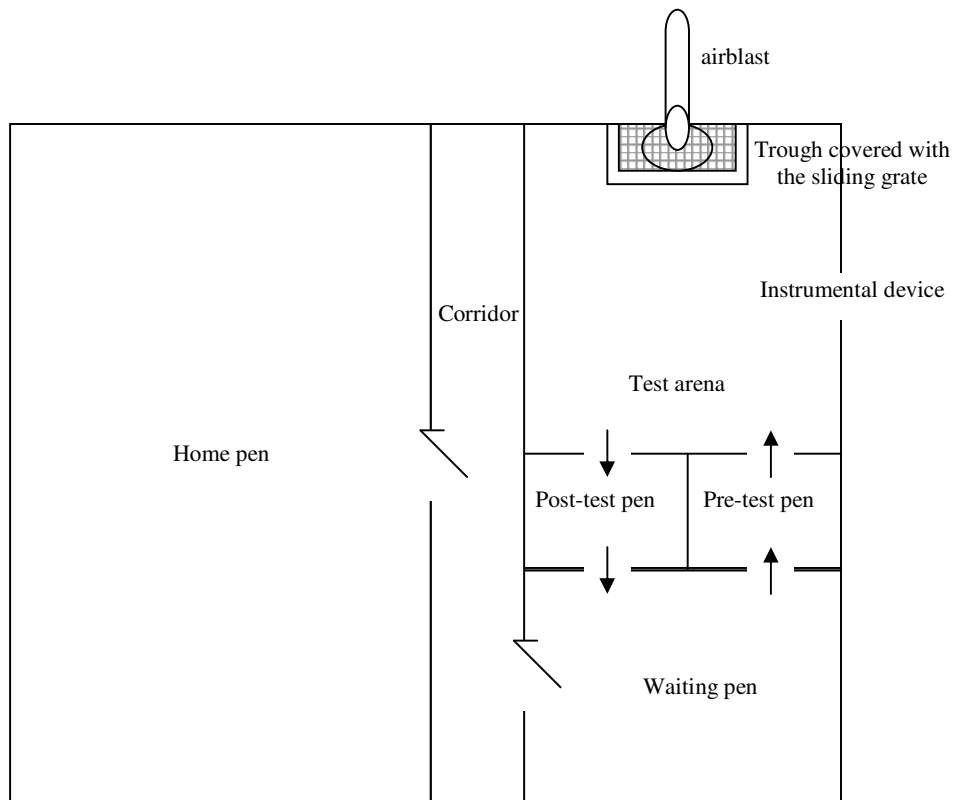


Figure 1. Plan of the experimental device.

Device to record cardiac activity

Cardiac activity was recorded via two external adhesive electrodes placed one on the right shoulder and one on the left axillary region of the lamb, which were previously shared. The electrodes were connected to a transmitter fixed in an elastic belt strapped around the animal's thorax. A receiver (Lifescop 6, Nikon Kodhen, Japan) was installed outside the experimental chamber to capture the signal sent by telemetry. This receiver was connected to a Macintosh computer running a data processing system (PowerLab, ADInstruments, United Kingdom).

Cardiac data were recorded and analysed using Chart software (version 3.6.8, HRV extension, ADInstruments, Australia).

Preparation of animals

When the lambs reached 20 weeks old, they were submitted to a preparation procedure lasting four weeks. During the first two weeks, an experimenter stayed in the home pens for half an hour a day. During the last two weeks, each lamb was gently caught and an elastic belt was strapped around its thorax once a day for 30 min. Moreover, during the fourth week, all the doors were opened between the home pen, the waiting room, the pre- and post-test compartments and the test arena during half a day everyday to allow lambs to freely explore all the pens. Food pellets were available in the trough of the test arena.

Training

From the 24th weeks of the lambs, the training began. From Day 1 to Day 11, the animals were trained to stay alone in the test arena and to find food pellets in the trough with five sessions a week. The lambs were led eleven by eleven or twelve by twelve in the waiting room. Two groups were trained during the morning and the others two during the afternoon. From the waiting room, each lamb was led individually to the pre-test compartment where an experimenter fitted the elastic belt and two electrodes within about 30 s. During this time, 400 g food pellets was placed in the feeding device of the arena. The lamb was then left alone in the pre-test compartment for another 30 s, after which the door to the test arena was opened and the lamb could walk in. The time spent eating the food was noted for each lamb. After a complete consumption of the food pellets or after 5 min if the lambs did not eat all the food pellets, the door leading to the post-test compartment was opened and the lamb was led to this compartment where the belt and the electrodes were removed. Then, the lamb went back immediately to the waiting room. When all the lambs of a group had been submitted to their session, all of them returned to the home pen. At the end of this step of training, we paired lambs according to the time they spent eating 400 g food pellets: each pair consisted of 2 lambs that had approximatively the same weight and ate approximatively at the same speed (mean difference between the lambs of a pair: $22.1 \text{ g} \pm 0.7$ of

weight and $0.23 \text{ g/s} \pm 0.05$ of speed of ingestion). These two lambs were then tested in the same conditions except that one lamb could further control its environment and the other was yoked.

From Day 12 to Day 21, the lambs were submitted ten times to the aversive event within each session. The airblast was directed on their muzzle when they were eating, this made them remove their head out of the trough, then the grate slid to cover the trough. Half the animals (one in each pair) were trained to produce the operant response (i.e. to put their muzzle in the operant device) in order to interrupt the aversive event and retrieve access to the food for 30 s. The shapping was organised so that the lambs could first interrupt the aversive event when looking at the operant device, then only when contacting the operant device superficially and finally only when introducing the muzzle in the operant device. The second lamb of each pair (yoked) was submitted to the same timing of the aversive event as its counterpart but without having the possibility to learn to control. Every two days for the last two weeks of training, the lambs were subjected to blood sampling in the waiting room 15 min after their entrance in the test arena; 10 mL blood was taken from the jugular during the last week. Among the 23 lambs engaged in shapping, only seven had perfectly acquired the control (i.e. they put their muzzle in the operant device profoundly enough to cross the beam of the photoelectric cell), six stagnated at the first or the second step of shapping (i.e. that looked at or contacted the operant device superficially), and 10 could not acquire the operant task. These last 10 lambs and their yoked partners were excluded from the study.

Test sessions

From Day 22 to Day 25, the lambs that acquired fully or partly the operant task and their yoked counterparts were submitted to four test sessions. The procedures for handling and food access were the same as for the last week of training.

Measures

The number of vocalizations and the amount of food pellets consumed were noted at the end of each test session. The other behaviours were analysed based on the video recordings using The Observer software (Noldus, NL). We focused on startle responses (i.e. fast withdrawal of the

head from the trough with a transient contraction visible at the level of the shoulder and/or the hindlegs of the animal), the performance of the operant task, and the time spent in vigilance (i.e. the animal is immobile with head and ears pointed up), the orientation (i.e. head oriented toward the trough, the operant device, or the door), the muzzle contacts (i.e. the muzzle of the lamb is in contact with the trough, the operant device, or the door), the ear postures (i.e. the ears pointed up, pointed backwards, in an asymmetrical or in a plane position), the vocalizations, the charges at the wall of the test arena (i.e. the lamb jump and collide with the wall of the test arena) and the locomotor activity (i.e. immobile, walk forward, run or walk backward).

Mean heart period (meanRR) and the root of the mean squares of successive differences (RMSSD), which is an indicator of heart rate variability, were calculated. Taken together, these measurements make it possible to assess the sympathovagal balance (Després *et al.*, 2003).

The blood samples were immediately centrifuged then stored at -20 °C. The plasma levels of cortisol were assessed thanks to a radioimmunoassay method using an antibody produced on rabbit (Boissy & Bouissou, 1994).

Statistical analyses

All variables except cortisol levels were analysed for the four test sessions (Sessions 1, 2, 3 and 4 on Days 22, 23, 24 and 25). Cortisol levels were analysed from the beginning of the shaping to the end of the experiment (i.e. 11 analyses on Days 11, 12, 14, 16, 18, 20, 21, and 23-25). First, we analysed all the variables for the 30 s period during which the lamb was left alone in the pre-test compartment just before the test session; and second, we analysed them, the number of vocalizations, amount of food pellets consumed and cortisol levels for the whole session. Third, for all the variables except the 3 just cited, we focused on the 5 s interval immediately preceding and on the 5 s immediately following the beginning of the aversive event in order to analyse the immediate responses to them. All variables were log-transformed before statistical analyses.

Two groups of lamb pairs were considered: the ones where the controlling lamb had fully acquired the operant task and the ones where it had acquired it incompletely. We analysed the data from the 2 lambs of a pair as paired data: the pair was the statistical unit, being observed in 2

conditions (lamb controlling vs. yoked). We ran ANOVAs for mixed models including the pair of lambs as a random factor and session, level of acquisition of the operant task (i.e. full vs. incomplete), control (i.e. controlling vs. yoked) and their interaction as fixed effects. We also run separate analyses on the 5 s interval preceding the beginning of the aversive event, and the 5 s interval following it where the moment (i.e. before or after the aversive event) and its interaction with other factors were added to the ANOVA model. We checked the conditions of homogeneity of residual variances. Post-hoc comparisons were performed with Least Square Means Differences (LSD) using Tukey-Kramer adjustment. The results section focuses on significance differences ($p \leq 0.05$).

RESULTS

Before entering

Behavioural orientation

In the pre-test pen, during the 30 s before entering the test arena, the frequency at which it orientated its head towards the entrance door varied with the possibility to control. The lambs that had a possibility to control were more often orientated to the door than their yoked counterparts ($t = 2.06, p < 0.05$).

10 s after the aversive event

Head postures

During the 5 s preceding the beginning of the aversive event, the lambs were eating with the ears in a plan position. During the 5 s following the beginning of the aversive event, the lambs pointed their ears up or backward and this varied with the possibility to control ($F_{1,663}(\text{control}) = 6.15, p < 0.05$ for ears pointed up and $F_{1,745}(\text{control}) = 14.91, p < 0.001$ for ears pointed backwards). The lambs that could control spent less time with the ears pointed up and less time with the ears pointed backwards than their yoked counterparts ($0.80 \text{ s} \pm 0.05$ vs. $1.06 \text{ s} \pm 0.05; t = -2.48, p <$

0.05 for the time spent with the ears pointed up and $1.35 \text{ s} \pm 0.06$ vs. $1.46 \text{ s} \pm 0.07$; $t = -3.86$, $p < 0.001$ for the time spent with the ears pointed backwards).

Cardiac activity

Around the aversive event, meanRR varied according to the moment (5 s before vs. 5 s after the beginning of the aversive event), and the interaction between the level of acquisition of the operant task and the possibility to control ($F_{1,1859}(\text{moment}) = 13.13$, $p < 0.001$; $F_{1,1859}(\text{level of acquisition} \times \text{control} \times \text{moment}) = 5.58$, $p < 0.05$). MeanRR decreased after the aversive event (before vs. after the events: $t = -3.62$, $p < 0.001$; Fig. 2). This decrease was not observed in lambs that had fully acquired the operant task. After the events, their meanRR was longer than that of their yoked counterparts ($t = 3.64$, $p < 0.01$; Fig. 2).

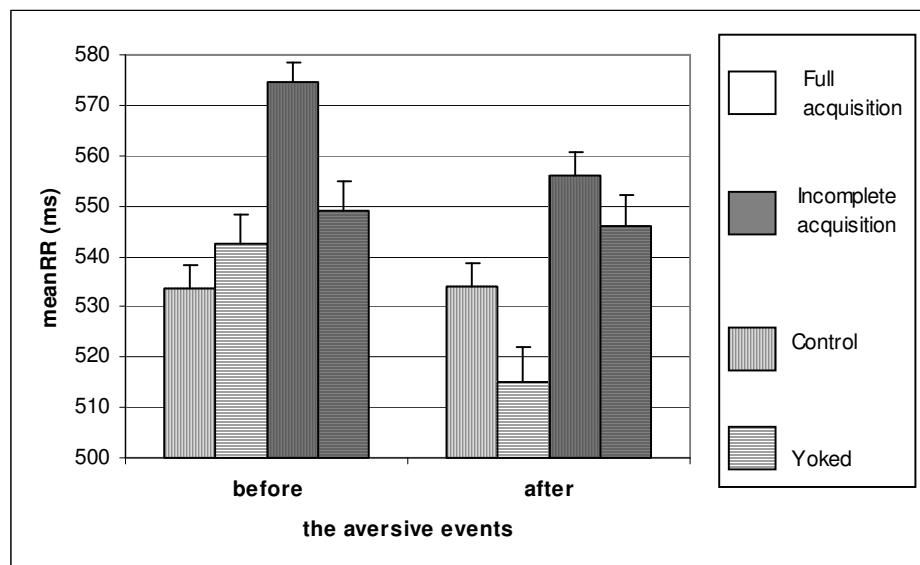


Figure 2. Mean and standard errors of the meanRR before and after the aversive event, according to the level of acquisition of the operant task and the possibility to control. The data were pooled for the 4 test sessions. We compared lambs that have perfectly acquired the operant task (Control, $n = 7$); lambs that are learning to exercise the control but that have not acquired it perfectly yet (Incomplete Control, $n = 6$); and their yoked partners submitted exactly to the same test sessions but without any possibility of control (respectively: yoked to Control, $n = 7$ and yoked to Incomplete Control, $n = 6$).

Whole test session

Results on the whole test sessions are summarised in Table 1. *t* and *P* values for post-hoc comparisons will be given in the text.

Operant responses

The frequency of contacts with the operant device varied according to the level of acquisition of the operant task and the possibility to control. Lambs that had acquired the full operant task made contacts with the operant device significantly more often than their yoked counterparts ($t = 11.40$, $p < 0.001$) or the lambs that had incompletely acquired the task ($t = 6.63$, $p < 0.001$) which did not differ from their yoked counterparts.

Behavioural orientation and vigilance

In the test arena, the frequency of contacts between the lamb muzzle and the exit door varied with the possibility to control. The lambs that had no possibility to control made significantly more contacts with that door than the lambs that could control ($t = 3.85$, $p < 0.01$). The frequency and time spent with the head oriented toward the exit door also varied according to the possibility to control. The lambs that had no possibility to control looked at the exit door significantly more often and longer than their yoked counterparts ($t = 3.17$, $p < 0.01$ for the number of orientations and $t = 2.89$, $p < 0.01$ for the time spent orienting on the exit door).

The time spent vigilant varied according to the level of acquisition of the operant task and the possibility to control. The lambs that had fully acquired the operant task spent significantly less time vigilant than their yoked counterparts ($t = -3.02$, $p < 0.05$) or than lambs that had incompletely acquired the task ($t = -4.15$, $p < 0.001$).

Table 1. Mean and standard errors of behavioural and physiological variables measured for the whole test session. The data were pooled for the 4 test sessions. We compared lambs that have perfectly acquired the operant task (Control, $n = 7$); lambs that are learning to exercise the control but that have not acquired it perfectly yet (Incomplete Control, $n = 6$); and their yoked partners submitted exactly to the same test sessions but without any possibility of control (respectively: yoked to Control, $n = 7$ and yoked to Incomplete Control, $n = 6$). For each variable, we give the F and p values of the fixed effects level of acquisition (control or incomplete control), control (controlling or yoked) and their interaction, obtained with an ANOVA for mixed model. ns: $p > 0.05$; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$. In the case of an interaction between level of acquisition and control, significantly different levels are signaled with different letters.

	Full acquisition of the operant task		Incomplete acquisition of the operant task		F (Level of acquisition)	F (control)	F (Level of acquisition x control)
	control	no control (yoked)	control	no control (yoked)	p	p	p
Contacts with the operant device (no.)	17.8 a ± 1.7	0.2 b ± 0.1	2.5 b ± 0.7	0.1 b ± 0.1	10.69 **	65.67 ***	21.22 ***
Pre-test: head towards entrance (no.)	4.7 ± 0.5	3.1 ± 0.4	3.5 ± 0.4	3.1 ± 1.7	4.60 ns	4.25 *	0.51 ns
Contacts with the exit door (no.)	0.5 ± 0.2	6.0 ± 2.7	0.8 ± 0.3	4.3 ± 1.9	0.36 ns	6.11 *	0.12 ns
Head oriented towards exit Frequency (no.)	3.1 ± 1.0	14.6 ± 4.4	4.2 ± 1.2	8.7 ± 2.7	0.19 ns	10.08 **	1.18 ns
Duration (s)	4.8 ± 1.6	24.6 ± 7.0	9.7 ± 3.0	20.6 ± 7.2	1.12 ns	8.34 **	0.66 ns
Vigilance (s)	16.4 a ± 4.5	31.9 b ± 4.8	85.9 b ± 13.5	56.6 b ± 11.6	9.25 *	1.14 ns	9.87 **
Immobility (s)	306 a ± 8	262 b ± 20	337 a ± 7	392 a ± 15	11.24 **	1.00 ns	16.28 ***
Charges at the wall (no.)	1.2 ± 0.0	6.5 ± 3.2	0.0 ± 0.0	1.4 ± 0.8	0.73 ns	4.89 *	1.63 ns
Vocalizations (no.)	4.2 a ± 1.3	22.0 b ± 5.7	16.5 ab ± 3.2	15.5 ab ± 4.4	1.18 ns	2.61 ns	8.41 **
Latency to eat (s)	23.1 ± 1.4	70.3 ± 35.1	32.5 ± 7.1	162.8 ± 67.2	0.37 ns	9.48 **	0.30 ns
Time spent eating (s)	241 ± 5	181 ± 18	179 ± 11	186 ± 24	1.12 ns	5.63 *	0.15 ns
Food consumption (g)	539 a ± 12	427 b ± 28	429 ab ± 16	440 ab ± 48	1.30 ns	0.88 ns	7.59 **
Mean RR (ms)	529 ab ± 5	546 ab ± 7	565 a ± 4	545 b ± 6	0.40 ns	5.54 *	4.33 *
RMSSD (ms)	95.9 a ± 2.7	94.8 b ± 3.9	91.3 ab ± 2.5	100.4 ab ± 2.8	0.30 ns	5.42 *	16.69 ***
Cortisol (ng/mL)	10.3 ± 0.9	11.6 ± 0.7	11.0 ± 0.9	9.1 ± 0.5	1.92 ns	0.03 ns	5.42 *

Locomotor activity

The time spent immobile varied according to the level of acquisition of the operant task, and the possibility to control. In pairs where the operant task had been fully acquired, the lambs that could exert the control spent significantly more time immobile than their yoked counterparts ($t = 3.71$; $p < 0.01$) whereas no difference occurred in pairs where the operant task had been partly acquired.

Charges at the wall of the test arena varied according to the possibility to control. The lambs that had no possibility to control charged more at the wall than the lambs that could control ($t = 13.31$, $p < 0.01$).

Vocalizations

The frequency of vocalizations varied according to the level of acquisition of the operant task and the possibility to control. The lambs that exerted a full control vocalized less often than their yoked counterparts ($t = -3.37$, $p < 0.01$).

Feeding behaviour

The latency before starting eating at the beginning of a test session and the time spent eating during the test session varied according to the possibility to control. The lambs that could control started eating sooner ($t = -3.37$, $p < 0.01$ for latency to eat) and spent more time eating than their yoked counterparts ($t = 2.37$, $p < 0.05$ for time spent eating). The amount of food eaten varied with the level of acquisition of the operant task and the possibility to control. The lambs that had fully acquired the operant task ate more food than their yoked counterparts ($t = 2.86$, $p < 0.05$).

Cardiac activity

During the four test sessions, meanRR and RMSSD varied according to the possibility to control and the level of acquisition of the operant task. In pairs where the task had been incompletely acquired, controlling lambs had a longer meanRR than their yoked counterparts ($t = 2.96$, $p <$

0.05) whereas their RMSSD was similar. In pairs where the full control had been acquired, no difference in meanRR was observed between lambs controlling and not controlling whereas the RMSSD was significantly higher for controlling lambs than for their yoked counterparts ($t = 4.84, p < 0.001$).

Cortisol levels

After adjustment of the post-hoc comparisons, cortisol levels did not vary with the level of acquisition of the operant task nor the control.

DISCUSSION

This study questioned whether the perception sheep can have of an aversive event varies with the possibility to control its termination. Anticipation and general responses to the test situation (cortisol, cardiac and behavioral responses) were compared between lambs that could control the termination of an aversive event (an airblast coupled with a sliding grate preventing access to food pellets) and their yoked counterparts to determine whether the controllability of the event influences emotional responses.

The main results of this study are: (i) lambs reacted to the aversive event by pointing their ears up or backwards and with a transient tachycardia; (ii) the pointing backward of the ears and the tachycardia were less pronounced in lambs controlling the termination of the aversive event; (iii) before entering the test arena, the lambs that could control the aversive event looked more at the entrance door than their yoked counterparts, and once in the test arena, they looked less at the exit door, they charged less at the walls, they started eating sooner and spent more time eating, and their heart rate was lower and less variable during the whole sessions; (iv) Half the lambs that were trained fully acquired the operant task to terminate the aversive event (i.e. they put their muzzle into an aperture crossing the beam of a phototelectric cell) whereas the other half only approached the operant device; (v) The difference in heart rate were more pronounced when the controlling lamb had fully acquired the operant task and in these pairs, the controlling lamb spent less time immobile in vigilance, bleated less often, and ate more food. These lambs are also the ones that reacted the less to the aversive event.

First, the lambs that could control the termination of the aversive event started eating more quickly and ate for longer time. Hence the test arena was probably more appealing to them. This is confirmed by the fact that when they were in the pre-test compartment, they oriented their head more often towards the entrance door and once in the test arena they oriented less often toward the exit door and made less contact on it. Because all the lambs were fed same amounts of food in their home pen, it is unlikely that the motivation for eating *per se* varies according to whether or not lambs could control the termination of the aversive event. It is reasonable to think that the motivation for food in non controlling lambs was counterbalanced by other motivations. As a matter of fact, these lambs also charged at the walls of the test arena more often than did the lambs that could control. Charges at walls are generally interpreted as attempts to escape a situation, which are indicative of negative emotionnal experiences in sheep (Romeyer & Bouissou, 1992). Therefore, the lambs that could not exert a control over the aversive event were more disturbed by the test situation, trying to escape the arena rather than eating.

Second, the cardiac activity during the test session differed between the lambs that could control the termination of the aversive event and their yoked counterparts. Either the heart rate was lower or its variability was slightly larger in lambs controlling, depending on whether the operant task was fully acquired or not. According to Després *et al.* (2003) these parameters express an activation of the parasympathetic tone. Hence, the tonus of the parasympathetic branch of the autonomic nervous system on the cardiac activity was stronger in controlling lambs than in their yoked counterparts. This parasympathetic dominancy suggests a lower arousal during the test sessions.

Third, the aversive event induced transient behavioural and physiological changes. Whereas before the aversive event, the ears of the lambs were in a plan position, they were pointed up or backward right after the beginning of the event (i.e. airblast). Lambs maintain their ears in a plan position when undisturbed (Désiré, 2004) and they point their ears up when they face unfamiliar stimuli. This had been interpreted as a way to orient the organism toward a specific type of interaction with its environment and thus to mobilise the entirety of the organism ressources (Désiré, 2004). They point their ears backwards when fleeing (personnal unpublished observations). This suggests that our lambs were really disturbed (ears back) or at least aroused (ears up) by the aversive event. This is confirmed by the increase in heart rate observed right after

the aversive event since the heart rate increased from 109 beats per min before the event to 112 right after this. This tachycardia cannot be explained by an increased activity since lambs went on eating few seconds before the grate was totally in place or made only one step back when the event was initiated before eating again few seconds. It is thus likely to be an emotional response. Therefore, the airblast accompanied by the sliding of the grate preventing access to a food was likely to be perceived as aversive by the lambs.

Fourth, the immediate responses to the aversive event differed between lambs controlling its termination and their yoked counterparts. The tachycardia was less marked in lambs that could control. It was even absent in case the control had been fully acquired (see below discussion on the level of acquisition). In addition, just after the start of the aversive event, the lambs that could control spent more time with the ears pointed up in comparison to their yoked counterparts. By contrast, they spent less time with the ears pointed backward, a posture that characterised yoked lambs. Hence the lambs that could control seemed to mobilise their attention towards the stimuli presented to them whereas yoked animals seemed to behave in a way to avoid these stimuli and this is probably linked to more marked emotional responses.

Fifth, 10 lambs out of the 23 that were trained to terminate the aversive event acquired the complete operant task required. Animals which are sensitive to social isolation have more difficulties to learn operant tasks (for a review: Nicol, 1996) and sheep are specially sensitive to social isolation (Fisher et Matthews, 2001). Moreover, the operant device was 4 m far from the trough and this may have made the operant task difficult to associate to its consequences. The reason why it was so far from the trough was to ensure a substantial delay for non-controlling lambs between two consecutive accesses to the food pellets. Nevertheless, at the end of training, seven lambs terminated the aversive event by crossing the beam of the photoelectric cell connected to the termination of the airblast and the removal of the grid. Another six lambs had made substantial progresses during the shaping: they put their muzzle close to the beam but the termination of the events remained under the control of the experimenter. The lambs that acquired incompletely the operant task differed slightly from those which had fully acquired the task. Their heart rate was less variable, suggesting a more prominent sympathetic control over the heart (Després *et al.*, 2003). In addition, they were more agitated (i.e. they spent less time immobile), emitted more bleats and ate less food during the test. Hence these lambs seemed more

disturbed during the tests. They were also more vigilant, i.e. more often with the head up. Vigilance and the associated pointed up ears posture have been linked to unfamiliarity in lambs and cattle (Désiré, 2004 ; Welp *et al.*, 2004) and , more vigilance could be linked to a more pronounced research of information from the animal. In addition, the difference between the lambs that could control the termination of the aversive event and their yoked counterparts were less marked within pairs where the operant task had not been fully acquired. Actually the only significant difference between lambs that acquired incompletely the operant task and their yoked counterparts lied in a the lower heart rate of the former. The experimenter recorded the shaping level reached by each lamb during the training and subsequently terminated the aversive event when this level was reached. However, the link between the behaviour of the lambs and the termination of the event was certainly not as certain as when the lambs had fully acquired the task, resulting in a lower probability for the behaviour of the lamb to be followed by an effect on the event. Our results suggest that the beneficial effect of a control over an aversive event decreases when the efficiency of the control diminishes.

In conclusion, the results of the present study show that the responses of lambs to a stressful environment vary according to the possibility the lambs have to exert a control over some events in this environment. An aversive event is less stressful to them when they can control its termination. Those results are in agreement with the conclusions made from controllability studies run in rats (Weiss, 1972) and that have been fully supported by several studies thereafter, showing that controllability decrease the deleterious effects of aversive events : in rats, controllability of the termination of electric shocks leads to a lower activation of the endogenous pain inhibitory systems (Bland *et al.*, 2006). Moreover, the increase of plasmatic cortisol levels in rhesus monkeys submitted to a high intensity noise is abolished when they can control its termination compared to their yoked partners (Hanson *et al.*, 1976). In the same way, in dogs, controllability over the termination of electric shocks decrease the subsequent cortisol levels during the induction of another aversive stimulus (Dess *et al.*, 1983). Our results are also in full accordance with the cognitive activation theory of stress developed by Ursin and Eriksen (2004). According to these authors, the stress response can be seen as an alarm which is activated when there is a discrepancy between what the situation should be and what it is. The level of this alarm depends on the acquired expectation of the situation consequences and of the available responses

(in particular, the possibility to exert a control over the situation). Thus, when coping behaviour is expected to bring positive results, which is the case when a behavioural control is available, the alarm is reduced or eliminated.

In farm animals, the idea that controllability could contribute to animal welfare was raised in the 80's by Wiepkema (1982) who proposed that as long as the changes in the environment of the animal can be predicted and controlled, the organism functions more or less normally. When this becomes impossible, somatic and behavioural abnormalities and negative emotions occur. Only few studies were run in farm animals but they confirm this idea. For instance, in hens, uncontrollability leads to an increase of the vocalizations classically linked to negative emotional experiences such as frustration (Zimmerman et Koene, 1998) and to learned helplessness as a long-lasting effect (Helmreich *et al.*, 2006). Inversely, controllability over some aspects of their environment increases the welfare of pigs by enhancing their healing (Ernst *et al.*, 2006). Actually, nowadays, there is a tendency for a greater use of devices and practices that reduce human-animal interactions while offering more freedom of movement and possibility of action to animals. For instance, European regulations limit tethering and impose a minimum space allowance for animals (Veissier *et al.* 2007). In such conditions, it is likely that subordinated animals can more easily avoid dominant ones, thus controlling to some extent the effects of being subordinated and this is likely to reduce stresses. In the same time, automatic devices for milking and feeding are more frequently used, allowing animals to choose when they want to be milked or to eat. In the light of the present results, providing farmed or laboratory animals means to exert a control over some negative and also positive events of their environment is likely to improve their welfare.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are most grateful to G. Després for discussions about the data analyses, to E. Delval, G. Toporenko, S. Andanson and H. Chandèze for their help in data recording and analysis, and to D. Chassaing and C. Ravel for animal care. They thank also T. Vimal, J. Ferreira and J.P. Chaise for their technical support.

LITTERATURE CITED

Armfield JM 2006a. Cognitive vulnerability: A model of the etiology of fear. *Clinical Psychology Review* 26: 746-768.

Armfield JM 2006b. Manipulating perceptions of spider characteristics and predicted spider fear: Evidence for the cognitive vulnerability model of the etiology of fear. *Journal of Anxiety Disorders*, In Press.

Bassett L and Buchanan-Smith HM 2006. Effects of predictability on the welfare of captive animals. *Applied Animal Behaviour Science*, In Press.

Bland ST, Schmid MJ, Greenwood BN, Watkins LR and Maier SF 2006. Behavioral control of the stressor modulates stress-induced changes in neurogenesis and fibroblast growth factor-2. *NeuroReport* 17, 593-597.

Boissy A and Bouissou M-F 1994. Effects of androgen group on behavioural and physiological responses of heifers to fear-eliciting situations. *Hormones and Behavior* 28, 66-83.

Dantzer R 2001. Stress, emotions and health: where do we stand? *Socila Science Information* 40, 61-78.

Dantzer R 2002. Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science* 80, E1-E9.

Désiré L, Boissy A and Veissier I 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes* 60, 165-180.

Désiré L, Veissier I, Després G and Boissy A 2004. On the way to assess emotions in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology* 118, 363-374.

Désiré L 2004. Etude des processus cognitifs impliqués dans la différenciation des émotions chez l'agneau (*Ovis aries*). Thesis manuscript n°400, Blaise Pascal university, Clermont-Ferrand.

Després G, Boissy A, Désiré L, Le Neindre P and Veissier I 2003. Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 2, 615-619.

Dess NK, Linwick D, Patterson J, Overmier JB and Levine S 1983. Immediate and proactive effects of controllability and predictability on plasma cortisol responses to shocks in dogs. *Behavioral Neuroscience* 97, 1005-1016.

Duncan IJH 2005. Science-based assessment of animal welfare: farm animals. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties* 24, 483-492.

Ernst K, Tuchscherer M, Kanitz E, Puppe B and Manteuffel G 2006. Effects of attention and rewarded activity on immune parameters and wound healing in pigs. *Physiology & Behavior* 89, 448-456.

Evans GW and Stecker R 2004. Motivational consequences of environmental stress. *Journal of Environmental Psychology* 24, 143-165.

Fisher A and Matthews L 2001. The social behaviour of sheep. In *Social behaviour in farm animals* (eds LJ Keeling and HW Gonyou), pp. 211-245. CABI Publishing, UK.

Greiveldinger L, Veissier I and Boissy A 2007. Emotional experience in sheep: predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses. *Physiology & Behavior*, In Press (doi: 10.1016/j.physbeh.2007.05.012).

Hall SJG, Forsling ML and Broom DM 1998. Stress responses of sheep to routine procedures: changes in plasma concentrations of vasopressin, oxytocin and cortisol. *The Veterinary Record* 142, 91-93.

Hanson JD, Larson ME and Snowdon CT 1976. The effects of control over high intensity noise on plasma cortisol levels in rhesus monkeys. *Behavioral Biology* 16, 333-340.

Haskell MJ, Coerse NCA, Taylor PAE and McCorquodale C 2004. The effect of previous experience over control of access to food and light on the level of frustration-induced aggression in the domestic hen. *Ethology* 110, 501-513.

Lazarus RS, Averill JR and Opton EM Jr 1970. Towards a cognitive theory of emotion. In *Feelings and Emotions: the Loyola Symposiums* (ed MB Arnold), pp. 207-232. Academic Press, New York, USA.

Manteuffel G, Puppe B and Schön PC 2004. Vocalization of farm animals as a measure of welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 88, 163-182.

Markus R, Panhuisen G, Tuiten A and Koppeschaar H 2000. Effects of food on cortisol and mood in vulnerable subjects under controllable and uncontrollable stress. *Physiology & Behavior* 70, 333-342.

Milde AM, Arslan G, Overmier JB, Berstad A and Murison R 2005. An acute stressor enhances sensitivity to a chemical irritant and increases CrEDTA permeability of the colon in adult rats. *Integrative Physiological & Behavioral Science* 40, 35-44.

Miller SM 1978. Controllability and human stress: method, evidence and theory. *Behaviour Research and Therapy* 17, 287-304.

Moulding R and Kyrios M 2006. Anxiety disorders and control related beliefs: the exemplar of Obsessive-Compulsive Disorders (OCD). *Clinical Psychology Review* 26, 573-583.

Nicol CJ 1996. Farm animal cognition. *Animal Science* 62, 375-391.

Overmier JB and Selligman MEP 1967. Effects of inescapable shock upon subsequent escape and avoidance responding. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 63, 28-33.

Overmier JB, Patterson J and Wielkiewicz RM 1980. Environmental contingencies as sources of stress in animals. In *Coping and Health* (eds S Levine and H Ursin), pp. 1-38. Plenum Press, New-York and London.

Puppe B, Ernst K, Schön PC and Manteuffel G 2006. Cognitive enrichment affects behavioural reactivity in domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, In Press.

Romeyer A and Bouissou M-F 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 34, 93-119.

Sambrook TD and Buchanan-Smith HM 1997. Control and complexity in novel object enrichment. *Animal Welfare* 6, 207-216.

Sartory G and Daum I 1992. Effects of controllability on subjective and cardiac responses in phobics. *Journal of psychophysiology* 6, 131-139.

Seligman MEP and Beagley G 1975. Learned helplessness in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 88, 534-541.

Scherer KR 1999. Appraisal theory. In *Handbook of Cognition and Emotion* (eds T Dalgleish and M Power), pp. 637-663. John Wiley & Sons, Chichester.

Tazi A, Dantzer R and Le Moal M 1987. Prediction and control of food rewards modulate endogenous pain inhibitory systems. *Behavioural Brain Research* 23, 197-204.

Ursin H and Eriksen HR 2004. The cognitive activation theory of stress. *Psychoneuroendocrinology* 29, 567-592.

Ursin H and Olf M 1993. Psychobiology of coping and defense strategies. *Neuropsychobiology* 28, 66-71.

Veissier I, Butterworth A, Bock B and Roe E 2007. European approaches to ensure good animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, accepted.

Weinberg J and Levine S 1980. Psychobiology of coping in animals: the effects of predictability. In *Coping and Health* (eds S Levine and H Ursin), pp. 39-59. Plenum Press, New-York and London.

Weiss JM 1972. Psychological factors in stress and disease. *Scientific American* 226, 104-113.

Welp T, Rushen J, Kramer DL, Festa-Bianchet M and de Passillé AMB 2004. Vigilance as a measure of fear in dairy cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 87, 1-13.

Wiepkema PR 1982. Umwelt and animal welfare. In *Farm animal housing and welfare. A seminar in the CEC Programme of Coordination of Research on Animal Welfare*, Aberdeen, Scotland, July 28-30, pp. 45-50. Martinus Nijhoff, Tha Hague, Netherlands.

Willner P 1997. Stress and depression: insights from animal models. *Stress Medicine* 13, 229-233.

Zimmerman PH and Koene P 1998. The effect of loss of predictability and controllability of reward during frustration on behaviour in two strains of laying hens, *Gallus gallus domesticus*. *Netherlands Journal of Zoology* 48, 255-265.

Zvolensky MJ, Lejuez CW and Eifert GH 2000. Prediction and control: operational definitions for the experimental analysis of anxiety. *Behaviour Research and Therapy* 38, 653-663.

CHAPITRE 4

CRITERE DE NORMES SOCIALES

**Effets du statut social du congénère
sur les réponses émotionnelles des moutons à un événement soudain**

Greiveldinger L, Veissier I, Aubert A & Boissy A (In preparation). Effects of the social mate's rank on sheep's emotional responses to a sudden event. Journal of Comparative Psychology

1. Objectifs

Dans cette expérimentation, nous avons pour but de déterminer dans quelle mesure les relations de dominance affectaient les réponses des ovins à une situation génératrice d'émotions. Après l'observation de paires d'animaux durant des tests de compétition pour de l'aliment, nous avons formé des trios de moutons avec un animal sujet, un animal dominant le sujet, et un animal lui étant subordonné. Ensuite, en suivant un plan de carré latin, l'animal sujet était soumis à des expositions répétées à un événement soudain – connu pour induire un sursaut et une tachycardie – soit seul, soit avec son dominant, soit avec son subordonné. Nous avons émis l'hypothèse que les réponses émotionnelles à l'événement soudain seraient exacerbées en présence d'un animal subordonné et atténuées en présence d'un animal dominant.

2. Méthodes

Nous avons d'abord effectué des tests de compétition sur 48 agnelles afin d'obtenir des triades d'animaux comprenant une agnelle sujet, sa dominante et sa subordonnée. Nous avons ainsi réussi à déterminer 10 triades. Ensuite, l'agnelle sujet a été soumise à six sessions (une par jour) dans un parc de test au fond duquel se trouvait un distributeur délivrant une récompense alimentaire toutes les 30 secondes à 10 reprises par session. Cinq de ces 10 distributions étaient suivies par la chute soudaine d'un panneau plastifié juste derrière le bol d'aliment lorsque l'agnelle consommait la récompense. Ces cinq distributions étaient réparties au hasard de manière à ce qu'elles ne puissent être prévues par le sujet. Parmi les six sessions auxquelles le mouton sujet était soumis, le passage en test se faisait seul lors de deux sessions, avec le dominant lors de deux autres et avec le subordonné lors des deux restantes. Le tout était réparti en carré latin.

Lors de chaque test, le temps passé à s'alimenter, l'activité locomotrice, la localisation dans le parc de test, les recherches de contact avec le congénère, les sursauts, et la fréquence cardiaque et sa variabilité ont été mesurés en continu.

3. Résultats

Il a été montré que les moutons réagissaient à l'événement soudain par un arrêt de l'alimentation, un éloignement du lieu où l'événement venait de se produire, un sursaut et une tachycardie. Cette tachycardie s'accompagnait d'une augmentation de la variabilité de la fréquence cardiaque chez les moutons passant en test accompagnés, en particulier par un congénère dominant. D'autre part, l'éloignement du lieu où l'événement venait de se produire était plus prononcé chez les moutons accompagnés d'un congénère subordonné. Enfin, tout au long de la session de test, les animaux seuls étaient plus souvent en contact avec la barrière les séparant de l'autre moitié du test (où le congénère se tient lorsqu'il s'agit d'un passage en test accompagné) que les animaux accompagnés d'un congénère dominant. Quant aux animaux passant en test accompagnés, après les distributions alimentaires et les apparitions de l'événement soudain, ils regardaient plus leur congénère lorsqu'il s'agissait de leur dominant que lorsqu'il leur était subordonné.

4. Conclusions

Les résultats de cette étude montrent que les réponses des moutons à des expositions répétées à un événement soudain varient en fonction du contexte social. Ils sont plus sensibles à l'événement soudain quand ils sont seuls que quand ils sont accompagnés par un congénère. Au moment de l'événement soudain, les animaux subordonnés sont particulièrement attentifs à leur congénère dominant, tandis que les animaux dominants ont une réponse comportementale plus marquée à l'événement soudain lorsqu'il sont accompagnés d'un congénère subordonné.

Effects of the social mate's rank on sheep's emotional responses to a sudden event

Greiveldinger L, Veissier I, Aubert A and Boissy A

Institut National de Recherche Agronomique, UR1213 Herbivores, Site de Theix, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

Journal of Comparative Psychology (To be submitted)

ABSTRACT

Appraisal theories of emotions from cognitive psychology offer a relevant framework to study the cognitive processing by which animals evaluate their environment and hence determine their emotional responses. Here we addressed the possible contribution of the normative value of an action (i.e. the extent to which it is consistent with perceived norms or demands of a salient reference group) by investigating how the hierarchical relationships of a targeted animal with other group members affect its responses to disturbing events. Through competition tests, we established trios composed of a subject sheep, a sheep dominating this subject individual, and a sheep subordinated by it. Subject animals were submitted to repeated appearances of a sudden threatening event just behind the trough when it was eating. Behavioural and cardiac responses to such occurrences were recorded in a Latin square design, relative to the social context (i.e. alone, with the dominant, or with the subordinate). The sheep spent more time walking and their heart rate was higher when they were submitted to the test sessions without social mate than when they were accompanied by another sheep. Following the sudden event, the sheep went away from the trough, thus reducing their time spent eating, displayed a startle response and their heart rate increased and became more variable. The averting response was more pronounced when the subject sheep was accompanied by its subordinate while the increase in heart rate variability was essentially observed when sheep were accompanied, particularly by a dominant. After the food deliveries and the sudden events, the subjects accompanied by a dominant looked more often at their test-mate than these accompanied by a subordinate. Our study shows that sheep exposed to repeated sudden events are more affected when they are alone than when they are accompanied by another sheep, whether this is a dominant or a subordinate. Sheep seem to display more

behavioural responses to an external event in presence of a subordinate whereas they seem to pay more attention to an accompanying mate when this is a dominant. Therefore, sheep are sensitive to the social context in which they experience aversive events, especially to the type of relation they have with the animals around them. It is concluded that sheep possess basic mechanisms by which normative significance can act.

INTRODUCTION

The assumption that animals are capable of experiencing emotions is at the core of animal welfare issues. The assessment of animals' emotions is therefore critical in animal welfare research (Mendl & Paul, 2004). However, if objectivization of affective experience is always tricky, it reveals particularly difficult in animals because of the lack of verbal reports. Recent studies in the field of cognitive psychology have shown that the examination of the interactions between emotion and cognition offers novel approaches that address this limitation (Dantzer 2002, Désiré *et al.* 2002, Boissy *et al.* 2007). More specifically, appraisal theories of emotion (Arnold, 1945) have been proposed as a framework to study emotions in animals. These theories postulate that an individual evaluates its environment according to elementary cognitive processes by which an individual constructs the meaning of its environment. Emotions arise from these cognitive processes engaged by the individual to evaluate the emotion-eliciting event (for review, see Kappas, 2006). According to Scherer (1999), this appraisal is based upon a limited number of elementary criteria such as the predictability of the event, its relevance according to the expectations of the individual, the possibilities for the individual to exert a control over it, the compatibility of the response to social norms... Specific emotions arise from a combinations of characteristic criterias, such as fear that results from an event evaluated as sudden, unfamiliar, unpredictable, unpleasant and discrepant from expectations (Sander *et al.*, 2005). Such a framework should help to understand the links made by the animal between biobehavioural changes and the evaluation of a triggering situation, and so its putative emotional experience (Désiré *et al.*, 2002). To establish such links, the evaluation of the environment can be orientated by the experimenter by making some cognitive characteristics more salient or by mimicking a particular combination of criteria similar to what may trigger a specific emotion in humans. This approach has already been successfully applied in sheep. It was found that sheep are sensitive to the suddenness of an event, its unfamiliarity, its unpredictability and its correspondance to

expectations, and their emotional responses seem to vary according to these evaluations (Désiré *et al.* 2004, Greiveldinger *et al.* 2006, Greiveldinger *et al.* 2007).

Among the appraisal criteria studied in animals, compatibility to social norms is probably one of the more neglected. The reason to that is simple: the basic theoretical framework has been constructed around human data, and this criterion has been claimed to be outside of the animals range, even in non-human primates (Scherer 1999, Call 2000, Désiré *et al.* 2002, Frijda 2000). The normative significance evaluation proposed by Scherer in humans (Sander *et al.*, 2005) involves two subchecks: i) an internal standards check evaluating the extent to which an action falls short of or exceeds internal standards such as one's personal self-ideal (desirable attributes) or internalized moral code (obligatory conduct); and ii) an external standards check evaluating to what extent an action is compatible with the perceived norms or demands of a salient reference group in terms of both desirable and obligatory conduct. But such a theoretical restriction could be understood as a conceptual bias of the componential approach of emotion that arised from human cognitive studies. Other theoretical approaches like the "discrete" theories of emotions can provide some helpful insights. Indeed, such approaches are less relevant for the study of cognitive processes implied in emotional elicitation, but they are more prone to highlight evolutive processes. The discrete approach of emotions such as pride and shame has proposed social rank (i.e. dominance or submission) to represent the evolutionary background of such social emotions (Weisfeld, 1997). Since social rank is easily measurable in many animal species, it could constitute a valuable tool to consider evolutionary roots of social emotions in human, and therefore social components in appraisal models of emotions. Pride and shame typically derive from external standards being taken into account, with pride corresponding to the evaluation of self-action as exceeding standards and shame corresponding to the evaluation of an action as falling short of the standards. The first insights concerning the evolutionary roots of social emotions were provided by Charles Darwin (1890) who observed that pride and shame expressions in humans were similar to those of dominance/submission, as they would be called, in other animals. This idea that human pride and shame have evolved from dominance behaviours has been defended by several authors, both from physiological and behavioural evidences (for a review see Weisfeld, 1999). Later, neural studies have shown that the amygdala that sustains dominance and submission behaviours in animals are also involved in pride and shame in

humans. Illustrating the phylogenetical ubiquity of this analogy, bilateral lesions of the amygdala have been shown to arouse a decrease of the dominance aggressions and/or a fall in the hierarchy in lezards, hamsters, dogs and monkeys (for a review see Weisfeld, 2002). Assuming that social norms originate, at least in part, from dominance relationships, we hypothesise that such norms can exist in social species, at least in those where a dominance hierarchy exists between individuals, and that they may influence emotional responses in non-primate animals.

Farm animals are principally represented by highly social and gregarious species (Keeling et Gonyou, 2001) and many studies have shown that the presence of a social mate, the size and the arranging of the group, or the social rank of the individuals constituting this group influence strongly their behaviour. For instance, similarly to humans that report a threatening situation as less unpleasant when they are accompanied (Jakobs *et al.*, 1997), Boissy and Le Neindre (1990) have shown that heifers exhibited more disturbance signs facing a frightening stimulus alone than when tested with social mates. Similar results have been obtained in beef cattle (Grignard *et al.*, 2000). Sheep are one of the most social farm species and thus need a close association with several conspecifics to avoid high stress levels and allow the expression of normal behaviours (Fisher & Matthews, 2001). For example, the presence and the number of social mates influence their feeding behaviour (Penning *et al.*, 1993) and their mutual familiarity influences both their feeding behaviour and their vigilance (Boissy & Dumont, 2002). As in many other species, the social rank affects many aspects of the behaviour (Erhard *et al.*, 2004a). For instance, the ability to exploit food patches depends upon whether a sheep is foraging in a group and its rank within the group's social hierarchy (Hewitson *et al.*, 2007). Thus, while both subordinate and dominant animals can learn the probability of rewards in a variable environment when foraging alone, dominant animals in pairs use information about both their own and the subordinate's expectation when deciding to move or not to another patch. In contrast, subordinates may disregard their own experience if it will lead to confrontation with dominants. Hence, sheep can adjust their actions to the group in which they are. These animals thus seem to constitute an appropriate model to investigate the influence of dominance relationships on emotional responses.

This study aims at testing if dominance relationship affects sheep responses to an emotional situation. In our study, emotional responses were inferred from both behavioural and autonomic (i.e. cardiac) responses. After observations of pairs of sheep during competition for food, we

formed trios of sheep with one subject sheep (to be further tested in emotional contexts), a sheep dominating this subject sheep, and a sheep subordinated by the subject sheep. Then, according to a Latin square design, the subject sheep was submitted to several occurrences of a sudden event – known to induce startle responses and tachycardia – either alone, with its dominant or with its subordinate. We hypothesised that the behavioral responses to the sudden event would be increased in presence of subordinate animals and decreased in presence of dominant ones. We particularly focused on the immediate responses to the sudden event, such as startle and cardiac responses (Désiré *et al.*, 2004), and on the attempts to have visual or physical contacts with the accompanying social mate.

MATERIAL AND METHODS

Animals and rearing conditions

We used 48 one-year-old female sheep of the Romane breed. This breed was chosen because its members are quite easy to manipulate. Only one gender was chosen to minimize the interindividual variability. Females were chosen since their emotional expression tend to be easier to observe (Vandenheede & Bouissou, 1993). The age of the sheep (young adults) was chosen to facilitate dominance relationships assessment, compared to younger sheep. The sheep were housed together in a large pen (6 x 18 m) referred to as home pen. The floor of the pen was bedded with straw and the barn received ample natural lighting through large windows. Room temperature was maintained at 14°C (standard conditions). Each sheep was given hay *ad libitum* plus 800 g (which is the usual quantity delivered in breeding conditions for one-year sheep) of highly palatable food pellets composed of barley, sugar beet, wheat, maize, sunflower and soya (Thivat Nutrition Animale, Cusset, France) distributed daily at 5 pm. This regimen was maintained until the training of the animals started (see below). From the training on, the animals received only hay in the home pen.

*Experimental set-up**Competition room*

A compartment allowed access from the home pen to the competition room (6 x 1.5 m) fenced in by 1.5 m-high wooden partitions (Fig.1). A door allowed access from the compartment to the competition room. A device comprised of a deck placed 30 cm above the floor and pierced with a centre aperture housing a 15 cm-diameter trough was placed on one side of the room. It was filled in with food pellets (same as the ones received in the home pen before training started) by an experimenter from outside the room. Only one animal could eat at the same time. A camera was placed above the trough and connected to a video recorder and a monitor.

Test arena

A corridor allowed access from the home pen to a waiting room. An experimental chamber next to the waiting room was composed of two compartments (1.5 x 1.25 m each). It was followed by a test arena (7 x 2.5 m). The waiting room, the compartments and the test arena were fenced in by 1.8 m-high wooden partitions (Fig.1). The test arena was separated in its length (and the two compartments too) by a 1.8 m-high wood partition enabling animals, when tested in pairs, to see, smell, hear and touch each other. Sliding doors permitted access from the waiting room to the compartments and then to the test arena. At the bottom of each side of the test arena, the same trough as for competition tests was used to provide the sheep with food. Food pellets were distributed to the two troughs at the same time via an automatic system placed outside the arena. On only one side of the test arena, a blue-and-white plastic panel was held at 1 m above the trough behind a wooden board (i.e. hidden up position). A second automatic device was used to move suddenly the panel from the hidden up position to a visible low position just behind the trough (Fig.2; speed, 2 m.s⁻¹). The test arena was virtually separated in three equal zones, with Zone 1 the closest to the entrance doors and Zone 3 the closest to the trough. Four cameras were used: one camera filmed the whole experimental chamber, one camera filmed the side where the panel was absent and two cameras were placed one at the left side and one above the trough of the subject animal. All cameras were connected to a video recorder and a monitor using a quadravision system that allows displaying the four views on the same frame.

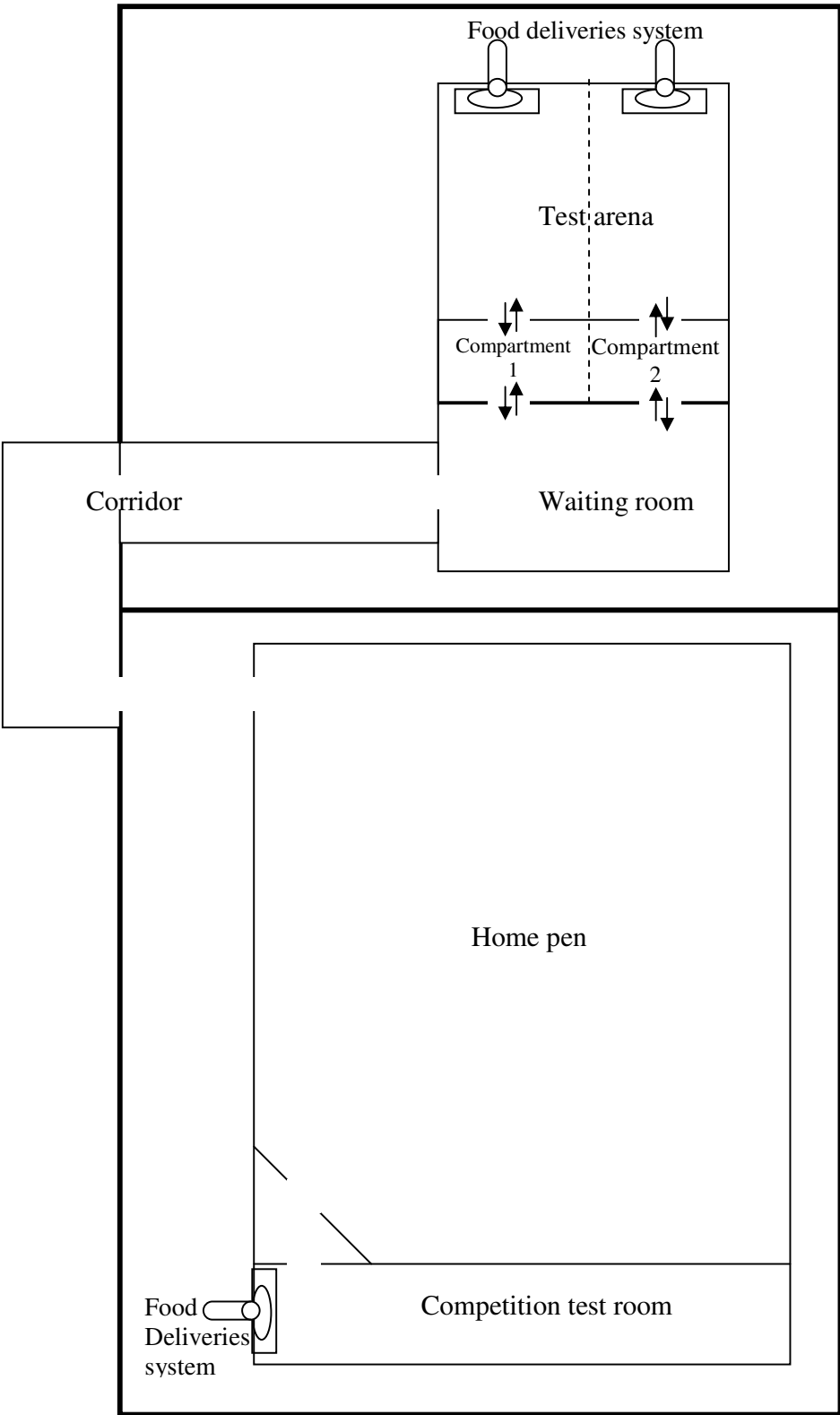


Figure 1. Plan of the experimental device.

Device to record cardiac activity

The cardiac activity of the subject animal was recorded via two external adhesive electrodes placed one on the right shoulder and one on the left axillary region of the sheep, which were previously shared. The electrodes were connected to a transmitter fixed in an elastic belt strapped around the animal's thorax (Fig. 2). A receiver (Lifescop 6, Nikon Kodhen, Japan) was installed outside the experimental chamber to capture the signal sent by telemetry. This receiver was connected to a Macintosh computer running a data processing system (PowerLab, ADInstruments, United Kingdom). The data were recorded and analysed using the Chart software (version 3.6.8, HRV extension, ADInstruments, Australia). Mean interval between heart beats (meanRR) and the root of the mean squares of successive differences (RMSSD), which is an indicator of heart rate variability, were calculated. These measurements allow the reliable assessment of the sympathovagal balance (Després *et al.*, 2003) that reflects the activity of the autonomous nervous system which is a major physiological component of the emotional response.

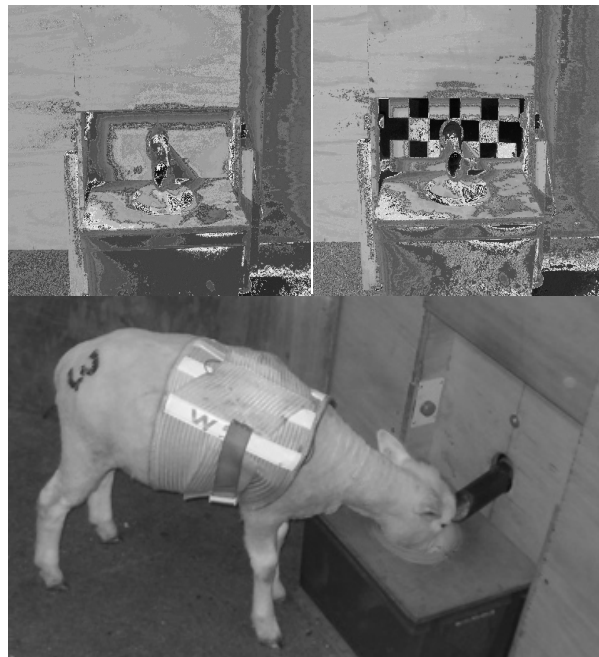


Figure 2. At each delivery, 20 g food pellets fell from the tube to the trough. Food deliveries were either followed (top right) or not (top left) by a sudden event generated by a white and blue panel dropping down behind the trough from a hidden high point. Before being introduced into the experimental chamber, the sheep was fitted with an elastic belt strapped around the thorax that held two electrodes and an emitter to measure and record heart rate (bottom).

*Procedures for training and testing**Habituation*

Four weeks before starting the competition tests, the sheep were submitted to a habituation procedure (Fig. 3). First, during two weeks, an experimenter stayed in the home pens for 30 min per day. During the next two weeks, each sheep was gently caught and the elastic belt was strapped around its thorax once a day for 30 min. In addition, during the fourth week, all the doors were opened between the home pen, the corridor, the dominance test room, the waiting room, the compartments and the test arena during half a day everyday and sheep were free to explore all pens.

Competition tests

After habituation, the competition tests began (Fig. 3). During three weeks, the animals were tested two by two, once a day, five days a week. The two animals were gently caught in the home pen and introduced in the compartment before entering the competition room. Immediately after their entrance, 20 g of food pellets were put in the trough and then four other 20 g portions were delivered at 30 sec intervals. The test lasted 2.5 min, after which the door leading to the compartment was opened and the sheep were led back to their home pen. The time spent eating by each animal was noted. If in a pair, one sheep (A) ate for at least five times more than the other sheep (B), the same pair was tested again three days later. If again A ate for five times longer than B or more, we considered that A dominated B. We selected 10 triads of animals with one subject sheep clearly dominating a second sheep (its subordinate) and being clearly dominated by a third one (its dominant). On average, when dominant sheep ate for 56.3 sec (± 2.35) and subordinate ones for 3.82 sec (± 0.57).

Training

After completion of the competition tests, the animals of the 10 triads were trained to consume 10 food portions of 20 g pellets each, delivered every 30 sec in the test arena. The subject sheep were trained once alone, once with their dominant and once with their subordinate following a

Latin square design (Fig. 3). The three sessions were repeated one week later (i.e. two series with three sessions each). The sheep were led in the waiting room. From the waiting room, each sheep was led individually to one compartment where an experimenter fitted the elastic belt and the two electrodes within 30 sec. The sheep were then left alone in their respective compartment for another 30 sec, after which the doors to the test arena were opened and the sheep could walk in, each by a side of the test arena. The number of food portions eaten was noted for each sheep. After 5 min, the doors leading to the compartments were opened and the sheep were led to these compartments where the belt and the electrodes were removed. Immediately after, the sheep returned to the waiting room. When all sheep had been submitted to the training session, all of them were returned to the home pen.

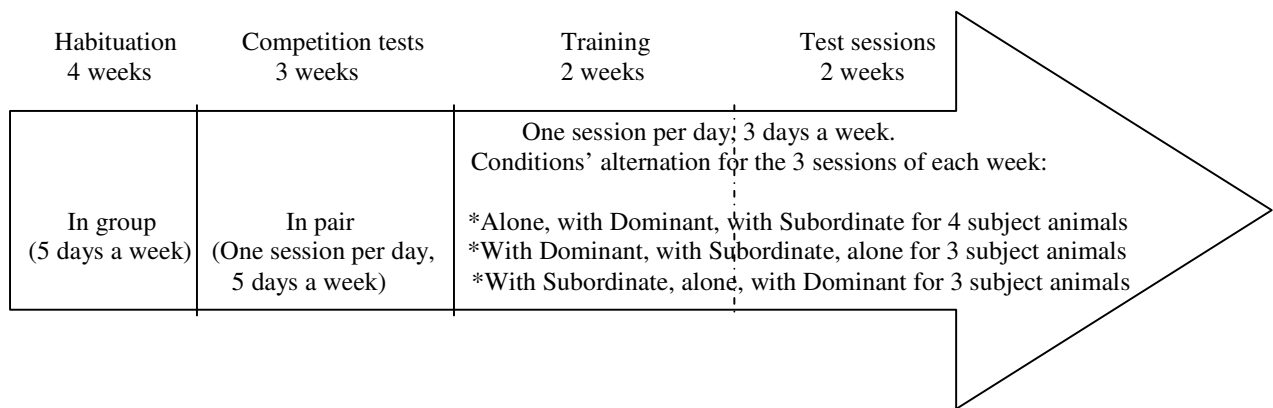


Figure 3. Plan of the procedures for training and testing from the first habituation day to the end of the experiment.

Test sessions

Finally, six tests sessions were applied, with three sessions a week, according to the same Latin square design as for training (Fig. 3). The procedures for handling and food delivery were the same as for training. The only difference was that in the subject side of the test arena, 5 food deliveries, chosen at random among the 10 deliveries, were followed by the sudden appearance of

the plastic panel, called the sudden event. The interval between a food delivery and the sudden event lasted 5 sec.

We observed only the subject sheep and only when it was in the test arena. The number of food deliveries it consumed was noted. The other behaviours were analysed from video recording thanks to the software The Observer (Noldus, NL). We focused on startle responses (i.e. the fast withdrawal of the head from the trough with a transient body tension visible at the level of the shoulder and/or the hindlegs of the animal), time spent eating, head orientation (head oriented toward the trough, the social mate, or the door), muzzle contacts (muzzle touching the trough, the social mate, or the door), locomotor activity (immobile, walk forward, run, or walk backward) and position in the test arena (in Zone 1, 2 or 3). The cardiac activity was recorded as stated above.

Statistical analyses

All variables were analysed for the six test sessions. First, we analysed the behaviour and the cardiac activity of subject sheep over whole sessions. Second, for all the variables except the number of food deliveries consumed, we focused on the 10 sec following food deliveries, corresponding to 5 sec preceding and 5 sec following the sudden event (or equivalent time when the event did not occur). All variables were log-transformed, except the number of food deliveries consumed that was arcsin-transformed as it had two bounds (0-10).

We ran ANOVAs for mixed models including the subject animal as a random factor and series (Series 1 or 2 with three sessions each), condition of observation (alone, with a dominant, or with a subordinate; except for orientation and contact with the social mate for which only two conditions can be compared, with a dominant or with a subordinate) and their interaction as fixed effects. For data collected right after food deliveries, the moment (5 sec before or after the sudden event) and the occurrence of the sudden event (yes or no) were added to the model as fixed factors. We checked the condition of homogeneity of residues. Post-hoc comparisons were performed with Least Square Means Differences (LSD) using Tukey-Kramer adjustment. The results section focuses on significant differences ($p \leq 0.05$) and tendencies ($p \leq 0.1$).

RESULTS

Whole test session

Behaviour

The number of food deliveries consumed varied according to the series ($F_{1,45}(\text{series}) = 41.76$, $p < 0.001$). Sheep consumed significantly more food deliveries during the second series (i.e. the last three sessions) than during the first one (i.e. the first three sessions) (8.10 food deliveries ± 0.70 vs. 4.57 food deliveries ± 0.62 ; $t = 6.46$, $p < 0.001$).

The time spent eating also varied according to the series ($F_{1,40,6}(\text{series}) = 30.63$, $p < 0.001$). Sheep spent significantly more time eating during the second series than during the first one (125.89 s ± 1.07 vs. 35.48 s ± 1.23 ; $t = 5.53$, $p < 0.001$).

The frequency of contacts between the sheep muzzle and the partition separating it from its social mate varied with the condition of observation ($F_{2,30,2} = 2.54$, $p < 0.1$) and with the series ($F_{1,30,2} = 5.69$, $p < 0.05$). When submitted to the test alone, sheep tended to touch the partition more often than when they were accompanied by their dominant (4.79 ± 1.23 vs. 3.31 ± 1.29 ; $t = 2.19$, $p < 0.1$). More contacts with the partition were noticed during the first series than during the second one (5.01 ± 1.15 vs. 3.09 ± 1.29 ; $t = 2.39$, $p < 0.05$).

The time spent walking varied according to the condition of observation ($F_{2,45} = 4.77$, $p < 0.05$). When tested alone, the sheep spent more time walking (104.71 sec ± 1.10) than when accompanied by their dominant (85.11 sec ± 1.15 ; $t = 2.87$; $p < 0.05$) or their subordinate (87.10 sec ± 1.12 ; $t = 2.42$; $p < 0.10$).

Cardiac activity

The mean RR (i.e. the cardiac period) varied according to the condition of observation ($F_{2,44,1} = 4.21$, $p < 0.05$). When alone, sheep had a shorter mean RR than when accompanied by another sheep. The difference was significant between the conditions “alone” (393.74 ms ± 13.17) vs.

“with a subordinate” ($421.34 \text{ ms} \pm 58.45$; $t = 2.61$; $p < 0.05$) whereas it was only a tendency with the condition “with a dominant” ($418.06 \text{ ms} \pm 11.20$; $t = 2.39$; $p < 0.10$).

The RMSSD did not vary with the the condition of observation nor the series ($F_{2,44.1}(\text{condition of observation}) = 0.10$, $p = 0.90$; $F_{1,44.1}(\text{series}) = 1.69$, $p = 0.20$; $F_{2,44.1}(\text{series} \times \text{condition of observation}) = 0.10$, $p = 0.90$).

Following food deliveries

Behaviour

The time spent eating varied according to the occurrence of the sudden event, the moment and the series ($F_{3,689}(\text{occurrence} \times \text{moment} \times \text{serie}) = 16.00$, $p < 0.001$). Sheep spent significantly less time eating during the 5 sec following the time of the sudden event when it occurred than when it did not, whatever the series ($t = 15.61$, $p < 0.001$ during the first series; $t = 11.79$, $p < 0.001$ during the second series; Fig. 4). When the sudden event occurred, sheep spent significantly less time eating after the sudden event than before it, whatever the series ($t = 15.10$, $p < 0.001$ during the first series; $t = 11.15$, $p < 0.001$ during the second series; Fig. 4). Sheep spent significantly less time eating just after the sudden event during the first than during the second series ($t = 8.66$, $p < 0.001$; Fig. 4).

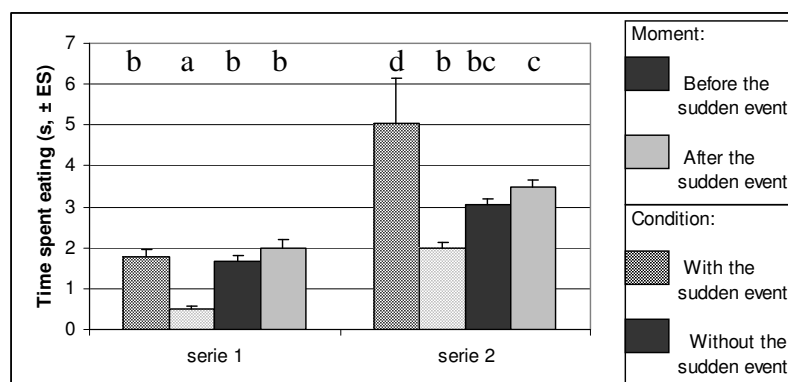


Figure 4. Mean and standard errors of time spent eating in series 1 and 2, according to the moment (i.e. before or after the time of the sudden event) and the occurrence of the sudden event (i.e. with or without the sudden event). The data were pooled for the 3 test sessions of each series. Bars with different superscript letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

The frequency of the orientations toward the social mate varied with the condition of observation ($F_{1,282} = 4.43$, $p < 0.05$). The sheep looked significantly more often at their mate if it was dominant than if it was subordinate (head orientation towards the social mate, 1.26 ± 1.02 vs. 1.20 ± 1.02 ; $t = 2.11$, $p < 0.05$).

The localisation of the sheep in Zone 3 of the arena (i.e. the closest to the trough) varied according to the condition of observation, occurrence of the event, moment, and series ($F_{8,717}(\text{condition} \times \text{occurrence} \times \text{moment} \times \text{series}) = 5.02$, $p < 0.001$). Sheep spent significantly less time in Zone 3 after than before the sudden event, whatever the condition of observation or the series (during the first series: $t = 5.53$, $p < 0.001$ with the dominant, $t = 8.15$, $p < 0.001$ with the subordinate, $t = 4.33$, $p < 0.01$ alone; during the second series: $t = 4.73$, $p < 0.001$ with the dominant, $t = 3.92$, $p < 0.05$ with the subordinate, $t = 3.92$, $p < 0.05$ alone; Fig. 5). During series 1, the sheep spent less time in Zone 3 after the time of the sudden event when it occurred than when it did not, whatever the condition of observation ($t = 4.57$, $p < 0.01$ with the dominant, $t = 9.56$, $p < 0.001$ with the subordinate, $t = 4.85$, $p < 0.001$ alone; Fig. 5). Moreover, in series 1, the sheep spent significantly less time in Zone 3 after the sudden event when they were tested with a subordinate compared to when they were tested with a dominant or alone ($t = 4.50$, $p < 0.01$ with the dominant, $t = 5.39$, $p < 0.001$ alone; Fig. 5) and compared to series 2 ($t = 9.37$, $p < 0.001$; Fig. 5).

The startle responses varied according to the occurrence of the sudden event, the moment, and the series ($F_{3,1165}(\text{occurrence} \times \text{moment} \times \text{series}) = 13.89$, $p < 0.001$). Sheep exhibited significantly more startle responses during the 5 sec following the sudden event than during the 5 sec preceding it as well during series 1 than 2 ($t = 19.88$, $p < 0.001$ during the first series; $t = 26.48$, $p < 0.001$ during the second series; Fig. 6). After the time of the sudden event, sheep startled more when it occurred than when it did not, whatever the series ($t = 20.54$, $p < 0.001$ during the first series; $t = 28.48$, $p < 0.001$ during the second series; Fig. 6). In series 1, the startle responses were more frequent after the sudden event than in series 2 ($t = 7.95$, $p < 0.001$; Fig. 6).

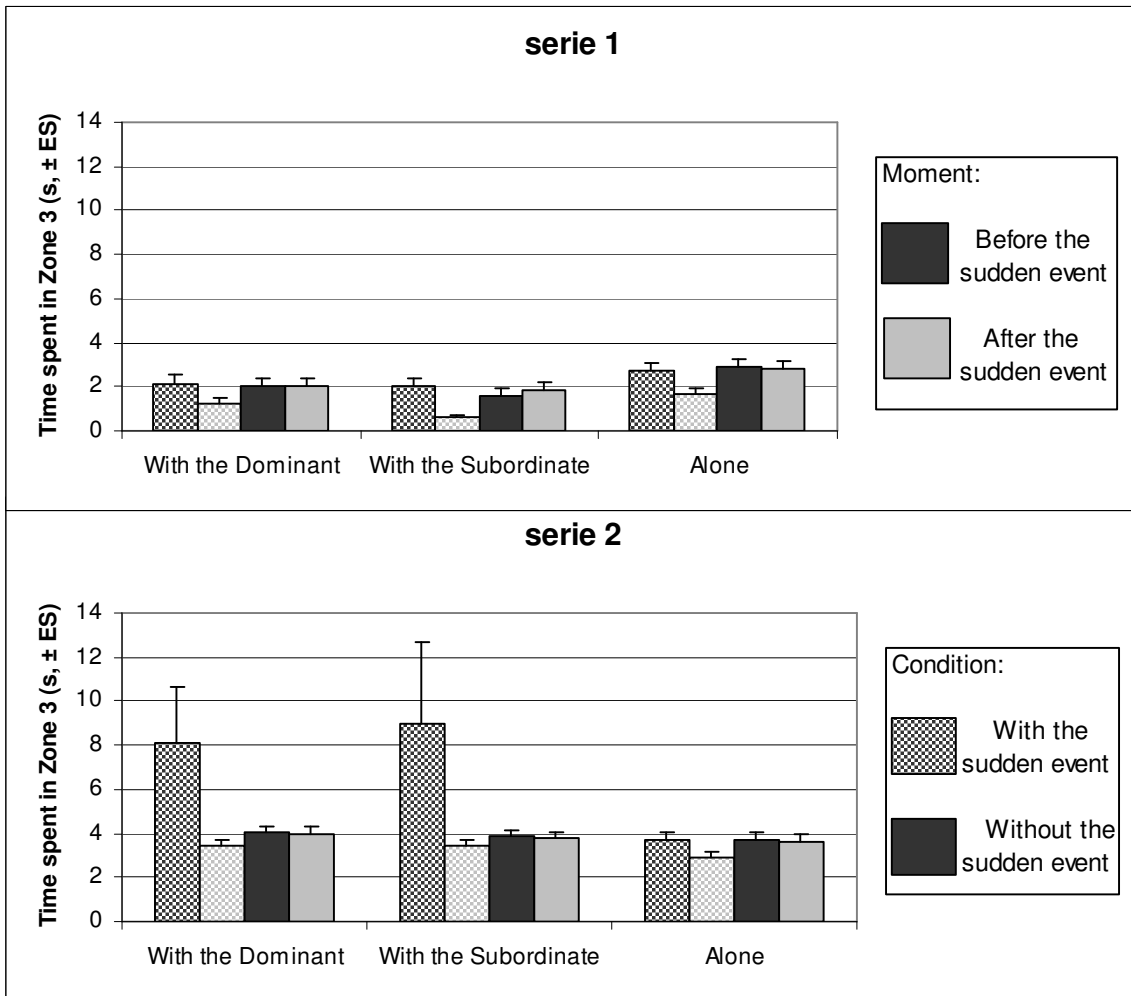


Figure 5. Mean and standard errors of time spent in zone 3 (i.e. the closest to the trough and the sudden event appearance location) in series 1 and 2, according to whether the sudden event occurred or not and the moment (i.e. before or after the time of the sudden event). We compared values of sessions during which sheep were submitted to the test session with their dominant, values of sessions during which sheep were submitted to the test session with their subordinate, and values of sessions during which sheep were submitted to the test session alone.

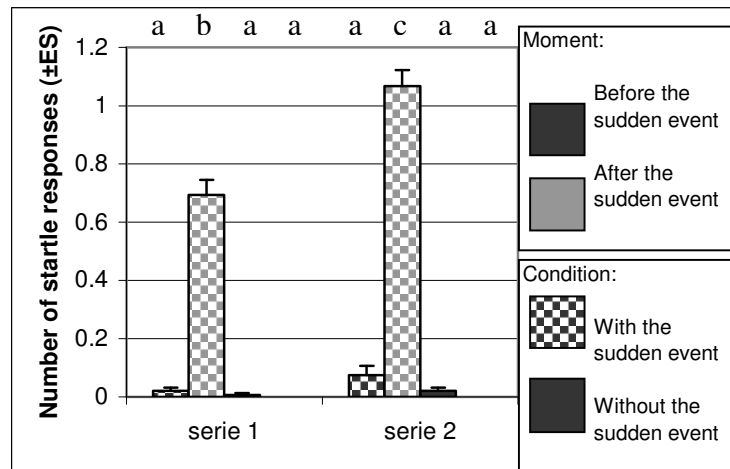


Figure 6. Mean and standard errors of the number of startle responses in series 1 and 2, according to the moment (i.e. before or after the time of the sudden event) and the occurrence of the sudden event (i.e. with or without the sudden event). The data were pooled for the 3 test sessions of each series. Bars with different superscript letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

Cardiac activity

The mean RR varied according to the occurrence of the sudden event, the moment, and the series ($F_{3,1143}(\text{occurrence} \times \text{moment} \times \text{series}) = 10.07, p < 0.001$). Before the time of the sudden event, meanRR was around 404 ms in both series, whether the sudden event would occur or not. After the time of the sudden event, mean RR was shorter when the event did occur than when it did not, and this was slightly more pronounced in the first than in the second series ($t = 10.87, p < 0.001$ during the first series; $t = 4.50, p < 0.001$ during the second series; Fig. 7). Nevertheless, a true decrease in mean RR from before to after the sudden event was observed only during the first series ($t = 5.75, p < 0.001$) while when the event did not occur, an increase in mean RR was always observed from before the time of the event ($t = 4.91, p < 0.001$ during the series 1; $t = 3.99, p < 0.01$ during the series 2).

The RMSSD varied according to the condition of observation, the occurrence of the sudden event, the moment, and the series ($F_{8,1143}(\text{condition} \times \text{occurrence} \times \text{moment} \times \text{series}) = 1.71, p < 0.1$). When they were accompanied, sheep had a significantly longer RMSSD during the 5 sec interval

following the time of the sudden event when it occurred than when it did not, whatever the series (during the first series: $t = 3.55$, $p < 0.1$ with the dominant, $t = 4.80$, $p < 0.001$ with the subordinate; during the second series: $t = 5.25$, $p < 0.001$ with the dominant, $t = 4.39$, $p < 0.01$ with the subordinate; Fig. 8). During the first series, the RMSSD was longer after than before the sudden event for the sheep accompanied by their dominant ($t = 3.85$, $p < 0.05$; Fig. 8).

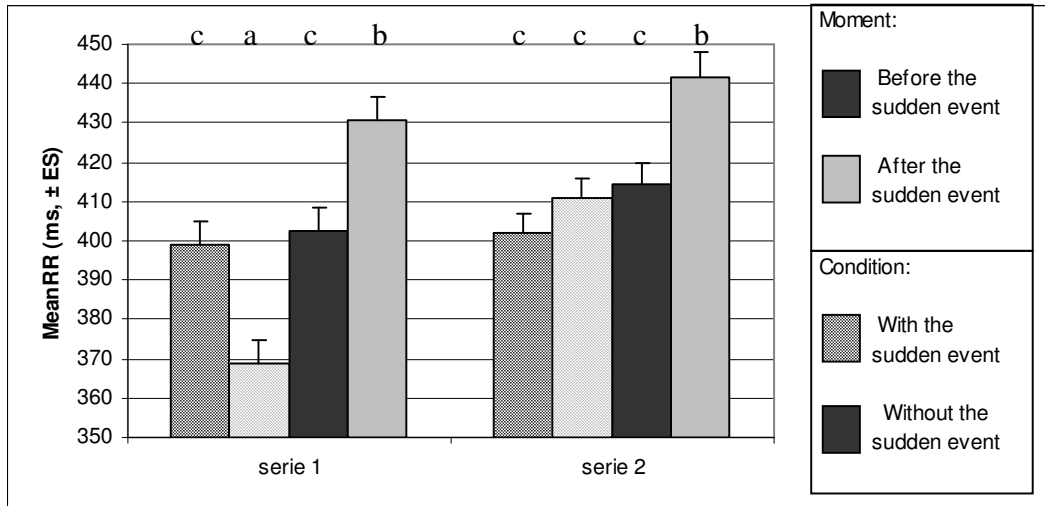


Figure 7. Mean and standard errors of meanRR in series 1 and 2, according to the moment (i.e. before or after the time of the sudden event) and the occurrence of the sudden event (i.e. with or without the sudden event). The data were pooled for the 3 test sessions of each series. Bars with different superscript letters indicate significant difference ($p < 0.05$).

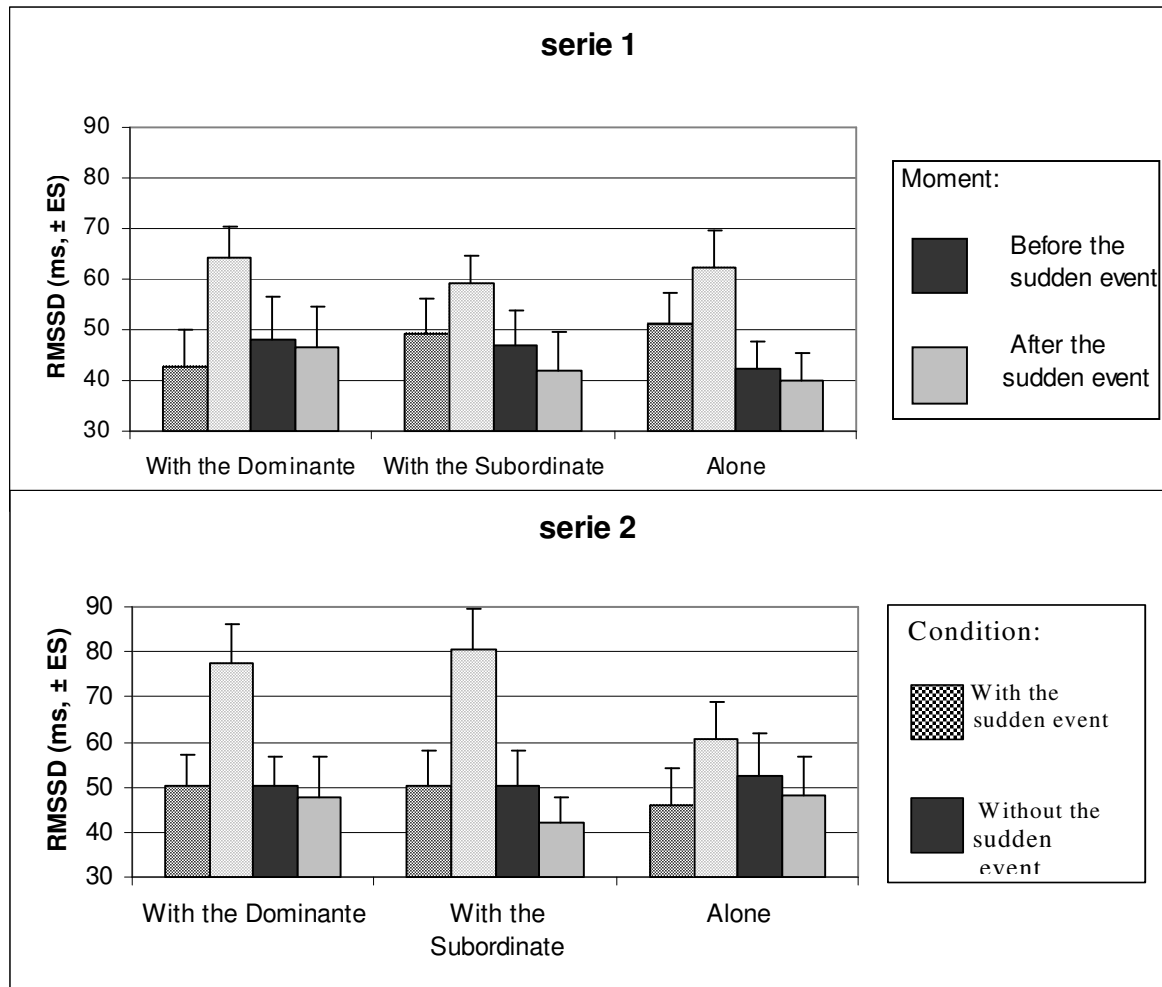


Figure 8. Mean and standard errors of RMSSD in series 1 and 2, according to whether the sudden event occurred or not and the moment (i.e. before or after the time of the sudden event). We compared values of sessions during which sheep were submitted to the test session with their dominant, values of sessions during which sheep were submitted to the test session with their subordinate, and values of sessions during which sheep were submitted to the test session alone.

DISCUSSION

This study questioned the subjective perception a sheep have of a sudden event relative to the social context in which it occurs. More specifically, it was tested whether their relative social rank (i.e. dominant or subordinate) to an accompanying mate would modulate their emotional responses. Non specific responses to the test situation (i.e. cardiac and behavioural responses) as well as specific responses to the sudden event were compared between sheep that were submitted to the experimental session alone, with a dominant or with a subordinate.

The main results of this study are: (i) sheep reacted to the sudden event by decreasing the time spent eating, stepping away from the aversive event and displaying a startle response and a transient tachycardia; (ii) the tachycardia was associated with an increase of heart rate variability only in sheep accompanied, particularly by their dominant; (iii) the averting from the aversive event was more pronounced in sheep accompanied by a subordinate, (iv) the responses to the sudden event were more pronounced during the first sessions than during the last ones; (v) the sheep submitted to the test sessions accompanied by their dominant contacted less the wood partition separating the two parts of the test arena than these that were submitted to the test sessions alone but they looked more at their social mate at the time of the food delivery and appearance of the sudden event than these accompanied by their subordinate.

First, the sheep responded to the sudden event by stopping eating, stepping away from the aversive event and displaying a startle response and a transient tachycardia. It is in agreement with the responses generally observed in sheep submitted to a sudden event except for the increased heart rate variability (Désiré *et al.*, 2004; Greiveldinger *et al.*, 2007). However, an increase in heart rate variability was associated with the tachycardia in subjects submitted to the test session accompanied, in particular by their dominant. It implies that, in addition to the increase of the influence of the sympathetic component of the Autonomous Nervous System (ANS) over the cardiac activity sustaining the tachycardia in all sheep, an increase of the influence of the parasympathetic component occurs in sheep accompanied by a social mate, in particular a dominant (Després *et al.*, 2003). Graham and Clifton (1966) have shown that an increase of the parasympathetic tone is associated with a behavioural orientation. This phenomenon is called “cardiac orienting” (Jackson *et al.*, 1971). Later, Porges and Raskin (1969) have confirmed that an increase in heart rate variability was observed during an attentional demand (i.e. specific behaviour of time and energy allocation toward a particular event). Thus, the increased parasympathetic tone in subject animals accompanied by a social mate, in particular a dominant, could be due to their attentional orientation toward it. The presence of a social mate seems attention-capturing for the subject animal and this could explain the differences in the cardiac responses to the sudden event. Moreover, the responses to the sudden event described above were less marked during the second part of the experiment. Such differences reveal an habituation to the sudden event (Greiveldinger *et al.*, 2007).

Second, a shorter time spent close to the trough and the panel occurring location just after the sudden event occurrence was observed in sheep accompanied by a subordinate. Thus, their response to the event is enhanced as they move away from it faster than the subjects in the two other conditions. In this case, the subject animal is the dominant one of the pair. It seems that the dominant sheep express more their behavioural responses to the aversive event than the subordinate sheep or the sheep tested alone. From a comparative perspective considering the analogy comparison between dominance/submission in non-human animals and pride and shame in humans (Weisfield, 1999), one could speculate that a dominant would exhibit more freely its behavioural expression to an emotional-eliciting event when confronted to its subordinate, as a human could feel proud and uninterested in the subordinate judgment in an analog situation.

Third, during the five seconds following the food delivery and these following the time of the sudden event, the sheep that were accompanied by their dominant looked more at their social mate than those that were accompanied by their subordinate. Such resultants are in accordance with the idea that the subordinate sheep take more into account the behaviour of their dominant than inversely (Hewitson *et al.*, 2007). It also adds evidence to the hypothesis that a key to understand social ranks in mammals is attention: in many species, the high rank individual would be the one the others watch particularly out (Chance, 1967; Johnson and Karin-D'Arcy, 2006). This social feature also supports explanation to the fact that chicks learn better from a dominant demonstrator than from a subordinate one (Nicol & Pope, 1994). In our study, the sheep accompanied by their dominant take particularly care of the dominant behaviour when facing the two challenging events of the test: the food deliveries and the sudden event. This is also well supported by the cardiac data showing an increase in heart rate variability more marked in response to the sudden event in sheep accompanied by a dominant than in other sheep. Thus, the presence of a dominant seems particularly attention-capturing for the subject animal. This is in accordance with the idea that a sheep pays more attention to a dominant rather than a subordinate (Hewitson *et al.*, 2007). Thus, a subordinate sheep takes particularly care of the dominant behaviour and expresses less its behavioural responses compared to a dominant one. Again, considering the analogy comparison between dominance/submission in non-human animals and pride and shame in humans (Weisfield, 1999), one could speculate that a subordinate would

inhibits its behavioural expression to an emotional-eliciting event when confronted to its dominant, as a human could feel ashamed in an analog situation.

Fourth, the presence of a social mate affected the responses of the sheep during the test sessions. When they were submitted alone to the test session, sheep made more contacts with the partition behind which a social mate was likely to be. On the contrary, these contacts were the less numerous when the sheep were submitted to the test session with a dominant. Sheep are very sensitive to social isolation (Fisher & Matthews, 2001). Therefore, the large amount of contacts with the separation partition when tested alone could be interpreted as attempts to actively seek for the presence of a social mate, as observed in bovines (Holm *et al.*, 2002). This presence is searched because it seems to have soothing effects on the subject submitted to an aversive event as shown in human (Jakobs *et al.*, 1997), monkeys (Fragaszy & Mason, 1978) or heifers (Boissy & Le Neindre, 1990). As a matter of fact, sheep submitted to the test session alone walked more than those that were accompanied and had a higher heart rate. This variation in heart rate (shorter mean RR) without any modification of its variability (assessed from RMSSD) indicates that it is the sympathetic component of the ANS that influences the cardiac activity of these sheep (Després *et al.*, 2003). The sympathetic tone has been shown to be very low or even absent when sheep were quiet and still (Després *et al.*, 2003). The involvement of the sympathetic component, as it is the case here, suggests that sheep submitted alone to the test sessions were not in such a relaxed condition. This is further supported by the increase in the time spent walking since an increased locomotor activity commonly signs a non specific response to a stressful event in sheep such as sudden events (Erhard *et al.*, 2004b), social isolation (Vandenheede *et al.*, 1998), the presence of a human being or the exposition to an open-field (Romeyer & Bouissou, 1992). Taken together, the responses observed during the test sessions confirmed that it is more disturbing for sheep to be submitted to an aversive event alone than accompanied by a social mate.

In conclusion, the results of the present study show that the responses of sheep to repeated exposures to an aversive event vary according to the social context. The sheep are more sensitive to a sudden event when they are alone rather than accompanied. Moreover, subjects are particularly focused on their dominant mates whereas they express more intensively their response to the sudden event when accompanied by a subordinate.

In the light of the present results, we argue that the evaluation of social norms, or at least their evolutionary roots, can be assessed in non-primates animals though the influence of their social relationships over their emotional responses. From a comparative perspective, our results are in agreement with the hypothesis of an analogy between dominance/submission expression in non-human animals and pride and shame in humans (Weisfield, 1999). A subordinate would inhibit its behavioural expression to an emotional-eliciting event when confronted to its dominant, as a human could feel ashamed in an analog situation. Inversely, a dominant would exhibit more freely its behavioural expression to an emotional-eliciting event when confronted to its subordinate, as a human could feel proud and uninterested in the subordinate judgment in an analog situation. The social relationships, and particularly the dominance ones, are known to be so influencing on many aspects of the behaviour of sheep (Erhard *et al.*, 2004a) and other farm animal species (Keeling & Gonyou, 2001) that it seems unreasonable to carry on studying their emotional states and therefore their welfare without taking into account their social life's influences.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are most grateful to G. Toporenko, S. Andanson, H. Chandèze, E. Delval and C. Ravel for their help in data recording and analysis, and to D. Chassaigne for animal care. They thank also T. Vimal, J. Ferreira and J.P. Chaise for their technical support.

LITTERATURE CITED

Arnold MB 1945. Physiological differentiation of emotional states. *Physiological Reviews* **52**: 35-48.

Boissy, A. and Le Neindre, P. Social influences on the reactivity of heifers: implications for learning abilities in operant conditioning. *Applied Animal Behaviour Science* **25**, 149-165 (1990).

Boissy, A. and Dumont, B. Interactions between social and feeding motivations on the grazing behaviour of herbivores: sheep more easily split into subgroups with familiar peers. *Applied Animal Behaviour Science* **79**, 233-245 (2002).

Boissy, A. *et al.* Emotions et cognition : stratégie pour répondre à la question de la sensibilité des animaux. *INRA Productions Animales* **20**, 17-22 (2007).

Call, J. Intending and perceiving. Two forgotten components of social norms. *Journal of Consciousness Studies* **7**, 34-38 (2000).

Chance, M.R.A. Attention structure as the basis of primate rank order. *Man* **2**, 503-518 (1967).

Dantzer, R. Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science* **80**, E1-E9 (2002).

Darwin C 1890. *L'expression des émotions chez l'homme et l'animal*. Editions C Reinwald, Paris, France.

Désiré, L., Boissy, A., and Veissier, I. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes* **60**, 165-180 (2002).

Désiré, L., Veissier, I., Després, G., and Boissy, A. On the way to assess emotions in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology* **118**, 363-374 (2004).

Després, G., Boissy, A., Désiré, L., Le Neindre, P., and Veissier, I. Validation of the mesure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of animal and veterary advances* **2**, 615-619 (2003).

Erhard, H.W., Fábrega, E., Stanworth, G., and Elston, D.A. Assessing dominance in sheep in a competitive situation: level of motivation and test duration. *Applied Animal Behaviour Science* **85**, 277-292 (2004a).

Erhard, H.W., Boissy, A., Rae, M.T., and Rhind, S.M. Effects of prenatal undernutrition on emotional reactivity and cognitive flexibility in adult sheep. *Behavioural Brain Research* **151**, 25-35 (2004b).

Fisher, A. and Matthews, L. The social behaviour of sheep. In Keeling, L.J. and Gonyou, H.W. (eds.) *Social behaviour in farm animals*. CABI Publishing, UK (2001).

Fragaszy, D.M. and Mason, W.A. Response to novelty in *Saimiri* and *Callicebus*: Influence of social context. *Primates* **19**, 311-331 (1978).

Frijda, N. The psychologist's point of view. In: Lewis, M. and Haviland-Jones, J.M. (eds.) *Handbook of Emotions*. The Guilford Press, pp59-74 (2000).

Graham, F.K., and Clifton, R.K. Heart rate change as a component of the orienting response. *Psychological Bulletin* **65**, 305-320 (1966).

Greiveldinger, L., Veissier, I., and Boissy, A. Predictability and expectations influence emotional responses in lambs. *Animal Welfare* **16S**, 170 (2007).

Greiveldinger, L., Veissier, I., and Boissy, A. Emotional experience in sheep: predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses. *Physiology & Behavior*, In Press (doi: 10.1016/j.physbeh.2007.05.012).

Grignard, L., Boissy, A., Boivin, X., Garel, J.P., and Le Neindre, P. The social environment influences the behavioural responses of beef cattle to handling. *Applied Animal Behaviour Science* **68**, 1-11 (2000).

Hewitson, L., Gordon, I.J., and Dumont, B. Social context affects patch-leaving decisions of sheep in a variable environment. *Animal behaviour* **74**, 239-246 (2007).

Holm, L., Jensen, M.B., and Jeppesen, L.L. Calves' motivation for access to two different types of social contact measured by operant conditioning. *Applied Animal Behaviour Science* **79**, 175-194 (2002).

Jackson, J.C., Kantowitz, S.R., and Graham, F.K. Can newborns show cardiac orienting? *Child development* **42**, 107-121 (1971).

Jakobs, E., Fischer, A.H., and Manstead, A.S.R. Emotional experience as a function of social context: the role of the other. *Journal of Nonverbal Behavior* **21**, 103-130 (1997).

Johnson, C.M. and Karin-D'Arcy, M.R. Social attention in nonhuman primates: A behavioral review. *Aquatic Mammals* **32**, 423-442 (2006).

Kappas, A. Appraisals are direct, immediate, intuitive, and unwitting... and some are reflective... *Cognition and Emotion* **20**, 952-975 (2006).

Keeling, L.J. and Gonyou, H.W. *Social behaviour in farm animals*. CABI Publishing, UK (2001).

Mendl, M. and Paul, E.S. Consciousness, emotion and animal welfare: insights from cognitive science. *Animal welfare* **13**, S17-25 (2004).

Nicol, C.J. and Pope, S.J. Social learning in small flocks of laying hens. *Animal Behaviour* **47**, 1289-1296 (1994).

Penning, P.D., Parsons, A.J., Newman, J.A., Orr, R.J., and Harvey, A. The effects of group size on grazing time in sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **37**, 101-109 (1993).

Porges, S.W., and Raskin, D.D. Respiratory and heart rate components of attention. *Journal of Experimental Psychology* **81**, 497-503 (1969).

Romeyer, A. and Bouissou, M.-F. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science* **34**, 93-119 (1992).

Sander, D., Grandjean, D., and Scherer, K.R. A systems approach to appraisal mechanisms in emotion. *Neural Networks* **18**, 317-352 (2005).

Scherer, K.R. Appraisal theory. In Dalglish, T. and Power, M. (eds.) *Handbook of cognition and emotion*. John Wiley & Sons, Chichester (1999).

Vandenheede, M. and Bouissou, M.-F. Sex differences in fear reactions in sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **37**, 39-55 (1993).

Vandenheede, M., Bouissou, M.-F., and Picard, M. Interpretation of behavioural reactions of sheep towards fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science* **58**, 293-310 (1998).

Weisfeld, G.E. Discrete emotions theory with specific reference to pride and shame. In Segal, N.L., Weisfeld, G.E., and Weisfeld, C.C. (eds.) *Uniting psychology and biology. Integrative perspectives on human development*. American Psychological Association, Washington DC (1997).

Weisfeld, G.E. Darwinian analysis of the emotion of pride/shame. In van der Dennen, J.M.G., Smillie, D., and Wilson, D.R. (eds.) *The Darwinian heritage and sociobiology*. Praeger, Westport, Connecticut, London (1999).

Weisfeld, G.E. Neural and functional aspects of pride and shame. In Cory, G.A.J. and Gardner, R.J. (eds.) *The evolutionary neuroethology of Paul MacLean. Convergences and frontiers*. Praeger, Westport, Connecticut, London (2002).

DISCUSSION

GENERALE

Il est aujourd'hui communément admis que le bien-être est à la fois un état physique et mental. Malgré tout, jusqu'à récemment, l'accent était mis sur l'importance de fournir à l'animal un environnement lui assurant une bonne santé et un état physiologique et physique normal, c'est-à-dire satisfaire les besoins physiques des animaux (Duncan & Petherick 1991). Pourtant, ces besoins physiques peuvent être satisfaits sans pour autant assurer un état de bien-être mental à l'animal : il peut être en bonne santé, disposer d'un environnement parfaitement bien adapté mais souffrir par exemple de l'isolement d'avec ses congénères. Prendre aussi en compte les états affectifs des animaux est donc indispensable pour appréhender leur bien-être. Si ce point continue d'être plus négligé que l'état physique de l'animal, c'est en partie à cause de la difficulté de sa prise en compte. En effet, les états affectifs, que ce soit chez l'homme ou les autres animaux, ne sont pas directement accessibles (à l'inverse du gain de poids ou des symptômes cliniques qui rendent compte de l'état physiologique de l'organisme) et l'étendue des connaissances scientifiques chez les animaux demeure limitée dans ce domaine. Comme le soulignait Wynne (2004), il est nécessaire d'établir un cadre théorique d'analyse objectif permettant de comprendre quels types d'émotions peut ressentir telle espèce et avoir ainsi une idée précise des situations dans lesquelles les individus de cette espèce peuvent souffrir. Pour cela, il faut avant tout savoir comment l'animal évalue son environnement car plus que l'environnement *per se*, c'est plus la perception que l'animal s'en fait qui est la cause de ses réactions émotionnelles (Mason 1971).

Un cadre théorique pour étudier les émotions chez les animaux a été proposé en 2002 par Désiré *et al.* qui se sont inspirés de certaines théories de l'évaluation développées en psychologie cognitive (pour revue : Scherer 1999). Ces théories postulent qu'en plus des deux composantes expressives des émotions, l'une somato-motrice (i.e. une posture ou une activité), l'autre physiologique (e.g. l'activité cardiaque ou neuroendocrinienne) et de la composante subjective (i.e. le ressenti émotionnel proprement dit) qui sont classiquement admises pour définir une émotion, il faut ajouter une quatrième composante dite « cognitive ». En effet, l'évaluation que l'individu fait de la situation à laquelle il est confronté est à l'origine du ressenti émotionnel. Parmi les modèles disponibles, celui de Scherer a été retenu en raison de sa proposition de décliner l'évaluation selon un nombre limité de critères plus ou moins simples dont la plupart semblaient pouvoir se prêter à l'animal. Selon Scherer (1999), face à un événement, l'individu évaluerait systématiquement la pertinence et l'implication de

cet événement par rapport à lui-même, le potentiel de maîtrise (« coping ») dont il dispose pour agir sur cet événement, et la signification de l'événement par rapport aux normes propres à l'individu ou au groupe auquel il appartient. Chacune de ces évaluations est basée sur plusieurs critères : ainsi l'évaluation de la signification de la situation correspond à l'appréciation de la soudaineté de l'événement déclenchant, sa familiarité, sa prévisibilité et son agrément ; l'évaluation de l'implication de la situation revient à apprécier la correspondance de la situation avec les besoins et les attentes de l'individu ; l'évaluation du potentiel de maîtrise de la situation consiste à estimer la possibilité que l'individu a de contrôler la situation ; enfin, concernant la signification de la situation par rapport aux normes propres à l'individu ou au groupe auquel il appartient, il s'agit en particulier d'évaluer la signification de la situation par rapport aux normes sociales. Ces critères particuliers ont été retenus comme susceptibles d'être significatifs pour les animaux d'élevage d'après ce que l'on savait de leurs capacités cognitives.

A partir de ce cadre conceptuel, une première approche avait été initiée chez l'ovin choisi comme espèce modèle (Désiré *et al.* 2004). Elle avait permis de montrer que ces animaux évaluaient différemment la soudaineté et la familiarité d'un événement et que cette évaluation influençait leurs réponses émotionnelles. Par contre, rien n'avait pu être mis en évidence concernant les autres critères. Le but de la présente thèse était donc de tester la pertinence des autres critères d'évaluation sur les réponses émotionnelles des ovins afin d'avoir une idée relativement complète des critères accessibles à l'animal, et ainsi de pouvoir émettre des hypothèses quant aux types d'émotions qu'un animal pouvait ressentir et de mieux définir les situations d'élevage susceptibles de nuire à son bien-être.

La discussion qui suit sera organisée en cinq parties. Tout d'abord, nous ferons un bref rappel des principaux résultats obtenus au cours de la présente thèse. Ensuite, dans une deuxième partie, nous discuterons des variables comportementales et physiologiques afin 1) de déterminer, au vue des résultats obtenus, les variables les plus discriminantes et les mettre en relation avec les critères ayant induits des variations, et 2) de discuter des variables qui n'ont pas été discriminantes et de celles qu'il aurait été intéressant de prendre en compte. Puis, dans une troisième partie, nous ferons un bilan sur l'ensemble des critères étudiés jusqu'à présent chez l'ovin en essayant de comprendre pourquoi les mêmes critères testés ne donnent pas toujours de résultats. Nous ferons le bilan sur les critères accessibles aux ovins et nous chercherons si l'on peut dresser des « profils types » de réponses pour certains critères. Enfin,

à la lumière de ces résultats, nous estimerons les émotions qui semblent pouvoir être ressenties par les ovins et discuterons sur ce que cela implique en terme de capacités cognitives et de conduites en élevage. Dans une quatrième partie, nous rediscuterons l'intérêt des théories de l'évaluation dans l'étude du bien-être et notamment, en quoi ces théories se prêtent particulièrement bien aux études comparatives, et comment notre approche peut présenter un intérêt pour l'étude des états affectifs plus durables ainsi que pour les études chez l'humain. Enfin, dans une cinquième et dernière partie nous dresserons les perspectives qu'ouvre ce travail.

1. Rappel des principaux résultats

Quatre critères ont été testés lors de cette thèse : la prévisibilité, la correspondance aux attentes, la contrôlabilité et les normes sociales. Pour tester le critère de prévisibilité (chapitre 1), nous avons soumis des agnelles à l'apparition répétée d'un événement soudain qui pouvait se produire soit de manière régulière (prévisibilité possible grâce à la régularité temporelle), soit de manière signalée (par une lumière le précédant et le rendant donc prévisible), soit de manière irrégulière et non signalée (témoin). Il a été montré que les agnelles pouvant prévoir l'arrivée de l'événement soudain grâce à un signal lumineux présentaient des réactions moins prononcées en réponse à cet événement (nombre réduit de sursauts et tachycardie moins marquée) et passaient plus de temps à manger que leurs congénères qui n'avaient pas la possibilité de prévoir. De plus, les agnelles qui étaient soumises à l'événement soudain sans signal lumineux mais à intervalles réguliers vocalisaient moins et mangeaient une plus grande quantité d'aliment que celles pour lesquelles les intervalles entre deux événements soudains étaient irréguliers et sans signal lumineux préalable. Ainsi, les ovins sont capables d'évaluer la prévisibilité d'un événement et leurs réponses émotionnelles sont influencées par cette évaluation.

Pour tester le critère de correspondance aux attentes (chapitre 2), nous avons entraîné des agnelles à effectuer une tâche opérante en routine pour obtenir une récompense alimentaire, puis, pour deux groupes d'animaux, nous avons changé la quantité de la récompense deux fois successivement et, pour deux autres groupes, nous avons maintenu la même quantité de récompense jusqu'à la suppression totale de récompense. Dans le premier groupe, les agnelles entraînées avec une petite quantité de récompense ont été soumises à une augmentation (contraste positif) puis à une diminution (contraste négatif) de la quantité de récompense. Dans le deuxième groupe, les agnelles entraînées avec une grande quantité de récompense ont subi le schéma inverse, soit une diminution suivie d'une augmentation. Enfin pour les deux autres groupes, les agnelles avaient été entraîné soit avec la petite quantité de récompense (troisième groupe), soit avec la grande (quatrième groupe), avant d'être soumises à la suppression de la récompense (contraste négatif plus ou moins marqué). Quand la quantité d'une récompense était subitement diminuée, les agnelles augmentaient leur activité locomotrice et le nombre de réponses instrumentales pour obtenir la récompense, et l'influence parasympathique du système nerveux autonome sur leur activité cardiaque diminuait. Ces réponses étaient exacerbées quand cette diminution de récompense faisait suite

à une augmentation préalable. Des réponses similaires étaient observées lorsque la récompense était totalement supprimée et elles étaient alors plus prononcées lorsque les animaux avaient été habitués à recevoir de grandes quantités de récompense. A l'inverse, quand la quantité de récompense était subitement augmentée, le nombre de réponses instrumentales pour obtenir la récompense diminuait mais seulement chez les agnelles ayant été soumises à une diminution préalable de la quantité de récompense. Ainsi, les ovins sont capables d'évaluer une situation en fonction des attentes qu'ils ont construites au préalable et leurs réponses émotionnelles peuvent en être influencées, notamment lors d'un contraste négatif.

Pour étudier le critère de contrôlabilité (chapitre 3), les agnelles ont été soumises à des expositions répétées à un événement aversif, mais non nociceptif, composé d'un jet d'air soufflant à la surface d'un bol rempli d'un aliment appétant et d'une grille mobile recouvrant le bol pour en bloquer l'accès. La moitié des agnelles a été entraînée à effectuer une tâche opérante pour arrêter cet événement aversif composite et avoir ainsi accès pour un temps limité à la récompense alimentaire. Chaque agnelle de la moitié restante était couplée à un individu entraîné à arrêter l'événement aversif et subissait la même séance mais sans possibilité de contrôle. Les agnelles qui avaient la possibilité de contrôler l'arrêt de l'événement aversif manifestaient par la suite plus de motivation à entrer dans le parc de test, à y rester et à s'y alimenter que celles qui n'avaient pas la possibilité de contrôler. De plus, ces différences étaient plus marquées quand la réponse opérante avait été complètement acquise que quand elle n'avait été que partiellement acquise. La présentation de l'événement aversif était suivie par une augmentation transitoire des postures d'oreilles dressées et en arrière et de la fréquence cardiaque. Chez les agnelles ayant parfaitement acquis la réponse opérante leur permettant d'interrompre l'événement aversif, l'augmentation des postures d'oreilles en arrière n'était pas observée. Ainsi les ovins sont capables d'évaluer si ils peuvent contrôler un événement et leurs réponses émotionnelles à cet événement en sont modifiées.

Enfin, pour étudier l'influence du critère de normes sociales (chapitre 4), nous avons défini au préalable des trios de moutons composés d'un animal sujet, de son dominant et de son subordonné. Nous avons ensuite soumis l'animal sujet à l'exposition répétée à des événements soudains soit seul, soit accompagné de son dominant, soit accompagné de son subordonné. Il a été observé que lorsque les moutons passaient en test seuls, ils avaient une activité locomotrice plus importante et une fréquence cardiaque plus élevée que lorsqu'ils

étaient accompagnés. De plus, lorsqu'ils étaient testés seuls, les moutons regardaient plus dans le couloir de test voisin que lorsqu'ils étaient accompagnés d'un congénère dominant. L'événement soudain auquel les sujets étaient soumis provoquait un éloignement de la zone dans laquelle l'événement était présenté, une diminution du temps passé à manger, un sursaut et une tachycardie quelles que soient les conditions sociales. Néanmoins, la tachycardie s'accompagnait d'une augmentation de la variabilité de la fréquence cardiaque lorsque les animaux étaient accompagnés, notamment d'un congénère dominant. De plus, l'éloignement induit par l'événement soudain se produisait plus rapidement lorsque les sujets étaient accompagnés d'un congénère subordonné. Ainsi, les ovins évaluent une situation en fonction de la présence de congénères et de la nature des relations qu'ils ont avec ces congénères, et ceci influence leurs réponses émotionnelles. Ils sont plus sensibles à l'événement soudain quand ils sont seuls que quand ils sont accompagnés par un congénère. De plus, l'animal soumis à l'événement soudain est particulièrement attentif à son congénère lorsqu'il s'agit d'un dominant, tandis qu'il exprime plus de réponses à l'événement lorsqu'il est accompagné d'un congénère subordonné.

Ainsi, en plus de la soudaineté et de la familiarité d'un événement, qui avaient fait l'objet d'études préalables, la prévisibilité d'un événement, sa correspondance aux attentes et sa contrôlabilité affectent les réponses émotionnelles des ovins. De plus, le contexte social dans lequel les événements se déroulent influence ces réponses.

2. Pertinence des variables utilisées

2.1. Modifications comportementales et physiologiques les plus discriminantes et mise en relation avec les critères les ayant induites

Le tableau 1 fait le récapitulatif des résultats obtenus pour les différentes variables qui ont été discriminantes dans le cadre des expérimentations de cette thèse. Les variables physiologiques qui ont été utilisées au cours de cette thèse sont la concentration de cortisol plasmatique, la période cardiaque (meanRR) et sa variabilité (RMSSD). Les mesures de cortisol plasmatique n'ont pas permis de mettre en évidence de différences entre traitements dans les différentes expérimentations de la thèse. Quant aux variables cardiaques, le **meanRR** et le **RMSSD** dont la validité a déjà été montrée chez les ovins pour estimer l'activité du système nerveux

Tableau 1 : Résultats obtenus pour les différentes variables qui ont été discriminantes pour chacun des critères testés.

Critères Variables	Imprévisibilité	Non correspondance aux attentes		Incontrôlabilité	Normes sociales
		Contraste négatif	Contraste positif		
meanRR (période cardiaque)	Faible	Faible	∅	Faible	∅
RMSSD (variabilité de la fréquence cardiaque)	∅	Faible	∅	∅	Haut en présence d'un dominant
Influence sympatho- vagale	Sympathique augmente	Parasympathique diminue	∅	Sympathique augmente	Parasympathique augmente
Activité locomotrice	∅	Haute	∅	Haute	Faible en présence d'un congénère
Sauts	∅	∅	∅	Nombreux	∅
Orientations et contacts envers la porte de sortie	∅	∅	∅	Nombreux	∅
Orientations envers le congénère					Nombreuses en présence d'un dominant
Contacts envers le dispositif opérant					
Contacts envers la cloison séparant du congénère					Nombreux en l'absence de congénère
Mange	Faible	∅	∅	Faible	∅
Sursauts	Nombreux			∅	∅
Vigilance	∅	∅	∅	Haute	∅
Positions d'oreilles	∅	∅	∅	Oreilles en arrière	∅
Vocalisations	Nombreuses	∅	∅	Nombreuses	∅

∅ signifie que le critère n'a pas influencé cette variable.

Les cases grisées correspondent aux variables n'ayant pas été prises en considération pour estimer les réponses à ce critère.

autonome (Després *et al.* 2003), elles se sont montrées particulièrement discriminantes lors des différentes expérimentations. L'activation de ce système correspond à une réaction d'urgence car elle est rapide (Ursin & Olf 1993). Elle pouvait donc permettre d'identifier facilement les réponses à des événements ponctuels comme ce fut le cas dans nos différentes expérimentations. L'organisation même de nos expérimentations en séances globalement peu contraignantes peut expliquer que des résultats aient été observés avec les variables cardiaques et pas par la mesure du cortisol. Ainsi des événements imprévisibles et incontrôlables ont induit une diminution de la période cardiaque sans variation de sa variabilité. Cette diminution est atténuée par la prévisibilité et par la contrôlabilité. Etant donné que rendre un événement contrôlable ne le rend pas plus prévisible mais que rendre un événement prévisible peut contribuer à le rendre en partie contrôlable en permettant de s'y préparer, l'hypothèse peut être émise que **l'incontrôlabilité d'un événement pourrait induire une augmentation de l'activité de la branche sympathique du système nerveux autonome** chez les ovins. Ceci est en contradiction avec l'idée selon laquelle les effets sympathiques domineraient dans les conditions de contrôle et les influences vagales domineraient, ou les effets sympathiques seraient moins importants, dans les conditions où l'action n'est pas possible (Kostarczyk 1993). Cependant cette augmentation pourrait être expliquée par l'augmentation simultanée de l'activité locomotrice, des sauts et des contacts avec la porte générant un accroissement des dépenses énergétiques. Cette mobilisation pour la fuite est en général soutenue par une activation sympathique (Porges 2007). Par ailleurs, la présentation de récompenses alimentaires en quantité plus faible que celle attendue a induit une diminution de la période cardiaque et de sa variabilité. Ainsi, **recevoir moins que ce qui est attendu, induit une diminution de l'activité de la branche parasympathique du système nerveux autonome**. Ceci est en accord avec une diminution de l'activité parasympathique induite par un stress (Porges 1995) et avec le pattern de réponses observé chez des enfants de 4 mois soumis à une non-correspondance aux attentes négative (Lewis *et al.* 2006). Chez ces enfants, la fréquence cardiaque est accrue sans pour autant qu'il y ait de variation de la cortisolémie en réaction à la non-correspondance de la situation par rapport à leurs attentes quand ils peuvent contrôler la situation. Ceci semble aussi être le cas de nos animaux puisqu'ils essaient d'obtenir plus de récompenses en augmentant le nombre de comportements opérants. Enfin, la présence d'un congénère lors de l'exposition répétée à des événements soudains a induit une augmentation de la période cardiaque sans variation de la variabilité de la fréquence cardiaque. **Etre accompagné d'un congénère lors de l'exposition à un événement anxiogène diminue donc l'activité de la branche sympathique du**

système nerveux autonome. Ceci est en accord avec les observations qui ont déjà été faites de l'effet apaisant de la présence d'un congénère (Boissy & Le Neindre 1990). En outre, au moment de l'occurrence de l'événement anxiogène, les moutons accompagnés d'un congénère dominant regardaient beaucoup ce congénère et cette orientation était accompagnée d'une diminution de la variabilité de la fréquence cardiaque reflétant une diminution de l'activité de la branche parasympathique du système nerveux autonome. **L'attention portée à un congénère dominant diminue le tonus parasympathique.** Ceci est en accord avec le phénomène de « cardiac orienting » selon lequel la mobilisation de l'attention est composée d'une orientation comportementale associée à une diminution du tonus parasympathique (Graham & Clifton 1966, Porges & Raskin 1969, Jackson *et al.* 1971).

Les variables comportementales prises en compte lors de cette thèse étaient nombreuses puisque nous avons essayé de couvrir l'ensemble des activités et postures qui pouvaient être exprimées par nos animaux lors des tests. Ainsi, nous avons analysé les déplacements des animaux (immobile ; marche ; recule ; court ; saute ; piétine) et les zones du parc traversées (pour estimer la distance parcourue et la localisation), les positions de tête (regarde l'environnement, l'auge, la porte, la lucarne (le cas échéant), le congénère (le cas échéant)) ; les contacts avec l'environnement et des substrats particuliers (l'auge, la lucarne, le congénère (le cas échéant), la séparation entre le congénère et lui) ; les activités alimentaires ; les sursauts ; les activités de vigilance ; les activités autodirigés ; les défécations, les mictions et les bêlements. En outre, nous nous sommes intéressés lorsque le dispositif permettait un enregistrement précis aux postures d'oreilles (oreilles dans le plan, en arrière, dressées ou asymétriques) et aux mouvements de la queue.

Concernant les déplacements des animaux, l'**activité locomotrice** définie par le temps passé à marcher et la distance parcourue augmente aussi bien dans le cas d'une récompense obtenue plus faible qu'attendue que dans le cas de l'exposition à des événements incontrôlables. De plus, elle est atténuée par la présence d'un congénère lors de l'exposition répétée à des événements aversifs. Cela en ferait un **indicateur non spécifique de l'état d'activation général (arousal) de l'animal** : activation qui serait forte dans le cas d'événements frustrants ou incontrôlables et faible en la présence apaisante d'un congénère. Ceci est en accord avec la littérature puisqu'une augmentation de l'activité locomotrice est observée aussi bien en réponse à des événements négatifs car incontrôlables (Jordan *et al.* 1984, Erhard *et al.* 2004), ne correspondant pas aux attentes (Gallup & Altomari 1969, Dunlap *et al.* 1971), ou utilisés

pour induire la peur (Vandenheede *et al.* 1998), qu'en réponse à des événements positifs tels qu'un progrès d'apprentissage (Hagen & Broom 2004). Les sauts contre les parois du test ont été particulièrement nombreux dans le cas d'expositions à des événements aversifs incontrôlables. Ce comportement est aussi souvent observé lors des premiers passages individuels dans l'enceinte de test lors des séances d'habituation. C'est d'ailleurs sur cette base que certains animaux ont été écartés des expérimentations du fait de l'absence d'habituation qui les aurait perturbés pour réagir à l'événement ultérieur voulu saillant par l'expérimentateur. Ce comportement était d'ailleurs souvent associé à une absence de consommation de l'aliment à l'auge, à un nombre très important de bêlements, à un refus d'entrer en test et à une volonté manifeste d'en sortir (contrairement à la grande majorité des animaux qui entrait de manière volontaire et ne s'intéressait à aucun moment à la porte de sortie) et à des mictions et/ou défécations nombreuses. Ainsi, **les sauts sont révélateurs chez les ovins d'un état de stress particulièrement important**. Ces sauts sont effectivement considérés comme des tentatives de fuite de la part de moutons effrayés (Romeyer & Bouissou 1992).

Concernant les orientations et les contacts, ceux vers la porte sont nombreux lors de l'exposition à des événements aversifs incontrôlables. Comme mentionné ci-dessus, les marques d'intérêt envers la porte de sortie n'étaient observées que chez les animaux manifestement très perturbés. Ainsi, tout comme les sauts contre la paroi, **les orientations et les contacts envers la porte de sortie sont aussi révélateurs chez les ovins d'un stress particulièrement important**. Les orientations vers le congénère dans le cas d'expérimentations impliquant plusieurs animaux sont nombreuses quand l'animal accompagnateur est un dominant. **Les orientations vers le congénère indiquent le degré d'attention porté à ce congénère**. Effectivement, comme nous l'avons vu pour les variables cardiaques, le fait de porter son attention sur un objet ou un individu se traduit par une orientation comportementale associée à une diminution de la variabilité cardiaque (Graham & Clifton 1966, Porges & Raskin 1969, Jackson *et al.* 1971). Les contacts avec le dispositif opérant dans le cadre d'expérimentations mettant en jeu un conditionnement instrumental sont nombreux lorsqu'une récompense est diminuée et peu nombreux lorsqu'elle est augmentée. **Les contacts avec le dispositif opérant pourraient ainsi refléter l'état de satisfaction de l'animal** : une augmentation signifierait que l'animal n'est pas satisfait et qu'il tente d'agir pour atteindre une situation plus satisfaisante, tandis qu'une diminution signifierait que l'animal est d'ores et déjà satisfait par ce qu'il obtient. Ceci est en adéquation avec

l'augmentation du nombre de tentatives d'acquisition d'une récompense lorsque celle-ci est diminuée (Haskell *et al.* 2001). Dans le cas d'expérimentations impliquant deux animaux, les contacts avec la séparation entre les animaux dans le parc de test augmentent lorsqu'un des animaux n'est pas présent de l'autre côté de cette séparation. Ainsi, **les contacts avec la séparation entre deux animaux pourraient indiquer la recherche de la présence rassurante du congénère.** Ceci est en accord avec le fait que des animaux passant en test seuls cherchent à accéder à leurs congénères (Holm *et al.* 2002).

Le temps passé à manger est faible lorsque les animaux sont soumis à la répétition d'événements imprévisibles et incontrôlables. Pour les mêmes raisons que celles évoqués pour l'activation du système sympathique, **la diminution du temps passé à manger pourrait être induite par l'incontrôlabilité d'une situation.**

Les sursauts sont plus nombreux lorsque les animaux sont soumis à des événements soudains imprévisibles que prévisibles. **Bien que spécifiques de la soudaineté d'un événement, les sursauts sont influencés par la prévisibilité de cet événement.** La vigilance est augmentée chez les animaux soumis à la répétition d'événements incontrôlables. **Soumis à une situation incontrôlable, les ovins augmentent leur vigilance.** Ceci est en accord avec l'utilisation de la vigilance comme un facteur reflétant une réactivité émotionnelle accrue chez l'animal (Welp *et al.* 2004).

Les positions d'oreilles en arrière sont observées fréquemment à la suite d'un événement incontrôlable. Ces **postures d'oreilles en arrière** sont fréquemment observées lorsqu'un mouton est effrayé, elles **seraient plus particulièrement dues au caractère incontrôlable de l'événement auquel les animaux sont soumis.** Il a d'autre part été déjà montré que les postures d'oreilles dressées seraient dues à la non-familiarité d'un événement, tandis que les postures d'oreilles asymétriques seraient dues à une recherche d'information et les postures d'oreilles dans le plan seraient la position « de repos » (Désiré 2004b).

Les **bêlements** (ou vocalisations) sont nombreux lorsque les animaux sont soumis à des événements imprévisibles ou incontrôlables. A l'identique de l'activation sympathique et du temps passé à manger, ils pourraient donc être **dus à l'incontrôlabilité des événements présentés qui provoquerait un besoin accru de contact des animaux avec leurs congénères.** Ceci est en accord avec l'observation d'une augmentation du nombre de

vocalisations dans une situation stressante chez différentes espèces d'animaux d'élevage (Manteuffel *et al.* 2004).

Quatre éléments ressortent particulièrement à la vue du tableau 1 : i) la mesure combinée du meanRR et du RMSSD pour estimer la balance sympatho-vagale semble particulièrement pertinente puisqu'elle donne des résultats pour tous les critères testés. De plus cette mesure semble aussi particulièrement fine puisque les résultats obtenus seulement à partir de deux variables permettent d'obtenir trois patterns de réponses différents pour les quatre critères testés ; ii) certains comportements semblent très spécifiques d'un critère en particulier. Ainsi, les sursauts et les postures d'oreilles en arrière qui sont des items comportementaux relativement peu fréquents chez les ovins semblent fortement associés dans nos expérimentations à la prévisibilité (associée à la soudaineté) pour le premier et à la contrôlabilité pour le second ; iii) le contraste positif est la situation expérimentale dans laquelle nous avons observé le moins de réponses sur les variables prises en compte. Ceci dénote peut-être le manque de pertinence de nos variables pour l'étude des expériences émotionnelles positives (voir partie suivante) ; iv) le critère de contrôlabilité semble jouer un rôle particulièrement important dans les réponses émotionnelles des ovins au vue du nombre de variables mesurées qu'il affecte, mais aussi au vue de leur nature car les sauts, et les orientations et contacts envers la porte qu'il induit sont des variables dont l'augmentation est synonyme de perturbation très importante chez les moutons.

2.2. Pourquoi certaines des variables utilisées n'ont pas donné de résultats et pourquoi certaines variables qui auraient pu donner des résultats n'ont pas été prises en compte ?

Bien que le **taux de cortisol** n'ait pas varié dans le cadre des expérimentations de cette thèse, il a été montré dans d'autres études qu'il pouvait être influencé par certains des critères étudiés ici. Chez le rat, des variations du taux de cortisol sont observées en relation avec la prévisibilité de l'accès à la boisson et à l'aliment (Coover *et al.* 1984) ou de chocs électriques (Pitman *et al.* 1995). L'incontrôlabilité de chocs électriques chez le chien (Dess *et al.* 1983) et la suppression de l'aliment chez le poulet (Beuving *et al.* 1989) entraînent une hausse du taux de cortisol. Il est vrai que les paradigmes que nous avons utilisés ne sont pas très contraignants comparés à ceux cités ici qui mettent en jeu des chocs électriques ou des privations alimentaires longues (de 23 à 68h). Les expérimentations où des augmentations de

cortisol sont rapportées chez les moutons sont basées sur des événements très aversifs tels que la confrontation à un homme inconnu (Beausoleil *et al.* 2007), la tonte ou le réallotement (Hall *et al.* 1998) ou un stress chronique (Harlow *et al.* 1987). Pourquoi avoir dosé le cortisol si nous avons conscience de la faible contrainte imposée par nos paradigmes ? Ne disposant pas d'étude de référence sur l'effet des différents critères sur les ovins, nous ne savions pas à quel degré de réponse nous attendre. Quoiqu'il en soit, il semble que la mesure du cortisol soit une variable peu adaptée aux types de paradigmes que nous avons utilisés. En effet, avec le cortisol, c'est la réponse à l'ensemble de la séance de test, qui comme nous l'avons dit est globalement peu contraignante, qui est mesurée car l'activation de sa production dans le sang est un mécanisme qui nécessite plusieurs minutes (Ursin & Olf 1993).

Certaines variables auraient pu être intéressantes à considérer dans le cadre de nos expérimentations étant donné les résultats qu'elles ont donnés chez d'autres espèces (nous nous en tiendrons ici aux variables pouvant être mesurées de manière non invasive). Ainsi, les variables cardiaques que nous avons mesurées nous ont permis d'estimer la balance sympatho-vagale de l'activité du système nerveux autonome et cette balance est la variable qui nous a permis de discriminer au mieux les différents critères puisque trois profils de réponses différents ont pu être identifiés. Cependant le même pattern a été observé pour les critères de prévisibilité et de contrôlabilité tandis que le contraste positif n'était caractérisé par aucune variation dans les mesures cardiaques que nous avons faites. Or, le système nerveux autonome est à l'origine de nombreuses modifications comme celles de la réponse électrodermale, de la pression sanguine, de la température corporelle ou encore de la fréquence respiratoire (Collet *et al.* 1997). Tout comme la mesure conjointe du meanRR et du RMSSD peut révéler des patterns d'activation du système nerveux autonome distincts reflétant des expériences émotionnelles différentes, la mesure de ces variables aurait pu révéler des associations caractéristiques comme cela a été montré pour les émotions modales (Collet *et al.* 1997). La raison pour laquelle ces variables n'ont pas été mesurées, est que nous ne disposons pas du matériel adéquat et/ou leur mesure n'était pas compatible avec la mobilité des animaux. Ainsi, la mesure de la **température corporelle**, dont l'augmentation semble associée chez de nombreux mammifères à un stress psychologique (pour revue : Parrott et Lloyd 1995), par caméra thermique a laissé entrevoir, lors d'un essai sur nos animaux, des résultats prometteurs, notamment au niveau du museau, mais en l'état actuel de la technique, cette mesure n'est pas compatible avec la mobilité des animaux puisqu'elle nécessite que l'image soit identique, en terme de distance et d'angle de vue, pour tous les

animaux si l'on veut pouvoir comparer (essais non publiés). Chez le macaque rhésus, une diminution de la température nasale est observée durant des états émotionnels négatifs (Nakayama *et al.* 2005) et la mesure de la température de l'oreille a été utilisée pour évaluer le stress chez le mouton (Lowe *et al.* 2005). La mesure de la **réponse électrodermale**, notamment lors d'expérimentations impliquant le critère de contrôlabilité, donne des résultats intéressants chez l'humain où l'incontrôlabilité entraîne une augmentation de la réponse électrodermale (Glass *et al.* 1971, Geer & Maisel 1972, Markus *et al.* 2000, Evans & Stecker 2004). Néanmoins, pour pouvoir la mesurer, il faut trouver un endroit riche en glandes sudoripares écrines or, il semble que le seul endroit identifié chez le mouton soit le museau (Lyne & Hollis 1968) où il est impossible de fixer un appareil de mesure. Seule l'identification d'un autre endroit riche en glandes sudoripares écrines et accessible à du matériel d'enregistrement permettrait d'effectuer cette mesure sur ovins. Pour ce qui est de la **fréquence respiratoire**, dont une suspension temporaire est observée face à un événement nouveau (Barry 1982), la mobilité importante des animaux en test rend leur analyse impossible dans le cadre de nos expérimentations. Enfin, la mesure de la **pression sanguine** nécessite l'immobilisation de l'animal car le dispositif qui pourrait être mis en place sur animaux en mouvement, nous semblent encore trop invasifs pour ne pas altérer les processus d'évaluation et le comportement de l'animal.

3. Bilan sur l'ensemble des critères étudiés chez l'ovin

3.1. Pourquoi les mêmes critères testés ne donnent pas toujours de résultats ?

Contrairement aux travaux antérieurs (Désiré 2004b), nous avons pu montrer que les critères de prévisibilité, de correspondance aux attentes et de contrôlabilité sont pris en compte par les agneaux. Il semble que la différence de résultats se situe au niveau de la signification de la situation expérimentale pour l'animal. En effet, dans la théorie de Scherer (1999), le premier élément évalué est la signification de la situation qui comprend, entre autres, l'évaluation de la pertinence par rapport aux buts et aux besoins. Cela signifie que si la situation expérimentale dans laquelle l'animal est placé n'est pas pertinente par rapport à ses buts ou ses besoins, l'évaluation séquentielle s'arrête et aucune réponse émotionnelle n'est observée. Ainsi, lorsque les différents critères ont été testés dans le cadre de la précédente thèse effectuée au sein de l'équipe sur ce sujet, les animaux étaient nourris *ad libitum* et ce, dès la sortie du test. Ils recevaient aussi du concentré, utilisé comme récompense en test, en dehors

du test. De plus, aucun élément aversif n'était présenté en test. Tous ces facteurs ont contribué à ce que les situations de test soient peu pertinentes pour l'animal à cause du manque d'enjeu au regard de ses besoins et de ses buts. Bénéficiant de l'expérience acquise lors de ces premiers essais, nous avons pu réajuster les paradigmes de manière à impliquer plus les animaux lors des situations expérimentales. Ainsi, quel que soit le critère testé, une récompense alimentaire servait systématiquement de facteur motivant et n'était distribuée qu'en test. Les animaux ne disposaient que de foin en dehors du test. Nous avons aussi fait intervenir des événements aversifs ponctuels qui mettaient en jeu un ou plusieurs des critères simples d'évaluation de l'implication, comme la soudaineté ou l'imprévisibilité afin d'être sûrs de provoquer une réponse émotionnelle chez le sujet, réponse que nous pourrions ensuite quantifier en fonction des différentes conditions du critère à tester.

3.2. Quels sont les critères accessibles aux ovins ?

D'après les deux thèses menées consécutivement au sein de l'équipe ACS, tous les critères testés sont accessibles aux ovins soit : la soudaineté, la familiarité, la prévisibilité, la correspondance aux attentes, la contrôlabilité et les normes sociales. Par « accessibles » nous entendons que les animaux sont capables de discriminer deux états différents relevant du critère en question. Pour autant, un critère peut être accessible sans influencer systématiquement les réponses émotionnelles (voir partie suivante).

3.3. Peut-on dresser des « profils types » de réponses physiologique et comportementale aux différents critères ?

Certes, nous avons fait en sorte que seul le critère à étudier varie entre nos traitements lors des expérimentations. Cependant, nous ne pouvons pas négliger l'état des autres critères d'évaluation qui a forcément influencé les profils de réponses observés. Nous ne pouvons donc pas dresser de profils types de réponses aux différents critères car ce que nous observons sont des réponses à la combinaison de critères caractérisant l'événement. Surtout, nous n'avons exploré chaque critère qu'au travers d'un paradigme à chaque fois, nous ne pouvons donc pas en conclure un profil de réponses général. En effet, si l'on prend l'exemple d'un événement soudain, la réponse à l'événement n'est pas la même en fonction de la prévisibilité de l'événement. De même, la familiarité de l'événement et son agrément influencent la réponse observée. Dans le cadre de l'expérimentation sur la prévisibilité, au fur et à mesure

que l'événement devenait familier, la plupart des animaux pouvant prévoir l'arrivée de l'événement ne sursautaient plus à son apparition. Il serait donc faux de dire que tout événement soudain entraîne un sursaut. On peut tout au plus dire que le sursaut est une réponse comportementale généralement associée à la soudaineté.

Par ailleurs, comme abordé précédemment, ne pas associer de profil type de réponses physiologique et comportementale à un critère n'enlève rien à la démonstration que ce critère soit évalué par l'animal. En effet, un critère est évalué à partir du moment où un changement dans l'état de ce critère change la réponse de l'animal que ce soit qualitativement ou quantitativement et que cela concerne les réponses comportementales seules, physiologiques seules ou les deux. Ainsi, l'état d'un critère peut être détecté et déclencher une réponse sans pour autant que cette réponse soit émotionnelle. Ne pas observer de profil de réponse émotionnelle signifie simplement que la combinaison de critères dans laquelle s'insère l'état du critère testé n'a pas suffisamment de signification pour l'individu pour déclencher une émotion.

3.4. Quels types d'émotions pourraient être ressentis par les ovins ?

Le tableau 2 illustre les patterns d'évaluation correspondant à différentes émotions modales, tels qu'ils ont été décrits par Scherer chez l'humain (Sander *et al.* 2005). Parmi les critères intervenant dans ces patterns, nous avons vu que tous seraient accessibles aux ovins excepté celui de standards internes (normes individuelles) que nous n'avons pas testé. Ainsi, d'après le tableau 2, face à une situation évaluée comme non familière, imprévisible et très désagréable, un humain ressent du dégoût. Tous ces critères étant accessibles aux ovins, ils seraient donc susceptibles de ressentir du dégoût. Une situation évaluée comme très contrôlable et correspondant très peu aux normes internes aussi bien qu'externes induit du mépris chez l'humain. Comme nous n'avons pas testé le critère de normes internes chez l'ovine, nous ne pouvons avancer d'hypothèse quant à la possibilité de l'existence de cette émotion chez les ovins. Chez l'homme, le sentiment de tristesse est ressenti face à une situation évaluée comme peu soudaine, peu familière et incontrôlable. Ces critères sont certes accessibles aux ovins mais caractériser une situation pouvant provoquer de la tristesse simplement par une soudaineté, une familiarité et une contrôlabilité faibles semble vraiment

Tableau 2 : Patterns d'évaluation pour certaines émotions modales (adapté de Sander et al. 2005). Cette table présente les profils des critères produisant les émotions modales citées.

Emotion Critère	Bonheur	Joie	Dégoût	Mépris	Tristesse
Nouveauté	Faible	Haute/Moyenne	Ouverte	Ouverte	Faible
Soudaineté	Ouverte (*)	Ouverte	Faible	Ouverte	Faible
Familiarité	Moyenne	Moyenne	Faible	Ouverte	Ouverte
Prévisibilité					
Agrément	Haut	Ouvert	Très faible	Ouvert	Ouvert
Correspondance aux attentes	Consonante (**)	Ouverte	Ouverte	Ouverte	Ouvert
Contrôlabilité	Ouverte	Ouverte	Ouverte	Haute	Très basse
Signification aux normes					
Standards internes	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Très faible	Ouvert
Standards externes	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Très faible	Ouvert
Emotion Critère	Désespoir	Anxiété	Peur	Colère	Rage
Nouveauté					
Soudaineté	Haute	Faible	Haute	Faible	Haute
Familiarité	Très faible	Ouverte	Faible	Ouverte	Faible
Prévisibilité	Faible	Ouverte	Faible	Moyenne	Faible
Agrément	Ouvert	Ouvert	Faible	Ouvert	Ouvert
Correspondance aux attentes	Dissonante (***)	Ouverte	Dissonante	Ouverte	Dissonante
Contrôlabilité	Très faible	Ouverte	Ouverte	Haute	Haute
Signification aux normes					
Standards internes	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Ouvert
Standards externes	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Faible	Faible

Emotion \ Critère	Ennui	Honte	Culpabilité	Fierté
Nouveauté				
Soudaineté	Très faible	Faible	Ouverte	Ouverte
Familiarité	Haute	Ouverte	Ouverte	Ouverte
Prévisibilité	Très haute	Ouverte	Ouverte	Ouverte
Agrément	Ouvert	Ouvert	Ouvert	Ouvert
Correspondance aux attentes	Consonante	Ouverte	Ouvert	Ouvert
Contrôlabilité	Moyenne	Ouverte	Ouverte	Ouverte
Signification aux normes				
Standards internes	Ouvert	Très faible	Très faible	Très haute
Standards externes	Ouvert	Ouvert	Très faible	Haute

(*) « ouvert » signifie que différents niveaux du critère sont compatibles avec l'occurrence de l'émotion ou que le critère n'est pas pertinent pour cette émotion. (**) « consonant » signifie que la situation correspond à ce à quoi l'individu s'attendait. (***) « dissonant » signifie que la situation ne correspond pas à ce à quoi l'individu s'attendait.

trop vague pour pouvoir statuer sur le ressenti possible de cette émotion chez les ovins. Comme nous l'avons présenté en introduction, seuls certains critères du modèle de Scherer ont été retenus comme pouvant être testés chez l'animal. D'autres critères, plus « abstraits » semblent difficilement testables chez l'animal (comme l'évaluation du pouvoir ou de l'urgence). Ainsi, il se peut que les critères que nous avons retenus ne suffisent pas à constituer un pattern d'évaluation précis pour une émotion donnée.

Chez l'homme, le désespoir est ressenti face à un événement soudain, non familier, imprévisible, ne correspondant pas aux attentes de l'individu et sur lequel il a très peu de contrôle. Sur la base de ce pattern d'évaluation, le désespoir pourrait être ressenti par les ovins. Ce serait cette émotion qui aurait été ressentie par les animaux pour lesquels la récompense attendue avait été diminuée lors de la deuxième expérimentation de la thèse (Chapitre 2). C'est aussi l'émotion qui pu être ressentie par les animaux qui se sont vus bloquer l'accès à l'aliment par le jet d'air et la grille et qui ne pouvaient pas en contrôler

l'arrêt lors de la troisième expérimentation de la thèse (Chapitre 3). Puis ce ressenti a pu s'estomper à mesure que les événements aversifs devenaient familiers et que la contrôlabilité s'installait pour certains des animaux.

Selon la théorie componentielle, le pattern d'évaluation correspondant à l'anxiété n'est caractérisé par l'état que d'un seul des critères testés chez nos animaux : la soudaineté. Cela ne permet évidemment pas de dire que comme les moutons évaluent la soudaineté, ils pourraient ressentir de l'anxiété. Par contre, la peur est ressentie face à un événement soudain, non familier, imprévisible, désagréable et ne correspondant pas à ses attentes. Etant donné que tous ces critères ont été montrés signifiants pour nos animaux, la peur est susceptible d'être ressentie par les ovins. Elle correspond aussi au type d'évaluation que les animaux ont pu réalisé lors de la première et de la dernière expérimentation de cette thèse face à l'événement soudain imprévisible (Chapitre 1 et 4). Pour les agneaux qui pouvaient prévoir l'événement dans la première expérimentation, le profil d'évaluation ne correspond plus et la peur a donc dû disparaître au fur et à mesure que la prévisibilité s'installait. De même, les critères impliqués pour induire la colère (situation non soudaine, moyennement prévisible, contrôlable et qui correspond peu aux standards externes) étant accessibles aux ovins, cette émotion fait partie de celles qui pourraient être potentiellement ressenties par ces animaux. C'est le cas également de la rage et de l'ennui. Une situation soudaine, non familière, imprévisible, contrôlable et ne correspondant ni aux attentes de l'individu, ni à ses standards externes provoque la rage chez l'humain ; tous ces critères étant accessibles aux ovins, ils auraient les bases cognitives nécessaires pour ressentir de la rage. Face à un événement non soudain, très familier et prévisible, qui correspond aux attentes de l'individu et sur lequel il peut exercer un certain contrôle, un humain ressent de l'ennui ; là encore, tous ces critères étant accessibles aux ovins, ils seraient susceptibles de ressentir de l'ennui.

Par contre, en ce qui concerne la honte, la culpabilité et à la fierté qui sont principalement caractérisées par l'évaluation de la signification par rapport aux normes de standards internes, il n'est pas possible pour l'instant de savoir si ces émotions peuvent être ressenties par les ovins étant donné que nous n'avons pas testé ce critère qui n'a été évoqué, pour l'instant, que chez les primates (Désiré *et al.* 2002). Des études supplémentaires sur l'accès des animaux non-humains aux critères de signification aux normes sont nécessaires pour étudier la possibilité que ces émotions puissent être ressenties par ces animaux. Nous pensons que de telles études sont possibles et qu'au moins les processus basiques d'évaluation nécessaires au ressenti de la honte et de la fierté pourraient être présents chez les espèces sociales dans lesquelles des rapports hiérarchiques existent entre individus (voir Chapitre 4).

Pour ce qui est des émotions positives, une situation très agréable, qui correspond aux attentes, ni complètement imprévisible ni trop prévisible et non soudaine induit un sentiment de bonheur chez l'humain. Tous ces critères étant accessibles aux ovins, rien ne permet de rejeter l'affirmation qu'ils sont en mesure de ressentir cette émotion positive. Cependant, ici nous nous permettrons de proposer le terme « plaisir » à la place de celui de bonheur figurant dans le tableau d'origine (« happiness ») car il nous semble qu'en français bonheur se rapporte plus à un état durable qu'à une émotion transitoire. Une situation évaluée comme plutôt soudaine et moyennement prévisible induit un sentiment de joie chez l'humain. Comme pour la tristesse, ce pattern nous semble trop vague pour nous permettre de conclure quant au ressenti potentiel de cette émotion par les ovins.

Etant donné les critères accessibles aux ovins et si l'on se réfère aux patterns d'évaluation pour les émotions modales, tels que définis par Scherer (Tableau 2), nous pouvons conclure que **les ovins seraient en mesure de ressentir du plaisir, du dégoût, du désespoir, de la peur, de la colère, de la rage et de l'ennui** car les critères étudiés impliqués dans la différenciation de ces émotions leur sont tous accessibles. **Pour ce qui est des autres émotions telles que la joie, la tristesse et l'anxiété, il est difficile d'avancer un avis car les critères testés sont peu déterminants dans leur pattern d'évaluation et/ou ces critères ne définissent pas suffisamment la situation déclenchante. Quant au mépris, à la honte, à la culpabilité et à la fierté qui font appel à la signification par rapport aux normes de standards internes, il est impossible pour l'instant de savoir si ces émotions peuvent être ressenties par les ovins** étant donné que la capacité à faire référence aux standards internes n'a pas été testée.

3.5. Qu'est ce que cela implique en terme de capacités cognitives et de conduites en élevage ?

Connaître les critères accessibles aux ovins nous renseigne sur leurs capacités cognitives et émotionnelles, et peut avoir des conséquences sur leur conduite en élevage. Selon Leventhal et Scherer (1987) (Tableau 1 de l'introduction générale), trois degrés cognitifs différents de traitement de l'information sont impliqués dans le processus d'évaluation : sensorimoteur, schématique et conceptuel. Le degré sensorimoteur inclut des programmes moteurs innés, le degré schématique requiert une mémoire des événements concrets, et le degré conceptuel requiert une mémoire des liens entre des événements concrets. L'étendue des critères

accessibles aux ovins couvre ces trois degrés cognitifs puisque par exemple, pour l'évaluation de la nouveauté, la soudaineté relève du degré sensorimoteur, la familiarité relève du degré schématique et la prévisibilité relève du degré conceptuel. Ceci témoigne de capacités cognitives insoupçonnées chez les ovins, qui sont généralement minimisées aussi bien par la communauté scientifique que non scientifique. Un tel panel de capacités cognitives et donc d'émotions potentiellement accessibles chez ces animaux pourtant catalogués comme relativement inexpressifs et aux capacités cognitives limitées soulève nombre de questions sur les *a priori* dont les animaux d'élevage, notamment les ovins, font l'objet et sur les conduites d'élevage auxquelles ils sont soumis. En effet, comment imaginer que les moutons puissent être pourvus de telles capacités et que les bovins, caprins, porcins ou équins puissent en être dépourvus ? Quant aux animaux d'élevage dont les capacités cognitives sont considérées comme encore plus limitées, comme les oiseaux ou les poissons, comment ne pas penser qu'eux aussi ont peut-être des capacités cognitives beaucoup plus importantes qu'on ne l'imagine ? Cela justifie en tout cas le besoin de poursuivre l'évaluation des critères accessibles et de l'étendre aux autres espèces d'élevage pour mieux définir leurs capacités d'évaluation et donc leur ressenti potentiel.

La nature des critères accessibles aux ovins apporte un argument de plus à l'intérêt d'étudier les émotions positives dans le contexte du bien-être animal. Comme la plupart des travaux portant sur les états affectifs, ce travail de thèse s'est focalisé essentiellement sur le versant négatif des expériences émotionnelles. Pourtant, il est maintenant largement accepté que le bien-être n'est pas seulement l'absence d'expériences négatives, mais aussi la présence d'émotions positives telles que le plaisir. Ainsi, Boissy *et al.* (2007a) proposent de nouvelles approches qui peuvent être utiles pour induire des émotions positives chez les animaux et s'assurer ainsi d'améliorer véritablement leur qualité de vie. D'après ces auteurs, trois approches peuvent être définies en référence aux processus cognitifs d'évaluation : anticiper ou prévoir une récompense (i.e. « positive anticipation »), recevoir une récompense plus importante qu'attendue (i.e. « positive contrast »), et maîtriser (i.e. « coping ») ou contrôler la situation déclenchante. Ces trois approches nécessitent que l'animal ait accès à des critères d'évaluation particuliers pour pouvoir être envisagées chez une espèce : pouvoir anticiper une récompense nécessite d'avoir accès au critère de prévisibilité, réagir à une augmentation de la quantité ou de la qualité d'une récompense nécessite d'être capable de construire des attentes et, enfin, permettre aux animaux d'exercer une certaine maîtrise de situation déclenchante nécessite que ces animaux soient capables d'accéder au critère de contrôlabilité. Tous ces

critères étant accessibles chez l'ovine, l'approche proposée pour améliorer le bien-être des animaux en induisant des émotions positives est parfaitement envisageable chez cette espèce. Connaître les différentes émotions potentiellement accessibles est essentiel pour réfléchir à des conduites d'élevage adaptées à l'accessibilité et à la sensibilité des animaux aux différents critères d'évaluation et ainsi aux émotions qu'ils sont susceptibles de pouvoir ressentir. Pour les ovines, nous avons évoqué la possibilité d'évaluer les critères de soudaineté, de familiarité, de prévisibilité, de correspondance aux attentes, de contrôlabilité et d'adéquation avec les normes sociales. Nous avons aussi mentionné une sensibilité particulière au critère de contrôlabilité ainsi que la possibilité qu'ils puissent ressentir des émotions aussi variées que le plaisir, le dégoût, le désespoir, la peur, la colère, la rage et l'ennui. Tout ceci a des implications fortes pour la compréhension des troubles comportementaux rencontrés en élevage, tels que les stéréotypies ou l'agressivité excessive entre individus...

Les stéréotypies semblent associées à trois types de situation : i) elles augmentent en réponse à des paradigmes de « frustration » qui consistent à ne plus délivrer de récompense alimentaire à l'endroit ou au moment attendu (Johannesson & Ladewig 2000, Bassett 2003) ; ii) elles augmentent en réponse à des paradigmes induisant une diminution ou un manque de contrôle des événements (Taylor *et al.* 2001, Hansen *et al.* 2002, Meehan & Mench 2007) ; iii) elles sont observées chez des animaux évoluant dans des environnements pauvres en stimuli (Wemelsfelder 1993, Garner *et al.* 2006). Dans les deux premiers types de situation (qui sont d'ailleurs souvent confondus dans les expérimentations car une diminution de récompense suite à l'accomplissement d'une tâche opérante implique à la fois une non-correspondance aux attentes et une perte de contrôlabilité), le pattern d'évaluation impliquant à la fois une non-correspondance aux attentes et une très faible contrôlabilité est celui du désespoir (Tableau 2). **Ainsi l'augmentation des stéréotypies en réponse à un événement correspondrait à l'évaluation de cet événement comme incontrôlable et différent de ce qui était attendu, et refléterait le désespoir de l'animal.** Dans le cas d'un événement provoquant des stéréotypies, augmenter la possibilité de contrôler et/ou permettre à l'animal de pouvoir anticiper l'issue de cet événement pourrait permettre de limiter voire supprimer l'apparition de ces stéréotypies. Pour ce qui est du troisième type de situation dans lequel des stéréotypies ont été décrites chez des animaux en captivité, il s'agit d'un environnement pauvre en stimuli. Les auteurs parlent alors d'« ennui ». Effectivement, nos résultats appuient l'idée selon laquelle les animaux d'élevage pourraient ressentir de l'ennui. De plus, le lien que font certains auteurs entre cet ennui potentiellement ressenti et la trop grande prévisibilité de l'environnement (Van Rooijen 1991, Johannesson & Ladewig 2000) est en accord avec le

pattern d'évaluation de l'ennui (tel qu'il est décrit par Scherer et collaborateurs) qui implique, entre autres, une très haute prévisibilité (Tableau 2). Aussi la solution proposée qui consiste à introduire un peu d'imprévisibilité dans l'environnement, semble en accord avec nos résultats. **Les stéréotypes lorsqu'elles sont observées de manière chronique, pourraient donc correspondre à une représentation de l'environnement comme étant trop prévisible, et refléteraient ainsi l'ennui de l'animal.**

Un autre trouble comportemental rencontré en élevage est l'agression envers les congénères, qui se rencontre en particulier chez les poulets, avec les comportements de « feather pecking » (picorage de plumes) et de cannibalisme, et chez les porcs avec les comportements de « belly nosing » (coups de museau) et de « tail biting » (morsures de la queue). Ces comportements sont particulièrement problématiques puisqu'ils peuvent aboutir à des blessures graves et conduire à la mort de l'animal qui les subit. Ces comportements semblent fortement liés à l'évaluation de la contrôlabilité de l'environnement : une faible contrôlabilité les favorisant et l'opportunité d'exercer un contrôle les réduisant (Haskell *et al.* 2004, Ernst *et al.* 2006, Puppe *et al.* 2006). Trois émotions impliquant les critères accessibles aux ovins sont caractérisées dans leur pattern d'évaluation par une contrôlabilité faible à moyenne : la tristesse, le désespoir et l'ennui (Tableau 2). Cependant, la tristesse et le désespoir impliquent la perception de l'environnement comme non-familier ; or, les travaux cités ci-dessus où des variations du niveau d'agressivité sont observées, ne font pas varier le critère de familiarité. Il semble donc que l'émotion ressentie par les animaux agressant leurs congénères soit plutôt l'ennui. Ceci est en adéquation avec les travaux récents montrant que les comportements agressifs chez les porcs peuvent être réduits en enrichissant l'environnement (Puppe *et al.* 2006). **Ainsi les comportements agressifs pourraient être exprimés par des animaux ressentant de l'ennui et être par conséquent diminués grâce à l'enrichissement de l'environnement d'élevage.**

De manière moins spécifique, **les interventions d'élevage suscitant la peur chez les animaux** (c'est-à-dire des situations évaluées comme soudaines, non-familiales, imprévisibles, désagréables et ne correspondant pas aux attentes de l'animal) **pourraient leur être signalées de manière fiable** comme ceci a déjà été suggéré (Bassett & Buchanan-Smith 2006) **afin de supprimer l'imprévisibilité de l'événement et ainsi le ressenti de peur.**

Enfin, si la connaissance des critères et des émotions potentiellement accessibles aux animaux d'élevage permet d'adapter les conditions d'élevage afin de diminuer les émotions négatives, elle permet aussi d'**introduire dans les pratiques d'élevage des situations pouvant induire des émotions positives.** Nous avons effectivement suggéré dans le chapitre précédent que le

plaisir est potentiellement ressenti par les animaux et peut être déclenché en plaçant les animaux dans une situation agréable, non soudaine et moyennement prévisible et qui correspond à leurs attentes (Tableau 2).

4. Intérêt des théories de l'évaluation dans l'étude du bien-être

4.1. Intérêt pour les études comparatives et l'étude du répertoire émotionnel

Le cadre conceptuel des théories de l'évaluation, de par son découpage possible en critères élémentaires et de complexité croissante, est idéal pour les études comparatives. Le nombre et la complexité des critères accessibles peuvent être facilement comparés entre espèces pour des études phylogénétiques, et entre membres d'une même espèce d'âge différent pour des études ontogénétiques.

Comme nous l'avons dit plus haut, étudier le bien-être animal nécessite de savoir quel type d'émotions l'animal en question est susceptible de ressentir. Le cadre des théories de l'évaluation permet de répondre à ces deux questions en développant des études visant à tester les critères accessibles aux autres espèces d'élevage pour être fixé sur leurs capacités d'évaluation et leur ressenti potentiel. Pour cela, une fois les critères accessibles connus, il serait judicieux de tester en priorité des situations expérimentales dont le pattern d'évaluation correspond à une émotion donnée afin de voir si les réponses physiologique et comportementale des animaux sont en adéquation avec l'émotion susceptible d'être déclenchée par ce pattern d'évaluation.

4.2. Intérêt pour l'étude des états chroniques et donc du bien-être animal

Si les processus cognitifs sont à l'origine des émotions, les émotions peuvent en retour influencer les processus cognitifs. De nombreux travaux en psychologie humaine montrent que le vécu émotionnel peut biaiser la manière dont l'individu traite les informations provenant de son environnement. Cela concerne à la fois des altérations de l'attention, de la mémoire voire du jugement porté sur la situation. L'anxiété induit une attention excessive pour les informations menaçantes (Bradley *et al.* 1997). Les événements donnant lieu à des réponses émotionnelles sont plus facilement mémorisés que des événements neutres (Reisberg et Heuer 1995). En outre, par une approche pharmacologique, Mendl *et al.* (2001) ont montré

qu'une émotion modérée améliore les performances mnésiques alors qu'une émotion excessive les détériore. Enfin, des sujets ayant été exposés à des événements à forte valence négative tendent à interpréter négativement tout nouvel événement ambigu (Wright & Bower 1992). De telles modifications cognitives consécutives à une émotion existent également chez l'animal (Paul *et al.* 2005). Ainsi, des génisses stressées abandonnent difficilement un comportement préalablement appris qui n'est plus récompensé, ce qui les empêche d'acquiescer un nouveau comportement plus approprié (Lensink *et al.* 2006). Par contre, un stress plus modéré facilite les processus d'apprentissage chez le poussin (Gibbs & Summers 2000).

La mise en évidence de répercussions immédiates d'une émotion sur les processus cognitifs laisse entrevoir l'intérêt de développer un nouvel axe de recherche. Il s'agit d'explorer comment l'accumulation d'émotions peut modifier de manière durable les fonctions cognitives de l'animal et par voie de conséquence instaurer chez ce dernier, par le biais d'évaluations modifiées, un état persistant de bien-être ou au contraire de mal-être. Il existe déjà quelques travaux sur les animaux de laboratoire qui suggèrent qu'une expérience émotionnelle peut moduler durablement les capacités d'évaluation des animaux. Par exemple, des rats ou des souris soumis de manière répétée à des événements imprévisibles, connus pour induire un état de stress, présentent une altération de leurs capacités à juger et à prendre des décisions (respectivement : Harding *et al.* 2004, Pardon *et al.* 2000). La mise en évidence de telles modifications dans la manière dont l'animal évalue et réagit à son environnement, pourrait alors permettre de les utiliser comme autant d'indicateurs d'un état d'inconfort. Par ailleurs, il a été montré qu'un animal qui est capable de contrôler son environnement par un comportement appris, apparaît par la suite moins perturbé par de nouvelles contraintes qu'un animal ne pouvant maîtriser son environnement car imprévisible ou incontrôlable (Dantzer 1989). La mise en évidence de critères élémentaires d'évaluation que l'animal est amené à utiliser de manière rémanente en raison des particularités de l'environnement, devrait permettre de comprendre pourquoi un stress chronique conduit dans certains cas à une apathie ou un émoussement affectif et dans d'autres cas à une exacerbation de la réactivité émotionnelle. Une apathie se développerait lorsque l'animal n'a aucun moyen d'action sur les événements négatifs, alors qu'une hyper-réactivité résulterait du fait que l'animal soit parvenu à les contrôler (Veissier & Boissy 2007).

4.3. Intérêt pour les études chez l'humain

L'intérêt des études chez l'animal pour mieux comprendre les phénomènes psychobiologiques chez l'humain et leurs liens avec la santé a été richement illustré par Dantzer (1989). La méthodologie que nous avons utilisée présente un intérêt particulier pour la compréhension des psychopathologies chez l'humain. En effet, de nombreux troubles psychologiques présents chez l'humain sont liés à des particularités d'évaluation d'un ou plusieurs des critères que nous avons testés chez l'ovin. Ainsi, les phobies seraient liées à l'évaluation de l'objet de la phobie comme étant incontrôlable, imprévisible et dégoûtant (Armfield 2006) (soit, selon le tableau 2, peu familier, imprévisible et très désagréable). La maladie d'Alzheimer entraîne la perte des mécanismes liés à la construction d'attentes (Benedetti *et al.* 2006). Le phénomène d'analgésie placebo a, quant à lui, été montré comme dépendant de la signification par rapport aux normes (Flaten *et al.* 2006). Les individus schizophrènes évaluent les événements comme moins contrôlables que des individus sains (Horan *et al.* 2005). Dans le cadre d'une dépression, les individus répondent plus fortement à l'imprévisibilité (hyperstartle) (Kaviani *et al.* 2004). Les troubles obsessionnels compulsifs (TOC) ont été montrés comme résultants d'une dissonance entre le contrôle souhaité par l'individu et le contrôle perçu (Moulding & Kyrios 2006). Ainsi, l'étude des critères d'évaluation chez l'animal pourrait servir de modèle pour étudier le développement de certains troubles cliniques chez l'homme puisque les évaluations semblent en partie identiques entre les espèces. Ceci permettrait de mieux comprendre les relations entre les particularités d'évaluation de certains critères et les phénomènes psychopathologiques auxquels ils sont liés. Cela pourrait mener à une caractérisation encore plus précise de ces phénomènes et fournirait des clés pour leur diagnostic, voire leur traitement par le biais de thérapies cognitivo-comportementales.

5. Perspectives

Les travaux développés au cours de cette thèse ont permis d'établir une liste non exhaustive mais relativement complète des critères d'évaluation accessibles aux ovins qui sont responsables du déclenchement et de la différenciation des émotions. Les conclusions tirées ne concernent cependant que l'espèce, la race, le sexe et l'âge de nos animaux étudiés. La nécessité de faire varier ces quatre facteurs afin de conforter les résultats obtenus offre d'ores et déjà des perspectives multiples à ce travail. De plus, nous avons élaboré les situations expérimentales de manière, d'une part, à exacerber le critère d'étude et, d'autre part, à

impliquer l'animal dans la situation expérimentale en jouant sur les critères de détection de la pertinence. Nous n'avons pas, cependant, tenu compte de l'état des autres critères. Enfin, considérer des combinaisons de critères plutôt que les critères pris un à un est une autre des perspectives issues de ce travail.

La première perspective à la suite de ce travail de thèse est bien sûr de répliquer l'étude des critères avec d'autres paradigmes. En effet, comme nous l'avons déjà dit, même si nous avons fait de notre mieux pour ne faire varier qu'un critère à la fois, certains critères sont parfois très liés et faire varier l'un sans l'autre est concrètement difficile. Par exemple, en supprimant une récompense habituellement obtenue à la suite d'une tâche opérante, on induit à la fois une non correspondance aux attentes et une perte de contrôlabilité. Tester de nouveau ce critère à l'aide d'un paradigme ne mettant pas en jeu un conditionnement opérant limiterait ce chevauchement de critères et permettrait de conforter les premières conclusions. De plus, si l'état des autres critères était fixe, il influençait tout de même les réponses observées et par voie de conséquence l'émotion ressentie. Il est donc nécessaire de tester le critère cible en choisissant des états fixes mais différents pour les autres critères.

Une autre perspective de ce travail de thèse est de considérer des combinaisons de critères, et en particulier les combinaisons prédéfinies correspondant à des émotions modales. Ainsi, en orientant expérimentalement les processus d'évaluation en faisant intervenir plusieurs critères et en observant les réponses comportementales et physiologiques consécutives, la composante subjective pourrait être approchée et des hypothèses pourraient ainsi être faites sur le type d'émotion pouvant être ressenti par l'animal. Nous nous sommes risquée à en dresser une première liste pour les ovins dans ce manuscrit à partir des critères accessibles et grâce à l'interprétation *a posteriori* des patterns d'évaluation correspondant à nos expérimentations mais un argument beaucoup plus fort serait de recréer *a priori* ces patterns d'évaluation de manière expérimentale et d'observer les réponses comportementales et physiologiques.

Bien que ce travail sur ovins fournisse des pistes certaines quant aux critères accessibles aux différentes races de moutons ainsi qu'aux espèces phylogénétiquement proches, il est nécessaire de mener l'étude des critères cognitifs d'évaluation chez d'autres espèces plus éloignées afin de pouvoir tirer des lois de fonctionnement plus générales. Cette approche comparative doit se faire de manière adaptée à l'espèce considérée : ainsi, les modalités sensorielles sollicitées dans les situations expérimentales proposées doivent être adaptées aux capacités sensorielles du modèle animal. Les mesures physiologiques et comportementales

doivent également être enrichies dans le but de préciser les patterns de réponses. La réponse électrodermale ou la température corporelle permettrait de mieux appréhender la réactivité neurovégétative. De même, l'utilisation de variables comportementales fines comme les postures d'oreilles, de queue et les mouvements des yeux devraient aussi être généralisées étant donné les résultats d'intérêt que les expressions faciales fournissent chez les primates.

L'étude des processus cognitifs impliqués dans les réponses émotionnelles d'autres espèces permettrait des comparaisons phylogénétiques et notamment, permettrait de mieux comprendre l'évolution de la capacité à ressentir différents types d'émotions. Les émotions pourraient ainsi être placées sur l'arbre phylogénétique et leur éventuel intérêt évolutif pourrait être appréhendé. Un rapprochement pourrait aussi être fait avec l'acquisition en parallèle d'autres capacités qui pourraient ainsi être reliées aux processus émotionnels. Ainsi, on peut imaginer que certains comportements sociaux ont pu apparaître en parallèle du ressenti d'émotions mettant en jeu le critère de normes sociales, par exemple. A ce titre, une méta-analyse réalisée à partir des travaux réalisés jusqu'à ce jour de manière plus ou moins disparate sur différentes espèces animales permettrait de mieux formaliser les connaissances disponibles et les hypothèses de travail, et ainsi de préciser les orientations à donner aux futures approches expérimentales.

Les connaissances sur l'existence et les conséquences de l'utilisation du critère de normes sociales chez les animaux non humains pourraient aussi bénéficier de l'étude des critères accessibles à différentes espèces. En effet, ce critère est l'un des moins étudiés et des moins connus dans les études sur les émotions chez l'animal malgré l'omniprésence de la prise en compte du contexte social dans de nombreuses autres aires de recherche en comportement animal. Ainsi, paradoxalement, le contexte social est souvent présenté comme primordial pour de nombreuses espèces animales mais il n'est quasiment jamais pris en compte lorsqu'il s'agit d'étudier les émotions. De plus, chez certaines espèces phylogénétiquement considérées très évoluées comme les primates, l'étude du critère de normes individuelles peut aussi être envisagée.

La connaissance des critères accessibles aux animaux d'élevage, domestiques ou de captivité permettrait de pouvoir adapter la manière dont ces animaux sont élevés par l'homme afin d'améliorer leur bien-être. Une autre possibilité, si les conditions d'élevage ou de captivité ne peuvent être adaptées, serait à l'inverse de choisir les espèces les mieux adaptées aux conditions proposées.

Tester des individus de la même espèce mais d'âges différents permettrait de savoir à quel stade de développement les différents critères deviennent accessibles et par conséquent, à quel âge un animal de cette espèce serait susceptible de pouvoir ressentir telle ou telle émotion. De nouveau, dans le cas des animaux d'élevage, domestiques ou de captivité, cela permettrait éventuellement d'adapter l'âge auquel ont lieu différents événements (sevrage, castration, réallotement...) en fonction de ce que l'animal peut ressentir ou pas au moment de la mise en œuvre de cet événement. De plus, cela pourrait éventuellement être mis en parallèle avec des changements dans la maturation ou l'organisation des fonctions cérébrales afin d'avoir une meilleure connaissance des structures et des circuits mis en jeu. Cela permettrait une comparaison avec les espèces pour lesquelles ces mécanismes sont bien connus, comme l'humain, afin de pouvoir faire des études comparatives et ainsi d'apporter des arguments supplémentaires en faveur d'un ressenti subjectif chez des animaux autres que l'humain.

La comparaison entre sexes serait aussi intéressante, non pas pour montrer qu'un critère serait accessible à un sexe et pas à l'autre, mais pour montrer que la mesure dans laquelle un critère est important et/ou l'effet de l'évaluation d'un critère sur les composantes subjective, comportementale et physiologique de la réponse émotionnelle n'est peut-être pas le même en fonction du sexe. En effet, si l'on prend l'exemple du mouton, les femelles sont plus réactives que les mâles face à une situation déclenchante similaire (Vandenhede & Bouissou 1993, Boissy *et al.* 2005a). Il serait intéressant de savoir si ces situations similaires sont évaluées différemment parce qu'un ou plusieurs critères seraient pris en compte de manière différente ou si elles sont évaluées de la même manière mais n'entraînent pas le même type de réponses émotionnelles. De même, toujours chez les moutons, la hiérarchie semble jouer un rôle beaucoup plus important dans les interactions sociales des mâles que dans celles des femelles (Fisher & Matthews 2001, Boissy *et al.* 2005b), on peut donc envisager là aussi une évaluation différente et/ou des réponses émotionnelles différentes entre sexe lorsque le critère de normes sociales intervient dans le pattern d'évaluation. Ainsi, l'approche utilisée dans le cadre de cette thèse permettrait de mieux comprendre les différences entre sexes précédemment observées.

Enfin, comme mentionné plus haut, après avoir exploré le rôle de la cognition dans les émotions, il sera intéressant d'explorer la réciproque. L'analyse des biais cognitifs sous l'effet d'émotions répétées dues à l'accumulation d'expositions à un critère particulier, permettra de

mieux comprendre la mise en place d'états affectifs persistants de bien-être/mal-être (Boissy *et al.* 2007b).

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

1. Abbott BB, Schoen LS, Badia P 1984. Predictable and unpredictable shock: behavioral measures of aversion and physiological measures of stress. *Psychological Bulletin* 96: 45-71.
2. Anisman H, Matheson K 2005. Stress, depression, and anhedonia: Caveats concerning animal models . *Neuroscience and Biobehavioural Reviews* 29: 525-546.
3. Armfield JM 2006. Cognitive vulnerability: A model of the etiology of fear. *Clinical Psychology Review* 26: 746-768.
4. Arnold MB 1945. Physiological differentiation of emotional states. *Physiological Reviews* 52: 35-48.
5. Aue T, Flykt A, Scherer KR 2007. First evidence for differential and sequential efferent effect of stimulus relevance and goal conduciveness appraisal. *Biological Psychology* 74: 347-357.
6. Badia P, Culbertson S, Harsh J 1973. Choice of longer or stronger signalled shock over shorter or weaker unsignalled shock. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 19: 25-32.
7. Barrett LF 2006. Valence is a basic building block of emotional life. *Journal of Research in Personality* 40: 35-55.
8. Barry RJ 1982. Novelty and significance effects in the fractionation of phasic OR measures: a synthesis with traditional OR theory. *Psychophysiology* 19: 28-35.
9. Bassett L, Buchanan-Smith HM 2006. Effects of predictability on the welfare of captive animals. *Applied Animal Behaviour Science* 102: 223-245.
10. Beausoleil NJ, Blache D, Stafford KJ, Mellor DJ, Noble ADL 2007. Exploring the basis of divergent selection for 'temperament' in domestic sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, In press.
11. Belzung C, Philippot P 2007. Anxiety from a phylogenetic perspectives: Is there a qualitative difference between human and animal anxiety? *Neural Plasticity*.
12. Benedetti F *et al.* 2006. Loss of expectation-related mechanisms in Alzheimer's disease makes analgesic therapies less effective. *Pain* 121: 133-144.
13. Beuving G, Jones RB, Blokhuis HJ 1989. Adrenocortical and heterophil/lymphocyte responses to challenge in hens showing short or long tonic immobility reactions. *British Poultry Science* 30: 175-184.
14. Bishop JD, Malven PV, Singleton WL, Weesner GD 1999. Hormonal and behavioral correlates of emotional states in sexually trained boars. *Journal of Animal Science* 77: 3339-3345.
15. Boissy A 1998. Fear and fearfulness in determining behavior. *Genetics and the behavior of*

- domestic animals. Academic press.
16. Boissy A, Le Neindre P 1990. Social influences on the reactivity of heifers: implications for learning abilities in operant conditioning. *Applied Animal Behaviour Science* 25: 149-165.
 17. Boissy A, Bouissou M-F 1994. Effects of androgen treatment on behavioural and physiological responses of heifers to fear-eliciting situations. *Hormones and Behavior* 28: 66-83.
 18. Boissy A, Fisher AD, Bouix J, Hinch GN, Le Neindre P 2005a. Genetics of fear in ruminant livestock. *Livestock Production Science* 93: 23-32.
 19. Boissy A, Bouix J, Orgeur P, Poindron P, Bibé B, Le Neindre P 2005b. Genetic analysis of emotional reactivity in sheep: Effects of the genotypes of the lambs and of their dams. *Genetic Selection Evolution* 37: 381-401.
 20. Boissy A *et al.* 2007a. Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior*, In press.
 21. Boissy A *et al.* 2007b. Emotions et cognition : stratégie pour répondre à la question de la sensibilité des animaux. *INRA Productions Animales* 20 : 17-22.
 22. Bollini AM, Walker EF, Hamann S, Kestler L 2004. The influence of perceived control and locus of control on the cortisol and subjective responses to stress. *Biological Psychology* 67: 245-260.
 23. Bradley BP, Mogg K, Lee SC 1997. Attentional biases for negative information in induced and naturally occurring dysphoria. *Behavioural Research Therapies* 35: 911-927.
 24. Broom DM 1998. Welfare, stress and the evolution of feelings. *Advances in the study of behavior* 27: 371-403.
 25. Cannon WB 1927. The James-Lange theory of emotions: a critical examination and an alternation. *American Journal of Psychology* 39: 106-124.
 26. Carbonaro DA, Friend TH, Dellmeier GR, Nuti LC 1992. Behavioral and physiological responses of dairy goats to food thwarting. *Physiology & Behavior* 51: 303-308.
 27. Carlstead K 1986. Predictability of feeding: its effect on agonistic behaviour and growth in grower pigs. *Applied Animal Behaviour Science* 16: 25-38.
 28. Charland LC 2005. The heat of emotion. Valence and the demarcation problem. *Journal of Consciousness Studies* 12: 82-102.
 29. Collet C, Vernet-Maury E, Delhomme G, Dittmar A 1997. Autonomic nervous system response patterns specificity to basic emotions. *Journal of the Autonomic Nervous System* 62: 45-57.

30. Coover GD, Murison R, Sundberg H, Jellestad F, Ursin H 1984. Plasma corticosterone and meal expectancy in rats: effects of low probability cues. *Physiology & Behavior* 33: 179-184.
31. Crespi LP 1942. Quantitative variation of incentive and performance in the white rat. *The American Journal of Psychology* 55: 467-517.
32. Dantzer R 1989. *L'illusion psychosomatique*. Editions Odile Jacob, Paris, France.
33. Dantzer R 1994. *Les émotions*. Presses universitaires de France.
34. Dantzer R 2002. Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science* 80: E1-E9.
35. Darwin C 1890. *L'expression des émotions chez l'homme et l'animal*. Editions C Reinwald, Paris, France.
36. Davis M, Wagner AR 1968. Startle responsiveness after habituation to different intensities of tone. *Psychonomic Science* 12 : 337-338.
37. Dawkins MS 1983. *La souffrance animale ou l'étude objective du bien-être animal*. Editions du Point Vétérinaire, Maisons-Alfort, France.
38. Dawkins MS 1990. From an animal point of view : Motivation, fitness, and animal welfare. *Behavioural and Brain Sciences* 13 : 1-9.
39. Désiré L, Boissy A, Veissier I 2002. Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes* 60: 165-180.
40. Désiré L, Veissier I, Després G, Boissy A 2004a. On the way to assess emotions in animals: Do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology* 118:363-374.
41. Désiré L 2004b. *Etude des processus cognitifs impliqués dans la différenciation des émotions chez l'agneau (Ovis aries)*. Manuscrit de thèse n°400, Blaise Pascal university, Clermont-Ferrand.
42. Désiré L, Veissier I, Després G, Delval E, Toporenko G, Boissy A 2006. Appraisal process in sheep (*Ovis aries*) : Interactive effect of suddenness and unfamiliarity on cardiac and behavioral responses. *Journal of Comparative Psychology* 120: 280-287.
43. Després G, Boissy A, Désiré L, Le Neindre P, Veissier I 2003. Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of animal and veterinary advances* 2: 615-619.
44. Dess NK, Linwick D, Patterson J, Overmier JB, Levine S 1983. Immediate and proactive effects of controllability and predictability on plasma cortisol responses to shocks in dogs. *Behavioral Neuroscience* 97: 1005-1016.

45. Duncan IJH 1996. Animal welfare in terms of feeling. *Acta Agriculturae Scandinavica* 27: 29-35.
46. Duncan IJH, Wood-Gush DGM 1971. Frustration and aggression in the domestic fowl. *Animal behaviour* 19: 500-504.
47. Duncan IJH, Petherick JC 1991. The implications of cognitive processes for animal welfare. *Journal of Animal Science* 69: 5017-5022.
48. Dunlap WP, Hugues LF, O'Brien TJ, Lewis JH, Dachowski L 1971. Goalbox activity as a measure of frustration in a single runway. *Psychonomic Science* 23: 327-328.
49. Ekman P 1992. An argument for basic emotions. *Cognition and Emotion* 6: 169-200.
50. Ellsworth PC 1991. Some implications of cognitive appraisal theories of emotion. In Strongman, K.T. (ed.) *International Review of Studies on Emotion*, Vol. 1. Wiley, Chichester.
51. Erhard HW, Boissy A, Rae MT, Rhind SM 2004. Effects of prenatal undernutrition on emotional reactivity and cognitive flexibility in adult sheep. *Behavioural Brain Research* 151: 25-35.
52. 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: 448-456.
53. Evans GW, Stecker R 2004. Motivational consequences of environmental stress. *Journal of Environmental Psychology* 24: 143-165.
54. Fisher A, Matthews L 2001. The social behaviour of sheep. Dans Keeling LJ et Gonyou HW (eds.) *Social behaviour in farm animals*. CABI Publishing, UK, pp 211-245.
55. Flaten MA, Aslaksen PM, Finset A, Simonsen T, Johansen O 2006. Cognitive and emotional factors in placebo analgesia. *Journal of Psychosomatic Research* 61: 81-89.
56. Fleshler M 1965. Adequate acoustic stimulus for startle reaction in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 60: 200-207.
57. Fraser D, Duncan IJH 1998. 'Pleasures', 'pains' and animal welfare: toward a natural history of affect. *Animal welfare* 7: 383-396.
58. Frijda NH 1987. Emotion, cognitive structure, and action tendency. *Cognition & Emotion* 1: 115-143.
59. Gallup GGJr, Altomari TS 1969. Activity as a postsituation measure of frustrative nonreward. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 68: 382-384.
60. Garner JP, Meehan CL, Famula TR, Mench JA 2006. Genetic, environmental, and neighbor

- effects on the severity of stereotypies and feather picking in Orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*): An epidemiological study. *Applied Animal Behaviour Science* 96: 153-168.
61. Geer JH, Maisel E 1972. Evaluating the effects of the prediction-control confound. *Journal of Personality and Social Psychology* 23: 314-319.
 62. Gibbs ME, Summers RJ 2000. Separate roles for β_2 - and β_3 -adrenoceptors in memory consolidation. *Neuroscience* 95: 913-922.
 63. Glass DC, Reim B, Singer JE 1971. Behavioral consequences of adaptation to controllable and uncontrollable noise. *Journal of Experimental Social Psychology* 7: 244-257.
 64. Goodwin D, Davidson HPB, Harris P 2006. A note on behaviour of stabled horses with foraging devices in mangers and buckets. *Applied Animal Behaviour Science*, In press.
 65. Graham FK, Clifton RK 1966. Heart rate change as a component of the orienting response. *Psychological Bulletin* 65: 305-320.
 66. Hagen K, Broom DM 2004. Emotional reactions to learning in cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 85: 203-213.
 67. Hall SJG, Forsling ML, Broom DM 1998. Stress responses of sheep to routine procedures: changes in plasma concentrations of vasopressin, oxytocin and cortisol. *The Veterinary Record* 142: 91-93.
 68. Hansen SW, Jensen MB, Pedersen LJ, Munksgaard L, Ladewig J, Matthews L 2002. The type of operant response affects the slope of the demand curve for food in mink. *Applied Animal Behaviour Science* 76: 327-338.
 69. Harding EJ, Paul ES, Mendl M 2004. Cognitive bias and affective state. *Nature* 427: 312.
 70. Harlow HJ, Thorne ET, Williams ES, Belden EL, Gern WA 1987. Adrenal responsiveness in domestic sheep (*Ovis aries*) to acute and chronic stressors as predicted by remote monitoring of cardiac frequency. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2021-2027.
 71. Haskell MJ, Vilarino M, Savina M, Atamna J, Picard M 2001. Do broiler chicks have a cognitive representation of food quality? Appetitive, behavioural and ingestive responses to a change in diet quality. *Applied Animal Behaviour Science* 72: 63-77.
 72. Haskell MJ, Coerse NCA, Taylor PAE, McCorquodale C 2004. The effect of previous experience over control of access to food and light on the level of frustration-induced aggression in the domestic hen. *Ethology* 110: 501-513.
 73. Hewitson L, Gordon IJ, Dumont B 2007. Social context affects patch-leaving decisions of sheep in a variable environment. *Animal Behaviour*. doi: 10.1016/j.anbehav.2006.07.020.
 74. Holm L, Jensen MB, Jeppesen LL 2002. Calves' motivation for access to two different types

- of social contact measured by operant conditioning. *Applied Animal Behaviour Science* 79: 175-194.
75. Horan WP *et al.* 2005. Stressful life events in recent-onset schizophrenia: reduced frequencies and altered subjective appraisals. *Schizophrenia Research* 75: 363-374.
76. Hugues BO, Duncan IJH 1988. Behavioural needs: can they be explained in terms of motivational models? *Applied Animal Behaviour Science* 19: 352-355.
77. Izard CE 1992. Basic emotions, relations among emotions, and emotion cognition relations. *Psychological Review* 99: 561-565.
78. Jackson JC, Kantowitz SR, Graham FK 1971. Can newborns show cardiac orienting? *Child development* 42: 107-121.
79. James W 1884. What is an emotion? *Mind* 9: 188-205.
80. Johannesson T, Ladewig J 2006. The effect of irregular feeding times on the behaviour and growth of dairy calves. *Applied Animal Behaviour Science* 69: 103-111.
81. Johnson HD, Vanjonack J 1976. Symposium: Stress and health of the dairy cow. Effects of environmental and other stressors on blood hormone patterns in lactating animals. *Journal of Dairy Science* 59: 1603-1617.
82. Jordan TC, Coe CL, Patterson J, Levine S 1984. Prediction and coping with separation in infant squirrel monkeys. *Behavioral Neuroscience* 98: 556-560.
83. Kappas A 2006. Appraisals are direct, immediate, intuitive, and unwitting... and some are reflective... *Cognition and Emotion* 20: 952-975.
84. Kaviani H *et al.* 2004. Affective modulation of the startle response in depression : influence of the severity of depression, anhedonia, and anxiety. *Journal of Affective Disorders* 83: 21-31.
85. Keeling LJ, Gonyou HW 2001. *Social behaviour in farm animals*. CABI Publishing, UK.
86. Kostarczyk E 1993. Parasympathetic and sympathetic contributions to the cardiac responses that accompany social reward. In Davis, H. and Balfour, D. (eds.) *The inevitable bond_ Examining scientist-animal interactions*. Cambridge University Press.
87. Lazarus RS 1991. Progress on a cognitive-motivational-relational theory of emotion. *American Psychologist* 46: 819-834.
88. Lazarus RS, Averill JR, Opton EMJr 1970. Towards a cognitive theory of emotion. In Arnold, M.B. (ed.) *Feelings and emotions: the Loyola symposiums*. Academic Press, New York.
89. Le Doux JE 2000. Emotion circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience* 23: 155-

184.

90. Lensink BJ, Veissier I, Boissy A 2006. Enhancement of performances in a learning task in suckler calves after weaning and relocation: Motivational versus cognitive control? A pilot study. *Applied Animal Behaviour Science* 100: 171-181.
91. Leon MI, Gallistel CR 1998. Self-Stimulating Rats Combine Subjective Reward Magnitude and Subjective Reward Rate Multiplicatively. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 24: 265-277.
92. Leventhal H, Scherer KR 1987. The relationship of emotion to cognition: A functional approach to a semantic controversy. *Cognition and Emotion* 1: 3-28.
93. Lewis L, Ramsay DS, Sullivan MW 2006. The relation of ANS and HPA activation to infant anger and sadness response to goal blockage. *Developmental Psychobiology* 48: 397-405.
94. Lowe TE, Cook CJ, Ingram JR, Harris PJ 2005. Changes in ear-pinna temperature as a useful measure of stress in sheep (*Ovis aries*). *Animal Welfare* 14: 35-42.
95. Lyne AG, Hollis DE 1968. The skin of the sheep: a comparison of body regions. *Australian Journal of Biological Sciences* 21: 499-527.
96. Maier FM 1984. Learned helplessness and animal models of depression. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry* 8: 435-446.
97. Manteuffel G, Puppe B, Schön PC 2004. Vocalization of farm animals as a measure of welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 88: 163-182.
98. Markus R, Panhuysen G, Tuiten A, Koppeschaar H 2000. Effects of food on cortisol and mood in vulnerable subjects under controllable and uncontrollable stress. *Physiology & Behavior* 70: 333-342.
99. Mason JW 1971. A re-evaluation of the concept of "non-specificity" in stress theory. *Journal of psychiatric research* 8: 323-333.
100. Meehan CL, Mench JA 2007. The challenge of challenge: Can problem solving opportunities enhance animal welfare? *Applied Animal Behaviour Science* 102: 246-261.
101. Mendl M 2001. Assessing the welfare state. *Nature* 410: 31-32.
102. Mendl M, Burman O, Laughlin K, Paul E 2001. Animal memory and animal welfare. *Animal Welfare* 10: S17-S25.
103. Mendl M, Paul ES 2004. Consciousness, emotion and animal welfare: insights from cognitive science. *Animal welfare* 13: S17-25.
104. Mikula G, Scherer KR, Athenstaedt U 1998. The role of injustice in the elicitation of differential emotional reactions. *Personality and Social Psychology Bulletin* 24: 769-783.

105. Milde AM, Arslan G, Overmier JB, Berstad A, Murison R 2005. An acute stressor enhances sensitivity to a chemical irritant and increases CrEDTA permeability of the colon in adult rats. *Integrative Physiological & Behavioral Science* 40: 35-44.
106. Mineka S, Kihhlstrom JF 1978. Unpredictable and uncontrollable events: a new perspective on experimental neurosis. *Journal of Abnormal Psychology* 87: 256-271.
107. Mineka S, Hendersen RW 1985. Controllability and predictability in acquired motivation. *Annual Review of Psychology* 36: 495-529.
108. Misslin R, Cigrang M 1986. Does neophobia necessarily imply fear on anxiety? *Behavioural Processes* 12: 45-50.
109. Moulding R, Kyrios M 2006. Anxiety disorders and control related beliefs: the exemplar of Obsessive-Compulsive Disorder (OCD). *Clinical Psychology Review* 26: 573-583.
110. Nakayama K, Goto S, Kuraoka K, Nakamura K 2005. Decrease in nasal temperature of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in negative emotional state. *Physiology & Behavior* 84: 783-790.
111. Nicol CJ 1996. Farm animal cognition. *Animal Science* 62: 375-391.
112. Nicol CJ, Pope SJ 1994. Social learning in small flocks of laying hens. *Animal Behaviour* 47: 1289-1296.
113. Niedenthal PM 2007. Embodying emotion. *Science* 316: 1002-1005.
114. Osgood CE 1952. The nature and measurement of meaning. *Psychological Bulletin* 49: 197-237.
115. Overmier JB, Patterson J, Wielkiewicz RM 1980. Environmental contingencies as sources of stress in animals. Dans Levine S and Ursin H (eds.) *Coping and health*. Plenum Press, New-York et Londres.
116. Panksepp J 2005. Affective consciousness: Core emotional feelings in animals and humans. *Consciousness and Cognition* 14: 30-80.
117. Pardon MC, Perez-Diaz F, Joubert C, Cohen-Salmon C 2000. Influence of a chronic ultramild stress procedure on decision-making in mice. *Journal of Psychiatry and Neuroscience* 25: 167-177.
118. Parrott RF, Lloyd DM 1995. Restraint, But Not Frustration, Induces Prostaglandin-Mediated Hypertemia in Pigs. *Physiology & Behavior* 57: 1051-1055.
119. Paul ES, Harding EJ, Mendl M 2005. Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 469-491.
120. Petherick JC, Watson GM, Duncan IJH 1990. Failure of domestic fowl to show contrast in

- learning: the implications for welfare. *Applied Animal Behaviour Science* 28: 265-272.
121. Philippot P, Baeyens C, Douilliez C, Francart B 2004. Cognitive regulation of emotion. Dans Philippot P, Feldman RS (eds.), *The regulation of emotion*. Laurence Erlbaum Associates, New-York.
122. Pitman DL *et al.* 1995. Effects of Exposure to Stressors of Varying Predictability on Adrenal Function in Rats. *Behavioral Neuroscience* 109: 767-776.
123. Porges SW 1995. Cardiac vagal tone: a physiological index of stress. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 19: 225-233.
124. Porges SW 2007. The polyvagal perspective. *Biological Psychology* 74: 116-143.
125. Porges SW, Raskin DC 1969. Respiratory and heart rate components of attention. *Journal of Experimental Psychology* 81: 497-503.
126. Puppe B, Ernst K, Schön PC, Manteuffel G 2006. Cognitive enrichment affects behavioural reactivity in domestic pigs. *Applied Animal Behaviour Science*, In press.
127. Reisberg D, Heuer F 1995. Emotion's multiple effects on memory. Dans Mc Gaugh JL, Weiberger NM, Lynch G (eds.), *Brain and Memory: Modulation and Mediation of Neuroplasticity*. Oxford University Press, Oxford.
128. Rodenburg TB, Koene P, Bokkers EAM, Bos MEH, Uitdehaag KA, Spruijt BM 2004. Can short-term frustration facilitate feather pecking in laying hens? *Applied Animal Behaviour Science* 91: 85-101.
129. Romeyer A, Bouissou M-F 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 34: 93-119.
130. Russel JA 1979. Affective space is bipolar. *Journal of personality and Social Psychology* 37: 345-356.
131. Sandem AI, Janczak AM, Braastad BO 2004. A short note on effects of exposure to a novel stimulus (umbrella) on behaviour and percentage of eye-white in cows. *Applied Animal Behaviour Science* 89: 309-314.
132. Sandem AI, Janczak AM, Salte R, Braastad BO 2006. The use of diazepam as a pharmacological validation of eye white as an indicator of emotional state in dairy cows. *Applied Animal Behaviour Science* 96: 177-183.
133. Sander D, Grandjean D, Scherer KR 2005. A systems approach to appraisal mechanisms in emotion. *Neural Networks* 18: 317-352.
134. Schachter S, Singer JE 1962. Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychological Review* 69: 379-399.

135. Scherer KR 1984. Les émotions: fonctions et composantes. *Cahiers de psychologie cognitive* 4 : 9-39.
136. Scherer KR 1999. Appraisal theory. Dans Dalglish, T. and Power, M. (eds.) *Handbook of cognition and emotion*. John Wiley & Sons, Chichester.
137. Scherer KR, Zentner MR, Stern D 2004. Beyond surprise: The puzzle of infants' expressive reactions to expectancy violation. *Emotion* 4: 389-402.
138. Schlossberg H 1954. Three dimensions of emotion. *Psychological Review* 61: 81-88.
139. Schorr A 2001. Appraisal, the evolution of an idea. In Scherer, K.R., Schorr, A., and Johnstone, T. (eds.) *Appraisal processes in emotion*. Oxford University Press, New York.
140. Selye H 1936. A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature* 138: 32.
141. Siemer M, Mauss IB, Gross JJ 2007. Same situation-Different emotions: How appraisals shape our emotions. *Emotion* 7: 592-600.
142. Smith CA, Kirby LD 2001. Toward delivering on the promise of appraisal theory. Dans Scherer KR, Schorr A, Johnstone T (eds.) *Appraisal processes in emotion*. Oxford University Press, New-York.
143. Stein NL, Oatley K 1992. Basic emotions: Theory and measurement. *Cognition & Emotion* 6: 161-168.
144. Taylor PE, Coerse NCA, Haskell M 2001. The effects of operant control over food and light on the behaviour of domestic hens. *Applied Animal Behaviour Science* 71: 319-333.
145. Tazi A, Dantzer R, Le Moal M 1987. Prediction and control of food rewards modulate endogenous pain inhibitory systems. *Behavioural Brain Research* 23: 197-204.
146. Ursin H, Olf M 1993. Psychobiology of coping and defense strategies. *Neuropsychobiology* 28: 66-71.
147. Vandenheede M, Bouissou M-F 1993. Sex differences in fear reactions in sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 37: 39-55.
148. Vandenheede M, Bouissou M-F, Picard M 1998. Interpretation of behavioural reactions of sheep towards fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science* 58: 293-310.
149. Van Reekum CM, Johnstone T, Banse R, Etter A, Wehrle T, Scherer KR 2004. Psychophysiological responses to appraisal dimensions in a computer game. *Cognition & Emotion* 18: 663-688.
150. Van Rooijen J 1991. Predictability and boredom. *Applied Animal Behaviour Science* 31: 283-287.
151. Veissier I, Boissy A, Capdeville J, Sarignac C 2000. Le bien-être des animaux d'élevage :

- comment peut-on le définir et l'évaluer ? *Le Point Vétérinaire* 31 : 117-124.
152. Veissier I, Boissy A 2007. Stress and welfare: Two complementary concepts that are intrinsically related to the animal's point of view. *Physiology & Behavior*, In press.
153. Weisfeld GE 1999. Darwinian analysis of the emotion of pride/shame. In van der Dennen, J.M.G. , Smillie, D., and Wilson, D.R. (eds.) *The Darwinian heritage and sociobiology*. Praeger, Westport, Connecticut, London.
154. Weiss JM 1972. Psychological factors in stress and disease. *Scientific American* 226 : 104-113.
155. Welp T, Rushen J, Kramer DL, Festa-Bianchet M, de Passillé AMB 2004. Vigilance as a measure of fear in dairy cattle. *Applied Animal Behaviour Science* 87: 1-13.
156. Wemelsfelder F 1993. The concept of animal boredom and its relationship to stereotyped behaviour. In: A.B. Lawrence and J. Rushen (Editors), *Stereotypic Behaviour: Fundamentals and Applications to Animal Welfare*. CAB International, Wallingford, pp. 65-95
157. Widowski TM, Duncan IJH 2000. Working for a dustbath : are hens increasing pleasure rather than reducing suffering? *Applied Animal Behaviour Science* 68: 39-53.
158. Willner P 1997. Stress and depression: insights from animal models. *Stress Medicine* 13: 229-233.
159. Wright WF, Bower GH 1992. Mood effects on subjective probability assessment. *Organizational Behavior and Human Decision Processes* 52 : 276-291.
160. Wynne CDL 2004. The perils of anthropomorphism. *Nature* 428: 606.
161. Zulkifli I, Norazlina I, Htin NN, Juriah K 2006. Physiological and behavioural responses of laying hens to repeated feed deprivation. *Archiv fur Geflugelkunde* 70: 22-27.
162. Zvolensky MJ, Georg HE, Lejuez CW, Hopko DR, Forsyth JP 2000. Assessing the perceived predictability of anxiety-related events: a report on the perceived predictability index. *Journal of Behaviour Therapy and Experimental Psychiatry* 31: 201-218.

**LISTE DES
PUBLICATIONS**

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

1. Boissy, A., C. Arnould, E. Chaillou, V. Colson, L. Désiré, C. Duvaux-Ponter, **L. Greiveldinger**, C. Leterrier, S. Richard, S. Roussel, H. Saint-Dizier, M.C. Meunier-Salaün, D. Valance. 2007. Emotions et cognition : une stratégie originale pour accéder au bien-être des animaux. *INRA Productions Animales*, 20 (1), 17-22.
2. Boissy, A., C. Arnould, E. Chaillou, V. Colson, L. Désiré, C. Duvaux-Ponter, **L. Greiveldinger**, C. Leterrier, S. Richard, S. Roussel, H. Saint-Dizier, M.C. Meunier-Salaün, D. Valance. 2007. Emotions and cognition : A new approach to animal welfare. *Animal Welfare*, 16(S), 37-43.
3. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2007. Emotional experience in sheep: predictability of a sudden event lowers subsequent emotional responses. *Physiology & Behavior*. In press (doi: 10.1016/j.physbeh.2007.05.012).
4. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. The ability of lambs to form expectations and the emotional consequences of a discrepancy from expectations. *Physiology & Behavior*. Soumis.
5. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. Controllable events are less aversive for lambs. *Psychoneuroendocrinology*. En préparation.
6. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, A. Aubert, and A. Boissy. Effects of the social mate's rank on sheep's emotional responses to a sudden event. *Journal of Comparative Psychology*. En préparation.

COMMUNICATIONS ORALES AVEC COMITE DE LECTURE

1. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2005. La possibilité de prévoir un événement aversif diminue la réponse émotionnelle chez l'agneau. In: Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal - Les comportements sociaux : de l'individu à la population, 2-4 mai 2005. Rennes. p. 22
2. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2005. The possibility to predict aversive events can reduce emotional responses in sheep. In: 29th International Ethological Conference, 21-28 août 2005. Budapest, Hongrie. p. 88
3. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2006. Emotions et non-correspondance aux attentes chez l'agneau. In: Colloque de la Société Française pour l'Etude du Comportement Animal – Comportement et environnement, 29-31 mars 2006. Lac de Bairon.
4. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2006. Ability of lambs to form expectations. In: 40th International Congress of the International Society for Applied Ethology, 8-12 août 2006. Bristol, Angleterre. p. 47
5. Boissy A., Sebe F., Andanson S., Delval E., Toporenko G., **Greiveldinger L.**, Poindron P., 2006. Inconsistent behavioural and cardiac patterns in ewes' responses to the separation from their lambs. In: 40th International Congress of the International Society for Applied Ethology, 8-12 août 2006. Bristol, Angleterre. p. 49
6. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2007. Processus cognitifs impliqués dans les émotions chez les ovins. In : Journées de l'Ecole Doctorale Sciences de la Vie et de la Santé, 26-27 avril 2007. Clermont-Ferrand.
7. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2007. De la cognition dans les émotions chez l'animal ou comment les processus d'évaluation modulent les émotions chez les ovins. In : Journées d'Animation Scientifique du Département PHASE, 22-24 octobre 2007. Tours.

COMMUNICATIONS ORALES SANS COMITE DE LECTURE

1. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2005. Processus cognitifs impliqués dans les réponses émotionnelles des agneaux. In: Conseil Scientifique de l'Unité de Recherche sur les Herbivores, 18 janvier 2005. INRA Centre de Clermont-Ferrand/Theix.
2. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2006. Processus cognitifs impliqués dans les réponses émotionnelles des agneaux. In: Conseil Scientifique de l'Unité de Recherche sur les Herbivores, 27 janvier 2006. INRA Centre de Clermont-Ferrand/Theix.
3. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2007. Processus cognitifs impliqués dans les réponses émotionnelles des agneaux. In: Conseil Scientifique de l'Unité de Recherche sur les Herbivores, 27 février 2007. INRA Centre de Clermont-Ferrand/Theix.

COMMUNICATIONS AFFICHEES AVEC COMITE DE LECTURE

1. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and Boissy A. 2005. La possibilité de prévoir un événement aversif diminue la réponse émotionnelle chez l'agneau. In: 1ères Journées d'Animation Scientifique du département INRA Physiologie Animale et Systèmes d'Élevage, 15-16 mars 2005. Tours. p. 44
2. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2006. Appraisal theories framework to assess emotions in lambs. In: The Second European Conference on Emotion, 18-20 mai 2006. Louvain-la-neuve, Belgique. p.104
3. **Greiveldinger, L.**, I. Veissier, and A. Boissy. 2006. Predictability and expectations influence emotional responses in lambs. In: UFAW/BVA Ethics Committee International Symposium – Quality of life: the heart of the matter, 13-14 septembre 2006. Londres, Angleterre. Publication des actes : Animal Welfare, 16(S) : 170 (2007).

ANNEXE

Emotions and cognition: a new approach to animal welfare

A Boissy^{a*}, C Arnould^b, E Chaillou^c, L Désiré^d, C Duvaux-Ponter^b,
L Greiveldinger^c, C Leterrier^c, S Richard^c, S Rousset^b, H Saint-Dizier^c,
MC Meunier Salaün^e, D Valance^c and I Veissier^c

^a INRA, UR1213 Herbivores Site de Thaix, F-63122 Saint-Genès-Champagnelle, France

^b INRA, CNRS, Université Tours, Heras Nationaux, UMR85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France

^c INRA, AgroParisTech, UMR791 Physiologie de la Nutrition et Alimentation, F-75231 Paris Cedex 05, France

^d INRA, Agroparc, UMR1079 Système d'Élevage et Nutrition Animale et Humaine, F-35590 Saint-Gilles, France

* Correspondence: boissy@clermont.inra.fr

Abstract

The concept of quality of life in animals is closely associated with the concepts of animal sentience and animal welfare. It reflects a positive approach that inquires what animals like or prefer doing. The assessment of farm animal welfare requires a good understanding of the animals' affective experience, including their emotions. However, affective experience in animals is difficult to measure because of the absence of verbal communication. Recent studies in the field of cognitive psychology have shown that affective experience can be investigated without using verbal communication by examination of the interactions between emotions and cognition. On the one hand, appraisal theories provide a conceptual framework which suggests that emotions in humans are triggered by a cognitive process whereby the situation is evaluated on a limited number of elementary criteria such as familiarity and predictability. We have applied these appraisal theories to develop an experimental approach for studying the elementary criteria used by farm animals to evaluate their environment and the combinations of those criteria that trigger emotions. On the other hand, an increasing body of research, first in humans and then in other animals, suggests that emotions also influence cognitive processes by modifying attention, memory and judgement in a short- or long-term manner. Cognitive processes could therefore be manipulated and measured to provide new insights into how not only emotions but also more persistent affective states can be assessed in animals. Further work based on these cognitive approaches will offer new paradigms for improving our understanding of animal welfare, thus contributing to 'a life of high quality' in animals.

Keywords: animal welfare, cognition, emotion, farm animals, quality of life

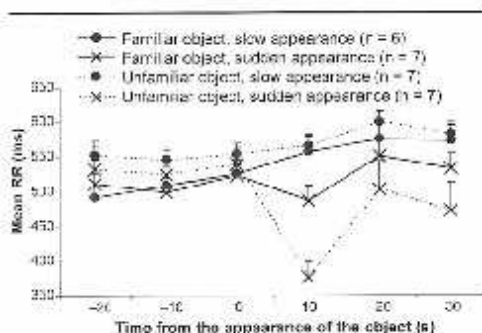
Introduction

The concern for animal welfare stems from the recognition that animals are not only reactive to their environments but also sensitive. This implies that animals have emotional capacities, such that they will attempt to minimise negative emotions (eg fear, frustration) while seeking positive emotions (eg pleasure, joy) (Dawkins 1983; Duncan 1996). However, whereas it is claimed in the context of quality of life that animals are sentient creatures (ie they can feel their emotions), it is paradoxical that there is no strong scientific knowledge of what their emotional experiences are. In addition to emotions, which are by definition (Dantzer 1989) short-lived, the concept of welfare involves more persistent affective states that influence the way in which the individual perceives and reacts to its environment (Lazarus 1991). Nonetheless, as noted by Dawkins (2001) and Dantzer (2002), research on farm animal welfare has generally been limited to indicators of stress and has not linked these indicators to the existence of affective states. In the future, it will be essential to move beyond the simple description of animals'

behaviours towards an understanding of their emotional states (Désiré *et al* 2002; Mendl & Paul 2004).

Although there is no single general definition, an emotion can be defined as an intense but short-lived affective response to an event associated with specific body changes (Dantzer 1989). An emotion is classically described by a subjective component, which is, strictly speaking, the emotional experience, and two expressive components, one motor and the other physiological (Dantzer 1989). The subjective component is generally inferred in humans by means of verbal self-reports. However, conceptual-psychological scales cannot be used in animals, and hence their subjective component can only be inferred from the behavioural and/or physiological components. There has been growing interest in the study of emotions in animals in the past few decades, resulting in the emergence of a new discipline referred to as 'affective neuroscience' (Panksepp 1998). However, despite the increasing number of studies, the exact nature of emotional experiences in animals remains poorly understood, and the existence of subjective

Figure 1



Cardiac activity (mean beat-to-beat interval [RR]) of lambs before and after the appearance of an object that is either familiar or unfamiliar and that is presented either slowly or suddenly (after Désiré et al 2004). Mean RR decreases after the sudden appearance of the object. This decrease is more marked when the object is also unfamiliar ($F_{1,116} = 10.64$, $P < 0.001$; $F_{1,70.8220} = 11.98$, $P < 0.001$; $F_{\text{interaction}} = 4.76$, $P < 0.01$; $F_{\text{repeated measures}} = 3.11$, $P < 0.05$).

states common to both humans and other animals is not readily accepted in the scientific community.

One of the key factors explaining the phylogenetic success of emotions is that they would favour adaptive cognition and action. From an evolutionary perspective, emotions refer to processes, which are likely to have evolved from basic mechanisms that gave the animals the ability to avoid harm/punishment or to seek valuable resources/rewards (Panksepp 1994). Animals should thus be capable of assigning affective values to their environment. Studies of success have shown that it is the animal's representation of an event rather than the event itself that determines its reaction. For example, it is not so much the absence of food as the perception of deprivation that induces stress (Mason 1971). Thus, cognitive processes, ie information processing and mental representation, have to be taken into account in order to better assess the emotional experiences of the animal. According to Lazarus (1991), an emotional state requires a primary appraisal of the emotional stimulus which is responsible for action planning and execution, after which the consequences of this action are evaluated through a secondary appraisal. Since the pioneering work of Magda Arnold (Arnold 1960), appraisal theories have been developed in human psychology to access emotions: an emotion arises from the cognitive process engaged by the individual to evaluate the emotion-eliciting event (for review, see Scherer 1999; Kappas 2006). According to Scherer (1987), this evaluation is based upon a limited number of elementary criteria, some rapid and others more subtle, including the intrinsic characteristics of the event (its suddenness, familiarity, predictability and pleasantness), the consequences of the event relative to the individual's expectations, the coping potential of the individual, and then the

relevance of the response to social norms (ie how the response fits social norms). Scherer (1987) postulates that the kind of emotion results from the characteristics of the combination of these elementary criteria used to evaluate the emotion-eliciting event. Such an approach provides a conceptual and pragmatic framework that may be at least partially applied to animals since it is based upon elementary cognitive processes that can be manipulated by the experimenter. Furthermore, there is increasing evidence that causal links between emotions and cognition occur in both directions, with not only cognitive processes determining felt emotions but also emotional manipulations more or less persistently influencing cognitive processes (Fau, et al 2005). Therefore, cognitive science can be useful for research on emotions in farm animals and thus provide a better approach to studying animal welfare.

This paper provides a brief review of the interactions between emotions and cognition in farm animals. In the first part we will examine cognitive processes involved in the elicitation and differentiation of emotions. In the second part of the paper we will address how emotions may in turn affect cognitive processes, in particular exploring how emotions may act as a more or less persistent filter influencing how animals perceive events or situations to which they are exposed.

(1) Cognition in emotions, or how to gain access to the emotional experience of animals

Having defined a conceptual framework derived from research in cognitive psychology, we have developed our own approach to studying emotions in farm animals (sheep, goats, pigs and quail) that is based on the animals' cognitive capacities. In concrete terms, this approach consists in studying whether elementary evaluation criteria such as those identified in humans (suddenness, familiarity, etc) are perceived by animals and whether they produce emotional states that can be recognised by behavioural and physiological changes (Désiré et al 2002). A necessary prior step was to develop a careful analysis of relevant behaviours (positions of the head, ears, etc). Similarly, non-invasive techniques (eg analysis of heart rate variability) had to be developed in order to measure the autonomic nervous system activation mediating physiological changes (sheep: Després et al 2003; quail: Valance et al 2007a).

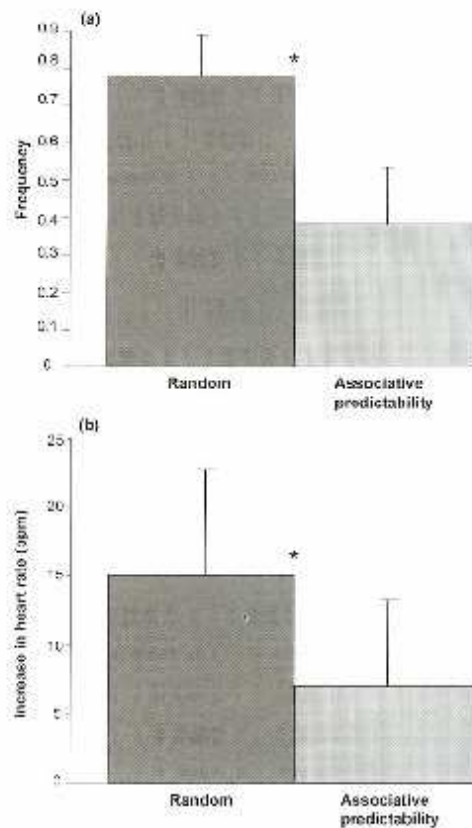
Experimental situations designed to activate one or several likely evaluation criteria in the animals were developed in order to ascertain which elementary evaluative criteria are relevant to animals, such as suddenness or unfamiliarity of the situation. At the same time, cardiac and behavioural reactions were recorded, and direct relationships between presumed appraisal and measurable emotional outcomes were established. For instance, it was shown that the sudden presentation of an object produces a startle response and a brief cardiac acceleration (ie tachycardia), while the presentation of an unfamiliar object elicits behavioural orientation toward the object and a transient increase in heart rate variability in sheep, goats or quail (respectively, Désiré et al 2004; Reussel et al 2005; Valance et al 2007a).

Furthermore, as would be assumed from the dynamic sequential organisation of appraisal in Scherer's model (1987), the combination of different criteria enhances behavioural and cardiac responses that are specific to a criterion. It has been shown in sheep that the combination of suddenness with either unfamiliarity or unpredictability has a synergistic effect on the animal's emotional responses. The heart rate acceleration specific to suddenness is accentuated when the sudden event is also unfamiliar (Désiré *et al.* 2006; see Figure 1), while both startle response and tachycardia in reaction to suddenness are less marked when the animal can predict the sudden event (Grziveldinger *et al.* 2007, p. 170, this issue; see Figure 2). Similarly, sheep are able to develop expectations, and the discrepancy between their expectations and the actual situation itself induces behavioural agitation and heart rate acceleration. These preliminary results confirm the benefits of using theories and techniques from cognitive science to study animals' emotions; the evaluative criteria identified in humans for studying the emotional nature of a situation can also be used for animals. Therefore, emotional processing in animals must now be regarded as comprising not only behavioural, physiological and subjective components but also a cognitive component.

Using an approach that has been developed progressively over a period of several years, we have investigated the potential role played by conspecifics in the elicitation of emotions. Farm animals are frequently exposed to changes in their social environment. For instance, sanitary processes often require isolation, and sorting animals into new groups generally entails breaking relationships with familiar conspecifics as well as encountering unfamiliar ones. It is known that encountering unfamiliar animals or simple isolation are causes of marked stress reactions in the majority of domestic species that are known to be gregarious (Boissy *et al.* 2001a). Thus, we have conducted comparative studies between mammals (sheep, goats, pigs) and birds (quail) on the emotional effects of brief or long-lasting modifications of the social environment (Veissier *et al.* 2001; Boissy *et al.* 2001b; Arnould *et al.* 2002; Roussel *et al.* 2006; Valance *et al.* 2006; Costellier *et al.* 2007; see Figure 2). These investigations are expected to lead to species-specific assessments of the emotional consequences of disturbances in the social environment. This research should help to establish livestock management practices that will ensure a better match between the animals' needs or expectations and their environment.

In addition, a neurobiological approach was undertaken in these animal species to identify the brain structures involved in generating these emotions. Certain cortical regions, especially the prefrontal areas, play an essential role in the mental representation of emotions and, hence, of states of well-being (Rolls 2005). These findings, obtained primarily in primates, are difficult to apply to species of agricultural interest, especially given the lack of homology in structures, although the functional neuroanatomy of some of these structures is now being studied in sheep (eg Keller *et al.* 2005). In any event, it is clear that subcortical structures, including the hypothalamus and the amygdala

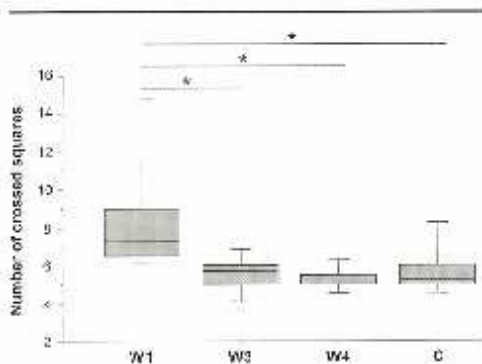
Figure 2



(a) Frequency of elicitation of startle response and (b) increase in heart rate (mean \pm standard error) after the occurrence of a sudden event in lambs. Lambs were given food deliveries that were either followed or not followed by a sudden event (a white and blue panel dropping down behind the trough). The frequency of startle response and the heart rate of lambs given food deliveries followed by a sudden event occurring at random were compared with these measures in lambs for which the sudden event was preceded by a light signal (associative predictability) (after Grziveldinger *et al.* 2007, p. 170, this issue). Specific emotional responses to suddenness (ie startle response and tachycardia) are reduced when the lambs can predict the sudden event. * $P < 0.05$.

nuclei, are essential in mediating emotions such as anger and fear (Panksepp 1998; 2005). We have thus begun a comparative approach on sheep and quail (Figure 4) focusing on the paraventricular nucleus of the hypothalamus and its homologue in birds. Functional neuroimaging techniques, which can be used in conscious animals with satisfactory spatial resolution, may lead to new developments in the study of the neurobiological substrates of emotion in farm animals. For instance, the mapping of the

Figure 3



Locomotor activity (measured in terms of number of floor-grid squares crossed) in 46-day-old piglets exposed to a sudden event. The piglets were previously weaned at 1 week, 3 weeks and 4 weeks (W1, W3 and W4, respectively) or else maintained with their dams (C) (after Colson *et al.* 2006). Early-weaned piglets (W1) showed the strongest reactions to suddenness. For all four groups, $n = 6$. * $P < 0.05$.

separation distress system in animal brains has striking anatomical correspondences to human sadness systems highlighted by positron emission tomography (PET) imaging (Damasio *et al.* 2000; Panksepp 2003).

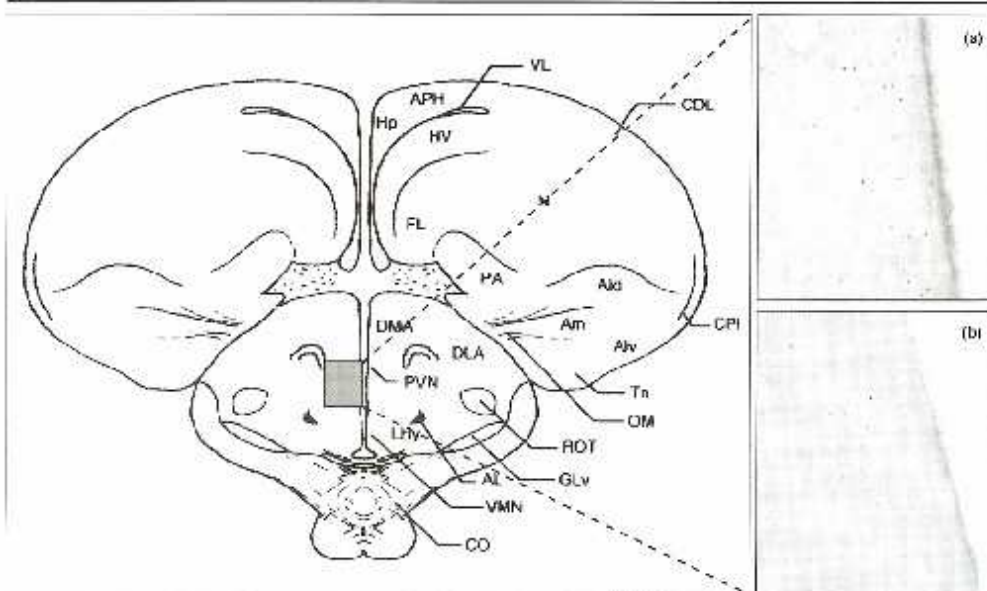
(2) Emotions in cognition, or how to understand the establishment of long-lasting affective states

While cognitive processes are at the origin of emotions, emotions can in turn influence cognitive processes. A significant body of work in human psychology has shown how emotional responses can bias the processing of information coming from the environment. This bias involves changes in attention, in memory, and even in judgements of the situation. For instance, anxiety induces attentional shift towards potential threatening information (Bradley *et al.* 1997). Furthermore, emotionally charged events are more readily remembered than are neutral ones (Reisberg & Heuer 1995). Likewise, moderately strong emotions improve memory performance, while extreme emotions have a deleterious effect on memory (Mendl *et al.* 2001). Finally, judgement processes may be affected by current emotions: participants exposed to strongly negative events tend to negatively interpret all subsequent ambiguous events (Wright & Bower 1992). Such emotional modulations of cognitive processes can be interpreted as having adaptive value by helping a fearful or anxious individual to pay attention to, to memorise and to make judgements on threatening circumstances. The few similarly focussed studies on animals show that such effects are not restricted to humans (Paul *et al.* 2005). In rodents, the startle response

induced by exposure to a sudden event tends to occur faster and with greater amplitude under negative emotional states (Lang *et al.* 1998). Heifers subjected to a strong stressor are unable to abandon a previously learned behaviour that is no longer rewarded (i.e. extinction procedure), a pattern that prevents them from acquiring a new, more appropriate behaviour (Lensink *et al.* 2006). In contrast, a more moderate stressor facilitates learning. Thus, rats that have received a catecholamine injection mimicking the physiological component of a moderately strong emotion are more attentive and display improved memory performance (Sandi *et al.* 1997). Similar phenomena have been described in fish (Gibbs & Summers 2000).

The evidence that emotion has immediate repercussions on cognitive processes suggests that it would be worthwhile to develop a new research theme. This research would entail exploring how emotions may accumulate to modify an animal's cognitive functions in a long-lasting manner and, as a result, establish in the animal a state of well-being, or a lack thereof. In laboratory animals, research is already suggesting considerable long-lasting modulation of evaluation capacities by emotional experiences. For example, rats or mice that are subjected to repeated unpredictable events, which are known to induce a repetition of negative emotions, are less ready to respond to an ambiguous stimulus (the characteristics of which are intermediate between those of a stimulus signalling the delivery of a positive event [i.e. a reward] and those of another stimulus signalling the delivery of a punishment), indicating reduced capacities for judgement and decision-making — that is, a cognitive bias (Parden *et al.* 2000; Harding *et al.* 2004). Likewise, rats housed under social stress or isolation exhibit a lower frequency of behavioural agitation between the presentation of a conditioned stimulus predicting sucrose reward and the arrival of that reward, suggesting a reduced anticipatory behaviour resulting from judgement difficulties (van Frijng *et al.* 2000). Evidence of such systematic biases in the way in which an animal evaluates its environment could therefore be used as another variety of indicators of a persistent state of discomfort. Furthermore, it has been shown that an animal that is able to control its environment through a learned behaviour seems less disturbed by new constraints than an animal in an unpredictable and uncontrollable environment (Dantzer 1989). Evidence of elementary evaluation criteria used by animals in an ongoing manner and driven by specific features of the environment should help us to understand why chronic stress sometimes results in apathy or blunted emotion while in other cases it results in heightened emotional reactivity. Apathy would develop when the animal has no way to alter negative events ('learned helplessness'), whereas hyper reactivity would occur when the animal is under the impression that it is able to control such events. Developing similar approaches in farm animals could help to develop new indicators of persistent emotional states (i.e. good or bad welfare), such as an enhanced expectation of positive events (Spruij *et al.* 2011).

Figure 4



Measurement of the neuronal activator by immunohistochemistry (Fos protein) in the paraventricular nucleus (PVN) of the hypothalamus in (a) quails previously exposed to an unfamiliar environment and (b) control quails [after Richard *et al.* 2003]. Quails that had been exposed to an unfamiliar environment just before being sacrificed showed high levels of expression of Fos protein (black dots) in the PVN, in comparison with the low levels of Fos protein recorded in quails that had not had such exposure. These results have important implications for the role of the PVN in emotional responses in birds.

Conclusion

It was not our purpose here to discuss the links between cognition and consciousness (Mendl & Paul 2004) but rather to stress the usefulness of cognitive science for research on emotions and welfare in animals, with the aim of improving farm animals' quality of life. The study of complex interactions between emotions and cognition offers a new direction for the study of affective states in animals. We are looking to develop an integrative, multidisciplinary (behaviour, psychology, physiology, and neurobiology) approach to the issue of farm animal welfare. This approach will describe how the emotional systems in the brain operate and the minimum cognitive capacity required. Identifying evaluative criteria defined within the framework derived from appraisal theories developed in cognitive psychology to study emotions will make it possible to conduct a comparative study, both between-species (among farm animal species with various levels of cognitive capacity) and within species (among individuals with varying degrees of cognitive capacity depending on age, sex, and breed), with the goal of establishing a precise set of breeding and rearing conditions to promote animal welfare according to the animals' cognitive capacities. Once these

elementary evaluative criteria have been identified, the study of how they may be combined will facilitate the identification of both the emotional repertoire (ie negative and positive emotions) of farm animals and the characteristics of their environment that produce comfort *versus* discomfort. Indeed, there is an emerging view that good welfare requires not only the absence of suffering but also the presence of positive emotions such as pleasure (for a review, see Boissy *et al.* 2007). The presence of pleasure contributes greatly to 'a life of high quality' in animals. In addition to studying the role of cognition in the generation of emotions, studies on the effects of emotions on the modulation of cognition should be promoted in order to provide deeper insight into the relationships between emotions and more persistent affective states defining welfare. More specifically, the analysis of cognitive predispositions and/or cognitive biases induced by repeated emotional experiences will allow a better understanding of how long-lasting affective disorders that are causes of persistent maladaptive states are established. Taken together, these approaches demonstrate how cognitive assessments can be used in animals to probe emotions as short-term affective experiences and welfare as persistent affective experiences.

Acknowledgements

The analytical studies of emotions in farm animals, which are reported here, are funded by the French program 'AGRI HIA' supported by INRA. The authors are greatly indebted to Dr Dwight Krabriel for correcting the English of the manuscript.

References

- Arnold MB** 1960 *Emotion and Personality, Vol 1: Psychological Aspects*. Columbia University Press: New York, USA.
- Arnould C, Quekenborn D, Mills AD and Faure JM** 2002 Behaviour and emotional reactivity of quails reared in stable or unstable groups. In: *Proceedings of the 36th International Congress of the International Society for Applied Ethology*, p. 170. International Society for Applied Ethology, Wageningen, The Netherlands.
- Boissy A, Manteuffel G, Jensen MB, Moc RO, Spruijt B, Keeling LJ, Winckler C, Forkman B, Dimitrov I, Langbein J, Bakken M, Veissier I and Auher A** 2007 Assessment of positive emotions in animals to improve their welfare. *Physiology & Behavior*, in press (Online Early Articles doi: 10.1016/j.physbeh.2007.02.003).
- Boissy A, Nowak R, Orgeur P and Veissier I** 2001a Les liens sociaux chez les ruminants d'élevage: limites et moyens d'action pour favoriser l'intégration de l'animal dans son milieu. *INRA Productions Animales* 14: 79-90. [Title translation: social relationships in domestic ruminants: constraints and means for the integration of the animal into its environment].
- Boissy A, Veissier I and Roussel S** 2001b Emotional reactivity affected by chronic stress: an experimental approach in calves subjected to environmental instability. *Animal Welfare* 10: S175-S185.
- Bradley BP, Mogg K and Lee SC** 1997 Attentional biases for negative information in induced and naturally occurring dysphoria. *Behavioural Research Therapies* 35: 91-927.
- Colson V, Orgeur P, Foury A and Mormède P** 2006 Consequences of weaning piglets at 21 and 28 days on growth, behaviour and hormonal responses. *Applied Animal Behaviour Science* 98: 70-88.
- Coutallier L, Arnould C, Boissy A, Orgeur P, Prunier A, Veissier I and Salaun MC** 2007 Pig's responses to repeated social regrouping and relocation during the growing-finishing period. *Applied Animal Behaviour Science*, in press.
- Damasio AR, Grabowski TJ, Bechara A, Damasio H, Ponto LI, Parvizi J and Hichwa RD** 2000 Subcortical and cortical brain activity during the feeling of self-generated emotions. *Nature Neuroscience* 3: 1049-055.
- Dantzer R** 1989 *L'Ilusion Psychosomatique*. Editions Odile Jacob: Paris, France.
- Dantzer R** 2002 Can farm animal welfare be understood without taking into account the issues of emotion and cognition? *Journal of Animal Science* 80: E1-E9.
- Dawkins MS** 1983 *La Souffrance Animale*. Editions du Point Vétérinaire: Maisons-Alfort, France.
- Dawkins MS** 2001 How can we recognise and assess good welfare? In: *Broom DM (ed) Coping with Challenge: Welfare in Animals including Humans*, pp. 63-76. Dazham University Press: Berlin, Germany.
- Désiré L, Boissy A and Veissier I** 2002 Emotions in farm animals: a new approach to animal welfare in applied ethology. *Behavioural Processes* 60: 165-180.
- Désiré L, Veissier I, Després G and Boissy A** 2004 On the way to assess emotions in animals: do lambs evaluate an event through its suddenness, novelty or unpredictability? *Journal of Comparative Psychology* 118: 363-374.
- Désiré L, Veissier I, Després G, Delval E, Toporenko G and Boissy A** 2006 Appraisal process in sheep: interactive effect of suddenness and unfamiliarity on cardiac and behavioural responses. *Journal of Comparative Psychology* 120: 230-287.
- Després G, Boissy A, Désiré L, Le Neindre P and Veissier I** 2003 Validation of the measure of sympatho-vagal effect in lambs through autonomic blockades and heart rate variability indexes. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 2: 615-619.
- Duncan IJI** 1976 Animal welfare in terms of feelings. *Acta Agricultura Scandinavica* 27: 29-35.
- Gibbs ME and Summers RJ** 2000 Separate roles for β_1 and β_2 -adrenoceptors in memory consolidation. *Neuroscience* 95: 913-922.
- Greiveldinger L, Veissier I and Boissy A** 2007 Productivity and expectations influence emotional responses in lambs. (Poster presentation.) *Animal Welfare* 16(S): 170.
- Harding EJ, Paul ES and Mendl M** 2004 Cognitive bias and affective state. *Nature* 427: 312.
- Kappas A** 2006 Appraisals are direct, immediate, intuitive, and unwitting – and some are reflective. *Cognition and Emotion* 20: 952-975.
- Keller M, Meurisse M and Levy F** 2005 Mapping of brain networks involved in consolidation of lamb recognition memory. *Neuroscience* 133: 359-369.
- Lang FR, Staudinger UM and Carstensen LL** 1998 Perspectives on socio-emotional selectivity in late life: how personality and social context do (and do not) make a difference. *Journal of Gerontology* 53: 21-30.
- Lazarus RS** 1991 Progress on a cognitive-motivational-relational theory of emotion. *American Psychologist* 46: 819-834.
- Lensink BJ, Veissier I and Boissy A** 2006 Enhancement of performances in a learning task in suckler calves after weaning and relocation: motivational versus cognitive control? A pilot study. *Applied Animal Behaviour Science* 100: 171-181.
- Mason JW** 1971 A re-evaluation of the concept of "non-specificity" in stress theory. *Journal of Psychiatry Research* 8: 323-333.
- Mendl M and Paul ES** 2004 Consciousness, emotion and animal welfare: insights from cognitive science. *Animal Welfare* 13: S17-S25.
- Mendl M, Burman O, Laughlin K and Paul E** 2001 Animal memory and animal welfare. *Animal Welfare* 10: S141-S159.
- Panksepp J** 1994 Evolution constrains the potential for subjective experience within the neurodynamics of the mammalian brain. In: *Edelman P and Davidson RJ (eds) The Nature of Emotion: Fundamental Questions*, pp. 336-399. Oxford University Press: Oxford, UK.
- Panksepp J** 1996 *Affective Neuroscience: The Foundations of Human and Animal Emotions*. Oxford University Press: New York, USA.
- Panksepp J** 2003 Can anthropomorphic analyses of separation cries in other animals tell us about the emotional nature of social loss in humans? *Psychological Review* 110: 376-388.
- Panksepp J** 2005 Affective consciousness: core emotional feelings in animals and humans. *Consciousness and Cognition* 14: 30-80.
- Pardon MC, Perez-Diaz F, Joubert C and Cohen-Salmon C** 2000 Influence of a chronic ultramild stress procedure on decision-making in mice. *Journal of Psychiatry and Neuroscience* 25: 167-177.
- Paul ES, Harding EJ and Mendl M** 2005 Measuring emotional processes in animals: the utility of a cognitive approach. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29: 469-491.
- Reisberg D and Heuer F** 1993 Emotion's multiple effects on memory. In: *McGaugh JL, Weisberger NM and Lynch G (eds) Brain and Memory: Regulation and Medication of Neuroplasticity*, pp. 81-92. Oxford University Press: Oxford, UK.

- Richard S, Davies DC and Faure JM 2003 Stress-induced activation of Fos-like immunoreactivity in the Japanese quail brain. *Acta Neurobiologica Experimentalis* 63: 48
- Rolls ET 2005 *Emotion Explained*. Oxford University Press: Oxford, UK
- Roussel S, Boissy A, Montigny D, Hemsworth PH and Duvaux-Ponter C 2005 Gender-specific effects of prenatal stress on emotional reactivity and stress physiology of goat kids. *Hormones and Behavior* 47: 256-266
- Roussel S, Hemsworth PH, Lerusoe H, White C, Duvaux-Ponter C, Nowak R and Boissy A 2006 Repeated transport and isolation during pregnancy in ewes: effects on the reactivity to humans and to their offspring after lambing. *Applied Animal Behaviour Science* 97: 172-189
- Sandi C, Loscertales M and Guaza C 1997 Experience-dependent facilitating effect of corticosterone on spatial memory formation in the water maze. *European Journal of Neuroscience* 9: 637-642
- Scherer KR 1987 Toward a dynamic theory of emotion: the component process model of affective states. *Geneva Studies in Emotion and Communication* 1: 1-98
- Scherer KR 1999 Appraisal theories. In: Dalgleish T and Power M (eds) *Handbook of Cognition and Emotion* pp 637-663. Wiley: Chichester, UK
- Spruijt BM, van den Bos R and Pijlman FT 2001 A concept of welfare based on reward evaluating mechanisms in the brain: anticipatory behavior as an indicator for the state of reward systems. *Applied Animal Behaviour Science* 72: 145-171
- Valance D, Boissy A, Després G, Constantin P and Leterrier C 2007a Emotional reactivity modulates autonomic responses to an acoustic challenge in quail. *Physiology & Behavior* 90: 165-171
- Valance D, Després G, Boissy A, Mignon-Grasteau S, Constantin P and Leterrier C 2007b Genetic selection on a behavioral fear trait is associated with changes in heart rate variability in quail. *Genes, Brain and Behavior*: in press [OnlineEarly Articles doi: 10.1111/j.1601-183X.2006.00262.x]
- Valance D, Leterrier C, Després G, Galand C, Favreau A and Boissy A 2006 Behavioural and cardiac responses to changes in the social and non-social environment in quail. In: *Proceedings of the 40th International Congress of the International Society for Applied Ethology* p 190. International Society for Applied Ethology, Wageningen, The Netherlands
- Veissier I, Boissy A, de Passillé AM, Rushen J, van Roenen CG, Roussel S, Andanson S and Pradel P 2001 Calves' responses to repeated social regrouping and relocation. *Journal of Animal Sciences* 79: 2580-2593
- von Frijtag JC, Reijmers LG, van der Harst JE, Leus IE, van den Bos R and Spruijt BM 2000 Defeat followed by individual housing results in long-term impaired reward- and cognition-related behaviors in rats. *Behavioral Brain Research* 117: 137-146
- Wright WF and Bower GH 1992 Mood effects on subjective probability assessment. *Organizational Behavior and Human Decision Processes* 52: 276-291

Résumé Processus d'évaluation et réponses émotionnelles chez les ovins :
prévisibilité, contrôlabilité, correspondance aux attentes et contexte social

Le bien-être d'un animal ne se limite pas à son état physique mais correspond également à son état mental. Les émotions, qui sont à la base des états mentaux, restent néanmoins difficiles à étudier chez les animaux. Les théories de l'évaluation développées en psychologie cognitive offrent un nouveau cadre conceptuel pour organiser l'étude des émotions chez l'animal. Le vécu émotionnel d'un animal est inféré de l'évaluation qu'il fait de la situation à laquelle il est confronté, en plus de ses réponses comportementales et physiologiques. Les critères élémentaires sur lesquels les animaux se basent pour évaluer leur environnement et y donner du sens, doivent donc être connus afin d'en déduire les émotions qu'ils sont susceptibles de ressentir.

Une approche expérimentale initialement engagée sur ovins a été poursuivie pour identifier les critères d'évaluation qui leur sont accessibles. Nous avons montré que les ovins évaluent chaque événement auquel ils sont confrontés en fonction : i) du caractère prévisible de l'événement, ii) de son adéquation avec les attentes préalablement construites, iii) de la possibilité qu'ils ont de contrôler l'événement, et iv) du contexte social (dominance/subordination) dans lequel l'événement se produit. La variation systématique de chacun de ces critères influence les réponses à la fois comportementales (activités motrices, postures d'oreilles...) et cardiaques (fréquence cardiaque et sa variabilité) des ovins. Sur la base de nos travaux, nous pouvons conclure que les ovins devraient être en mesure de ressentir des émotions négatives telles que la peur, la colère, le dégoût, le désespoir, la rage et l'ennui, et des émotions positives comme le plaisir. Ces premiers résultats et conclusions doivent être confortés, en particulier via l'étude des combinaisons de critères. Les implications en terme de capacités cognitives et de conduites d'élevage sont discutées.

Mots clés : Emotion, cognition, ovins, comportement, activité cardiaque, bien-être animal

Abstract Appraisal processes and emotional responses in sheep:
Predictability, controllability, expectations and social context

The assessment of farm-animal welfare requires a good understanding of the animals' affective experience, including their emotions. Appraisal theories developed in cognitive psychology provide a conceptual framework to study emotions in animals. It considers emotions to be triggered by a cognitive process where the situation is evaluated according to a limited number of elementary criteria. The emotional experience of an animal can be inferred from the likely evaluation it makes in a situation and its subsequent behavioural and physiological responses. It is first necessary to know what criteria animals perceive and whether they influence the emotional response. Knowing the criteria used by a species enables inference to the emotions that individuals could experience.

An experimental approach has been developed in lambs to identify the range of elementary criteria used by animals and the specific responses triggered by these criteria. We have shown that lambs evaluate an event to which they are exposed according to the event's predictability, its discrepancy from expectations, the ability of the individual to exert control over it and the social context in which it occurs. This evaluation influences the emotional responses of lambs (behavioural and cardiac). Our characterisation of the criteria used by lambs indicates the kind of emotions they could experience. According to our results, lambs could experience happiness in addition to negative emotions such as fear, anger, disgust, despair, rage and boredom. Further studies to consider combinations of criteria would strengthen these results. Implications of cognitive abilities regarding to animal welfare are discussed.

Keywords: Emotion, cognition, sheep, behaviour, cardiac activity, animal welfare