



HAL
open science

Influence des jeunes sur le comportement maternel et conséquences développementales chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*)

Nadège Aigueperse

► **To cite this version:**

Nadège Aigueperse. Influence des jeunes sur le comportement maternel et conséquences développementales chez la caille japonaise (*Coturnix c. japonica*). Sciences agricoles. Université de Rennes, 2017. Français. NNT : 2017REN1B004 . tel-02790238v2

HAL Id: tel-02790238

<https://theses.hal.science/tel-02790238v2>

Submitted on 4 Dec 2017

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.

THÈSE / UNIVERSITÉ DE RENNES 1

sous le sceau de l'Université Bretagne Loire

pour le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE RENNES 1

Mention : Biologie

Ecole doctorale Vie-Agro-Santé

présentée par

Nadège Aigueperse

Préparée à l'UMR CNRS 6552 EthoS
Laboratoire d'Éthologie Animale et Humaine
UFR Sciences de la Vie et de l'Environnement

**Influence des jeunes
sur le comportement
maternel et
conséquences
développementales
chez la caille
japonaise (*Coturnix
c. japonica*)**

**Thèse soutenue à Rennes
le 28 février 2017**

devant le jury composé de :

Raymond NOWAK

D.R INRA Nouzilly / *rapporteur*

Heiko RÖDEL

Pr. Université Paris XIII / *rapporteur*

Catherine BLOIS-HEULIN

Pr. Université de Rennes 1 / *examinatrice*

Violaine COLSON

I.E. INRA Rennes 1 / *examinatrice*

Michel SAINT-JALME

M.C. MNHN Paris / *examineur*

Clémentine VIGNAL


Pr. Université de St Etienne / *examinatrice*

Sophie LUMINEAU



M.C. Université de Rennes 1 / *directrice de thèse*

SOMMAIRE

● Introduction Générale.....	11
I. Définitions : comportement maternel, jeunes, relations.....	15
1. Comportement de la mère.....	15
a. Concepts.....	15
b. Facteurs d'influence.....	16
2. Le jeune.....	17
a. Concept.....	17
b. Nidifuge et nidicole.....	18
3. Les relations entre la mère et ses jeunes.....	20
a. La relation « jeune → mère ».....	20
b. La relation « mère → jeunes ».....	22
c. La reconnaissance.....	24
II. Le jeune : déterminisme du comportement maternel.....	26
1. Chez les mammifères.....	26
2. Chez les oiseaux.....	27
III. Le jeune : facteur de variation du comportement maternel	29
1. Variations liées à l'environnement familial.....	29
a. Le nombre de jeunes.....	29
b. Le croisement des générations.....	30
c. Le lien de parenté.....	30
2. Variations liées aux caractéristiques intrinsèques du jeune ...	32
a. L'âge du jeune.....	32
b. La morphologie et l'état de santé du jeune.....	33
c. Le sexe du jeune.....	33
d. Le comportement du jeune.....	34

IV. Le comportement maternel : facteur de variation du développement comportemental du jeune.....	36
1. Socialité	37
a. <i>Définitions</i>	37
b. <i>Influence maternelle</i>	37
2. Emotivité	39
a. <i>Définitions</i>	39
b. <i>Influence maternelle</i>	41
V. Problématique et objectifs de la thèse.....	43
 Méthodologie Générale	47
I. Modèle Biologique	49
1. La caille japonaise : carte d'identité	49
a. <i>Statut phylogénétique</i>	49
b. <i>Caractéristiques morpho-écologiques</i>	49
c. <i>Système socio-sexuel</i>	50
2. Choix comme modèle d'étude : une « mère poule »	51
II. Mode d'élevage et de production des oiseaux	51
1. Origine des oiseaux	51
2. Hébergement	51
3. Reproduction, incubation, maintenance des jeunes	52
III. Protocole général	53
1. Induction du comportement maternel	54
2. Maternage	55
a. <i>Méthodes d'observation</i>	55
b. <i>Répertoire comportemental</i>	56
c. <i>Analyse des données</i>	60
d. <i>Séparation mère-jeunes</i>	60

3. Evaluation des traits comportementaux	61
a. Tests comportementaux	61
b. Méthode d'analyse	65
c. Evaluation des capacités cognitives : test de détour	65
☛ Chapitre 1 : Influence du lien de parenté.....	67
☛ Chapitre 2 : Influence du comportement du jeune.....	91
☛ Chapitre 3: Influence de la taille de la couvée.....	117
☛ Chapitre 4 : Influence de la composition sexuée de la couvée.....	145
☛ Discussion Générale	193
I. Déroulement de la relation mère-jeune et jeune-mère	196
1. Les 3 phases de la relation MÈRE→jeune chez la caille.	197
2. Les 3 phases de la relation JEUNE→mère chez la caille.	197
II. Influence du jeune sur le comportement maternel.....	198
1. Influences directes.....	199
2. Influences indirectes.....	202
III. Influence du comportement maternel et de la fratrie sur le jeune	205
IV. Perspectives.....	208
1. Par quels mécanismes (neurobiologique, épigénétique) ces influences (jeunes & mère) agissent-t-elles ?	209
2. Y-a-t-il une reconnaissance entre mère et jeunes ?	211

3. Quelle importance ont les interactions mère-jeunes pendant la période prénatale ?	212
4. Quel rôle ont les interactions jeunes-jeunes?	213
5. Quelles fonctions adaptatives et évolutives du rôle des jeunes dans la relation mère-jeunes ?	214
 Références	217
 Annexe : Communications	239

Remerciements

Après moult péripéties, ce projet s'achève, une page se tourne. Vient alors à l'esprit l'envie de remercier toutes les personnes qui ont participé à la réalisation de ce travail, ou qui ont simplement dû supporter son auteur durant tout ce temps, voire les deux pour les moins chanceux.

En premier lieu je tiens à remercier profondément ma directrice de thèse Sophie LUMINEAU, qui m'a accordé sa confiance tout au long de ce travail, qui a su me rassurer lorsque les couacs inhérents à toute manip se sont manifestés. Je la remercie également pour sa patience et ses conseils et pour le temps qu'elle m'a accordé malgré l'évidente montagne de travail qu'elle doit assurer à côté.

J'exprime toute ma gratitude à Raymond NOWAK et Heiko RÖDEL d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail. Merci également à Violaine COLSON, Clémentine VIGNAL, Michel SAINT-JALME, Catherine BLOIS-HEULIN d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Je remercie aussi les membres du comité de thèse Sébastien DEREGNAUCOURT, David VAL-LAILLET, Anne-Marie CORTESERO, Cécilia HOUDELIER pour leur aide et leurs conseils qui m'ont permis de mieux appréhender certains problèmes.

Merci à Alban LEMASSON et à tout le laboratoire EthoS, aussi bien les chercheurs, pour leur gentillesse et leurs conseils, que les techniciens et les animalières, sans qui franchement nous autres doctorants et chercheurs serions perdus, et enfin l'équipe administrative, qui fait preuve d'une patience à toute épreuve (je ne sais vraiment pas comment vous faites).

Je tiens à remercier en particulier les membres de mon équipe : Cécilia, Emmanuel DE MARGERIE, Marie TRABALON, Isabelle GEORGE qui ont toujours été là et leur patience pour démêler avec moi les méandres du comportement.

Mes plus vifs remerciements à Céline NICOLLE, animalière attirée de mes petites cailles. Vraiment sans toi (et on l'a expérimenté) c'est une galère sans nom !!!! Sans toi je serais encore sur la pointe des pieds en haut d'un marche-pied à tenter sans grand succès de monter cette fichue poulie... Alors merci pour ton aide mais surtout pour ta présence et ta bonne humeur inconditionnelle !

J'exprime mon immense gratitude également à mes « sempai » Océane LE BOT et Florent PITTET. Océane pour son aide à la réalisation de ma première manip, sans elle ce maternage aurait assurément été une catastrophe, tant il y avait de choses à savoir qui ne sont pas dans les protocoles (il faut compter les bagues sinon on n'en aura pas assez pour identifier les cailleaux, n'oublie pas la lumière verte...Euh ??? Hein ?). Florent, merci pour tes conseils et tes idées que tu m'as faits parvenir de l'autre bout du monde, et pour m'avoir fait découvrir un énième logiciel de stats, mais ô combien plus simple !!!! Cela faisait également plaisir de savoir que je n'étais pas la seule Limougeaude à m'être exilée en Bretagne.

Merci aux stagiaires qui ont partagé avec moi des manips : Océane LERIBILLARD, Amandine BEYLARD, Aïcha MOHAMED-BENKADA (alias Karasu Kid) et Marion CHARRIER. On se souviendra : toujours penser au pire pour au final s'en sortir en beauté (ou parfois de justesse).

Je remercie aussi Maxime HERVE pour ses conseils en statistiques qui m'ont ouvert de nouvelles portes, ainsi qu'à Véronique BIQUAND pour toujours répondre à mes questions impossibles. Merci à Ann CLOAERC et Margaret WHITTAKER pour leur patience à relire mon anglais scolaire. Merci à Géraldine LEGOFF pour sa cool attitude face à mes problèmes de cartes. Merci à Fouad NASSUR pour son aide au dépouillement de mes données (pas simple de suivre mon parler si particulier)

Merci à mes coéquipières doctorantes (de galère) pour leur soutien tout au long de ces mois: Fanny et ta bonne humeur permanente (sauf face à nos ordinateurs d'une lenteur digne d'escargots comateux), Vanessa et ta bienveillance ainsi que nos conversations philosophiques (sur la différence entre blanc, argenté, les relations sociales...), Laurine et ta gentillesse et nouvellement Lucie (désolée que tu arrives à un moment si tendu). Plus discrètes (par la force des choses car au-delà de 2km à la ronde autour du labo c'est tout un autre monde), je tiens à remercier également Mathilde, Morgane, Alice ainsi que Camille et Céline, qu'il est toujours agréable de voir entre 2 arc-en-ciel formant un pont jusqu'au labo.

Notion particulière à tous ceux et celles (lorsque je n'étais pas encore cadennassée à mon bureau) avec qui j'ai partagé des moments agréables entre midi et deux (voire plus hum) et de franches parties de rigolades qui m'ont permis de me détendre même aux pires moments, en particulier Mr Antoine (dont-on-ne-doit-pas-écorder-le-nom), Céline, Vanessa, Fanny, Virginie, Nathalie, Nicolas, Laurine et Marion.

J'ai également une pensée toute particulière pour Aline BERTIN grâce à qui j'ai eue l'opportunité de réaliser cette thèse. Je la remercie également pour ses conseils et pour son soutien notamment lors de mes présentations diverses aux colloques et surtout en Espagne.

Enfin je dis merci à toute la team de Gollum et les 7 nains, Simplet, Grincheux, Atchoum, Prof, Joyeux et enfin Dormeur. Je les remercie de me montrer encore et toujours que, distance ou non, l'amitié reste solide, qu'au-delà des cailles et des manuscrits il existe un autre monde (si, si, c'est vrai) empli d'aventures (de galères), de fous rires (d'humiliations) et de rêves (de délires). Mention spéciale à Dormeur qui s'éveille régulièrement pour me soutenir et qui m'a permis d'illustrer ce travail avec de belles photos de cailles au naturel. Prend bien soin de mes chanceux petits cailleaux (si, si, pour moi ils sont toujours petits) qui coulent de paisibles jours dans leur volière au cœur de la forêt brocolis de notre bon vieux Limousin ! Je les remercie d'ailleurs de s'être si bien prêtés à toutes mes « petites » expériences.

Merci à Misti, Kitty et Loki de partager avec moi leur ronron thérapie depuis des temps immémoriaux.

Pour finir c'est avec émotion que je remercie mes parents pour leur soutien inconditionnel depuis X années (chut). Parce qu'ils y ont toujours cru, bien plus que moi, parce qu'ils ont bravé les administrations, les kilomètres (même mon petit papa casanier), mon humeur de bouledogue et j'en passe. Parce que sans être là ils sont là quand même. Merci maman pour ta patience à toute épreuve à relire 40 fois les mêmes passages de mes écrits, cela malgré le « chinois » de certains termes pour la littéraire que tu es (auprès de laquelle d'ailleurs je m'excuse pour cet écrit totalement scientifique et si peu poétique).

À Bernadette,

À Joseph,

À Andrée

Sans qui rien n'aurait été possible.

« N'oublie jamais, celui qui croit savoir n'apprend plus »

Pierre Bottero



Introduction

Générale

L'animal est soumis, quelle que soit la période de sa vie, à de nombreux stimuli internes et externes. Ces stimuli interagissent de manière complexe, en fonction de la façon dont l'information est traitée par l'individu, participant ainsi à la formation du comportement animal. Pour cela, différents systèmes se mettent en place tout au long du développement, de l'embryon à l'individu adulte. On appelle ce processus l'**ontogénèse**. Ce mécanisme est porté par un patrimoine génétique de base, le **génotype**, mais dont l'expression peut aboutir à des résultats différents selon les effets de l'environnement pendant ce développement, que l'on appelle **phénotypes**. Ces effets environnementaux sont particulièrement importants à la naissance de l'individu, bien que présents tout au long du développement.

Dans les quatre grands champs de réflexion que l'éthologiste suit, l'étude du développement comportemental est encore une question qui suscite beaucoup d'enthousiasmes. L'**ontogénèse** des comportements se réfère à l'histoire de l'individu, de la conception à la mort, et aux rôles de la génétique, de la maturation et de l'expérience qui façonnent l'histoire de vie des animaux (MacFarland 2009). L'ontogénèse ne se limite pas à étudier les comportements juvéniles mais bien à comprendre les mécanismes qui aboutissent à la mise en place de tous les comportements.

La **maturation** désigne les contributions apportées au développement par la croissance et la différenciation tissulaire ainsi que les conséquences organiques et fonctionnelles héritées des stades de développement antérieur (Guyomarc'h 1995). L'**expérience** inclut les effets de toutes les stimulations externes ou internes, y compris les traces laissées par le fonctionnement antérieur des structures sensori-motrices (Schneirla 1966).

Gottlieb (revue : 2007) propose alors la théorie développementale de l'*épigenèse probabiliste* qui stipule que l'expression phénotypique serait une résultante complexe d'influences bidirectionnelles entre 4 niveaux d'analyse que sont l'activité génétique, l'activité neurobiologique, le comportement et l'environnement (physique, social, culturel).

Dans ce système, l'environnement joue un rôle majeur dans l'ontogénèse, en particulier lors de la période précoce. Or cette période est caractérisée par la présence des parents, la mère en particulier, qui est essentielle pour la survie des jeunes chez les

mammifères et la majeure partie des oiseaux. Le comportement de la mère peut donc avoir une influence importante sur le développement comportemental du jeune, qu'il s'agisse du propre comportement général de la mère ou des **soins** spécifiques qu'elle va lui fournir. Il semble donc primordial dans la compréhension de l'ontogénèse de l'individu, de voir comment et dans quelles conditions la mère peut moduler le développement de ses jeunes, qui à leur tour, une fois adultes, influenceront sur celui de leur propre progéniture.

De plus, le jeune animal, pour survivre, a des besoins qui sont propres à son stade juvénile et peut ainsi exprimer des comportements typiques qui disparaîtront à l'âge adulte (McFarland 2009). Certains de ces comportements ont pour but de solliciter la mère afin qu'elle s'occupe de lui : ils peuvent donc aussi influencer le comportement maternel. Ainsi, dans cette introduction, nous proposons une synthèse des connaissances sur la mère et son comportement maternel, les jeunes et leur comportement filiaux et comment s'articulent leurs relations. Nous verrons ensuite de quelle manière le jeune peut influencer le comportement de sa mère. Puis nous nous intéresserons au développement et à l'influence maternelle sur deux dimensions particulière du comportement ayant une importance primordiale dans la vie adulte : la socialité et l'émotivité chez les jeunes.

I. Définitions : comportement maternel, jeunes, relations

Avant toute chose, il est important de bien connaître la signification des différents termes et notions employés dans cette étude. C'est pourquoi dans cette première partie introductive nous allons caractériser les différents acteurs et concepts récurrents à ces travaux afin de poser les bases de notre raisonnement.

1. Comportement de la mère

a. Concepts

Le **soin maternel** concerne les expressions comportementales maternelles propres à une espèce et qui se retrouvent donc chez plusieurs femelles afin d'assurer la survie et d'optimiser sa fitness (Royle, Smiseth & Kölliker 2012). Il varie alors tant en quantité qu'en qualité selon les besoins de chaque espèce. Chez certaines espèces ovipares, notamment chez les insectes ou reptiles, le soin maternel peut être limité à la période prénatale : approvisionnement des gamètes, recherche d'un site de nidification, gardiennage des œufs. En revanche, pour d'autres espèces ovipares ou vivipares, il peut aller plus loin jusqu'à la protection des jeunes après éclosion contre le froid, les prédateurs et les parasites, et l'approvisionnement en nourriture. Chez d'autres espèces monotrèmes et vivipares tels que les mammifères, il passe obligatoirement par une phase d'allaitement indispensable à la survie des jeunes. (Fig. 1).



Figure 1: Exemple de soins maternels : a. Transports des jeunes dans la bouche d'un poisson cichlide. b. Allaitement d'un veau. c. Transport d'un souriceau. d. Apport alimentaire chez la poule d'eau.

Il est à différencier du **comportement maternel** qui regroupe l'ensemble des actions d'une femelle envers un ou plusieurs jeune(s) dans le but d'augmenter sa (leur) capacité de survie et de reproduction. Une mère peut soit produire soit adopter un jeune et l'élever jusqu'à son indépendance. Le comportement maternel, lui, est propre à chaque femelle et présente donc une forte variabilité individuelle.

Toutefois, il a été mis en évidence l'existence de **styles maternels**, tant chez les mammifères (Hinde & Spencer-Booth 1971 ; Fairbanks 1996 ; Dwyer & Lawrence 2000) que, plus récemment, chez les oiseaux (Pittet et al. 2014a). Ils ont été définis par Albers (1999) comme une concordance des différences individuelles de comportement maternel entre plusieurs périodes de maternage. Chez les mammifères, il a été montré par la suite que ces différences pouvaient se résumer sur deux dimensions indépendantes : la protection et le rejet (Hinde & Spencer-Booth 1971 ; Fairbanks 1996). Chez l'oiseau, et plus particulièrement la caille (Pittet et al. 2014a), on retrouve également deux dimensions qui sont l'agressivité et le rejet.

b. Facteurs d'influence

La stabilité du comportement maternel est déterminée par une base génétique des caractéristiques maternelles (Van der Steen et al. 1988 ; Maccoll, Hatchwell & Dunn 2003) modulée par les expériences précoces de la présence ou l'absence d'une mère (Harlow et al. 1966) et par le tempérament de la femelle. Les réactions émotionnelles en particulier sont des variables souvent prédictives du comportement maternel chez le macaque rhésus (Maestriperi 1993), la brebis (Murphy et al. 1998 ; Dwyer 2008) mais également chez la caille (Pittet et al. 2014b).

D'autre part, si ces comportements maternels sont relativement stables chez une femelle, d'autres facteurs peuvent toutefois les modifier. Parmi ceux-ci, nous avons l'environnement à la fois abiotique, lié à son enrichissement et en particulier la disponibilité des ressources alimentaires (Fairbanks 1996 ; Kitaysky et al. 1999) mais également l'environnement social, si le mâle ou d'autres individus (présence d'helpers ou formation de crèche) participent ou non à l'élevage des jeunes (Wright & Cuthill 1990, Kilpi et al. 2001). Des caractéristiques plus propres à la femelle, comme son âge ou son expérience en matière de reproduction, sont également des paramètres qui

modifient le comportement maternel, les deux étant souvent fortement liés. Ainsi des femelles plus âgées et expérimentées ont des compétences maternelles plus efficaces que des jeunes femelles naïves (Pyle et al. 2001 ; Angelier et al. 2007). Ces facteurs ont été évalués séparément chez la caille : les femelles plus jeunes se sont montrées globalement moins maternelles avec plus d'interactions négatives et de rejet lors des premières interactions que les femelles plus âgées indépendamment de leur expérience (Pittet et al. 2012) ; et parallèlement des femelles de même âge n'ayant jamais eu de couvée se sont montrées plus agressives et réactives au début du maternage, cette réaction étant associée à un effet de nouveauté (Pittet et al. 2013).

2. Le jeune

a. Concept

Avant de nous lancer dans le rôle que joue le jeune au sein du système mère-jeune, nous pensons qu'il est important d'apporter quelques précisions sur ce dernier. Qu'est-ce qu'un jeune ? A partir de quand considère-t-on que nous avons à faire à un jeune ou qu'il n'en est plus un ?

Biologiquement, on considère le **jeune** comme un organisme résultant d'une reproduction sexuée ou asexuée, qui se situe à un stade de développement morphologique et/ou physiologique incomplet. L'individu sort du stade juvénile lorsque son développement, en particulier son développement sexuel, est terminé. Il a alors atteint la maturité, et devient de ce fait un adulte. Partant de cette définition du dictionnaire, un jeune peut prendre plusieurs formes suivant son stade de développement : celle d'un embryon/fœtus, présent dans l'utérus maternel (vivipares) ou placé dans un œuf (ovipares) ou d'un individu à part entière après la naissance ou l'éclosion. Les stimuli alors apportés sont très différents d'un stade à un autre et entraînent des soins maternels spécifiques très distincts. On distingue alors les influences prénatales et postnatales liées au comportement maternel sur le développement des jeunes (Houdelier et al. 2013). Lors de la vie postnatale, le développement peut être très rapide en particulier chez les espèces nidifuges, et la relation mère-jeune aura une forte importance sur le développement.

Le jeune n'est pas passif dans sa relation à la mère, bien au contraire, il va rechercher activement sa présence et solliciter son attention par divers moyens vocaux (rongeurs, oisillons) ou comportementaux comme le cramponnement chez le singe (Harlow & Harlow 1965b), le « Heading off » (comportement de jeunes ongulés se plaçant devant la mère pour la stopper et pouvoir initier une séance de tétée) (Lent 1974) ou encore les tapotements des jeunes mouettes sur le bec de la mère (Hailman 1967). De même que nous appelons « comportement maternel » les actions spécifiques de la mère envers ses jeunes, nous nommons « **comportements filiaux** » ceux des jeunes envers leur mère ou de manière générale envers leurs parents (Harper 1981). Au contraire du comportement maternel, les comportements filiaux et leur évolution au cours de la période d'élevage ont été bien moins étudiés et seulement focalisés sur certains aspects.

b. Nidifuge et nidicole

Même après la naissance on observe, suivant les espèces, une forte différence de développement des nouveau-nés. Certains, appelés **nidifuges**, sont particulièrement bien développés : les sens actifs, le corps couvert de poils ou plumes, capables de se mettre debout puis de se déplacer et s'alimenter seuls quelques heures après la naissance/l'éclosion. Les **nidicoles** au contraire sont généralement aveugles, nus et doivent attendre plusieurs semaines avant de pouvoir se tenir debout et se déplacer efficacement. Ces deux catégories peuvent être subdivisées en fonction de la dépendance plus ou moins importante des jeunes envers leurs parents : semi-nidifuges et semi-nidicoles (Nice 1962 ; Derrickson 1992).

Le mode de développement détermine la stratégie parentale utilisée ainsi que les soins apportés aux jeunes. On notera ici une opposition des stratégies utilisées pour un même stade de développement lorsque l'on regarde chez les mammifères ou chez les oiseaux.

Chez les mammifères, les espèces nidifuges ont des portées restreintes mais les mères s'investissent plus dans la gestation dont le temps augmente (Derrickson 1992). En soins postnataux, les petits nidicoles nus sont plus sensibles aux températures extérieures et peuvent avoir besoin de récupérer de la chaleur auprès de leur mère. Hormis cela, il n'y a guère de différence marquée en maternage, la lactation étant

nécessaire dans les deux cas. Toutefois, chez les espèces nidifuges, un lien très fort et exclusif se met en place entre la mère et son jeune dès la naissance (voir section 3. c.)

Chez les oiseaux, à l'inverse, les couvées sont plus importantes au sein des espèces nidifuges (Ricklefs 1973). Le temps d'incubation dépend plus de la taille de l'œuf que du stade de développement à l'éclosion. Cependant, il existe une grande divergence dans le soin maternel postnatal puisque les oisillons nidicoles sont totalement incapables de se nourrir par eux-mêmes et doivent donc être régulièrement approvisionnés par leurs parents (Fig. 2). C'est en partie la raison pour laquelle il y a bien plus de soin uniparental (maternel ou paternel) chez les espèces nidifuges que chez les espèces nidicoles (24% vs 7%), ces dernières demandant beaucoup plus d'investissement parental (Cockburn 2006). Pour les espèces nidifuges au contraire la mère (ou le père) ne nourrit pas directement ses jeunes, mais leur apporte protection contre les prédateurs et les variations climatiques : réchauffement pour les oisillons dont la thermorégulation n'est pas effective comme chez la caille (Richard-Yris 1987) ou protection contre la chaleur dans les milieux arides comme chez l'autruche (Fig. 2), le moqueur chat, le Gobemouche ou l'aigle royal (Johnson & Best 1982 ; Collopy 1984 ; Frost 1990).



Figure 2 : Exemples de soins chez un oiseau nidicole: nourrissage d'un petit héron garde-bœuf ; et chez un oiseau nidifuge : protection des autruchons contre le soleil par le père.

3. Les relations entre la mère et ses jeunes

Au cours de la période d'élevage se créent des relations entre la mère et ses jeunes. On peut distinguer ainsi une **relation jeune → mère** et une **relation mère → jeune** qui se mettent en place parallèlement. Chacune fait appel à différents mécanismes d'activation et de maturation amenant différentes étapes au cours de ces relations. Elles sont également sensibles à plusieurs facteurs de variations dont la présence de l'autre, qui joue un rôle prépondérant. Ainsi ces relations interagissent de manière dynamique et s'influencent mutuellement.

a. La relation « *jeune → mère* »

Cette relation débute par la mise en place d'une préférence, voire d'un **attachement** du jeune pour la figure maternelle. On peut le définir comme un lien affectif très puissant du jeune pour la personne qui prend soin de lui, ici la mère, qui dure dans le temps et qui est somme toute relativement peu variable, la survie du jeune dépendant de cet individu. Cela s'exprime par des interactions préférentielles du jeune avec sa mère (Nowak, Keller & Lévy 2011). Ainsi ce lien est maintenu même lorsque les conditions de maternage (quantité et/ou qualité) sont mauvaises. Comme nous l'avons vu précédemment, le jeune n'est pas un receveur passif du comportement maternel et développe rapidement des comportements filiaux qui lui sont propres et lui permettent de nouer une relation avec sa mère.

Chez les mammifères, l'évolution de la relation jeunes-mère a été particulièrement bien décrite chez le macaque rhésus avec les travaux fondateurs de Harlow. Ainsi dans sa revue (Harlow & Harlow 1965a), il nous décrit quatre étapes qui se succèdent progressivement au cours du maternage :

❶ **l'étape réflexe** qui apparaît dès la naissance et consiste en un ensemble de réflexes possédés par le jeune, notamment par l'orientation de la tête et la succion pour la tétée et d'accrochage à sa mère. Ce stade est relativement court.

❷ **l'étape de confort et d'attachement** qui chevauche l'étape précédente et consiste en une période où le jeune reste beaucoup en contact physique avec sa mère qui lui procure tous ses besoins primaires. Lors de l'absence de cette dernière, le petit exprime fortement son manque.

● **l'étape de sécurité** où petit à petit le jeune se détache de sa mère et se met à explorer son environnement et crée des liens sociaux. Au moindre signe de danger il retourne vers elle.

● **L'étape de séparation** où le détachement à la mère se poursuit. Toutefois, les attrait extérieurs ne sont pas suffisants pour induire une séparation totale, et la base de cette séparation se trouve donc dans le comportement maternel. Chez les primates, le lien jeune-mère reste très persistant et donc rarement coupé.

Ces différentes étapes se retrouvent en partie chez d'autres espèces de mammifères. Par exemple, chez le lapin, l'odeur de la mère induit une recherche stéréotypée (réflexes) des mamelons par les lapereaux sans aucune expérience (Hudson & Distel 1983). Les jeunes ongulés présentent un comportement de succion avant même la naissance (Marjoribanks & Egerton 1962), puis à la naissance se dirigent vers la mère par l'utilisation de leur vue et audition; ils cherchent alors activement les mamelons dès qu'ils sont en contact avec elle (Vince 1993). Magnac (1995) a également montré dans ses études chez le bison qu'au début du maternage le jeune reste très proche de sa mère puis petit à petit s'éloigne pour d'autres activités sociales.

Chez l'oiseau, l'attention s'est beaucoup focalisée sur la mise en place de cette relation jeune-mère par le phénomène d'empreinte et les travaux fondamentaux de Lorenz (1935). **L'empreinte filiale** est un processus de développement par apprentissage, au cours duquel un jeune apprend les caractéristiques visuelles du premier objet/individu perçu à l'éclosion. Il restreint ensuite son comportement social envers cet item. Cela se traduit par un comportement d'approche et de poursuite de l'objet qui, dans la nature, est souvent la mère. L'empreinte conduit donc à un attachement filial dont les mécanismes et déterminismes ont été très étudiés (pour revue voir Bolhuis 1991). Il en ressort que si les paramètres visuels sont cruciaux (Jonhson & Horn 1988), l'audition (Gottlieb 1965) et le mouvement aussi (Ten cate 1989) : ils favorisent la mise en place de l'empreinte. En particulier Ten cate (1989) a montré que les interactions entre la mère et son jeune, directes ou indirectes, favorisaient et renforçaient l'attachement des cailleteaux à la mère et influençaient leur comportement.

b. La relation « mère → jeunes »

Parallèlement à la relation qui se noue entre les jeunes et la mère, cette dernière développe également un lien avec ses jeunes. La formation de ce lien et son évolution présentent aussi différentes étapes au cours du maternage, passant progressivement de l'une à l'autre. Harlow & Harlow (1965) a une fois de plus établi une description précise de cette relation chez le macaque et des trois étapes qu'il a définies (Fig. 3).

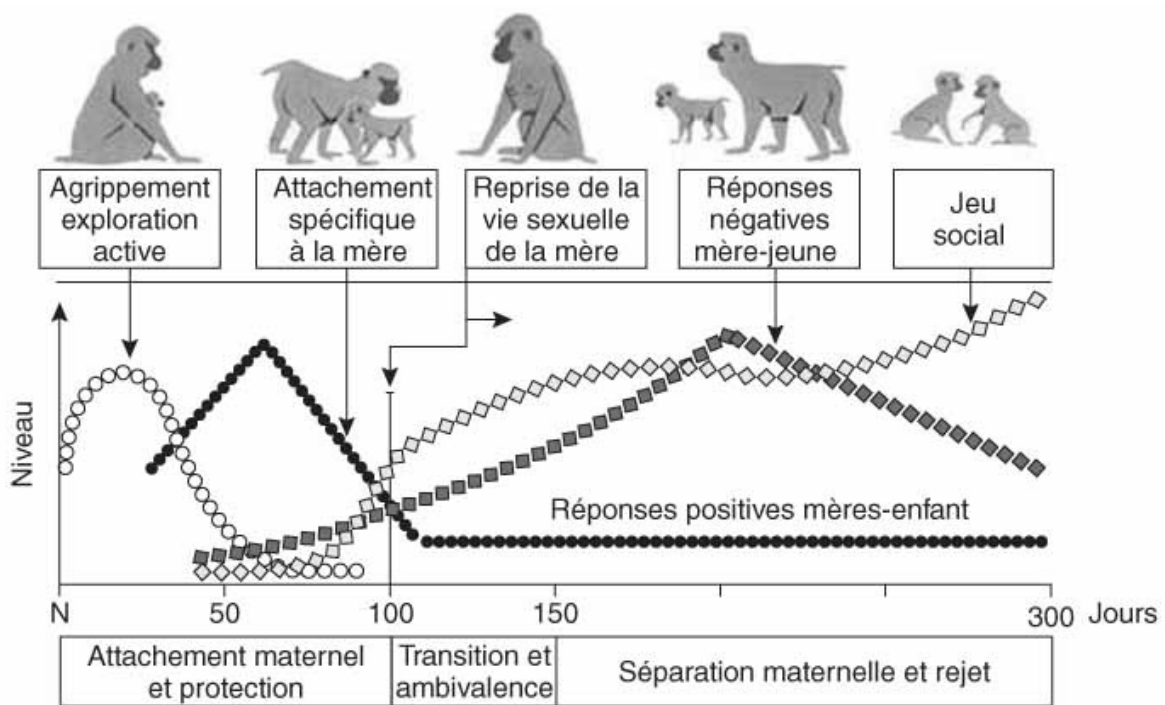


Figure 3: Evolution de la relation mère→jeune chez le macaques rhésus. De Campan & Scapini (2002), d'après Harlow (1965).

❶ **le stade d'attachement maternel** qui commence dès la naissance du jeune et se caractérise par un fort comportement maternel et un maintien de proximité par la mère avec rappel en cas d'éloignement. Lors de cette période elle se montre très protectrice et agressive à la moindre menace. Peu à peu la mère laisse le jeune s'éloigner plus longtemps et plus loin.

❷ **Le stade d'ambivalence** (ou transitionnel) qui se caractérise par un accroissement de la fréquence d'indifférence de la mère envers son jeune et de l'accroissement de sévères punitions. Les comportements et réponses maternels positifs sont peu à peu en équilibre avec les réponses négatives. Les réponses de rejet

de la mère deviennent de plus en plus dures et agressives lorsque le petit sollicite un contact.

● **Le stade de séparation maternelle** (ou rejet) qui est l'aboutissement de l'augmentation de réponses négatives faites de rejet et d'agressivité. L'arrivée d'un nouveau jeune rend la séparation totale.

Chez d'autres espèces de mammifères, l'attachement maternel est un phénomène qui a été particulièrement bien étudié notamment chez les ongulés (Lécrivain & Janeau 1987 ; Magnac 1995 ; Nowak, Keller & Lévy 2011). Lors de la mise-bas, la femelle s'isole ce qui facilite la mise en place d'un lien exclusif. Dès l'apparition de l'agneau, la nouvelle mère, fortement attirée par l'odeur du liquide amniotique, se met à lécher intensément son petit. Ce comportement diminue rapidement après quelques jours et les interactions mère-jeune sont essentiellement caractérisées par des séances de tétées (durée, nombre) au cours desquelles la mère facilite la tétée par des postures et des mouvements de la tête au niveau de la partie ano-génitale de l'agneau (Fig. 4). Ce comportement se retrouve chez d'autres espèces d'ongulés où la mère joue un rôle actif comme le chevreuil (Bubenik 1965) ou le dromadaire (Pilters 1956). En parallèle la distance mère-jeune est aussi une caractéristique de la relation mère-jeune chez les ongulés : au tout début le temps passé à téter est très important et mère-jeune sont très proches, puis progressivement les tétées diminuent et la distance entre les deux augmente (Poindron & Le Neindre 1980). En ce qui concerne la séparation et le sevrage, en revanche, très peu d'études ont été faites sur le rôle de la mère dans ce processus (Lent 1974).



Figure 4: Posture typique de la mère et du jeune lors de la tétée chez le mouton.

Chez l'oiseau, les études portant sur la relation de la mère avec ses jeunes ont surtout été faites chez les Gallinacés, la poule en particulier. Il apparaît que cette relation se caractérise avant tout par des cycles de réchauffement/activité et par des vocalisations variées (Guyomarc'h 1975, Wauters et al. 2002 ; Formanek et al. 2009). Si le jeune par son comportement (cris de blottissement, coup de tête) est le principal initiateur des phases de réchauffement, c'est la mère qui décide de son activation en répondant par une baisse d'activité et un accroupissement en posture de réchauffement ou bien choisit de s'éloigner (Guyomarc'h 1975). De même, elle peut aussi anticiper et initier les phases d'activité par l'émission de gloussement, de picorages accompagnés de cris d'offrande, stimulant la sortie et la mise en activité des poussins, avant de s'activer elle-même (Guyomarc'h 1975). Cette alternance de phase de réchauffement et d'activité se fait de plus en plus longue au cours du maternage, la poule tendant à rester de plus en plus en activité (Hogan et al. 1998). De récentes études menées par Edgar et collègues ont montré que les poules étaient sensibles à la détresse exprimée par leurs poussins (Edgar et al. 2011), mais ne montraient pas de réaction lorsqu'il s'agissait d'adultes familiers (Edgar et al. 2012), laissant ainsi à penser qu'un lien spécifique s'établit entre la mère et ses poussins.

c. La reconnaissance

Une des particularités des relations mère-jeune est la capacité développée par chaque acteur à reconnaître l'autre. Cette faculté n'est cependant pas développée chez toutes les espèces. En effet selon leur mode de vie, solitaire ou en groupe, et le niveau de développement du jeune à la naissance, nidicole ou nidifuge, la **reconnaissance** n'est pas toujours un processus forcément nécessaire.

Par exemple, chez les espèces de mammifères nidicoles, la reconnaissance ne concerne en général que l'identité du nid sans considérer celle de chaque individu (Gubernick 1981). Cependant, lorsque le risque de dépenser de l'énergie à s'occuper d'un jeune qui n'est pas le sien est élevé, la mère doit pouvoir identifier son jeune. Ainsi la mère du molosse du Brésil (*Tadarida brasiliensis mexicana*), une espèce de chauve-souris nichant en colonie, arrive lorsqu'elle revient à la grotte à retrouver son jeune parmi des milliers et à n'allaiter que lui la plupart du temps (McCracken 1984) en se basant sur des signaux olfactifs et auditifs (McCracken 1991). Chez les ongulés, la formation d'une

relation mère-jeune exclusive passe par un processus de reconnaissance sans quoi la mère rejettera le jeune (Poindron et al. 1979). De même, le jeune exprimera une préférence marquée pour sa mère suite à ses premières tétées au cours des 24h après sa naissance (Nowak et al. 1997). Cette reconnaissance, particulièrement bien étudiée, se fait à la fois à proximité, en se basant sur des indices olfactifs et visuels, mais également à distance par des vocalisations (Poindron & Le Neindre 1980). Si la première se fait rapidement après la naissance ($\approx 4h$), la seconde prend un peu plus de temps et se fait 6 à 8h après la parturition (Boissy et al. 2012).

Chez les oiseaux aussi la reconnaissance dépend fortement du risque de s'occuper de jeunes étrangers. Par exemple, les jeunes de l'hirondelle de rivage (*Riparia riparia*), nichant en colonie, ont des vocalisations suffisamment distinctives pour permettre aux parents de les identifier et de n'approvisionner que leurs oisillons (Medvin & Beecher 1986). L'hirondelle à ailes hérissées (*Stelgidopteryx serripennis*), espèce solitaire, ne fait en revanche pas de différence lorsque Beecher (1982) échange des oisillons qui ont des vocalisations moins variables, et continue à les approvisionner. Chez le diamant mandarin, où les jeunes sont encore dépendants des parents après l'envol, le cri de quémande est caractéristique de chaque individu et permet la reconnaissance par les parents (Levrero et al. 2009). Chez les oiseaux nidifuges, peu d'études ont été réalisées sur la reconnaissance entre mères et poussins. Pour la poule, la reconnaissance des poussins est possible par leur couleur (Kent 1992). Les poussins eux sont capables de parfaitement discriminer leur mère à partir de ses roucoulements et ainsi de rester à son côté (Kent 1987).

En conclusion de cette partie, la mère exprime un comportement spécifique envers ses jeunes afin d'assurer la survie de ces derniers. Ce comportement maternel, bien que présentant une certaine stabilité en fonction des espèces et de l'individu (style maternel), peut être variable selon plusieurs facteurs : l'environnement, les caractéristiques de la femelle ainsi que celles du jeune. En effet, lors de la période d'élevage, le jeune joue un rôle non négligeable dans la relation qui se noue avec sa mère et les différentes étapes qui composent cette relation. Ce rôle varie dans le temps au cours du maternage et influence divers aspects du comportement maternel. Tout

d'abord la présence d'un jeune détermine l'induction du comportement maternel ainsi que son maintien. Il présente ensuite des caractéristiques et émet des comportements filiaux qui peuvent influencer la qualité et la quantité de soins maternels.

II. Le jeune : déterminisme du comportement maternel

L'induction d'un comportement maternel chez les mammifères ou les oiseaux est étroitement liée à la fois à la présence des jeunes mais aussi à un changement d'état hormonal de la mère se produisant lors de la gestation ou de la couvaison. La présence de jeunes est d'ailleurs à l'origine de certains changements hormonaux par des stimulations sensorielles auxquelles la mère est exposée.

1. Chez les mammifères

L'apparition du comportement maternel chez les mammifères a été très étudiée (pour revue: Rosenblatt & Siegel 1981). Souvent les femelles vierges montrent une forte aversion pour les jeunes. L'évolution des concentrations d'hormones qui a lieu pendant la gestation et au moment de la parturition est un facteur essentiel à l'acceptation du petit et à l'induction d'un comportement maternel. Selon les espèces, les hormones impliquées varient, une augmentation de la concentration d'**œstradiol** pendant la gestation, couplée à une diminution des concentrations de **progestérone** chez le rat, le lapin ou la brebis facilite la mise en place d'un comportement maternel (Nowak et al. 2000). Lors de la parturition, les concentrations d'hormones ovariennes changent de façon rapide et importante : œstradiol, progestérone, **prolactine** ont tendance à fortement diminuer et celle d'ocytocine à augmenter. Ceci permet la mise en place du comportement maternel. Cela est essentiellement dû à deux facteurs : les **stimulations cervico-vaginales** et la **présence du/des jeunes**. En effet, chez les certains mammifères, les stimulations cervico-vaginales lors de l'expulsion du/des jeune(s), jouent un rôle, extrêmement important chez la brebis ou la chèvre ou facilitant chez le rat, dans l'acceptation du/des petits par la mère (Yeo & Keverne 1986 ; Lévy et al. 1996). Commence alors une période sensible pendant laquelle la mère devient réceptive aux informations sensorielles transmises par les jeunes. Ces informations varient d'une

espèce à une autre, rate et brebis réagissant particulièrement aux odeurs de leurs jeunes (Poindron & Le Neindre 1980 ; Fleming et al. 1989), les souris étant plus sensibles aux cris émis par les petits (Noirot 1964, 1966). Chez l'Homme, un fort taux de cortisol chez la mère la rend plus sensible aux pleurs et/ou à l'odeur de son bébé (Fleming et al. 1987). Chez le lapin, la nature du stimulus n'a pas été déterminée mais reste néanmoins un facteur important pour le maintien des concentrations hormonales (ocytocine et prolactine) et du comportement maternel : en effet si les petits sont retirés ou les femelles anesthésiées pendant la lactation des jeunes, elles perdent rapidement leur comportement maternel (González-Mariscal 2001). Chez le hamster et le rat également, la présence des jeunes est essentielle pour maintenir le comportement maternel. De plus, chez ces deux espèces, il semblerait que ce soit le comportement de tétée du petit qui maintienne les concentrations d'ocytocine et de prolactine par la suite.

2. Chez les oiseaux

L'incubation est reliée à une augmentation de concentration de **prolactine** que ce soit chez les espèces nidifuges ou nidicoles (Goldsmith 1982 ; Richard-Yris 1983). Une diminution de l'**hormone lutéinisante** (LH) est quant à elle associée à la régression de l'ovaire (Sharp & Lea 1981). Chez les espèces précoces, suite à l'éclosion des jeunes, la concentration de prolactine diminue nettement, tandis que celles de LH

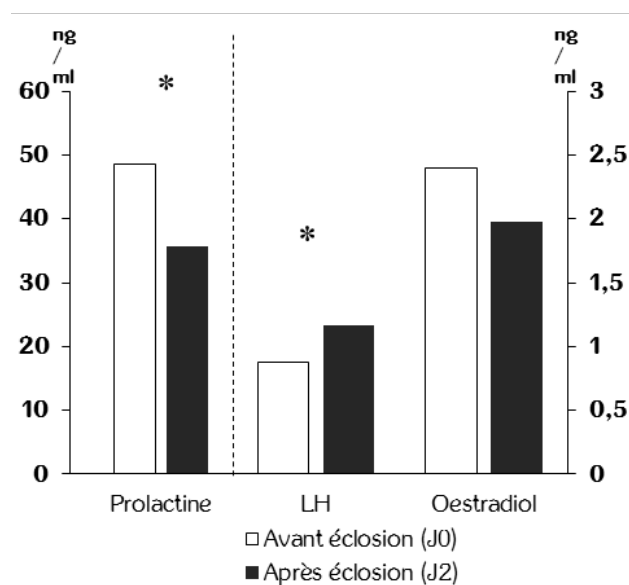


Figure 5: Concentrations plasmatique de prolactine, lutéine (LH) et d'oestradiol chez la poule avant et après l'éclosion de poussins. $*=p<0,05$. D'après les travaux de Leboucher et al.1990.

et d'hormones stéroïdiennes (testostérone et œstradiol) augmentent puis se maintiennent à un certain palier chez le dindon et la poule (Opel & Proudman 1988; Leboucher et al. 1990) (Fig. 5). La mère déserte alors le nid et développe un comportement maternel très rapidement (Richard-Yris 1987).

En revanche chez les espèces nidicoles, le taux de prolactine reste assez élevé pendant toute la phase de nourrissage des jeunes (Goldsmith 1982 ; Silverin & Goldsmith 1984). Pour démontrer l'importance de la présence des jeunes, plusieurs expériences ont été réalisées : le retrait des jeunes induit un retour au niveau de base des concentrations d'hormones maternelles (Kuwayama et al. 1992). Au contraire, lorsque l'on remplace les jeunes « âgés » par des nouveau-nés, les concentrations sont maintenues et le maternage peut être prolongé (nidicole : Winkel & Berndt 1972 ; nidifuge : Richard-Yris & Leboucher 1987). De plus, chez certaines espèces, les femelles peuvent exprimer des comportements maternels directement après exposition à des jeunes chez la poule ou la caille, même sans expérience, ou encore chez la tourterelle si cette dernière était préalablement attachée au nid (Hansen 1966 ; Richard-Yris 1987 ; Pittet 2012). Ainsi chez ces espèces, l'adoption de jeunes est possible. On notera que selon les espèces, les stimuli provenant des poussins, et nécessaires pour la mise en place du comportement maternel, varient. Ainsi chez la poule, la dinde et la caille, l'audition ou la vue seule des poussins est insuffisante pour induire ces fluctuations, un contact tactile étant nécessaire (Opel & Proudman 1989 ; Richard-Yris 1994 ; Richard-Yris et al. 1998 ;). Chez la tourterelle, la présence de jeunes induit une croissance du jabot chez des parents adoptifs (Hansen 1966). Chez le goéland à bec cerclé (*Larus delawarensis*) l'audition et la vue élicitent un comportement parental et de protection des parents (Conover, Klopfer & Miller 1980).

En conclusion, la présence du jeune est un élément essentiel qui permet la mise en place du comportement maternel via des modifications hormonales. Le jeune joue un rôle de stimulateur et selon certaines de ses caractéristiques maintient et peut même modifier le comportement maternel.

III. Le jeune : facteur de variation du comportement maternel

La présence du jeune est donc un facteur déterminant du comportement maternel. De plus le jeune est un acteur non négligeable de sa relation à la mère. Or, à chaque reproduction, plusieurs éléments liés aux jeunes varient comme par exemple leur nombre, leur sexe, leur comportement. Ces variations créent un environnement familial différent à chaque fois, ce qui peut influencer le comportement des mères. Nous allons maintenant passer en revue un certain nombre de ces variations : celles liées à l'environnement familial et celles découlant directement des caractéristiques intrinsèques des jeunes.

1. Variations liées à l'environnement familial

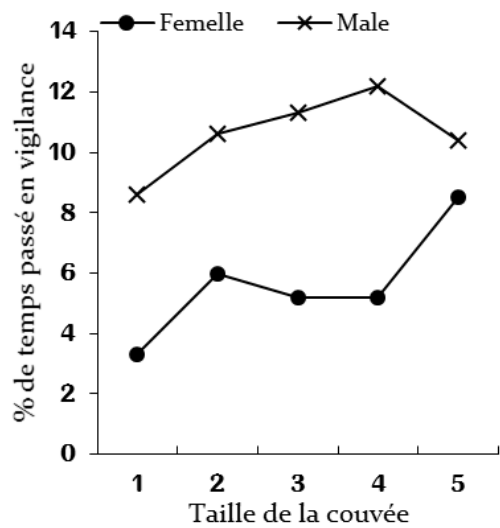
a. *Le nombre de jeunes*

Le nombre de jeunes est un facteur essentiel dans la variation dans la durée du maternage et la quantité de comportement maternel. Ainsi, chez les rongeurs, un plus grand nombre de jeunes induit une diminution et un raccourcissement du temps passé au nid par la mère (Grota & Ader 1969 ; Guerra & Nunes 2001). On observe également plus de léchage effectué en général (Elwood & Broom 1978) mais moins de léchage par jeune (Priestnall 1972). De même, chez la brebis, la mère effectue moins de léchage si elle a deux agneaux, en particulier vis-à-vis du deuxième né (Dwyer & Lawrence 1998).

Du côté des oiseaux nidicoles, l'influence de la **taille de la couvée** a été particulièrement bien étudiée : le nombre d'oisillons déterminent également le temps passé au nid ainsi qu'en parallèle les quantités d'approvisionnement (Royama 1966 ; Yasukawa et al. 1990 ; Leckie et al. 2008). Plus il y aura d'oisillons et moins la mère passera de temps au nid mais aura un taux d'approvisionnement plus important. Toutefois, si le taux d'approvisionnement augmente pour le parent (Clark 1985), le taux par oisillon, lui, reste similaire voire décroissant avec la taille de la couvée (Johnson & Best 1982 ; Wright & Cuthill 1990).

Enfin, au sein des espèces d'oiseaux nidifuges, la question a été moins travaillée, toutefois certaines études laissent à penser à un effet de la taille de la couvée sur les comportements indirects : l'accroissement du nombre de poussins est relié à une augmentation de la vigilance des parents chez le vanneau ainsi que chez les oies (Walter 1982 ; Schindler & Lamprecht 1987 ; Williams, Loonen & Cooke 1994) (Fig. 6) et de comportements défensifs chez la poule (Thornill 1989).

Figure 6: Pourcentage de temps passé en vigilance par les 2 parents en fonction de la taille de la couvée chez l'oie des neiges d'après Williams, Loonen & Cooke 1989.



b. Le croisement des générations

Pour certaines espèces, notamment chez les primates, plusieurs jeunes sont présents en même temps mais issus de cycles de reproduction différents. La mère peut donc être influencée par la présence de ses jeunes plus âgés : chez le macaque rhésus la mère se montrera plus restrictive envers son jeune dernier si ses anciens jeunes, potentiellement plus dangereux lors de jeux, sont présents (Holley & Simpson 1981). Chez l'Homme également la mère sera plus restrictive envers son dernier né avec la présence d'un aîné (Lasko 1954). Son comportement sera aussi modifié envers le premier né : elle sera moins attentive et joueuse et entrera plus souvent en conflit avec ce dernier (Dunn & Kendrick 1980). Cependant la modification de son comportement dépendra de la différence d'âge entre les deux (Lasko 1954).

c. Le lien de parenté

L'**adoption** et les **comportements allo-parentaux** sont naturellement présents chez de nombreux taxa tels que les insectes sociaux (Elmen et al. 1991), certains poissons (McKaye & McKaye 1977 ; Schaedelin, Van Dongen & Wagner 2012), plus de 120 espèces de mammifères et 150 espèces d'oiseaux d'écologie et socialité variées (Riedman 1982).

Cependant cela peut entraîner des modifications du comportement maternel. Par exemple, la biche du cerf élaphe peut adopter et nourrir un jeune autre que le sien. Pour être adopté, le jeune doit se présenter peu de temps après la parturition de la mère adoptive (Bartoš et al. 2001). Elle laissera alors le jeune adopté téter avec son propre jeune et, contrairement à des non adoptés venant téter, elle léchera également leurs parties ano-génitales. Cependant ce comportement sera moins prononcé envers les jeunes adoptés qu'envers son propre jeune, et inexistant envers de jeunes étrangers venant téter. Ces derniers ne se mettront d'ailleurs pas en position antiparallèle à la mère alors que les jeunes biologiques et adoptés prendront cette position lors des tétées (Bartoš et al. 2001). Chez le rat et la souris, une plus grande attention est portée aux jeunes adoptés qui sont ramenés plus rapidement au nid (Misanin et al. 1977), et surtout plus léchés (Barbazanges et al. 1996 ; Darnaudéry et al. 2004). Car chez ces rongeurs, la mère est capable de reconnaître ses jeunes biologiques de jeunes étrangers sur la base des indices olfacto-gustatifs, d'où une plus grande propension à lécher les étrangers (Ostermeyer & Elwood 1983).

Chez les oiseaux vivant en colonie, l'adoption est courante notamment lorsque la mère biologique échoue à mater efficacement ses poussins. Ces derniers sont alors laissés à une autre mère, comme chez le canard eider ou l'oie (Öst & Bäck 2003 ; Kalmbach 2006) ou bien changent de nid de leur propre chef comme chez la cigogne (Redondo et al. 1995). Dans tous ces cas l'arrivée de poussins adoptés, surtout lorsqu'elle est tardive, induit une augmentation des comportements parentaux agressifs, couplés pour les espèces nidifuges à une plus grande distance mère-jeunes adoptés que mère-jeunes biologiques (Nastase & Sherry 1997).

Concernant les espèces d'oiseaux solitaires, les cas d'adoption sont plus rares mais existent bel et bien (hibou grand-duc: Penteriani & Delgado 2008; faucon pèlerin: Anctil & Franke 2013 ; chouette de Tengmalm: Kouba et al, 2016). Cependant aucune étude à notre connaissance ne s'est encore intéressée à l'effet de cette adoption sur le comportement maternel envers l'ensemble de la couvée.

2. Variations liées aux caractéristiques intrinsèques du jeune

a. L'âge du jeune

L'âge du jeune est une des caractéristiques principales de l'évolution du comportement maternel. En effet, à mesure que le petit grandit, ses besoins varient et la mère adapte son comportement en conséquence. Les jeunes mammifères sont particulièrement dépendants de la mère notamment pour l'alimentation. Les mères vont donc passer beaucoup de temps en contact avec leurs petits à les allaiter et à les toiletter. L'ensemble de ces comportements va peu à peu décroître et la distance mère-jeune augmenter à mesure que les petits vont grandir (rat : Grotta & Ader 1969 ; souris : Mendl & Paul 1991; bison : Magnac 1995 ; cobaye : Albers et al. 1999). Comme nous l'avons vu précédemment dans l'évolution de la relation mère-jeunes chez le macaque, là aussi le comportement de la mère se modifie avec l'âge du jeune : de très restrictive et protectrice envers son jeune dans les premières semaines de vie du petit, la mère va peu à peu le laisser s'éloigner puis exprimer des comportements de rejet à mesure que son jeune va grandir (Harlow & Harlow 1965).

De la même façon chez l'oiseau, le comportement maternel est fortement lié à l'âge des jeunes. Le temps passé par les mères à réchauffer leurs oisillons va diminuer au fur et à mesure de leur croissance tant chez les nidifuges (Sherry 1981) que les nidicoles (Leckie et al. 2008). De plus, les mères de nidicoles peuvent également ajuster l'approvisionnement de leurs oisillons avec leur âge. Pour certaines espèces comme le macareux rhinocéros, plus les jeunes sont âgés et plus le taux d'approvisionnement des parents sera grand (Bertram, Welham & Ydenberg 1996). Pour d'autres, c'est la taille des proies qui augmentera avec l'âge des oisillons plutôt que la fréquence de nourrissage comme pour la femelle du Busard Saint Martin (Leckie et al. 2008) ou le guillemot à miroir (Cairns 1987). Toutefois on n'oubliera pas que l'âge des oisillons est également corrélé avec leur taille, d'où des besoins nutritifs plus importants. Le comportement de défense de la couvée est aussi lié à l'âge des petits : la pie (Redondo & Carranza 1989) ou la tourterelle triste (Westmoreland 1989) accroissent la défense de leur nid avec l'âge des oisillons.

b. La morphologie et l'état de santé du jeune

Avec l'âge, la taille des jeunes augmente et il est donc difficile de dissocier ces deux facteurs. Cependant dans certains cas, indépendamment de l'âge du jeune, la mère peut modifier son comportement selon la taille et les conditions physiques générales de son jeune. La probabilité pour qu'une portée d'oursins d'un an reste une nouvelle année avec leur mère augmente avec une diminution de leur masse corporelle (Dahle & Swenson 2003). La vache se montrera plus maternelle et protectrice envers des veaux dont le poids à la naissance est plus faible (Stěhulová et al. 2013). La brebis sera plus attentive envers des agneaux ayant subi une stimulation nociceptive plutôt qu'un stress, montrant ainsi que la brebis réagit au comportement de son jeune (Hild et al. 2011). La poule augmentera ses vocalisations et sa vigilance lorsque ses poussins (mais pas elle) subiront un stimulus aversif (Edgar et al. 2011).

c. Le sexe du jeune

Le sexe du jeune est également un facteur important de variation du comportement maternel. Ainsi des études se sont penchées sur ce paramètre et différentes théories se sont formées. En particulier, il a été déterminé que la mère s'investissait plus envers le sexe maximisant sa valeur reproductive, c'est à dire le mâle chez de nombreuses espèces (Trivers & Willars 1973; Clutton-Brock & Albon 1981). C'est le cas chez ds mammifères tels le cheval (Cameron & Linklater 2000), le zèbre (Pluhacek et al. 2010), le rhinocéros (White et al. 2007) ou encore la brebis (Hogg et al. 1992). Cette asymétrie du comportement maternel se traduit différemment selon les espèces : la rate passe ainsi plus de temps à lécher ses ratons mâles que ses ratons femelles (Moore & Morelli 1979). De plus, elle défend également plus activement lorsque la portée n'est composée que de mâles par rapport à des portées mixtes ou de femelles (Maestripiéri 1991). La femelle macaque répond plus aux vocalisations des petits mâles (Wallen 2005) et chez l'humain, la mère serait plus sensible aux expressions faciales d'un garçon (Malatesta & Haviland 1982).

Chez l'oiseau, les effets du sexe du jeune ont été uniquement étudiés chez les espèces nidicoles, cette question étant restée en suspens chez les espèces nidifuges. Les travaux montrent bien que l'investissement maternel diffère selon le sexe du jeune. Par

exemple, les mâles seront plus nourris par les parents chez le mergule nain (Harding et al. 2009), alors que ce sont les femelles qui recevront plus de nourriture chez la perruche lorsque le sex-ratio est en leur faveur (Stamps et al. 1987). Cependant d'autres auteurs n'ont pas trouvé de différence de comportement parental selon le sexe chez le merlebleu de l'ouest ou la mésange à longue queue (Leonard et al. 1994 ; Nam et al. 2011) et les résultats sont donc variables selon les espèces.

Un autre facteur entre en jeu dans la variation du comportement maternel selon le sexe : c'est le dimorphisme sexuel de taille. Ainsi l'investissement de la mère dans ses soins sera plus important envers le sexe le plus gros (Stamps 1990 ; Teather 1987) : le mâle comme chez l'albatros (Weimerskirch et al. 2000), et le carouge à épaulette (Teather 1992), ou la femelle comme chez le fou à pieds bleus (Velando 2002).

d. Le comportement du jeune

Les jeunes ne sont pas de simples receveurs passifs du comportement maternel et développent leur propre pattern comportemental. De plus, comme vu plus avant dans l'établissement de la relation jeunes-mère, ils sont également initiateurs de comportements filiaux. Parmi eux, nous avons les **sollicitations** qui, selon la définition de Kölliker & Richner (2001), sont des comportements du jeune qui provoquent et régulent les comportements parentaux. Il en existe plusieurs dont les fonctions varient, comme par exemple, les petits coups de tête des ongulés pour la tétée (Lent 1974), les vocalisations ultrasoniques des rongeurs pour réguler la proximité parentale en cas de stress (Brunelli et al. 1997) ou encore le « begging » des oisillons pour l'apport en nourriture (Kilner 1995) et le « peeping » du poussin pour la proximité maternelle (Webster & Hurnik 1987).

Suite à l'expression de ces sollicitations, le comportement maternel peut donc être modifié. Ainsi les agneaux, après castration, expriment des comportements typiques liés à la douleur, et la mère se montre alors plus maternelle et attentive (Hild et al. 2011). Les petits rongeurs issus de femelles stressées prénatalement se montrent moins actifs et vocalisent moins : les mères (stressées ou non) se montrent également moins maternelles (Meek et al. 2001 ; Patin et al. 2002). Chez le porc, lorsque l'on échange des porcelets de souche peu demandeurs par des porcelets ayant besoin de plus de lait, la mère répond à cette demande toutefois le processus de sevrage n'est pas décalé (Rehling

& Trillmich 2008). Chez les oiseaux nidicoles, le « begging » a été très étudié (Kilner 1995 ; Kilner & Johnstone 1997 ; Kölliker & Richner 2001). Dans de nombreux cas comme le pigeon, la mésange charbonnière ou le canari, l’approvisionnement des oisillons est positivement corrélé à l’augmentation du taux de quémande (Mondloch 1995, Kölliker et al. 2000 ; Hinde et al. 2010) (Fig. 7). Les parents peuvent ainsi ajuster les soins qu’ils prodiguent au mieux des besoins des jeunes et ainsi optimiser leur reproduction.

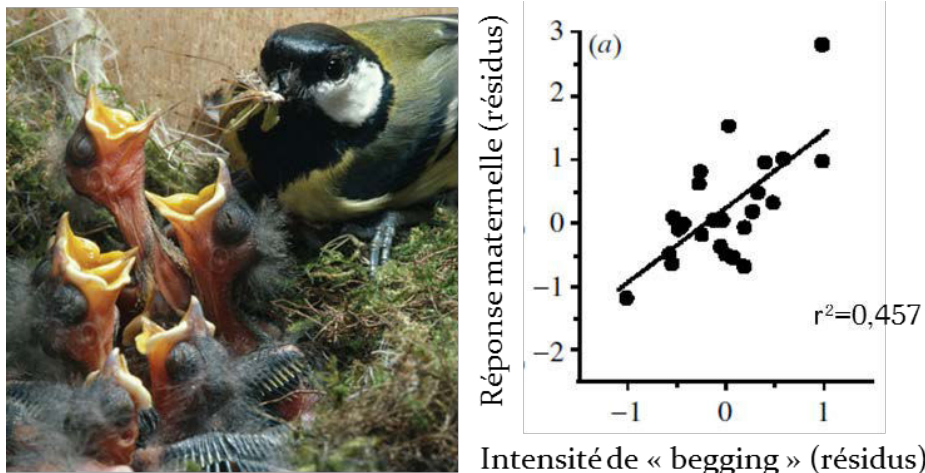


Figure 7: « Begging » d’oisillons de mésange charbonnière. Corrélation entre l’intensité de « begging » produite par les oisillons et l’approvisionnement maternel chez la mésange charbonnière. Adapté de Kölliker et collègues (2000).

Cependant les sollicitations des jeunes ne sont pas toujours des signaux honnêtes de leurs besoins (Kilner & Johnstone 1997) ; c’est le cas notamment lorsque les ressources alimentaires sont restreintes et la compétition importante (Royle, Hartley & Parker 2002). De plus les parents ne répondent pas non plus systématiquement à l’augmentation des sollicitations exprimées par leurs jeunes (Kölliker et al. 2005). Les jeunes sollicitent un soin parental optimal tandis que les parents, et la mère en particulier, cherchent à apporter les soins vitaux à ses jeunes sans compromettre sa survie et sa reproduction future. Il s’agit là de la définition de la **théorie du conflit parent-jeunes** décrite pour la première fois par Trivers (1974).

L’importance du comportement du jeune sur celui de la mère chez les oiseaux nidifuges, à notre connaissance, n’a été que très peu étudiée. Chez la poule, Nicol & Pope (1996) ont montré que la mère était sensible aux erreurs commises par ses poussins dans leur choix d’items alimentaires : elle augmente ses grattages et picorages en les

observant puis lorsque de l'aliment lui est proposé elle augmente alors ses picorages alimentaires envers le bon item (sans manger).

Pour conclure, le comportement maternel est donc sensible à divers facteurs liés à l'ensemble de la couvée et à des caractéristiques propres aux jeunes. Nous n'oublions pas que certains de ces facteurs sont fortement liés et peuvent agir en parallèle les uns des autres. La morphologie du jeune est liée à son âge mais également à son sexe. De plus, le comportement d'un jeune peut évoluer au cours du temps au fur et à mesure qu'il se développe. Or le comportement maternel peut également jouer un rôle dans ce développement.

IV. Le comportement maternel : facteur de variation du développement comportemental du jeune.

La mère, en dehors de permettre la survie de ses jeunes, a une forte influence sur leur développement physiologique, morphologique et comportemental. Ces influences peuvent être prénatales par l'apport d'éléments biochimiques, hormonaux par exemple, ou postnatales voire une interaction des deux (Houdelier et al. 2013). Cette question a fait l'objet d'un grand nombre d'études que ce soit chez les mammifères ou les oiseaux. Il a été démontré une grande variété dans les effets sur le comportement des jeunes sur : leur rythme d'activité (Formanek et al. 2009), leur comportement alimentaire (Mason & Reidinger 1982 ; Mirza & Provenza 1990 ; Wauters et al. 2002), sur leurs capacités cognitives (Liu et al. 2000 ; deMargerie et al. 2013), leur comportements socio-sexuel (Ten Cate 1999) et parental (Francis et al. 1999 ; Melo et al. 2006) ainsi que sur leur tempérament. Ce dernier peut être défini comme des différences comportementales individuelles, constantes dans le temps et/ou selon les situations (Gosling 2001 ; Rödel & Monclús 2011). Dans un souci de synthèse et de clarté, nous tenterons de ne développer ici que les effets postnatals de la mère sur deux grands traits comportementaux du tempérament : la socialité et l'émotivité.

1. Socialité

a. Définitions

La **socialité** est la prédisposition d'un individu à vouloir côtoyer des congénères (François 1999). On la distingue de la sociabilité qui est l'aptitude et donc la capacité à vivre en groupe social (François 1999). La socialité d'un individu peut s'étudier au travers d'une compétence sociale, qu'est la motivation sociale, mais aussi des interactions sociales établies par l'individu et ses partenaires.

Tout d'abord, **la motivation sociale** est la propension d'un individu à établir ou à rétablir le contact avec un ou plusieurs congénères (Le Masne 1996). L'animal cherche alors à localiser ses congénères, généralement par le biais de vocalisations d'appel, puis il va chercher à les rejoindre et à rester à proximité. La motivation sociale s'exprime donc aussi bien en l'absence qu'en présence de congénère(s) et sera d'autant plus forte que la privation sera intense. Elle possède une base génétique qui a permis d'établir des lignées de caille sélectionnées en fonction de leur socialité (François et al. 1999).

En présence de congénères, des **relations sociales** s'établissent, ponctuées par des **interactions sociales** entre deux individus. Il s'agit là d'un échange de comportements spécifiques entre les deux individus sous la forme d'un stimulus et d'une réponse (Hann 1990). Le comportement stimulus a pour action d'attirer ou repousser et/ou d'activer ou inhiber un comportement chez l'individu receveur. Ces interactions peuvent donc être de types affiliatives/positives ou bien agonistiques/négatives. Elles dépendent du lien formé avec les partenaires (familier/non familial, hiérarchie) et de la fonction écologique de l'interaction (défense du territoire ou attraction sexuelle par exemple) (François 1999)

b. Influence maternelle

La mère est souvent le premier partenaire social auquel le jeune est confronté. Ainsi sa présence et son comportement sont des facteurs majeurs du développement social du jeune.

Une **privation maternelle** partielle ou totale induit des déficits en comportements sociaux. Chez la souris de multiples séparations à la mère provoque une

diminution de l'exploration sociale et une augmentation de la méfiance envers des individus non familiers (Tsuda & Ogawa 2012). Harlow (1965) a montré qu'un singe élevé seul présentera des comportements antisociaux. En revanche, selon Zito, Wilson & Graves (1977) un agneau élevé seul ou avec une mère ne présentera pas de grande différence comportementale lors d'un test avec un congénère (agneau ou brebis) non familier. Chez les oiseaux nidifuges, les jeunes maternés montrent une plus grande motivation sociale que des jeunes non maternés, en étant moins agressifs (poule : Fält 1978 ; Perré, Wauters & Richard-Yris 2002), et plus proches les uns des autres en situation de vie normale (Caille : Bertin & Richard-Yris 2005).

D'autre part la mère peut **transmettre de manière non-génétique** ses propres caractéristiques sociales : par exemple, si le sevrage se fait naturellement, l'agneau montrera par la suite une façon de se placer au sein du troupeau lors des déplacements estivaux similaire à celle de sa mère (Lawrence 1990). Chez la caille, Formanek et collègues (2008) ont montré que des cailleteaux élevés par des mères à forte motivation sociale présentaient aussi une motivation sociale supérieure à ceux élevés par des mères à faible motivation sociale. De plus ils ont observé que cette influence était plus forte chez les petits mâles que chez les petites femelles.

Cette transmission peut se faire à travers son comportement envers son jeune durant le maternage. Chez les primates, une mère protectrice limitera les contacts sociaux précoces de son jeune, alors qu'au contraire une mère qui rejettera plus tôt son jeune favorisera la création de liens sociaux entre lui et les autres membres du groupe, lui permettant de mieux s'intégrer (Fairbanks 1996). Chez la caille, il a aussi été récemment démontré que le **rejet** exprimé par la femelle dans la première moitié du maternage était corrélée à la motivation sociale des cailleteaux (Pittet et al. 2014a) (Fig. 8).

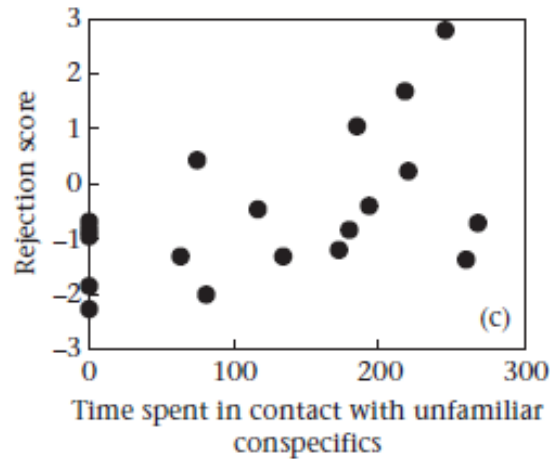


Figure 8: Corrélation entre le taux de rejet maternel et le temps passé auprès de congénères par les cailleteaux lors d'un test de Runway. Pittet et al. 2014.

2. Emotivité

a. Définitions

L'**émotivité** désigne la prédisposition d'un individu à exprimer des réponses de peur tant physiologique que comportementale (Launay 1993). Les **réponses de peur** (ou peur) sont, d'après Jones (1987b) une adaptation psychophysique à la perception d'un danger potentiel. Ces réactions font suite à des stimuli brefs et aversifs et sont donc des réactions à court terme. On les différenciera donc des réponses liées au **stress** qui, elles, sont à long terme suite à des stimuli aversifs répétitifs (Jones 1987b). Suivant l'intensité de la situation rencontrée, la réaction de l'individu varie. Lorsque le danger perçu est important, les réactions de peur seront intenses et primeront sur tous les autres comportements. Dans le cas d'une situation moins dangereuse, la réaction sera plus courte voire partielle et des comportements liés à d'autres besoins de l'individu peuvent alors se manifester, voire être provoqués par la réaction de peur (Archer 1979). C'est le cas par exemple de la motivation sociale en cas d'isolement. Il est donc parfois difficile de totalement séparer ces deux traits comportementaux.

En termes d'expressions comportementales des réactions de peur, celles-ci varient également en fonction des individus. Lorsque les réactions sont constantes dans le temps et corrélées à des réactions physiologiques on peut alors parler de « **coping style** » (Koolhaas et al. 1999 ; Cockrem 2007). Deux profils peuvent se dessiner :

❶ Le **profil passif/réactif** : l'individu va exprimer sa peur par une forte inhibition comportementale. Il présentera donc des comportements tel que le freezing et les postures de peur associées à une faible activité locomotrice et des latences d'activité comportementale hautes. Lorsque ce profil est constant selon les situations dans la vie de l'animal et corrélé avec une forte augmentation de corticostérone (hormone de stress) on parle alors de « coping style » réactif.

❷ Le **profil actif/proactif** : l'individu va cette fois montrer une très forte augmentation de son activité suite au stimulus. Il aura donc des latences d'activité comportementale faible et une forte activité locomotrice associées à des sauts et du pacing. De même lorsque cette réaction, corrélée avec une faible augmentation de corticostérone, est constante dans le temps et selon les situations, on parle alors de « coping style » proactif.

Il est important de noter que ces profils sont plutôt un modèle qualitatif de réponse de l'animal en fonction des situations, comme des événements stressants et non pas un modèle quantitatif de réponses émotionnelles (Koolhaas et al. 2010). Ainsi un animal peut être proactif et très stressé et un animal peut être réactif mais peu stressé (Fig. 9)

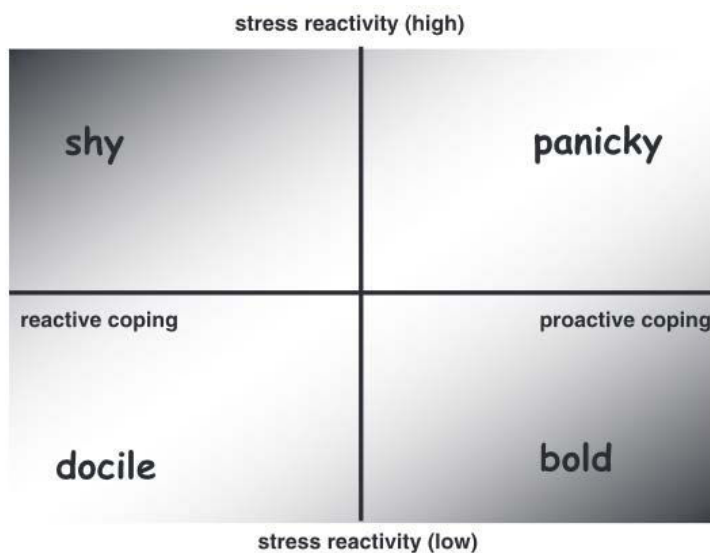


Figure 9: Modèle à deux dimensions représentant de façon indépendante le « coping style » d'un individu d'une part et la réactivité émotionnelle d'autre part, formant 4 profils comportementaux.

Koolhaas et al. 2010.

b. Influence maternelle

Le développement de ces réactions de peur est dépendant de plusieurs facteurs liés à l'individu (génotype) et à son environnement (phénotype), en particulier l'environnement social dont la mère est un des premiers protagonistes (Houdelier et al. 2011). Elle peut donc par sa présence ou son absence, ainsi que par son comportement en particulier au tout début du maternage, influencer le développement émotif de ses jeunes.

De nombreuses études de privation maternelle ont permis d'établir l'importance de la présence maternelle sur le développement émotif de leurs jeunes. Ainsi l'absence de mère totale ou partielle chez les mammifères induit une plus grande émotivité chez les jeunes (Hofer 1981 ; Ogawa et al. 1994). Par exemple, l'agneau élevé seul montrera une attitude plus prostrée lors de test en open-field et entrera moins en contact avec un nouveau stimulus que des agneaux élevés avec leur mère (Moberg & Wood 1982).

Chez l'oiseau l'influence de la mère sur le développement émotionnel des poussins a été analysée chez la poule et la caille. Shimmura et coll. (2010) ont ainsi montré que des poussins non maternés étaient moins actifs (plus en freezing et moins de vocalisations) par rapport à des poussins maternés, ce qu'ils ont assimilé à une plus faible émotivité. Perré et coll. (2002) ont également montré que des poulets maternés étaient moins néophobiques que des poulets non maternés. Chez la caille, Pittet et coll. (2013a) ont relevé que des femelles privées de mères restaient plus loin et présentaient plus de comportements d'évitement envers un objet nouveau et effectuaient plus de posture de peur envers l'homme, montrant ainsi que des femelles non maternées étaient plus émotives que des femelles maternées.

D'autre part, la mère peut également influencer l'émotivité de ses jeunes par son propre comportement, soit en servant de modèle sur lequel le jeune va s'appuyer pour modeler ses propres réactions, soit par les variations de comportement maternel qu'elle va présenter.

Ainsi chez la caille il a été démontré une **transmission non-génomique** de l'émotivité maternelle aux cailleteaux. Des cailleteaux (standard) élevés par des mères de lignées peu ou très émotives se sont montrés plus émotifs lorsqu'ils étaient élevés par

des mères très émotives par rapport à ceux de mères peu émotives (Richard-Yris 2005 ; Pittet et al. 2014b). De même des cailleteaux issus de ces deux lignées, élevés en adoption croisée par des mères de la lignée opposée ont montré une émotivité liée à celle de leur mère adoptive. Toutefois les effets observés étaient plus ou moins marqués selon leur lignée d'origine. Ainsi des cailleteaux élevés par des mères très émotives étaient plus émotifs quelle que soit leur lignée, cependant les cailleteaux de lignée moins émotive sont ceux qui ont été le moins affectés par l'influence maternelle (Houdelier et al. 2011). Il y a donc une forte influence maternelle qui est toutefois modulée par les caractéristiques génétiques des cailleteaux.

Au cours du maternage, la mère développe différents comportements envers son jeune qui vont avoir des conséquences sur ses réponses émotionnelles. Chez les rongeurs, des études montrent qu'une quantité de comportements maternels plus élevée diminuait la réactivité émotionnelle des petits (Catalayud & Belzung 2001). Inversement, un appauvrissement du comportement maternel induit une plus forte émotivité (Curley 2008). Cet effet serait lié en particulier au taux de léchage qui permettrait une augmentation des récepteurs de glucocorticoïdes (corticostérone). Chez les primates, si la mère se montre très protectrice, le jeune sera plus néophobique et prudent (Fairbanks & McGuire 1988). Mais si, au contraire, elle incite le jeune à s'éloigner et se montre plus rejetante, ce dernier sera moins émotif face à des situations nouvelles (Schino et al. 2001). Chez la caille, Pittet et collègues (2013b) ont montré que les premières interactions de la mère au début du maternage étaient cruciales dans le développement émotif des cailleteaux. Lorsque les interactions avec les jeunes sont faibles et **agressives** au début du maternage, les cailleteaux développeront une réactivité émotionnelle plus grande.

En conclusion, la mère contribue de façon importante au développement social et émotif de ses jeunes. Cependant de quelle manière la mère influence ce développement reste encore difficilement appréhendable. De plus, en particulier chez la caille, la mère n'est pas le seul stimulus social auquel le jeune est confronté précocement : par leur présence, les autres membres de la couvée sont également des acteurs potentiels du développement du jeune.

V. Problématique et objectifs de la thèse

Il nous apparaît donc clairement que le comportement maternel et la relation mère-jeune en général sont des phénomènes complexes qui restent sensibles à de nombreux facteurs environnementaux. L'expérience et les caractéristiques propres à la mère, mais encore les environnements abiotique et social, sont autant de paramètres qui peuvent moduler le comportement maternel. Or ce dernier peut à son tour influencer le développement des jeunes, ce qui aura pour effet d'agir à nouveau sur la génération suivante. C'est pourquoi l'étude de cette variabilité et des facteurs qui interviennent est une question centrale dans toutes les études liées au comportement, à la reproduction et sur un plan appliqué au bien-être animal, à la production animale et la réintroduction des espèces.

Ainsi, une attention de plus en plus soutenue s'est portée sur l'ontogenèse comportementale et l'influence de la mère sur ce phénomène, en particulier chez les mammifères. Chez l'oiseau en revanche, l'influence maternelle, notamment postnatale, est restée relativement inexplorée. L'oiseau est pourtant un modèle de choix pour l'étude rigoureuse des mécanismes prénatals et postnatals, le développement externe de l'embryon et l'absence d'allaitement permettant de contrôler ces effets lors des recherches. Récemment les recherches ont démontré une importante influence des caractéristiques maternelles (Pittet 2012) et même l'existence de style maternel chez l'oiseau nidifuge (Pittet et al. 2014a). Cependant, comme nous venons de le voir, le jeune est loin d'être un simple spectateur passif dans sa relation à la mère. Il apparaît donc essentiel de déterminer comment ses caractéristiques peuvent elles aussi moduler le comportement maternel et par là même influencer son propre développement.

Nous nous proposons donc ici d'étudier cette problématique chez la caille japonaise à travers deux questions principales, à savoir :

❶ Quels facteurs intrinsèques des jeunes peuvent influencer le comportement maternel de leur mère ?

❶ Et quel impact cela peut-il avoir sur leur propre développement comportemental?

Cependant ces deux questions restent larges, dans le sens où, comme pour la mère, plusieurs caractéristiques propres aux jeunes peuvent intervenir et interagir. C'est pourquoi, en se basant sur nos recherches bibliographiques, nous nous sommes penchés sur des points précis :

❷ Le **lien génétique entre le jeune et sa mère**, l'apparemment, n'est-il pas déjà un premier facteur pouvant influencer les réponses maternelles et si c'est le cas influencer également le développement comportemental des jeunes ? Les femelles pouvant de fait adopter des jeunes qui ne sont pas les leurs, peuvent avoir adapté leur propre soin maternel selon l'origine génétique des petits. Nous avons donc réalisé une première expérience, sujet du chapitre 1, avec adoption de cailleteaux génétiquement et non génétiquement liés à la mère adoptive. Si cette expérience est valide, elle nous permettra ultérieurement d'utiliser des adoptions pour nous affranchir des liens génétiques entre jeunes et mères.

❸ Dans un deuxième temps, nous nous sommes demandé si le **comportement surtout filiaux** des cailleteaux pouvait modifier le comportement maternel et par la suite le développement comportemental ultérieur des jeunes. Dans le but d'obtenir des cailleteaux dont le comportement soit bien différent, nous avons soumis certaines femelles pondeuses à un stress social dont nous savons qu'il modifie le comportement des cailleteaux, par transfert hormonal dans l'œuf, les rendant plus émotifs (Guibert et al.2010, 2011). Cette expérience est présentée dans le chapitre 2.

❹ Dans le chapitre 3, nous nous sommes intéressés au **nombre de cailleteaux** présents dans la couvée. L'augmentation du nombre serait-il synonyme d'une augmentation de la quantité de soins fournis par la mère ? Cela aurait-il également une influence sur leur développement, indirectement par la variation du comportement maternel ou directement par la densité de la fratrie ?

❺ Enfin, nous nous sommes interrogés sur la **composition sexuée** de la couvée et par extension au **sexe** du jeune ? La mère est-elle sensible au nombre de mâles et de femelles présents dans sa couvée ? Favoriserait-elle un sexe par rapport à

un autre ? Cela aurait-il des conséquences sur leur développement ? De façon plus directe, est-ce que le fait de grandir au sein d'une couvée unisexe ou mixte modifie le développement ? Ces questions font l'objet du chapitre 4, scindé en deux articles : l'un sur le comportement maternel et le second sur le développement des jeunes.



Méthodologie

Générale

I. Modèle Biologique

1. La caille japonaise : carte d'identité

a. Statut phylogénétique

La caille japonaise (voir classification Fig. 10) est considérée comme une sous-espèce de *Coturnix coturnix* tout comme la caille des blés *Coturnix coturnix coturnix*. La caille japonaise est originaire d'Asie et la caille des blés d'Europe et d'Afrique du Nord.

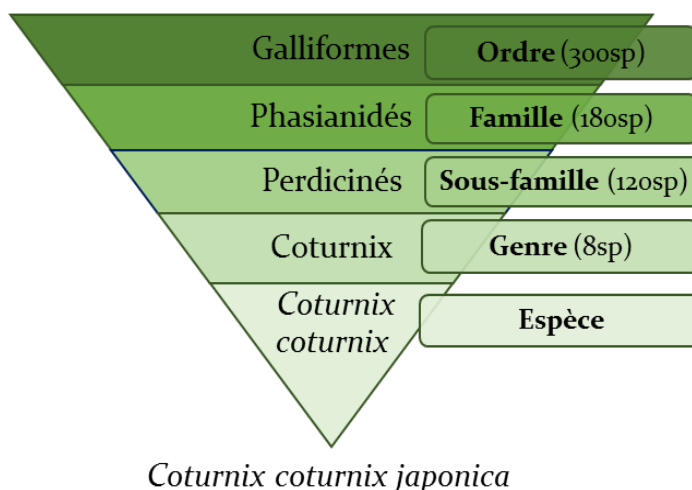


Figure 10 : Classification phylogénétique de la caille japonaise.

b. Caractéristiques morpho-écologiques

Il s'agit d'un petit oiseau (18cm en moyenne) terrestre diurne. Si à l'éclosion il est impossible de sexer les individus, tous possédant un duvet brun et marron, mâle et femelle peuvent finalement être différenciés entre 3 et 6 semaines de vie par un dimorphisme du plumage au niveau du plastron, tacheté pour la femelle, uni sombre pour le mâle (Fig. 11) et par un poids plus lourd chez la femelle. Comme son nom l'indique elle provient d'Asie où elle occupe essentiellement des milieux de type prairial naturels ou cultivés. Elle consomme essentiellement des graines et jeunes pousses ainsi que des petits invertébrés en été (Del Hoyo et al. 1996). Il s'agit d'une espèce migratrice, dont l'aire de répartition est assez vaste, occupant une grande partie de l'Asie, de la Russie à l'Inde jusqu'en Chine et sur de nombreuses îles.



Figure 11: Dimorphisme de la caille japonaise, mâle à gauche et femelle à droite.

c. *Système socio-sexuel*

Le système socio-sexuel de la caille japonaise reste peu étudié, les études sur le terrain étant relativement rares. Dans sa revue Mills (1997) parle autant de polygamie que de monogamie successives. Le mâle serait chassé au moment de l'apparition des jeunes (Orcutt & Orcutt 1976) et il est établi que la femelle seule s'occupe de la construction du nid (petite dépression dans le sol agrémentée de quelques matières végétales), de l'incubation et des soins aux jeunes (Orcutt & Orcutt 1976). La ponte se fait au printemps, et le nombre d'œufs varie entre 5 à 12 allant donc du simple au double (Orcutt & Orcutt 1976). Ces œufs tachetés sont couvés durant 17 jours (Schwartz & Schwartz 1949) et donnent finalement naissance à des cailleaux entre 8 et 12g (Fig. 12).



Figure 12 : Cailleau bagué âgé de 2 jours.

La caille est une espèce nidifuge ce qui signifie que peu après l'éclosion les cailleaux sont parfaitement capables de se déplacer et s'alimenter seuls. Le rôle de la mère consiste essentiellement à protéger et surtout à réchauffer les cailleaux, dont le métabolisme ne leur permet pas encore de maintenir et réguler correctement leur température corporelle. La mère apprend également à ses cailleaux à choisir les bons items alimentaires. Cette relation mère-jeunes dure seulement 11 jours suite à quoi les

cailleteaux se dispersent après une phase progressive d'émancipation (Orcutt & Orcutt 1976).

2. Choix comme modèle d'étude : une « mère poule »

Ayant été domestiquée dès le XI^{ème} siècle, d'abord pour son chant, puis pour sa chair et ses œufs, on la retrouve aujourd'hui un peu partout dans des élevages en Europe et aux Amériques essentiellement (Crawford 1990). Cette domestication, sa petite taille ainsi que sa facilité d'élevage font d'elle un modèle biologique privilégié et donc bien étudié sur de nombreux aspects (physiologique, génétique, nutritionnel et comportemental). Dans le cadre de cette thèse ce sont surtout ses caractéristiques de reproduction et en particulier le côté maternel qui ont influencé notre choix comme modèle biologique.

En effet, si, en élevage, les femelles ne montrent que très rarement un comportement de construction du nid et de couvaision, en revanche, elles sont capables d'adopter des cailleteaux et d'en prendre soin le temps qu'il faut. Une procédure d'induction du comportement maternel standardisé a été mise au point par M-A Richard-Yris (1994) permettant de faire adopter facilement des cailleteaux pour des études tout en s'affranchissant des contraintes génétiques (voir section III.3.).

II. Mode d'élevage et de production des oiseaux.

1. Origine des oiseaux

Les cailles adultes provenaient d'un élevage industriel d'une souche chair (« Les cailles de Chanteloup », Corps-Nuds, France) soit directement ou suite à de précédentes expériences. Chaque individu était clairement identifié par une bague alaire dès son arrivée ou à l'âge de 3 semaines pour les jeunes.

2. Hébergement

Hors expérimentation, les individus ont été placés dans des boxes (4m²) en groupe de 12±1 individus, unisexes (♀) ou mixtes (boxes de reproduction : 9 ♀/3 ♂) ou dans des batteries avec logettes individuelles (25×35×18cm) pour les mâles.

Pendant les expériences, nous avons utilisé 2 pièces d'élevage S₁ & S₂ conçues spécifiquement pour les maternages (7,5×2,8×2,9m). La salle S₁ (chapitre I, II & IV) contenait 44 cages (40×51×35cm). La salle S₂ (chapitre III) était composée de 20 grandes cages rectangulaires (100×70×62cm) sur 2 étages. Des vitres sans tain coulissantes étaient placées devant ces cages et permettaient à la fois des observations directes dans la pièce tout en dissimulant l'observateur/soigneur à la vue des oiseaux. Toutes les cages étaient métalliques avec des parois latérales opaques, un sol et une porte grillagée. Sur cette porte était fixé un abreuvoir à pipette. A l'intérieur, une mangeoire métallique rectangulaire était remplie d'aliment industriel à base de céréales sous forme de granulés pour les adultes et de semoule pour les cailleaux. Eau et aliments étaient fournis *ad libitum*. Hors période de maternage, une boîte en plastique carrée (19×19×7cm) contenant des copeaux de bois était rajoutée tous les 3 jours pour permettre aux individus d'exprimer librement leur comportement de bain.

Chaque pièce était équipée d'un éclairage artificiel réglé par une horloge automatique en conditions photopériodiques LD₁₂ :12 et maintenue à une température ambiante de 21±1°C.

Pour les expériences d'adoption, à l'éclosion, les cailleaux, avant d'être placés avec les mères, étaient logés dans des cages en plastique (100×35×42cm) par origine ou groupe de 30-35 individus jusqu'au soir (adoption). Ces cages présentaient un sol recouvert de copeaux et d'un tapis à fines mailles pour permettre aux cailleaux de rapidement se déplacer. Elles contenaient également une mangeoire, un abreuvoir à pipette ainsi qu'une chaufferette rectangulaire (37±1°C) sous laquelle les cailleaux allaient récupérer la chaleur nécessaire à leur survie.

3. Reproduction, incubation, maintenance des jeunes.

La reproduction s'est faite de manière contrôlée (Chapitres 1 & 2) lorsque l'origine des cailleaux devait être identifiée ou bien librement dans les boxes (Chapitres 3 & 4). Dans le premier cas, les femelles étaient placées individuellement dans une cage circulaire pendant quelques minutes pour habituation, puis un mâle reproducteur était ajouté. Pour l'expérience 3 sur l'influence du lien génétique, un seul mâle était assigné à une femelle précise. Autrement une moyenne de 3 mâles pour 9 femelles étaient utilisées.

Les rencontres avaient lieu le matin, tous les 2 jours, la femelle stockant les spermatozoïdes plusieurs jours dans son tractus génital (Birkhead & Møller 1993). Les œufs ont alors été récoltés chaque jour, pesés, identifiés et stockés ensuite dans une pièce fraîche sur un maximum 15 jours, la femelle commençant ordinairement son incubation à la fin complète de sa ponte (Mills et al.1997).

Les œufs ont ensuite tous été placés dans un incubateur artificiel (couveuse Ova-easy advance 380, Brinsea). Pendant les 14 premiers jours, la température a été maintenue à 37,7°C et le taux d'humidité à 45% avec une rotation des œufs toutes les heures. Puis, les 3 derniers jours, l'humidité a été montée à 65% et la rotation suspendue pour permettre l'éclosion. Lorsque l'origine des œufs devait être contrôlée, ces derniers étaient placés par origine dans des compartiments distincts. À l'éclosion, chaque cailleteau a été pesé, puis identifié par des bagues de couleurs posées aux 2 pattes.

III. Protocole général.

Chaque expérience s'est déroulée en trois parties distinctes :

- Une période d'habituation (3 semaines) : les futures mères adoptives étaient placées dans les salles de maternage pour se familiariser avec leur cage individuelle. Si besoin, une reproduction (Chapitre 1 & 2) et un traitement pré-reproduction (Chapitre 2) étaient réalisés 2 semaines avant la période d'habituation. Des tests éthologiques (voir section III.3) étaient réalisés lors de l'avant dernière semaine d'habituation pour pouvoir ensuite vérifier que nos mères n'avaient pas de profils comportementaux différents selon les lots (ce qui aurait pu donc influencer nos jeunes indépendamment de notre facteur d'étude).
- Le maternage (11 jours) : le soir de l'éclosion, les cailleteaux étaient placés avec les mères selon les lots établis pour chaque expérience par une procédure **d'induction** (voir section III.1). Puis on procédait à **l'observation du maternage** jusqu'à la **séparation** que l'on étudiait également (voir section III.2).
- Détermination du développement des jeunes (3-4 semaines) : les individus ont été suivis dès la séparation par des mesures morphologiques (poids et mesures cloacales)

une fois par semaine ; et par des **tests éthologiques** (voir section III.3) validés scientifiquement chez la caille, de manière à caractériser rigoureusement, grâce à des situations diverses, deux des dimensions comportementales les plus importantes chez cette espèce : l'émotivité et la socialité. Pour finir, nous nous sommes également intéressés à leur développement cognitif. Nous souhaitons voir si et dans quelles mesures les jeunes, en influençant le comportement de leur mère pouvaient par là même modifier leur développement comportemental à terme.

Tableau 1 : Détails des expériences avec les effectifs, les lots et leurs identifications.

Expériences	Chapitres	Mères (effectif)	Formation des couvées	Identification	
				Mères	Cailleaux
ORIGIN	N°1	24	4 cailleaux: 2 cailleaux biologiques & 2 frères non apparentés à la mère	-	Related (R) & Unrelated (U)
STRESS	N°2	11	3 cailleaux issus de mères stressées	PS	PS-C (Prenatally Stressed)
		8	3 cailleaux issus de mères non stressées	NPS	NPS-C (Non Prenatally Stressed)
SIZE	N°3	9	6 cailleaux	Large	Large-C
		9	3 cailleaux	Small	Small-C
SEX	N°4-N°5	6	2 cailleaux mâles	MU	MMU
		6	2 cailleaux femelles	FU	FFU
		9	2 cailleaux: 1mâle & 1 femelle	Mx	FMx & MMx

1. Induction du comportement maternel

De manière à standardiser chacune de nos expériences et de pouvoir travailler de manière contrôlée sur les effets pré et/ou post-natals, nous avons procédé pour chaque expérience par adoption des cailleaux (même biologiques). Cette procédure d'induction maternelle a été mise au point par M-A Richard-Yris (1994). Dans un premier temps nous avons déposé dans les cages des petites boîtes « nid » (18×18×18cm) ouvertes pour habitude 4 jours avant la procédure. Afin de mettre les femelles dans une condition physiologique la plus proche possible de celle de femelles en fin d'incubation, leur alimentation a été restreinte à une prise alimentaire de 10min par jour, durant les 3 derniers jours de l'incubation. La veille au soir de l'induction, elles ont été enfermées une première fois dans les boîtes « nid » durant la nuit, toujours dans un souci d'habitude. Le jour de l'éclosion, les femelles ont été à nouveau nourries *ad libitum* et ont été à nouveau enfermées dans leur nestboxes 1h avant l'extinction des lumières. Puis

nous avons ensuite placé délicatement les cailleteaux nouveau-nés sous la mère, selon les lots nécessaires pour chaque expérience. Les stimulations tactiles et auditives des jeunes pendant la nuit suffisent à induire un comportement maternel chez les femelles dès le matin suivant (Richard-Yris 1994). Le lendemain matin, les boîtes « nid » ont été ouvertes puis délicatement retirées un peu avant l'allumage des lumières. Durant toute cette première matinée, l'induction du comportement maternel a été vérifiée de façon régulière notamment sur 2 points en particulier. Premièrement, si elle réchauffait bien les cailleteaux, comportement principal de la mère et indispensable à la survie des jeunes qui sont incapables de thermo-réguler leur température durant les premiers jours de leur vie. Deuxièmement, on vérifiait également que les mères n'exprimaient pas de comportements négatifs en quantité, inadaptés à la survie des jeunes (piétinements, agressions, postures de réchauffement non couvrantes). Si une femelle ne satisfaisait pas à ces critères, elle était alors exclue de l'expérimentation et ses cailleteaux étaient replacés dans les cages en plastiques avec chaufferette.

2. Maternage

a. Méthodes d'observation

Nous avons basé notre protocole d'observation sur celui établi précédemment par F. Pittet qui étudiait exclusivement le comportement maternel de la caille (2012). Toutefois, le but de nos travaux étant de déterminer l'influence des cailleteaux sur le comportement des mères, nous avons adapté nos observations et notre répertoire comportemental pour qu'ils portent autant sur les mères que sur les cailleteaux. Nous avons utilisé 2 méthodes d'observation classiques en comportement animal : l'Instantaneous Scan Sampling (Scan) permettant d'obtenir les budgets-temps et d'établir des indices de dispersion des individus et le Focal Animal Sampling (Focus) qui permet de relever des comportements plus ponctuels, telles que les interactions mère-jeunes (avec initiateur et receveur) ainsi que les séquences comportementales. Les observations étaient alternées selon le schéma suivant:

	PHD2	PHD3	PHD4	PHD5	PHD6	PHD7	PHD8	PHD9	PHD10
Matin	Contrôle	Scan M Focus	Scan P	Scan M Focus	Scan P	Scan M Focus	Scan P	Scan M Focus	Scan P
Après midi	Scan M Focus	Scan M Focus	Scan P	Scan M Focus	Scan P	Scan M Focus	Scan P	Scan M Focus	Scan P

Figure 13 : Planning des observations réalisées pendant les 10 jours de maternage. À PHD11, les jeunes étaient séparés des mères.

- Scan M : scans réalisés sur le comportement de la mère à raison de 30 scans ($\approx 5\text{min}/\text{scan}$) par cage à chaque session matin et après-midi (sauf pour l'expérience ORIGIN 20 scans M & P/session).
- Scan P : scans faits sur les cailleteaux. Ce nombre a été fortement dépendant de chaque expérience du fait de contraintes techniques, liées au nombre de cages et au nombre de cailleteaux présents dans chaque cage. Ainsi nous avons pu réaliser entre 30 et 15 scans à chaque session matin et après-midi (avec un pas de temps allant de 7 à 12min selon l'expérience).
- Focus : focus ad libitum de 5 min où tous les individus présents dans la cage ont été suivis en continu. Ce sont surtout les comportements ponctuels et d'interactions qui ont été ici relevés : les vocalisations, les comportements agonistiques et de négligence, les sollicitations (ratées ou réussies) ainsi que les ruptures de contact (voir Tableau 2).

b. Répertoire comportemental

Nous pouvons découper en deux grandes parties les comportements relevés :

- les comportements directement liés au maternage spécifiques à la mère et aux jeunes durant la période d'élevage (Tableau 2),
- les comportements généraux, communs autant aux adultes qu'aux jeunes, que l'on peut également retrouver lors des tests éthologiques (Tableau 3).

À chaque scan on relevait également les distances inter-individuelles selon deux schémas :

• La distance entre la mère/un cailleteau et chaque cailleteau était relevée individuellement selon l'échelle préétablie suivante :

o= le cailleteau est sous la mère

C= « Contact » : le cailleteau est en contact avec la mère

P= « Proche » : le cailleteau se trouve à une distance inférieure à 1 cailleteau

M= « Medium » : le cailleteau se trouve à une distance entre une demi cage et 1 cailleteau

L= « Loin » : le cailleteau se trouve à plus d'une demi cage de distance

• Afin d'obtenir un indice de dispersion de la couvée, la cage était découpée en 6 (salle des petites cages) ou en 9 (salle des grandes cages) quadras de taille similaire. Selon le nombre de cailleteaux présents dans un même quadra, un score était attribué (0 si tous les cailleteaux étaient présents dans le même quadra, 0,5 si 2 quadras étaient occupés et 1 si plus de 2 quadras étaient occupés)

Tableau 2: Récapitulatif et description des comportements impliqués dans la relation mère-jeunes chez la caille et relevés lors de nos observations .

























Comportements de la mère					Comportements des cailleteaux																					
<u>Séquences de réchauffement</u>					Sollicitations : Petits coups de bec suivis par des mouvements d'enfouissement de la tête au niveau de la tête, du plastron des ailes ou du train arrière de la mère.																					
Réussies: la mère entame une phase de réchauffement					↓																					
Ratées: la mère refuse en s'éloignant					↓																					
<table border="1" style="width: 100%; text-align: center;"> <tr> <th colspan="3">Postures couvrantes</th> <th colspan="2">Postures non couvrantes</th> </tr> <tr> <td>Couchée</td> <td>Basse</td> <td>Moyenne</td> <td>Haute</td> <td>Couchée latérale</td> </tr> <tr> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> <td></td> </tr> <tr> <td>allongée, ventre bien sur le sol</td> <td>accroupie, le ventre bas et les plumes alaires et du plastron bien jusqu'au sol</td> <td>debout les plumes alaires sont déployées autour des jeunes et descendent au sol</td> <td>debout, dressée, les plumes bien serrées autour de son corps.</td> <td>allongée pattes et corps sur le côté.</td> </tr> </table>					Postures couvrantes			Postures non couvrantes		Couchée	Basse	Moyenne	Haute	Couchée latérale						allongée, ventre bien sur le sol	accroupie, le ventre bas et les plumes alaires et du plastron bien jusqu'au sol	debout les plumes alaires sont déployées autour des jeunes et descendent au sol	debout, dressée, les plumes bien serrées autour de son corps.	allongée pattes et corps sur le côté.	Cris d'isolement : Émission vocale en cas de refus répétés de sollicitations, liés au manque de contact et au froid.	
Postures couvrantes			Postures non couvrantes																							
Couchée	Basse	Moyenne	Haute	Couchée latérale																						
																										
allongée, ventre bien sur le sol	accroupie, le ventre bas et les plumes alaires et du plastron bien jusqu'au sol	debout les plumes alaires sont déployées autour des jeunes et descendent au sol	debout, dressée, les plumes bien serrées autour de son corps.	allongée pattes et corps sur le côté.																						
					Réchauffement mutuel : Blotissement actif des cailleteaux les uns contre les autres 																					
					Repos isolé 																					
					Ruptures de contact																					
<table border="1" style="width: 100%;"> <tr> <td style="text-align: center;">Par la mère</td> <td style="text-align: center;">Par le(s) cailleteau(x)</td> </tr> <tr> <td style="text-align: center;"></td> <td style="text-align: center;"></td> </tr> </table>					Par la mère	Par le(s) cailleteau(x)																				
Par la mère	Par le(s) cailleteau(x)																									
																										
<u>Agonistiques</u>					Comportements défensifs																					
<table border="1" style="width: 100%;"> <tr> <td>Coups de bec</td> <td>Mouvement brusque de la tête, bec fermé vers un cailleteau</td> <td rowspan="2" style="font-size: 2em; vertical-align: middle;">➔</td> <td>Evitement</td> <td>Mouvement de recul de la tête/buste suite à coup de bec.</td> </tr> <tr> <td>Agressions</td> <td>Poursuite et attaque avec bec ouvert</td> <td>Fuite</td> <td>Déplacement précipité du cailleteau</td> </tr> </table>					Coups de bec	Mouvement brusque de la tête, bec fermé vers un cailleteau	➔	Evitement	Mouvement de recul de la tête/buste suite à coup de bec.	Agressions	Poursuite et attaque avec bec ouvert	Fuite	Déplacement précipité du cailleteau													
Coups de bec	Mouvement brusque de la tête, bec fermé vers un cailleteau	➔	Evitement	Mouvement de recul de la tête/buste suite à coup de bec.																						
Agressions	Poursuite et attaque avec bec ouvert		Fuite	Déplacement précipité du cailleteau																						
<u>Négligences</u>					Vocalisations défensives																					
<table border="1" style="width: 100%;"> <tr> <td>Piétinements</td> <td>Marche ou prise d'appui sur le corps ou une partie du corps du cailleteau</td> <td rowspan="2" style="font-size: 2em; vertical-align: middle;">➔</td> <td>Cris de détresse</td> <td>Émission vocale en cas de douleur et/ou peur</td> </tr> </table>					Piétinements	Marche ou prise d'appui sur le corps ou une partie du corps du cailleteau	➔	Cris de détresse	Émission vocale en cas de douleur et/ou peur																	
Piétinements	Marche ou prise d'appui sur le corps ou une partie du corps du cailleteau	➔	Cris de détresse	Émission vocale en cas de douleur et/ou peur																						
<u>Vocalisations maternelles</u>																										
<table border="1" style="width: 100%;"> <tr> <td>Roucoulement</td> <td>Émission vocale en réponse à des cris d'isolement de jeunes, lors de phase d'activité afin d'attirer les cailleteaux.</td> </tr> <tr> <td>Cris d'offrande alimentaire</td> <td>Émission vocale lors de la présentation d'item alimentaire aux jeunes</td> </tr> <tr> <td>Cris d'appel</td> <td>Émission vocale en cas d'isolement</td> </tr> </table>					Roucoulement	Émission vocale en réponse à des cris d'isolement de jeunes, lors de phase d'activité afin d'attirer les cailleteaux.	Cris d'offrande alimentaire	Émission vocale lors de la présentation d'item alimentaire aux jeunes	Cris d'appel	Émission vocale en cas d'isolement																
Roucoulement	Émission vocale en réponse à des cris d'isolement de jeunes, lors de phase d'activité afin d'attirer les cailleteaux.																									
Cris d'offrande alimentaire	Émission vocale lors de la présentation d'item alimentaire aux jeunes																									
Cris d'appel	Émission vocale en cas d'isolement																									

Tableau 3: Récapitulatif et description des comportements généraux relevés lors de nos observations.

Comportements observatoires

Observation moyenne (OM)	Position d'observation classique
Observation basse (OB)	Position d'observation, cou au ras du sol, liée à une peur de l'environnement
Observation haute (OH)	Position d'observation dressée liée à une peur d'isolement social



OH



OB

Comportements locomoteurs & exploratoires



Picorage au sol

Marche	Fait plus de 3 pas consécutifs
Course	Marche rapide
Saut	Bondit ailes déployées ou non
Picorage	Picore le sol, la grille ou la paroi
Grattage	Gratte avec la patte sur le sol

Comportements de maintenance/ confort

Alimentation	Mange ou boit
Toilettage	Lisse, gratte ses plumes, fait des bains de poussière, s'ébroue et s'étire
Repos	Se couche, yeux fermés

Comportements sociaux

Cris d'appel	Émis en cas d'isolement
Tentatives à rejoindre un congénère	Pousse avec sa tête à travers la grille tout en faisant des aller-retour.
attaque	Se jette, le bec en avant, vers la tête d'un congénère

Comportements de peur

Vigilance	Se dresse immobile en observation
Évitement	Contourne un stimulus
Posture de peur	Se positionne avant du corps rabaissé, plumes du dos gonflées
Freezing	Se fige immobile pendant une longue durée
Fuites	Cours de façon précipitée en position dressée
Séries de sauts	Bondit plusieurs fois de suite
Pacing	Fait des aller-retour ponctués parfois d'observations hautes et de sauts



Posture de peur

c. Analyse des données

- ❶ Comportement des mères : Lors de ces scans, l'activité de la mère était relevée (voir tableaux 2 & 3). Lorsque la mère réchauffait, la posture utilisée était également notée. On a ainsi pu calculer pour chaque mère à chaque jour les paramètres suivants : le pourcentage d'activité générale, de chaque activité et de réchauffement (sur les 60 scans) ; ainsi que le pourcentage relatif de chaque posture et le pourcentage relatif des postures couvrantes (Nb de scans de cette posture/le nb de scans en réchauffement).
- ❷ Comportement des cailleaux : l'activité de chacun était individuellement relevée, nous permettant ensuite de calculer un pourcentage d'activité et de chaque activité. Nous avons apporté une attention particulière à la stratégie de réchauffement utilisée (réchauffement sous la mère, réchauffement mutuel, repos seul) :

$$\% \text{ relatif stratégie utilisée} = \frac{\text{Nb scan de cette stratégie}}{\text{Nb de scan de toutes les stratégies}}$$

- ❸ Distances : Le relevé des distances (voir section précédente III.2.b) nous a permis de calculer un indice de distance entre 0 et 1 (1 pour une distance maximale) entre mères et jeunes ainsi qu'entre jeunes:

$$Dist = \frac{L + (0.75 \times M) + (0.5 \times P) + (0.25 \times C)}{\text{Nb total de cailleaux} \times 60}$$

- ❹ Un indice de dispersion : La moyenne des scores attribués en fonction du nombre de cailleaux par quadras a permis de calculer l'indice de dispersion par cage : plus il était grand et plus la dispersion était importante.

d. Séparation mère-jeunes

L'émancipation naturelle des cailleaux se fait aux alentours de 11 jours (Orcutt & Orcutt 1974). Les individus expriment alors une réactivité émotionnelle liée à la séparation, différente selon leur lien d'attachement. Nous avons donc observé l'effet de la séparation sur les mères, et sur les jeunes (Chapitre I, II & IV). Pour cela nous avons retiré les cailleaux de la cage de vie, suite à quoi un observateur notait directement par

un focus de 5min la réaction de la mère. Pendant ce temps le second observateur installait les cailleteaux dans une cage totalement similaire à leur cage de vie, dans une pièce séparée, et filmait leur réaction pendant 3min. Pour chaque individu, les paramètres relevés étaient : la latence et les fréquences des vocalisations (roucoulement cris d'appels, cris d'isolement), la latence de premier pas et leur nombre ainsi que la latence et les fréquences des comportements de confort.

3. Evaluation des traits comportementaux

a. Tests comportementaux

En parallèle de l'étude de la période de maternage, nous avons également porté une attention certaine aux caractéristiques comportementales des mères avant le maternage ainsi qu'à celles des cailleteaux après le maternage.

Nous nous sommes surtout penchés sur deux composantes majeures du tempérament, dites multidirectionnelles : la socialité & l'émotivité. Pour cela nous avons utilisé plusieurs tests éthologiques, dont la validité sur notre modèle est vérifiée. Chaque test est réalisé dans le but d'étudier une et/ou plusieurs des composantes, qui sont liées à des situations différentes. Cela permet d'obtenir une vision plus générale et en même temps plus rigoureuse de chacune des composantes.

Les tests sont donc décrits ci-dessous et les variables relevées sont listées dans le tableau 4 qui suit.

⑥ Test de séparation sociale (SS)

Ce test n'a été pratiqué que sur les jeunes, élevés en couvée afin de caractériser le lien social entre les membres de cette couvée par isolement social. Toutefois, pour éviter ici tout biais lié à un changement d'environnement physique et ne conserver que les réactions liées à la modification de l'environnement social, l'individu était laissé seul dans sa cage de vie, ou bien placé seul dans une autre cage totalement similaire à sa cage de vie. Durant 3 minutes, le cailleteau a été observé par un focus au cours duquel on relevait essentiellement les latences de cris d'isolement et de 1^{er} pas, ainsi que leur fréquence mais aussi la latence de comportement de confort.

6 Test du Runway (RW)

A l'origine le test du Runway était un test d'activité locomotrice simple dans une arène, puis dans un couloir avec divers stimuli (Moyer & Korn 1965 ; Klein & Andrew 1986). Ce sont finalement Mills & Faure (1991) qui ont modifié ce test afin de déterminer la motivation sociale des individus. Pour cela un stimulus social était placé au bout d'un tapis incitant les individus à l'autre bout, à marcher pour rejoindre leurs congénères. Notre dispositif est similaire si ce n'est que les individus avaient cette fois la possibilité de rejoindre ces congénères tout en restant séparés par une grille.

Ainsi des individus, d'âge et de sexe similaires, étaient placés dans une cage à l'extrémité d'un long couloir (100cm) (Fig. 14). L'individu testé était placé durant 1min dans une boîte fermée par une paroi transparente, lui permettant de voir les stimuli. Grâce à un système de poulie, l'expérimentateur, placé derrière une vitre sans tain ouvrait la boîte et observait l'individu durant 3min. Le couloir était divisé en 4 parties : 3 égales A, B & C (30cm) et une plus petite P juste devant la cage des stimuli (10cm). Le tableau 4 rassemble les différentes variables relevées. Le temps total passé dans chaque zone a permis de calculer un indice de distance :

$$RW = Tps A + \left(\frac{2}{3} \times Tps B\right) + \left(\frac{1}{3} \times Tps C\right)$$

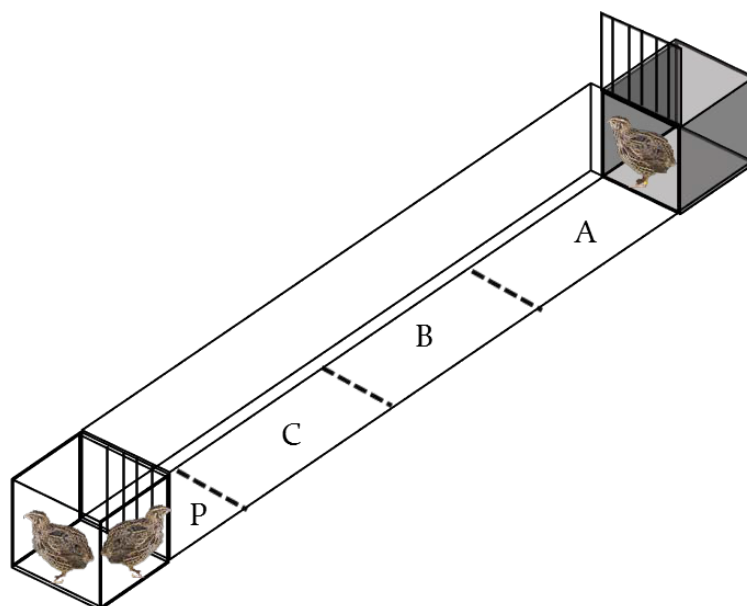


Figure 14: Représentation schématique du test du Runway avec les zones déterminées par des lettres.

❶ Test sur l'émotivité intrinsèque : l'immobilité tonique (IT)

Dans ce test nous avons cherché à induire un comportement anti-prédateur, l'immobilité tonique. Il s'agit une posture catatonique, que l'on retrouve chez de nombreuses espèces, et dont la durée est positivement corrélée à l'émotivité de l'individu (Jones 1987a). En pratique l'animal est maintenu sur le dos dans un support adapté, la tête pendante dans le vide, durant 10 secondes dans une semi-pénombre. Si l'animal reste ensuite immobile au moins 10 secondes de plus nous avons considéré l'immobilité tonique comme induite et nous avons relevé le temps mis par l'individu à se relever, avec un score maximum de 300 secondes. Si l'immobilité n'était pas induite la procédure était réitérée, le nombre d'inductions n'excédant pas 5, au-delà un temps de 0 seconde lui était attribué.

❷ Test sur la timidité : l'émergence (EM)

Ce test consiste pour l'animal à quitter un environnement sombre rassurant pour un environnement plus vaste et lumineux et donc exposé. L'animal est considéré comme plus timide ou prudent lorsque sa latence d'émergence (temps mis par l'animal pour s'engager dans le milieu exposé) est plus élevée (Mills & Faure 1986, Jones 1987a). L'individu est placé durant 1min dans une petite boîte sombre (18×18×18) dont la porte coulissante s'ouvre ensuite sur une grande cage (80×60×35) illuminée par une paroi latérale vitrée où sont fixées 2 lampes. Cela permet à l'observateur de voir l'animal sans que celui-ci puisse le voir. La caille avait alors un maximum de 180 secondes pour sortir: lorsqu'elle était sortie, elle était alors observée pendant à nouveau 3min par focus (voir tableau 4 pour les variables).

❸ Test sur la réactivité : l'open-field (OF)

Il s'agit là d'un test particulièrement anxiogène pour l'oiseau, puisqu'il est retiré de son milieu familier pour être placé directement dans un milieu ouvert et vaste, fortement exposé (Faure et al. 1983). Ici il s'agit d'une arène octogonale ($\varnothing 100\text{cm}$, $h=60$) formée par des plaques de PVC blanches posées sur un sol en lino blanc également. Dans le noir, l'individu était placé au centre du dispositif puis la lumière était allumée un focus était réalisé durant 5min (voir tableau 4 pour les variables).

6 Test de la néophobie : l'objet nouveau (ON)

Ce test consiste à étudier les réactions d'un individu face à un élément nouveau dans un environnement familier. Dans notre cas il s'agissait d'un cylindre ($\varnothing 7,5$, $h=14,5$ cm) d'une couleur neutre marron que nous avons placé dans le noir, à l'opposé de notre individu testé. Nous avons alors réalisé un focus de 3min (voir tableau 4 pour les variables). Un scan toutes les 10 secondes en parallèle nous permettait de noter dans quelle zone l'animal se trouvait: zone de l'objet, zone intermédiaire ou zone distale (la plus éloignée de l'objet nouveau).

Tableau 4: Liste des principales variables relevées dans chaque test, avec la dimension comportementale qu'elles estiment le mieux.

Principales variables relevées	Tests	Dimensions testées	
		Émotivité	Motivation sociale
Latence de 1 ^{er} cri	SS; EM; OF; ON	+	-
Latence 1 ^{er} pas	SS; EM; OF; ON	+	
Nombre de cris	SS; EM; OF; ON	-	+
Nombre de pas	SS; EM; OF; ON	-	
Latence comportements de confort	SS; RW; EM; OF; ON	+	
Nombre de comportements de confort	SS; RW; EM; OF; ON	-	
Latence à rejoindre les congénères	RW		-
Temps passé proche des congénères (indice de Runway)	RW		+
Coups de bec sur la cage	RW		+
Tentatives de réunion	RW		+
Temps en IT	IT	+	
Nombre d'inductions	IT	-	
Latence d'émergence	RW; EM	+	
Freezing	SS; EM; OF; ON	+	
Postures de peur	SS; EM; OF; ON	+	
Pacing	SS; EM; OF; ON	+	+
Observation Haute (OH)	SS; RW; EM; OF; ON	+	+
Observation Basse (OB)	EM; OF; ON	+	
Évitement	ON	+	
Temps en zone de l'objet	ON	-	
Latence d'approche	ON	+	

b. Méthode d'analyse

La réactivité émotionnelle est une dimension particulièrement complexe à étudier tant elle est variée. A travers l'ensemble de ces tests, nous avons cherché ici à répondre à deux questions : est-ce que l'animal est plus ou moins émotif (quantité) ? De quelle façon montre-il son émotivité (qualité) ? Nous avons donc décidé de procéder ainsi lorsque les tests le permettaient : pour quantifier la réactivité émotionnelle de nos individus nous avons pris en considération les facteurs unanimes démontrant l'émotivité, les latences comportementales en particulier, et nous avons également sommé les comportements de peur (freezing, pacing, posture de peur...). Puis dans une seconde analyse, afin de qualifier l'émotivité cette fois, nous avons regardé quel type de comportement de peur s'exprimait le plus en fonction des lots: actif (pacing, saut...) ou passif (freezing, posture de peur).

c. Evaluation des capacités cognitives : test de détour

Le test de détour locomoteur (Chapitre II) consiste à placer un stimulus visible et attrayant (ici une mangeoire pleine) derrière un obstacle que l'animal va devoir contourner pour atteindre le stimulus. De ce fait, il perd brièvement de vue celui-ci. Sa réussite dépend donc de sa capacité à évaluer, se représenter et mémoriser spatialement son environnement (Zucca et al. 2005). Le stimulus a donc été placé dans une arène rectangulaire (150×100×60 cm) devant un paravent muni d'une fenêtre d'observation grillagée (Fig. 15). Placé derrière, l'oiseau devait contourner l'obstacle par la gauche ou par la droite : la latence de détour, à s'alimenter et le côté choisi était relevé.

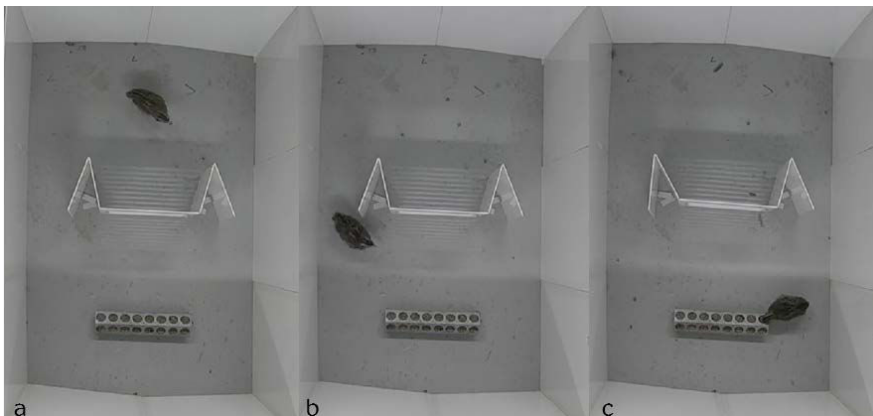


Figure 15 : Dispositif du test de détour. a. L'individu placé derrière l'obstacle. b. L'individu contourne l'obstacle. c. L'individu atteint le stimulus.



Chapitre 1 :

Influence du lien de parenté

INTRODUCTION

Déterminer les effets maternels sur le développement des jeunes est une grande question dont l'une des principales difficultés est d'arriver à différencier les effets génétiques directs et les effets indirects de la mère (Lindström 1999). Une des principales méthodes pour tenter de répondre à ce besoin est l'utilisation d'adoption croisée « cross-fostering », aujourd'hui devenue un procédé courant aussi bien chez les mammifères que les oiseaux (Maccari et al. 1977 ; Griffith et al. 1999, Bickell et al. 2009 ; Pittet et al. 2012). Cependant, dans ces cas-là, l'adoption en elle-même peut modifier aussi bien le comportement de la mère que celle des jeunes comme c'est le cas chez la souris (Darnaudéry et al. 2004). Or, parallèlement, le comportement maternel et les partenaires sociaux précoces en général sont connus pour influencer le développement comportemental des jeunes (Laviola & Alleva 1995 ; Pittet et al. 2014b ; Pittet et al. 2013a).

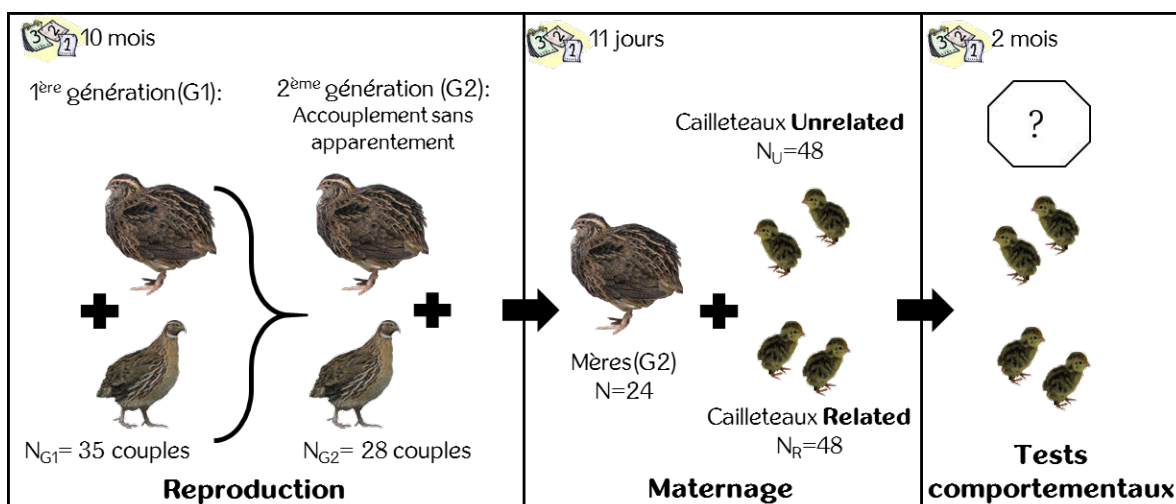
OBJECTIFS

Cette expérience avait pour but de déterminer:

1. Si le comportement maternel de la femelle était différent envers des jeunes biologiques et des jeunes sans lien génétique,
2. Si la présence au sein de la fratrie d'individus apparentés et non apparentés modifiait le comportement des jeunes,
3. Si les éventuelles modifications précédemment citées avaient un impact sur le développement comportemental des jeunes.

METHODE

Après une reproduction sur 2 générations, nous avons placé 4 cailleteaux avec une femelle : 2 cailleteaux **biologiques (R=related)** et 2 cailleteaux **non apparentés** au 1^{er} et 2^{ème} degré (**U=unrelated**).




RESULTATS

1. Les mères n'ont pas montré de différences de distance, de réchauffement ou de rejet envers les cailleteaux non apparentés par rapport à leurs cailleteaux apparentés.
2. Les cailleteaux, apparentés et non apparentés, ne se comportaient pas différemment envers leur mère et se trouvaient à une distance similaire les uns des autres.
3. Les cailleteaux apparentés et non apparentés à la mère n'ont pas montré de différences de développements émotif et social.



CONCLUSION

- Lors d'une adoption, le **lien de parenté** entre les cailleteaux et la mère ne modifie ni le comportement de la femelle ni celle des cailleteaux, ce qui n'affecte pas par la suite le développement comportemental des jeunes. Ainsi l'utilisation de l'adoption comme procédé pour l'étude des effets maternels postnataux semble valide.
 - Nos résultats posent le questionnement sur les capacités de **reconnaissance** et/ou **discriminatoire** des mères concernant leur progéniture et comment celles-ci se mettent en place au cours de la reproduction (post et prénatal)
- 

MOTHERS PROVIDE SIMILAR MATERNAL CARE TO RELATED AND UNRELATED CHICKS IN JAPANESE QUAIL.

Nadège Aigueperse^{1,2}, Cécilia Houdelier^{1,2}, Céline Nicolle^{1,2} & Sophie Lumineau^{1,2}

(1) Université de Rennes 1, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France.

(2) CNRS, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France

Corresponding author: S. Lumineau, UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes I, Bâtiment 25, Campus de Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, CS74205, 35042 Rennes, France. E-mail address: sophie.lumineau@univ-rennes1.fr

Abstract:

Adoption is a current procedure to investigate non-genomic influence on young development. However relatedness may be a variation factor of maternal behaviour which can recognize and/or discriminate her own young that non-related ones. Here we examined the influence of relatedness on maternal and chicks' behaviour during breeding period in a precocial bird, the Japanese quail. We placed 2 non-related chicks and 2 related chicks with a mother (N=24). We recorded their behaviour during the 11 days of mothering and then we tested the chicks' about their emotional and social development. We had not noticed any difference of maternal behaviour, chicks' behaviour and distances between individuals according to the relatedness of the chicks. Their social and emotivity profile were not significantly different whether related or not. Our results had shown that relatedness were not a crucial factor of maternal behavioural variation in quail and raised the question about recognition and discrimination of the chicks by the mother in precocial solitary birds.

Key-words: adoption, recognition, kinship, maternal influence

INTRODUCTION

Adoption and alloparenting behaviours are naturally present in many taxa such as social insects (Elmen et al. 1991), some fish (McKaye & McKaye 1977; Schaedelin et al. 2012), more than 120 species of mammals and 150 species of birds with varied ecology and sociality (Riedman 1982). Adoption can occur by different mechanisms such as chicks' intrusion (Redondo et al. 1995), kidnapping by parents (McKaye & McKaye 1977) or by brood parasitism. This last process is very present in birds, it can occur between species and within a same species, particularly in precocial bird and colonies (Spottiswoode, Kilner & Davies 2012). In addition, adoption is a process often used in breeding, for reintroduction but also in laboratories (Darnaudéry et al., 2004; Sánchez-García, Alonso, Pérez, Rodríguez, & Gaudioso, 2011). Indeed, adoption enables the scientists to be (for experiences) free of the genetic constraints (Richard Yris-1994, Pittet et al. 2014a).

If adoption is possible and relatively common, it raises a few studied questions about its effects on parental behaviour. If offspring adoption means accepting by the adoptive parent to give them vital care for its survival, it can still cause a change in parenting behaviour and/or in other offspring already here. Indeed, adopted rat pups are returned more quickly to the nest (Misanin et al. 1977); rats and mice, during an early adoption, lick adopted pups more (Darnaudéry et al. 2004; Barbazanges et al. 1996), demonstrating that a particular attention is paid to these offspring. In rodents living in colonies, mothers are able to discriminate their own pup from alien ones on the basis of olfactory and gustatory cues and therefore spend more time inspecting them (Ostermeyer & Elwood 1983). Other mammals, such as lions, prefer to nurse their own offspring over another (Pusey & Packer 1994). Spotted hyenas, in a communal den, are particularly sensitive to suckling attempts of alien offspring and refuse to care for young other than their own (Pusey & Packer 1994). In some species of birds living in colonies, the presence of adopted chicks tends to increase the negative parental behaviours particularly concerning adopted chicks. For example, eider parents were more aggressive when adopted ducklings were present (Öst & Bäck 2003). The unrelated young were also at a greater distance from their adoptive parents than related ducklings, and therefore more exposed to predators. Similarly, for the stork and geese, adoption

leads to a peak of aggressiveness towards adopted chicks from parents especially if the adoption is late (Redondo et al. 1995; Kalmbach 2006) with a greater distance between mother and adopted chicks in Canada geese (Nastase & Sherry 1997).

Moreover, the presence of unrelated young can also change the behaviour of other siblings already here and competitive links between unrelated or affiliative links between related can implement. For instance, when there is a mix of adopted and biological chicks, barn swallows young's solicitations, both postures and vocalizations, are more numerous (Boncoraglio et al. 2009) and the intensity of the vocal begging is higher (Boncoraglio & Saino 2008). In the same way, young storks are very aggressive towards a new foreign chick (Redondo et al. 1995). In another study, chicks of Bengalese finches make more allopreening between biological siblings than adopted ones, showing that they can recognize biological siblings and produced affiliative behaviour according relatedness (Sohyeon & Sang-im 2016).

In solitary birds, adoption has also been observed in some species (Tengmalm's owl: Kouba et al., 2016; eagle owl: Penteriani & Delgado 2008; peregrine falcons: Anctil & Franke 2013). However, the influence of the adopted chicks on parental behaviour and on chick behaviour has never been studied. However, we can suggest that in a solitary species, it therefore has no environmental constraint imposing, from hatching, to individually discriminate its chicks and therefore change its behaviour, the risk of mothering non related chicks being extremely limited.

Moreover, we know that early social partners influence the social and emotional development of young. Maternal behaviours particularly, were well known to change behavioural development of young (Laviola & Alleva 1995; Schino et al. 2001; Pittet et al. 2012; Pittet et al. 2014b). According to our hypothesis, if maternal behaviour would not change according kinship, we suggest that there would not be any difference in behavioural development related to mothering between the two origins of chicks.

Then, in this study, we propose to investigate these questions in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) which is a species of precocial birds whose mother raise its chicks alone. By performing artificial adoption, we sought to answer three questions: (1) Is the mother's behaviour different towards unrelated or related chicks? (2) Does mix of

related and unrelated chicks induce different behaviour between individuals among siblings or not? (3) Does the behavioural development of the chick differ according relatedness? We hypothesised that neither the mother nor the chicks would be influenced by the relatedness, and kin and non-kin chicks show then the same behavioural development.

METHODES

Ethical note

All our experiments were approved by the departmental direction of veterinary services (Ille-et-Vilaine, France, permit number 005283) and were realised in accordance with the European Communities Council Directive of 24 November 1986 (86/609/EEC). The breeding procedure and tests were approved by the regional ethics committee (agreement number: R-2011-SLU-02).

General procedure

Animals and housing conditions

All quails came from a broiler line of an industrial farm (Les cailles de Chanteloup, France). Food was high protein cereal in granulates for adult, in mix pellet for chicks and provided ad libitum, like water. All rooms were maintained at $20\pm 1^{\circ}\text{C}$ and in LD_{12:12}.

Parents: Bateson (1982) had showed that females prefer cousins as reproducers, highlighting that they could identify related individuals to a second degree. So, that is why we have paid particular attention to the ascendancy of our reproductive adults as much as chicks. We realised a first generation with thirty five males and females as breeders. We obtained twenty eight males and twenty eight females used as second breeders (between non-related). Only twenty four females non-related were used as mothers and were individually coupled with twenty four males non-related too (neither between them nor with females). Females were lodged in individually wire mesh cages (51×40×30cm) with a feeder and drinker in a breeding room. Males were placed individually in batteries (35×25×21cm) in another room. Then one male was paired to a particular female and we placed then in a circular cage until we noted successful copulation. Meetings took place once every two days during a period of three weeks to

collect 15 eggs per couple, artificially incubated in the laboratory (37.7°C, 55% of humidity and 2 rotations 45°/day) for 17 days.

Chicks: From hatching, chicks were weighed and identified by a numbered coloured leg ring. They were immediately placed by family in plastic cages (98×35×42cm) with heater (37±1°C), drinker and feeder. In the evenings we had placed 4 chicks with each mother. Females had their 2 related chicks and 2 unrelated chicks. Females are matched two by two, one receiving chicks of the second one, and conversely. Chicks were weighed on post-hatching day 11 (PHD₁₁), and, then, once a week during a period of 3 weeks. As sexual dimorphism appears only after 3 weeks (Mills et al. 1997), chicks were chosen randomly but the general sex ratio was 0.81.

Maternal induction procedure

We used the fostering procedure previously described by Richard-Yris (1994). We added one plastic square nestbox (18cm×18cm×18cm) to each cage for habituation three days before hatching and we closed in females for the night a first time the day before induction. The evening of hatching in the dark, the 4 chicks were gently placed underneath each female which were closed in nestboxes one hour before. Induction of maternal behaviour taking place by tactile and auditory stimuli. The next morning, we opened and removed the nestboxes and checked if the induction was successful; i.e. if females warmed chicks and did not have inadapted behaviours (attacking, pecking, over-warming posture). Only one mother failed the induction, and we removed 3 mothers because they were too aggressive, 1 on PHD₃ and 2 on PHD₄. Chicks showing significant high signs of malaise (trembling, hypothermia) were immediately removed to plastic cage under a heater and replaced by others throughout the mothering. One chick had to be replaced beyond the third day of mothering and was removed from the analysis. So, in total we conserved 20 mothers with 35 unrelated chicks and 34 related chicks.

On PHD₁₁, mothers were removed and placed together in boxes (4m²) while the 4 chicks stayed together during a period of 3 weeks for behavioural tests. The distribution of unrelated and related chicks according sex was homogeny (Unrelated: F=24 & M=11; Related: F=18 & M=16; Fisher test: p=0.22)

Mothering study

We sampled both mother and chicks' behaviour hidden by one-way-mirror. We used instantaneous scan sampling (SCAN) for the time budget on PHD2, 4, 6, 8 & 10 and focal sampling (FOCUS) to spot the punctual behaviours and interactions on PHD3, 5, 7 & 9.

SCAN mothers and chicks: 40 scans every 6 min. were recorded 30 in the morning and 30 in the afternoon. All general behaviours (rest, locomotion, exploration, observation and maintenance) of all individuals were also listed. For each chick we noted what type of rest strategy was used: alone, huddling or warmed. Then we recorded in what posture the mother warmed: covering (i.e. chicks are fully hidden by feathers of the mother) or non-covering (i.e. the mother is high posture or lying on the side not allowing chicks to be warmed well). We also noted the distance between each chick and the mother and with other chicks: 0 (in warming with mother or in huddling with chicks), contact (chick touching the individual), near (distance is less than one chick length), proximity (distance of one chick to 2 chicks' length), distant (distance between two chicks length and half of the cage) and opposite (distance longer than half of the cage). From these surveys, an index of interindividual distance (ID) was calculated according to the formula:

ID

$$= \frac{(N^{opposite} + (N^{distant} \times 0.8) + (N^{proximity} \times 0.6) + (N^{near} \times 0.4) + (N^{contact} \times 0.2))}{Total\ Nscan}$$

This index was calculated by cage between mother and unrelated or related chicks, between unrelated chicks or related chicks and between unrelated and related chicks.

FOCUS: we recorded the frequency of interactive behaviours between a mother and each chick and when it was possible which was the initiator and the receptor, continuously for two 5 min. sessions. For the mother, we noted maternal vocalizations, trampling, contact breaks and agonistic behaviours: pecks (mother pecked chick by a rapid movement of the bust), attacks (mother runs after chick which escapes, and tends to peck it). For chick, we recorded call cries, successful and unsuccessful solicitations (chicks gently pecking the feathers of the mother and/or pushing them to slip below followed by a phase of warming or avoidance of mother).

Reaction to separation: on PHD₁₁, to see if the relationship between mother and chicks may be different according to relatedness, we removed chicks from the cage and we placed them in a similar cage in another room and we noted the chicks' reaction for 3 min. We recorded latencies to call and to walk, number of calls and steps and latency of comfort behaviour (feeding, rest, maintenance).

Behavioural traits assessment of chicks

Several complementary tests were performed to get a comprehensive idea of individual temperament particularly about fearfulness and sociality.

Separation from siblings. With this test, we assessed the reactivity of the chicks to the isolation. So, on PHD₁₆, we removed one chick and placed it in a similar cage to its home cage in another room and for 3 minutes, we noted latencies of distress call and of first steps and their frequencies. Then, we replaced it and, after a 1/4 hour, we took a second chick. Unrelated and related chicks were tested alternately.

Runway test. This test assesses the motivation of the quail to reach a social stimulus (Mills & Faure, 1991). The apparatus was a long corridor (150×20×20cm) with a cage (20×35×20cm) at one end containing two unfamiliar chicks of the same age as the test chick. The test chick was placed in a small wooden box (18×18×18cm) at the other end. The box was kept closed for 1 minute and then it was opened: we recorded latency to leave the small box and once out, the box was delicately closed again. The tunnel was divided into 4 virtual segments, with, starting from the test chick's end: zones A, B, C (32cm for each part) and P (14cm, the part nearest to the social stimulus). During a period of 3 minutes, we recorded the time to reach zone P, the time spent in each zone, latency to emit first call, and the number of attempts to reach conspecifics and to peck the cage. It was performed on PHD₁₈.

Emergence test and response to a sudden predator call. This test assesses the shyness/boldness of an individual and its sociality confronted to a novel open environment, in social isolation. Individuals were enclosed individually, for 1mn, in a dark wooden box (18×18×18cm) placed near the input of a wooden lighted test cage (62×60×30cm). The floor was covered with wood shavings and one wall is an observation window where light passed through hiding the experimenter. After opening, chick had 3mn to exit and latencies to pass head and whole body out of box and this was recorded.

If the chick did not come out, we put a maximal score of 180s. Then if there was output, the latency of first distress call, their number and all fear (low and high postures, pacing, freezing) and comfort behaviours (dustbathing) in a cage for 3 min were noticed. Then, a sudden noise, cries of buzzard (natural predator) of 60 dBs was diffused for 10 sec and the immediate reaction of the individual was recorded, especially time of freezing and number of steps during a period of 30s. This test was carried out on PHD17.

Open Field test & novel object. We deposited the individual in a centre of a brightly lit unfamiliar arena (\varnothing 120cm, H60cm) and we noted for 5 min, behind a one-way mirror, latencies of the first distress call and of the first step, their number and the frequencies of fear behaviours (freezing, pacing, high and low observation postures). Then, we switched off the light and we deposited a new object (a brown cylinder \varnothing 7cm, H15cm), in the part opposite of the chick. After switching on the light, we noted the latency to approach, to reach the object part, to touch it, and all occurrences of fear behaviours during 3 min. This test was carried out on PHD24&25.

Statistical analyses

For analysing mother and chicks' behaviour during mothering period, we have performed two principal component analyses (PCA) with, for the first, the main variables of maternal behaviour, and for the second, the main variables of chicks' interactions with mother and general activities, from each observation day. We employed a varimax rotation to maximise the independency between components (Abdi 2003) and scaled the variables. We chose a criterion of PC loading of $|0.5|$ or higher to consider a variable relevant to a specific component. Factorial scores from each PCA component were examined with a general linear mixed models on repeated measures (GLMMr) to study the influence of time, relatedness (fixed factors) and their interaction on mothers' and chicks' behaviour. We considered mothers as a random factor. The distributions used were Gaussian after logit transformation if there was no-normality of residuals. We used LSD tests for post-hoc comparisons.

Distances between chicks according their relatedness were analysed using GLMMr with the mother and the interaction between the relatedness of the 2 individuals of the distance as random factors. The reaction of chicks to the mother's separation were

analysed with general linear mixed models (GLMM), relatedness was fixed factor and mother was random factor. The distributions used were Gaussian after logit transformation if there was no-normality of residuals for continuous variables and Poisson for occurrences with checkout of variances' homogeneity by a Levene test.

To analyse data on behavioural development of chicks, we made a third PCA analysis by varimax rotation with the data of behavioural tests to describe the emotivity and sociality profile of chicks according to relatedness. Factorial scored obtained were analysed by GLMM with relatedness as fixed factor and mothers as random factor.

The threshold of significance was 0.05 and the tendencies between 0.1 and 0.05 were mentioned. PCA were realised with XLStat (www.xlstat.com) and scores were analysed with SPSS Statistics 20. (IBM).

RESULTS

Mothing study

Maternal behaviour: Maternal behaviour PCA highlighted two components with eigenvalues greater than one and which together explained 60.79% of the variance. The first component (34.79%) was mainly represented by two opposite variables, the mother-chicks' distance and the percentage of warming time, so we named "Distance/Warming" (Fig 1). The second component (25.99%) was mainly represented by three variables of avoidance and neglected behaviours, and was termed "Rejection" (Fig 1).

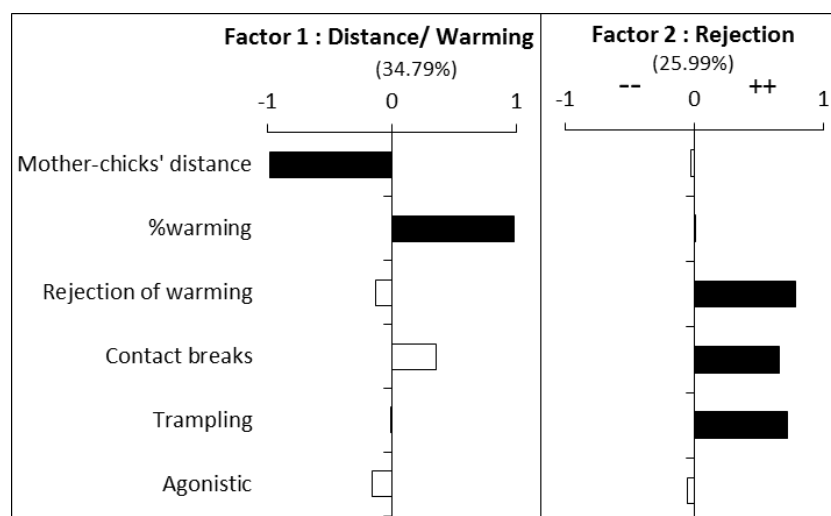


Figure 1: Maternal behaviour during the mothering period described by the 6 main behavioural variables on the first two axes of PCA with varimax rotation. The first axis represents mother-chicks' distance and warming. The second is the level of chicks' rejection by mother.

GLMMr comparisons revealed a time effect on both components (Distance/Warming: $F_{3,272}=136.0$, $P<0.001$; Rejection: $F_{3,272}=17.43$, $P<0.001$) (Fig 2). There were nor significant relatedness effect (Distance/Warming: $F_{1,274}=0.139$, $P=0.709$; Rejection: $F_{1,274}=0.221$, $P=0.638$) either significant time \times relatedness effect (Distance/Warming: $F_{7,268}=1.360$, $P=0.255$; Rejection: $F_{7,268}=0.553$, $P=0.646$).

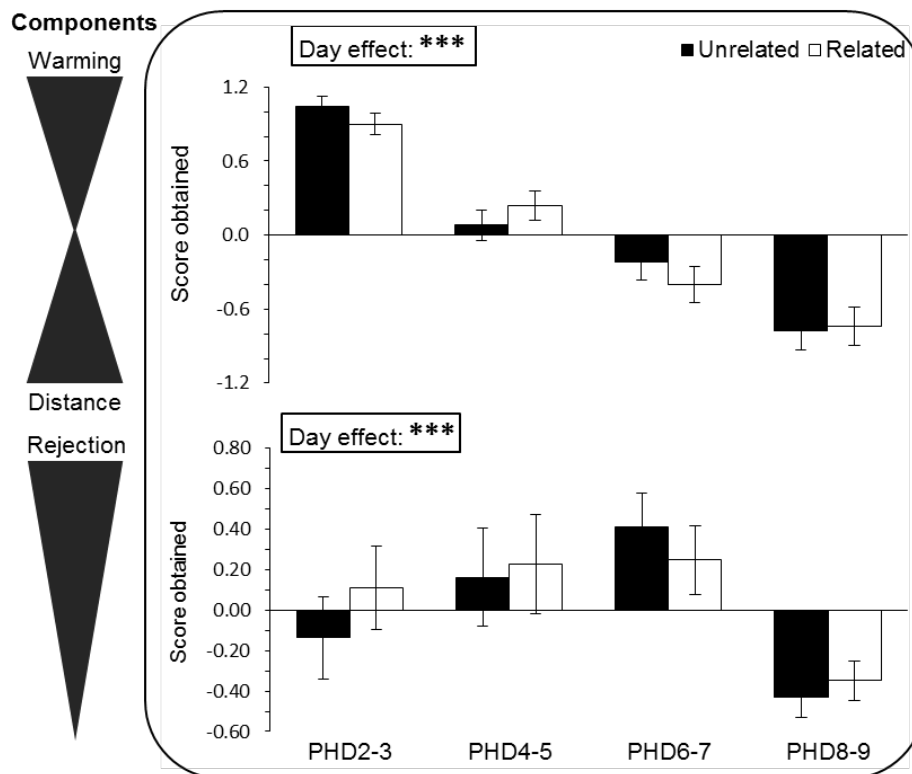


Figure 2: Scores (means (\pm SE) of maternal behaviour PCA on the two axis “Distance/warming” & “Rejection”, in relation to day, according relatedness: unrelated (black bars, $N=35$) and related chicks (white bars, $N=34$). The boxes give the general result of the LMr Test (there are no significant interactions effects), and the result of Post-hoc LSD are on the graph: #: $P<0.10$ & ***: $P<0.001$.

Chicks’ behaviour: Chicks’ behaviour PCA highlighted two components with eigenvalues greater than one and which together explained 47.40% of the variance. The first component (24.50%) was mainly represented by two variables, the percentage of active behaviour (exploration, locomotion, feeding) and maintenance (grooming, defecation, bathing) and so was named “Activity” (Fig 3). The second component (22.90%) was mainly represented by three variables of interaction with mother, neutral or positive (contact break and warming attempts) opposite to negative ones (escape) and called “Interaction with mother” (Fig 3).

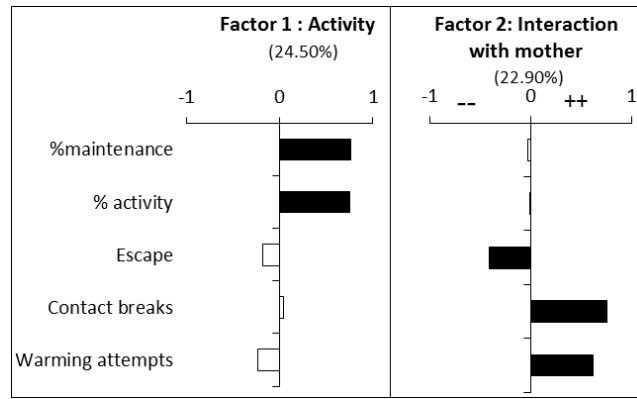


Figure 3: Chicks’ behaviour during the mothering period described by the 5 main behavioural variables on the first two axes of PCA with varimax rotation. The first axis represents chicks’ activity and maintenance. The second is the interactions with mother.

GLMMr comparisons revealed a time effect on “Activity” component ($F_{3,272}=20.24$, $P<0.001$) but not on “Interaction with mother” component ($F_{3,272}=1.737$, $P=0.160$) (Fig 4). There was no significant relatedness effect on “Activity” ($F_{1,274}=1.097$, $P=0.296$) and a tendency for unrelated chicks to make more neutral and positive interaction with mother ($F_{1,274}=2.767$, $P=0.097$) (Fig 4). There were no significant time×relatedness effects (Activity: $F_{7,268}=0.578$, $P=0.630$; Interaction with mother: $F_{7,268}=0.572$, $P=0.634$).

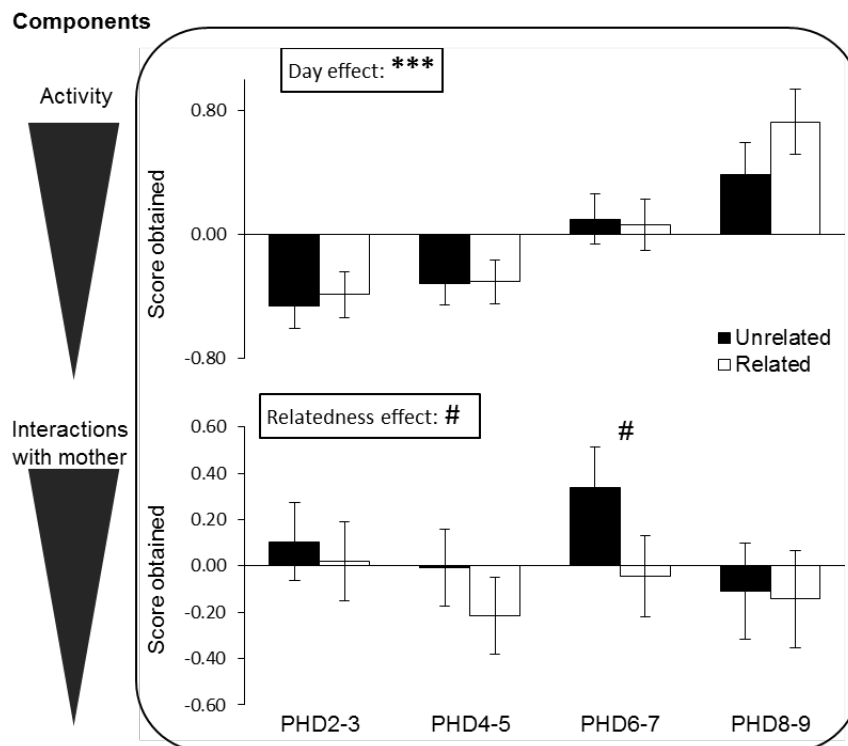


Figure 4: Scores (means ±SE) on the two axes “Activity”& “Interaction with mother”, in relation to day, according relatedness: unrelated (black bars, N=34) and related chicks (white bars, N=35). The boxes give the significant results of the GLMMr Test (there are not any interactions effects) and the result of Post-hoc LSD are on the graph: #:P<0.10& ***:P<0.001

Distances: GLMMr showed a significant time effect on the distance between chicks ($F_{4,595}=63.74$, $P<0.001$) (Fig 5), no significant difference according to their relatedness ($F_{2,597}=0.981$, $P=0.376$) and no interaction time \times relatedness ($F_{14,585}=0.648$, $P=0.738$).

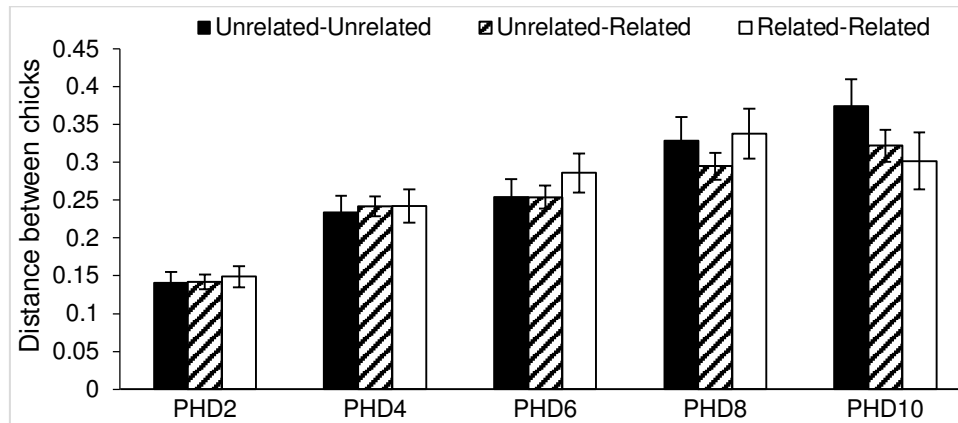


Figure 5: Distance (means \pm SE) between chicks according their relatedness: between unrelated & unrelated (black bars), unrelated and related (hatched bars) & related and related (white bars). GLMMr Test.

Reaction to mother's separation: there were no significant differences between chicks according their relatedness in call latency (Unrelated = 90.78 ± 15.12 secondes; Related = 117.36 ± 14.23 secondes; GLMM: $F_{1,67}=7.143$; $P=0.103$) and number of calls (Unrelated = 7.66 ± 3.13 ; Related = 9.88 ± 2.95 ; GLMM: $F_{1,67}=0.450$; $P=0.505$).

Behavioural development assessment of chicks

Behavioural tests PCA highlighted three components with eigenvalues greater than one and which together explained 54.22% of the variance (Fig 6). The first component (variance: 26.99% and 22.16% after varimax rotation) represented the emotivity profile of our chicks. The high loadings could assimilate with the passive strategy while negative loadings were illustrated the active strategy. The second component (variance: 15.06% and 14.66% after varimax rotation) was defined by social motivation in presence of conspecifics represented by high loadings. The third component (variance: 12.16% and 17.55% after varimax rotation) was the reaction to isolation with high loading for strong response, labelled "social motivation without conspecifics".

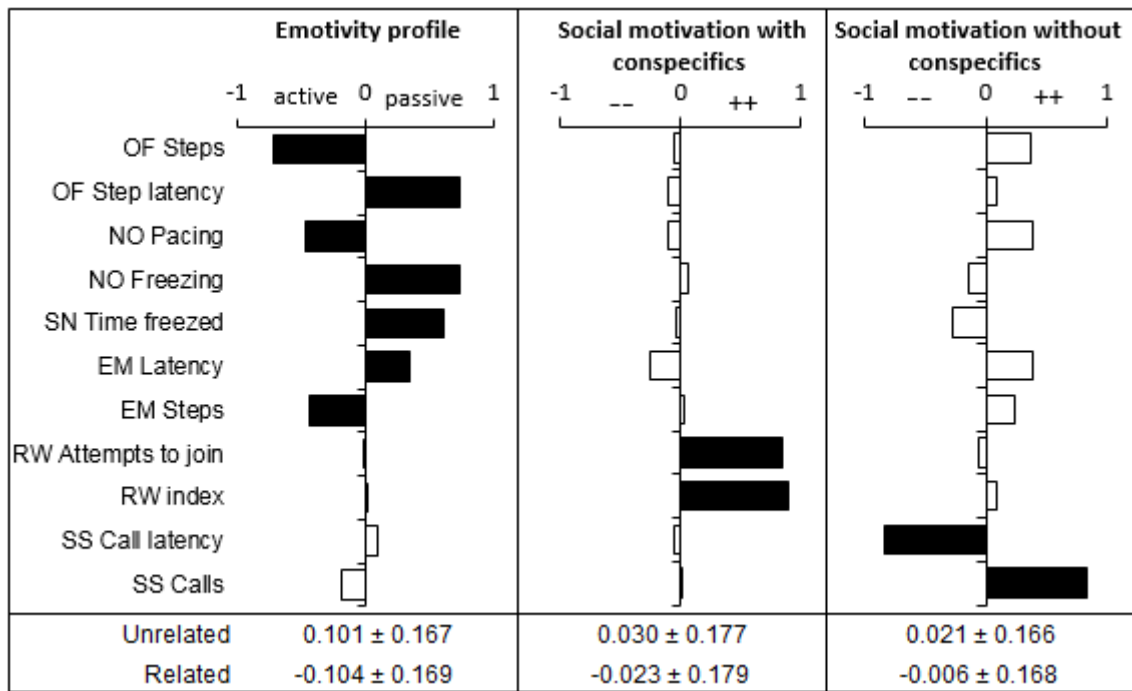


Figure 6: Behavioural traits of chicks described by the 11 main test variables on the first three components of PCA with varimax rotation and the scores (mean \pm S.E.) obtained by chicks according relatedness ($N_{\text{Unrelated}}=35$, $N_{\text{Related}}=34$). The first component represents active or passive emotivity profile (22.16%). The second component is social motivation with conspecifics (14.66%) and the third is social motivation without conspecifics (17.55%): “++” for more social and “--” for less social motivation. OF: Openfield; NO: Novel Object; SN: Sudden Noise; E: Emergence; RW: Runway test; SS: Social Separation. GLMM Tests.

There were neither significant effect of relatedness neither on emotivity profile (GLMM, $F_{1,67}=0.740$, $P=0.393$) nor on social motivation with conspecifics ($F_{1,67}=0.062$, $P=0.803$) or on social motivation without conspecifics ($F_{1,67}=0.015$, $P=0.903$).

DISCUSSION

Our results suggest that maternal behaviour is not of significant difference towards unrelated or related chicks present in the same brood, as well as the behaviour of chicks themselves. In addition there is no difference in the mother-chicks or chick-chicks distances according to their relatedness. Thus unrelated and related chicks having experienced a substantially similar mothering, have not developed significantly different emotivity profile or social behaviour.

Earlier studies in eider had shown that the adoption of chicks were accompanied by an increased aggressiveness of parents (Öst & Bäck 2003) and adopted chicks were generally found at a greater distance than related chicks (Öst & Bäck 2003; Nastase &

Sherry 1997) .However these species of birds live in colonies and we can observe both nest parasitism, a foreign female lays eggs in the nest of another; or adoption of chicks during breeding (Andersson & Ahlund 2000; Choudhury et al. 1993). Parents recognize the presence of a stranger chick but accept it. In this case, the increase of parental aggression may be related to the recognition of the presence of a stranger and then remains temporary, as is the case with the stork on the first day of the adoption (Redondo et al. 1995). It may also be related to maintaining in periphery of adopted chicks by parents, and is then coupled with a greater distance between parents and adopted chicks; to reduce the chances of predation on their related chicks (Eadie 1988). However, here the quail is a precocial bird of which the female raises its young alone (Orcutt & Orcutt 1976). Thus, the risk of breeding chicks which are not her own, especially at hatching, is greatly limited. This is why quail has no strong ecological constraint imposing her to develop important behavioural methods of unrelated discrimination. However, the quail is perfectly able to recognize a familiar individual from an unfamiliar one (Jones Mills & Faure 1996; Schweitzer et al. 2009). In our study the adoption of unrelated quail chicks was realized on the first day of mothering at the same time as related chicks. It takes a few days to set up mutual recognition by association between mothers and chicks (Collias & Jahn 1959, Ramsay 1951). This recognition could even happen before hatching since chicks already emit different kind of cries in their egg to which the female usually responds with cooing. This mother's response is not immediate and requires prolonged exposure to chicks' cries (Guyomarc'h 1971). So we can well imagine that during a late adoption, the behaviour of the mother would have been different and that she could show aggressive behaviour towards those unfamiliar chicks, as was the case for storks (Redondo et al. 1995), chicken and ducks (Ramsay 1951).

The process that underlies a difference of the mother's behaviour towards unrelated or related young involves two mechanisms: first the cognitive ability to recognize young related or unrelated, then the distinctive behaviour expressed by the female towards each of both of the young, i.e. discrimination (Hayes et al. 2004). These two mechanisms, if necessary, are independent of each other (Mateo 2002). Thus, the fact that quail do not behave differently towards the unrelated or related chicks from the first day means either (1) she does not recognize her chicks according their relatedness, or (2) the cost

of rejecting these unrelated chicks is higher than that to breed them. Indeed, when mothers raise their chicks alone, where there are any other individual and brood parasitism do not occur, they invest by default only on their own chicks. So mothers can recognize their nest or their raising area indirectly but not their chicks directly (Mateo 2004). Or, as kin recognition is still important for reproduction, maybe individuals can recognize relatedness but mother would not discriminate the chicks. In the chili degu for example, the female is able to recognize its related youth or the unrelated ones but does not act differently towards them in terms of interactions or retrieval (Ebensperger, Hurtado & Valdivia 2006).

In both of these cases, the cost of recognition/discrimination between related and unrelated seems not to make any profits or even be more expensive than to take care of them (Mateo 2002). The quail chicks are precocial, walk and actively follow the mother shortly after hatching. Even if they are able to eat alone, they need to be warmed up and regularly seek the mother even when she rejects them. The female would have to expend considerable energy to get to reject them. Especially as compared to altricial species, which must feed their nestlings, and so practice "shared" care, i.e. whose the direct benefit concerns only one chick (Lazarus & Inglis 1986), quail as a precocial species have less to invest in post-hatching maternal care. The warming up and protection against predators she provides can be considered here as an "unshared" parental care, which means it is beneficial to all individuals of the brood (Lazarus & Inglis 1986) and is therefore less expensive. Indeed, chicks are highly synchronized during the breeding period (Lumineau et al. 2001; Aigueperse et al. in press), and maternal behaviour increases this synchronization (Wauters et al. 2002). They warm up together under the mother and are relatively close to each other which optimizes the care received. So, within the brood itself, unrelated and related chicks would have no advantage in discriminating amongst themselves. In this sense our results did not actually show a behaviour or a distance between chicks whether related or not. On the contrary, they remain closer to each other irrespective of their relatedness. In this way, the mother has a clear role of synchroniser because when chicks are raised without a mother they are closer and interact more with related siblings (Waldman & Bateson 1989). They are also more synchronized between related than non-related when they are not brooded by a mother (Pincemy & Guyomarc'h 2004). Rhythmicity has a genetic basis which can

facilitate the synchronisation between related individuals (Guyomarc'h et al. 1998), but the presence of a mother can regulate this rhythm (Formanek et al. 2011). However, this influence would depend on the flexibility of the intrinsic behavioural characteristics of the chicks (Houdelier et al. 2011).

Many experiments were based on adoptions to show a non-genetic transmission of some behaviours (reviewed in Houdelier et al. 2012). It appears as the standard line of chicks adopted by mothers selected for high or low sociality have similar social characteristics to the adoptive mother (Formanek et al. 2008). Similarly when chicks were adopted by mothers of high emotivity, they have stronger emotivity than those adopted by mothers of low emotivity, even after weaning (Richard Yris et al. 2005; Houdelier et al. 2011). However if these experiences have clearly shown the influence of the adoptive mother on the behavioural development of chicks, a legitimate question arises, namely would the adoption of an unrelated chick in itself not have changed the development of these chicks by a different maternal behavioural expression in particular? For instance, in mice, the mother is more maternal towards an adopted pup, licking them more, which then leads to a decrease of pup responsiveness in a stressful situation of separation (Darnaudéry et al. 2004). Indeed young are not only sensitive to the fact of having a mother or not but also to her behaviour (Ten Cate 1989). For example, social motivation expressed by chicks is positively correlated with rejection rates expressed by adoptive mothers (Pittet et al. 2014a). Our experience shows here that the mother's behaviour is not changed towards related or unrelated chicks. So it was not surprising that it also shows that emotivity profile and social motivation with or without conspecifics have not been affected differently between unrelated and related chicks.

In conclusion, the relatedness in adoption is not a major factor in the variation of maternal behaviour in quail. The ecological characteristics of this species, precocial with a solitary breeding, does not imply that females develop sharp discriminatory mechanisms towards unrelated and related chicks. The familiarity that is set up with its young during the first days after hatching would be a more suitable mechanism to fight against an investment towards alien chicks than may appear. It remains to determine whether the adoptive mother is just indiscriminate between its young but able to

recognize a related/unrelated chick or if it does not have this ability to distinguish between them, our experience cannot answer this question.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Margaret Whittaker for improving the English of this article.

REFERENCES

- Abdi, H.** (2003). Factor rotations in factor analyses. *Encyclopedia for Research Methods for the Social Sciences*. Sage: Thousand Oaks, CA, 792–795.
- Anctil, A., & Franke, A.** (2013). Intraspecific adoption and double nest switching in peregrine falcons (*Falco peregrinus*). *Arctic*, 222–225.
- Andersson, M., & Åhlund, M.** (2000). Host–parasite relatedness shown by protein fingerprinting in a brood parasitic bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(24), 13188–13193. <https://doi.org/10.1073/pnas.220137897>
- Barbazanges, A., Vallée, M., Mayo, W., Day, J., Simon, H., Le Moal, M., & Maccari, S.** (1996). Early and later adoptions have different long-term effects on male rat offspring. *The Journal of Neuroscience*, 16(23), 7783–7790.
- Bateson, P.** (1982). Preferences for cousins in Japanese quail. *Nature*, 295(5846), 236–237. <https://doi.org/10.1038/295236a0>
- Boncoraglio, G., Caprioli, M., & Saino, N.** (2009). Fine-tuned modulation of competitive behaviour according to kinship in barn swallow nestlings. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276(1664), 2117–2123. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0085>
- Boncoraglio, G., & Saino, N.** (2008). Barn swallow chicks beg more loudly when broodmates are unrelated. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(1), 256–262. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01441.x>
- Choudhury, S., Jones, C. S., Black, J. M., & Prop, J.** (1993). Adoption of young and intraspecific nest parasitism in barnacle geese. *The Condor*, 95(4), 860–868. <https://doi.org/10.2307/1369423>
- Collias, N. E., & Jahn, L. R.** (1959). Social behavior and breeding success in Canada geese (*Branta canadensis*) confined under semi-natural conditions. *The Auk*, 76(4), 478–509. <https://doi.org/10.2307/4082315>
- Darnaudéry, M., Koehl, M., Barbazanges, A., Cabib, S., Le Moal, M., & Maccari, S.** (2004). Early and later adoptions differently modify mother-pup interactions. *Behavioral Neuroscience*, 118(3), 590–596. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.3.590>
- Eadie, J. M., Kehoe, F. P., & Nudds, T. D.** (1988). Pre-hatch and post-hatch brood amalgamation in North American Anatidae: a review of hypotheses. *Canadian Journal of Zoology*, 66(8), 1709–1721. <https://doi.org/10.1139/z88-247>
- Ebensperger, L. A., Hurtado, M. J., & Valdivia, I.** (2006). Lactating females do not discriminate between their own young and unrelated pups in the communally breeding rodent, *Octodon degus*. *Ethology*, 112(9), 921–929. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01251.x>
- Emlen, S. T., Reeve, H. K., Sherman, P. W., Wrege, P. H., Ratnieks, F. L. W., & Shellman-Reeve, J.** (1991). Adaptive versus nonadaptive explanations of behavior: the case of alloparental helping. *The American Naturalist*, 138(1), 259–270.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., & Richard-Yris, M.-A.** (2008). Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology*, 114(9), 817–826. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01536.x>

- Formanek, L., Richard-Yris, M. A., Houdelier, C., & Lumineau, S. (2011). Rhythmic birds show a better social integration than arrhythmic birds. *Chronobiology International*, **28**(1), 48–57.
- Guyomarc'h, J. C. "Les cris maternels chez les Gallinacés et leur ontogénèse." *J. Psychol. Norm. Pathol* **34** (1971): 381-400.
- Guyomarc'h, C., Lumineau, S., & Richard, J. P. (1998). Circadian rhythm of activity in Japanese quail in constant darkness: variability of clarity and possibility of selection. *Chronobiology International*, **15**(3), 219–230.
- Hayes, L. D., O'Bryant, E., Christiansen, A. M., & Solomon, N. G. (2004). Temporal changes in mother-offspring discrimination in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Ethology Ecology & Evolution*, **16**(2), 145–156–145–156. <https://doi.org/10.1080/08927014.2004.9522643>
- Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Guibert, F., De Margerie, E., Augery, M., & Richard-Yris, M.-A. (2011). Development of fearfulness in birds: genetic factors modulate non-genetic maternal influences. *PLoS ONE*, **6**(1), e14604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014604>
- Houdelier, C., Pittet, F., Guibert, F., de, M. E., & Lumineau, S. (2013). Non-genetic inheritance in birds: transmission of behaviour from mother to offspring. *Non-Genetic Inheritance*, **1**, 62–68. <https://doi.org/10.2478/ngi-2013-0007>
- Jones, R. B., Mills, A. D., & Faure, J. M. (1996). Social discrimination in Japanese quail *Coturnix japonica* chicks genetically selected for low or high social reinstatement motivation. *Behavioural Processes*, **36**(2), 117–124.
- Kalmbach, E. (2006). Why do goose parents adopt unrelated goslings? A review of hypotheses and empirical evidence, and new research questions. *Ibis*, **148**(1), 66–78. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00496.x>
- Kouba, M., Bartoš, L., Šindelář, J., & Šťastný, K. (2016). Alloparental care and adoption in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*). *Journal of Ornithology*, 1–7. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1381-z>
- Laviola, G., & Alleva, E. (1995). Sibling effects on the behavior of infant mouse litters (*Mus domesticus*). *Journal of Comparative Psychology*, **109**(1), 68–75. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.109.1.68>
- Lazarus, J., & Inglis, I. R. (1986). Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Animal Behaviour*, **34**(6), 1791–1804.
- Lumineau, S., Guyomarc'h, C., & Richard, J.-P. (2001). Ultradian rhythm of activity in Japanese quail groups under semi-natural conditions during ontogeny: functional aspects and relation to circadian rhythm. *Biological Rhythm Research*, **32**(3), 373–400. <https://doi.org/10.1076/brhm.32.3.373.1339>
- Mateo, J. M. (2002). Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **269**(1492), 721–727. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1947>
- Mateo, J. M. (2004). Recognition systems and biological organization: The perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici*, **41**(6), 729–745.
- McKaye, K. R., & McKaye, N. M. (1977). Communal care and kidnapping of young by parental cichlids. *Evolution*, **31**(3), 674–681. <https://doi.org/10.2307/2407533>
- Mills, A. D., & Faure, J. M. (1991). Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*, **105**(1), 25–38.
- Misanin, J. R., Zawacki, D. M., & Krieger, W. G. (1977). Differential maternal behavior of the rat dam toward natural and foster pups: Implication for nutrition research. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **10**(4), 313–316. <https://doi.org/10.3758/BF03329346>
- Nastase, A. J., & Sherry, D. A. (1997). Effect of brood mixing on location and survivorship of juvenile Canada geese. *Animal Behaviour*, **54**(3), 503–507. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0441>
- Orcutt Jr, F. S., & Orcutt, A. B. (1976). Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk*, **93**(1), 135–141.
- Öst, M., & Bäck, A. (2003). Spatial structure and parental aggression in eider broods. *Animal Behaviour*, **66**(6), 1069–1075. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2300>

- Ostermeyer, M. C., & Elwood, R. W. (1983). Pup recognition in *Mus musculus*: Parental discrimination between their own and alien young. *Developmental Psychobiology*, **16**(2), 75–82. <https://doi.org/10.1002/dev.420160202>
- Penteriani, V., & Del Mar Delgado, M. (2008). Brood-switching in Eagle Owl *Bubo bubo* fledglings. *Ibis*, **150**(4), 816–819.
- Pincemy, G., & Guyomarc'h, C. (2004). Synchronization of ultradian rhythms of activity in young Japanese quail: effect of kin relationships. *Biological Rhythm Research*, **35**(4–5), 289–298. <https://doi.org/10.1080/09291010400003479>
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S. (2012). Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *PLoS ONE*, **7**(5), e36835. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036835>
- Pittet, F., Houdelier, C., de Margerie, E., Le Bot, O., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S. (2014a). Maternal styles in a precocial bird. *Animal Behaviour*, **87**, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.025>
- Pittet, F., Houdelier, C., & Lumineau, S. (2014b). Precocial bird mothers shape sex differences in the behavior of their chicks. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, **321**(5), 265–275. <https://doi.org/10.1002/jez.1858>
- Pusey, A. E., & Packer, C. (1994). Non-offspring nursing in social carnivores: minimizing the costs. *Behavioral Ecology*, **5**(4), 362–374. <https://doi.org/10.1093/beheco/5.4.362>
- Ramsay, A. O. (1951). Familial recognition in domestic birds. *The Auk*, **68**(1), 1–16. <https://doi.org/10.2307/4080792>
- Redondo, T., Tortosa, F. S., & deREYNA, L. A. (1995). Nest switching and alloparental care in colonial white storks. *Animal Behaviour*, **49**(4), 1097–1110. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0138>
- Richard-Yris, M. A. (1994). Comportement parental chez les gallinacées : Importance du facteur émotivité dans la vitesse d'émergence des réponses parentales. Apport du modèle caille japonaise. In *Comportement et bien-être animal* (INRA editions, pp. 61–77). Paris: Picard M., Porter R.H., Signoret J.D.
- Richard-Yris, M. A., Michel, N., & Bertin, A. (2005). Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Developmental Psychobiology*, **46**(1), 1–12.
- Riedman, M. L. (1982). The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Quarterly Review of Biology*, **57**(4), 405–435.
- Sánchez-García, C., Alonso, M. E., Pérez, J. A., Rodríguez, P. L., & Gaudioso, V. R. (2011). Comparing fostering success between wild-caught and game farm bred captive red-legged partridges (*Alectoris rufa*, L.). *Applied Animal Behaviour Science*, **133**(1–2), 70–77. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.04.012>
- Schaedelin, F. C., Dongen, W. F. D. van, & Wagner, R. H. (2012). Nonrandom brood mixing suggests adoption in a colonial cichlid. *Behavioral Ecology*, **24** (2) 540–546. ar5195. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars195>
- Schweitzer, C., Poindron, P., & Arnould, C. (2009). Social motivation affects the display of individual discrimination in young and adult Japanese quail (*Coturnix japonica*). *Developmental Psychobiology*, **51**(4), 311–321. <https://doi.org/10.1002/dev.20370>
- Sohyeon, J., & Sang-im, L. (2016). Effect of kinship on the allopreening among juvenile Bengalese finches. *Animal Cells and Systems*, **0**(0), 1–5. <https://doi.org/10.1080/19768354.2016.1194318>
- Spottiswoode, C. N., Kilner, R. M., & Davies, N. B. (2012). Brood parasitism. *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, 226–356.
- Ten Cate, C. (1989). Stimulus movement, hen behaviour and filial imprinting in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Ethology*, **82**(4), 287–306. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00509.x>
- Waldman, B., & Bateson, P. (1989). Kin association in Japanese quail chicks. *Ethology*, **80**(1–4), 283–291.
- Wauters, A.-M., Perré, Y., Bizeray, D., Leterrier, C., & Richard-Yris, M.-A. (2002). Mothering influences the distribution of activity in young domestic chicks. *Chronobiology International*, **19**(3), 543–559.



Chapitre 2 :

Influence du

comportement du

jeune

INTRODUCTION

Au-delà du lien génétique entre la mère et le jeune, des effets prénataux subis par le jeune pourraient également moduler le comportement maternel. En effet, des expériences menées chez plusieurs espèces de rongeurs montrent que des mères adoptives stressées ou non stressées procurent moins de soins (léchage et ramener au nid) à des jeunes ayant été prénatalement stressés par rapport aux jeunes non stressés (Moore and Power 1986 ; Takahashi et al. 1988 ; Meek et al. 2001). Ces auteurs argumentent que les jeunes stressés prénatalement crient moins et donc sollicitent moins l'attention de la mère. D'autres études montrent qu'en effet le comportement des jeunes et en particulier leurs sollicitations est un facteur de variation déterminant du soin parental (Kilner 1995 ; Kolliker & Richner 2001). Or chez la caille, il a été précédemment montré qu'un stress prénatal influence le développement comportemental des cailleteaux et que ceux-ci se montrent plus émotifs et motivés socialement (Guibert et al. 2010).

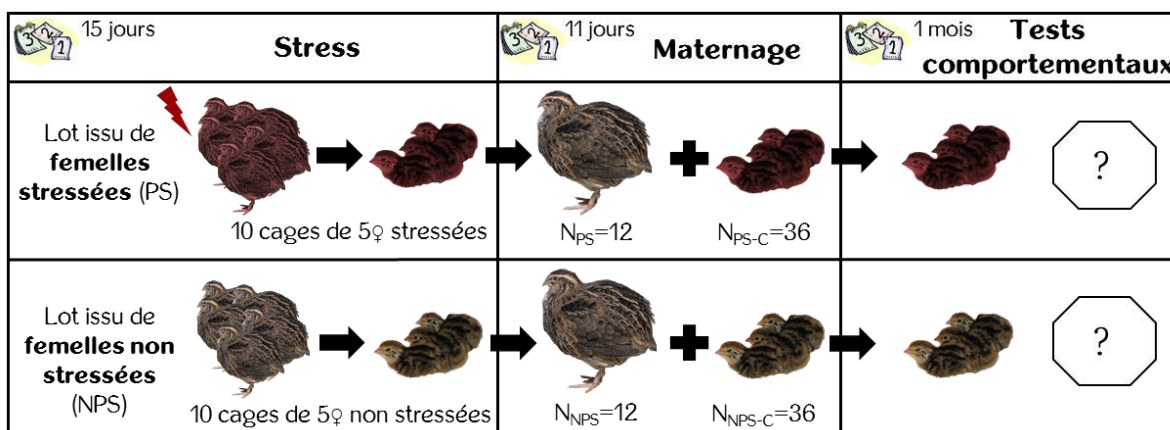
OBJECTIFS

Notre expérience a donc visé à déterminer :

1. Si le comportement maternel était modifié en présence de jeunes issus de femelles stressées.
2. Si ces cailleteaux issus de femelles stressées, connus pour avoir des comportements modifiés à long terme avaient également un comportement différent envers leur mère.
3. Si ces différences potentielles ont eu des conséquences sur le développement comportemental des jeunes.

METHODE

Nos deux lots de cailleteaux ont été obtenus après avoir soumis des femelles pondeuses à une procédure de stress social (Guibert et al. 2010). Nous avons formé un lot avec une mère adoptive (**PS**) et 3 cailleteaux issus de femelles stressées (**PS-C**) ; un lot avec une mère adoptive (**NPS**) et 3 cailleteaux issus de femelles non stressées (**NPS-C**).




RESULTATS

1. Les mères PS émettent plus de vocalisations maternelles et se montrent moins agressives envers leurs jeunes que les mères NPS tout au long du maternage.
2. En fin de maternage, les cailleaux PS sollicitent plus leur mère au réchauffement alors que les cailleaux NPS émettent plus de cris de détresse.
3. Les cailleaux PS ont eu une croissance plus importante que les NPS et ont développé un profil émotionnel plus proactif. En revanche aucune différence de socialité n'a été relevée.



CONCLUSION

- Les mères ont donc bien un comportement différent envers des cailleaux issus de femelles stressées ou non. Elles se montrent **plus maternelles** sur une plus longue période et semblent ainsi mieux répondre aux besoins exprimés par les cailleaux. Le ou les mécanisme(s) par le(s)quel(s) ces besoins s'expriment restent à déterminer mais le **comportement des jeunes** semble être un facteur important.
 - La **qualité du soin** apporté par les mères influe sur le développement émotionnel des cailleaux qui, **moins agressés**, développent une émotivité plus **active**.
- 

OVERPROTECTIVE MOTHERS FOR CHICKS OF STRESSED FEMALES

Nadège Aigueperse¹, Océane Le Bot¹, Cécilia Houdelier¹, Emmanuel de Margerie², Sophie Lumineau¹

(1) Université de Rennes 1, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France.

(2) CNRS, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France

Corresponding author: S. Lumineau, UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes I, Bâtiment 25, Campus de Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, CS74205, 35042 Rennes, France.

e-mail address: sophie.lumineau@univ-rennes1.fr

Abstract

Maternal behaviour presents significant inter-individual variability as mothers' care of their offspring differs in relation to their breeding experience and/or age. Here we investigated the role chicks played as modulator of quail's maternal behaviour. We evaluated how adoptive quail mothers (unstressed) raised chicks of females that had been either stressed (PS) or non-stressed (NPS) during laying. We demonstrated previously that our social stress procedure during laying increases levels of yolk steroid and chicks' emotional reactivity. We found that, compared to NPS-C mothers, PS-C mothers remained closer to their chicks, were less aggressive and negligent towards chicks, emitted more maternal vocalisations and called their chicks more when separated from them. Moreover, PS chicks made more solicitations on their mother. After the mothering period, we found that PS and NPS chicks had developed two types of emotivity profiles and PS chicks were more able to solve a detour task. Our results show that mothers responded to chicks' behavioural changes caused by prenatal stress by adapting their maternal behaviour. The behavioural development of these chicks was influenced by their mother's behaviour. The mother-young relationship is a dynamic interactive system in which young play a significant role.

Keywords: prenatal, stress, maternal behaviour, aggressiveness, proactive, reactive

INTRODUCTION

Maternal behaviour varies between species but also between individuals of the same species (Fairbanks 1996; Pittet et al. 2013a). Differences in mothering profiles, particular to each female and consistent over each period of care, are called maternal style (Fairbanks 1996). Maternal styles are well known in primates (Berman 1990; Maestripieri 1993) and rodents (Liu et al. 1997), and have been demonstrated recently in birds (Pittet et al. 2014a). Several factors are known to influence the quality and the quantity of care provided by mothers as their experience (Maestripieri 2005, Pittet et al. 2013b), age (Pittet et al. 2012) or temperament (Huver et al. 2010, Pittet et al. 2014b).

However, mammals' and altricial birds' maternal care also depends on their young. Their number often determines the amount and duration of caring: the more the offspring are and the less the mother stays in her nest (rats: Grota & Ader 1969, harriers: Leckie et al. 2008). Sex, condition or age of the young can also influence maternal behaviour (White et al. 2007, Stehulová et al. 2013, Richards 1966). Offspring's behaviour is an important factor controlling maternal behaviour in some species, in particular through their solicitations (Kilner & Johnstone 1997). For example, offspring of stressed rodent females are more active and cry less; adoptive mothers (stressed or not) nurse and groom them less (Meek et al. 2001). Altricial bird parents as pigeons and canaries (Mondloch 1995, Kilner 1995) and even insects (burrower bugs: Agrawal et al. 2001) supply their young more when they solicit care more or beg more. Parents can adjust their behaviour to the needs of their young and provide more efficient developmental conditions, thereby optimising their parental investment (Kölliker & Richner 2001). However, the influence of precocial bird chicks' behaviour on maternal behaviour has never been investigated in detail.

Furthermore, the behaviour of young is modulated by sensory prenatal experience (Wells & Hepper 2006, Simitzis et al. 2008). Prenatal stress generally stimulates the hypothalamic-pituitary-adrenal axis (HPA) (Entringer et al. 2009) increasing fear in the presence of stressful events in mammals (Kaiser & Sachser 2005; Roussel et al. 2004) and bird (Guibert et al. 2010, 2011). The emotivity reactions and social motivation of quail

chicks of stressed mothers differ from those of chicks of non-stressed mothers, right from hatching.

Moreover, chicks' behavioural traits can be modulated by postnatal experiences with their environment that includes in particular their mother. For instance mothers can transmit part of their own behavioural characteristics by non-genetic ways like their feeding preferences (Wauters et al. 2002), their circadian rhythms (Formanek et al. 2009) or their social and emotional behaviour (Richard-Yris et al. 2005; Formanek et al. 2008). Interactions with their mother can modify offspring's development: the level of licking/grooming of rodent mothers can influence the level of emotivity of their pups (Francis et al. 1999). The more quail mothers reject their chicks, the more chicks are social (Pittet et al. 2014a). These interactions can be influenced by offspring's prenatal experience like those of rodents. Prenatally stressed rodent pups, raised by either stressed or unstressed mothers, received less direct or indirect maternal care (retrieving, licking ...) (Moore & Power 1986; Del Cerro et al., 2010; Pérez-Laso et al. 2013). However, this aspect has not yet been studied in birds.

Therefore we questioned here whether the behaviour of Japanese quail chicks of females stressed during laying influenced the maternal behaviour of their adoptive mothers. Then, we evaluated the influence of their mothering period on these chicks' subsequent behavioural development.

METHODS

Ethical note

Experiments were approved by the departmental direction of veterinary services (Ille-et-Vilaine, France, Permit number 005283) and were performed in accordance with the European Communities Council Directive of 24 November 1986 (86/609/EEC).

Prenatal treatment

Housing and social instability procedure of laying female. We used 100 Japanese quail (*Coturnix c. japonica*) females from an industrial farm (Les cailles de Chanteloup,

France) when they were 6 weeks old. Groups of 5 females were placed in 20 cages (100cm×70cm×62cm) in a single room, exposed to a LD 14:10 cycle with food and water ad libitum. After 6 weeks of habituation to these living conditions, we divided them randomly into two sets: 10 groups were socially stressed and 10 others were not stressed. We followed the procedure described by Guibert et al. (2010) to induce social instability. We exchanged 2 females between cages in the stressed cages, every four days. At a same time, we took 2 females out of the non-stressed cages but we replaced them in the same cage, to control the effects of handling. In all, four exchange stress sessions were performed and then we evaluated instability. During that time each female was presented 20 males for reproduction, each male could copulate with 5 stressed and 5 non-stressed females, every four days. Eggs were collected daily for 2 weeks and incubated artificially for 17 days (37.7°C, 55% of humidity and two 45° rotations/day). Egg mass and hatchability did not differ significantly between the two groups.

When chicks hatched, they were placed in plastic boxes (98×35×42cm) by groups according to their mother's cage with a heater (40±1°C) and food/water ad libitum, until the evening (adoption). As we cannot not determine the sex of the chicks just after hatching, we sexed them when they were 6 weeks old, when sexual dimorphism appears clearly. However, the sex ratio did not differ between groups ($\chi^2=0.51$, $P=0.48$). Chicks were weighed at hatching and once a week during all the experiment.

Maternal induction procedure

Twenty-four females were placed in individual cages (51cm×40cm×35cm) in a single room. Indeed, in the field, females remain alone while caring for their chicks (Orcutt & Orcutt 1976). The cages had grid floors and doors, metallic opaque lateral walls, and contained feeding troughs (50cm long) and a drinking bottle near the door. The room was maintained under a LD 12:12 cycle and at 23±1°C. When chicks were 11 days old, mothers were removed and placed in another room while chicks stayed with siblings in these cages for more behavioural tests, during 4 weeks.

Fostering. Females were divided randomly into two sets: 12 females (NPS-m) who adopted non-prenatally stressed chicks (NPS-c) and 12 females (PS-m) who adopted prenatally stressed chicks (PS-c). We applied the maternal induction method previously described by Richard-Yris (1994). The evening of adoption, before the lights were switched off, quail were placed in a plastic nestbox (18cm×18cm×18cm) for one hour. Then, we delicately placed under each female in her nestbox, 3 chicks coming from different cages but having had similar prenatal treatment. The next morning, we opened the nestboxes and removed them from the cages and we checked whether induction was successful. We monitored chicks looking for signs of discomfort and hypothermia (trembling, motionless, closed eyes). Any chick that showed any of these signs was removed and placed in a plastic cage (98×35×42cm) under a heater where it recovered quickly. We verified that mothers provided efficient maternal care. We had to discard five females from this experiment (4NPS-m, 1PS-m) because induction had failed as they did not warm the chicks and their behaviour towards chicks was not adapted. Moreover, on PHD6 (Post-Hatching Day) and PHD10, two NPS mothers had to be removed from this experiment because they were too aggressive. Otherwise, chicks that had to be removed were replaced by chicks of the same age and placed near the mothers throughout the experiment, but after 3 days of mothering, substitute chicks were not taken into account for observations and behavioural tests.

Maternal observations

The protocol for observation maternal behaviour is based on Pittet et al.'s protocol (2013a). Two methods were used: focal sampling to note infrequent behaviours and instantaneous scan sampling to determine time-budgets. They were recorded during two sessions a day (morning and afternoon) on PHD2 (only afternoon), PHD3, PHD5, PHD7 and PHD9.

Instantaneous scan sampling. Thirty scan were recorded during each session using an ipod Touch (Apple©) equipped with the application "scan sampling" (Vincent Richard©). We recorded, for each female her general behaviour: rest, eat, explore, preen, observe, peek (the mother stands still and pecks at a chick near her) or attack (the mother chases a chick giving pecks) and warm chicks. When a mother was warming

chicks we specified her posture: covering chicks completely (the most efficient) or not. We recorded the distance between mother and the three chicks: close (chick is not under but in contact with mother), near (chick is one chick length from mother), far (chick is between one chick length and two chick lengths), far away (chick is between two chick lengths and half the cage) and opposite (chick is more half cage from the mother).

Focal sampling. Each female was observed for 5min during each session. Occasional behaviours were recorded, as maternal vocalisations (cooing, call cries, and food calls), number of times chicks were trampled and number of contact breaks between mother and chicks and who initiated them.

Reaction to separation. On PHD₁₁, chicks were removed from their cage and we observed the reactions of the mothers who stayed alone in their cage. We recorded latency of comfort behaviour (feeding, rest, maintenance), latency to call and number of vocalisations.

Chicks' behaviours

Time-budget in homecage

One day each week during 6 weeks, a series of 60 instantaneous scan samples (30 in morning/30 in afternoon) was recorded for all cages. We noted all the behaviours of each chick (locomotion, exploration, maintenance, resting). Cages were divided into 6 equal virtual areas (A) and the position of each chick was also recorded. The three chicks could occupy 1, 2 or 3 areas, to which we attributed an arbitrary value of 0, 0.5 and 1, respectively. For each observation day, an index of dispersion (ID) between chicks was calculated as follows:

$$ID = \frac{N_{3A} + (0.5 N_{2A})}{N} \quad (1)$$

With:

ID: interindividual distance

N_{3A}: number of scans with 3 cage areas occupied

N_{2A}: number of scans with 2 cages areas occupied

N: total number of scans.

Behavioural traits assessment

All tests were recorded behind a one-way-mirror. We evaluated in particular three complex behavioural traits using several tests: fearfulness, sociality and cognitive capacities.

Emergence test. Chicks were placed individually in a small closed dark box (18×18×18cm) which was deposited on the left side of a lighted test cage (62×60×30cm) with wood-shavings on the floor. After 1min we opened this box and we waited 3min at the maximum for the subject to come out of the box. We recorded emergence latency, latency of first distress call, their number, and all occurrences of fear (pacing, high observations, freezing) and exploration behaviours. This test was carried out on PHD18 and PHD19.

Runway test. This test was performed on PHD22 and PHD23. Test chicks were placed individually in a small box (18×18×18cm) at the entrance of a long tunnel (100×20×20cm) with a cage (20×35×20cm) containing three unfamiliar same-aged chicks at the other end. The tunnel was divided in four virtual parts with, starting from the test box: zones A, B, C (all 30cm long) and P (for proximal, 10cm long). The small box was kept closed for 1min then opened. We recorded latency to reach the P zone, number of attempts to cross the cage and to peck at the cage and number of aggressions. We calculated a Runway index based on times spent in each zone:

$$\text{Runway index} = \frac{(\text{Time spent A zone} + (\text{Time spent B zone} \times 0.66) + (\text{Time spent C zone} \times 0.33))}{\text{Total time}}. \quad (2)$$

Openfield test. On PHD25 and PHD26, each chick was placed in the centre of an arena (∅ 120cm, H60cm) in the dark. Then the light was switched on and the observer noted during 3min, latencies of first step and of first distress call, their frequencies and fear and exploration behaviours.

Cognitive capacities

Detour task. Our method and apparatus were similar to those of Pittet et al. (2013a). The apparatus was a rectangular arena (180×120cm) with an obstacle in its centre. A full feeder was placed behind the obstacle through which the subjects could

see it. This obstacle was a screen with two tabs on the sides and slots in the middle that allowed chicks to see the feeder on the other side. Subjects had to make a detour either to the left or to the right to reach the feeder. On PHD₃₂ and PHD₃₃, after the chicks had been deprived of food for 20h (but with water *ad libitum*), they were placed in front of the screen in the dark, and 1min later the light was switched on. We recorded latencies of first step, to make the detour (with the side chosen) and to feed.

Statistical analyses

We computed a principal component analysis (PCA) with the main scaled variables of mothering and general activities of the mothers for each observation day. We used a varimax rotation to maximise independency between the components and we chose a criterion of PC loading of $|0.5|$ or higher to consider that a variable was relevant to a specific component (Abdi 2003). Factorial scores on each PCA axis were then examined with linear models on repeated measures (LMr) after logit transformation if there was no-normality of residuals: sets (NPS and PS), time and their interactions were used as fixed factors. Post-hoc comparisons were made by LSD tests. Maternal vocalisations, not included in PCA because a variable had been recorded at a too low frequency, were analysed with general linear models (GLM) day by day using the Poisson distribution. Homogeneity of variance was checked by a Levene test. Variables of induction and mothers' behaviour during separation were compared with GLM, using Gaussian distribution for continuous variables and Poisson distribution for occurrences.

A second PCA with varimax rotation evaluated chicks' behaviour during the mothering period. Factorial scores were compared calculating a linear mixed model with repeated measures (LMMr) where time, sets and their interactions were studied as fixed factors and mothers were considered as a random factor. Post-hoc comparisons were performed by LSD tests. The same analyses were used for chicks' weight data.

Chicks' behavioural traits were analysed by computing a third PCA with varimax. Factorial scores obtained were analysed by LMM to evaluate set effect with mothers as a random effect.

The threshold of significance was 0.05 and tendencies between 0.1 and 0.05 are mentioned. PCA were computed with XLSTAT 3.0 (©Addinsoft 2011) and data were analysed with SPSS 20 (©IBM.).

RESULTS

Mothering

Mothers' behaviour

Induction: 8 NPS-m and 11 PS-m females developed maternal behaviours, presenting few unadapted behaviours (NPS-m: 0.125 ± 0.125 , PS-m: 0.636 ± 0.453 , GLM: $F_{1,16}=2.32$, $P=0.13$) and few of their chicks were in poor condition (NPS-m: 0.013 ± 0.007 , PS-m: 0.027 ± 0.013 , $F_{1,16}=0.63$, $P=0.43$).

Mothering: A PCA of maternal behaviour data revealed three components with eigenvalues greater than one and which together explained 66.86% of the variance (Fig. 1). We named the first component “Warming/Distance” with two opposite variables of, with negative loadings, percentage of warming time and, with positive loadings, mother-chick distances. The second component, named “Activity”, had high loadings of activity and maintenance. The third component was represented by high loadings of mothers’ contact breaks, negligence like trampling and aggressive behaviours towards chicks, and was labelled “Rejection & Aggression”.

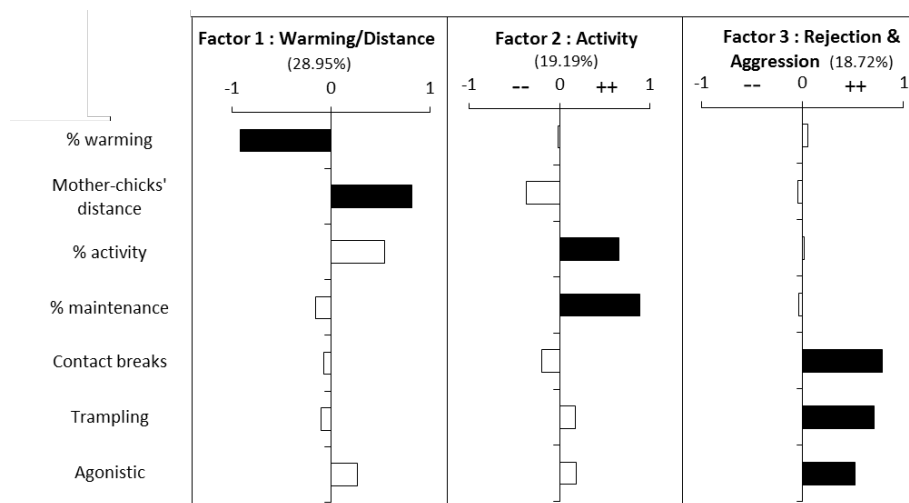


Figure 1: Mothers' behaviour during the mothering period described by the seven main behavioural variables on the first three axes of PCA with varimax rotation. The first factor represents warming and mother-chick distances. The second represents the level of mothers' activity: "--"= female resting, "++"= active female. The third factor represents the level of mothers' rejection of chicks: "--"= low, "++"= high.

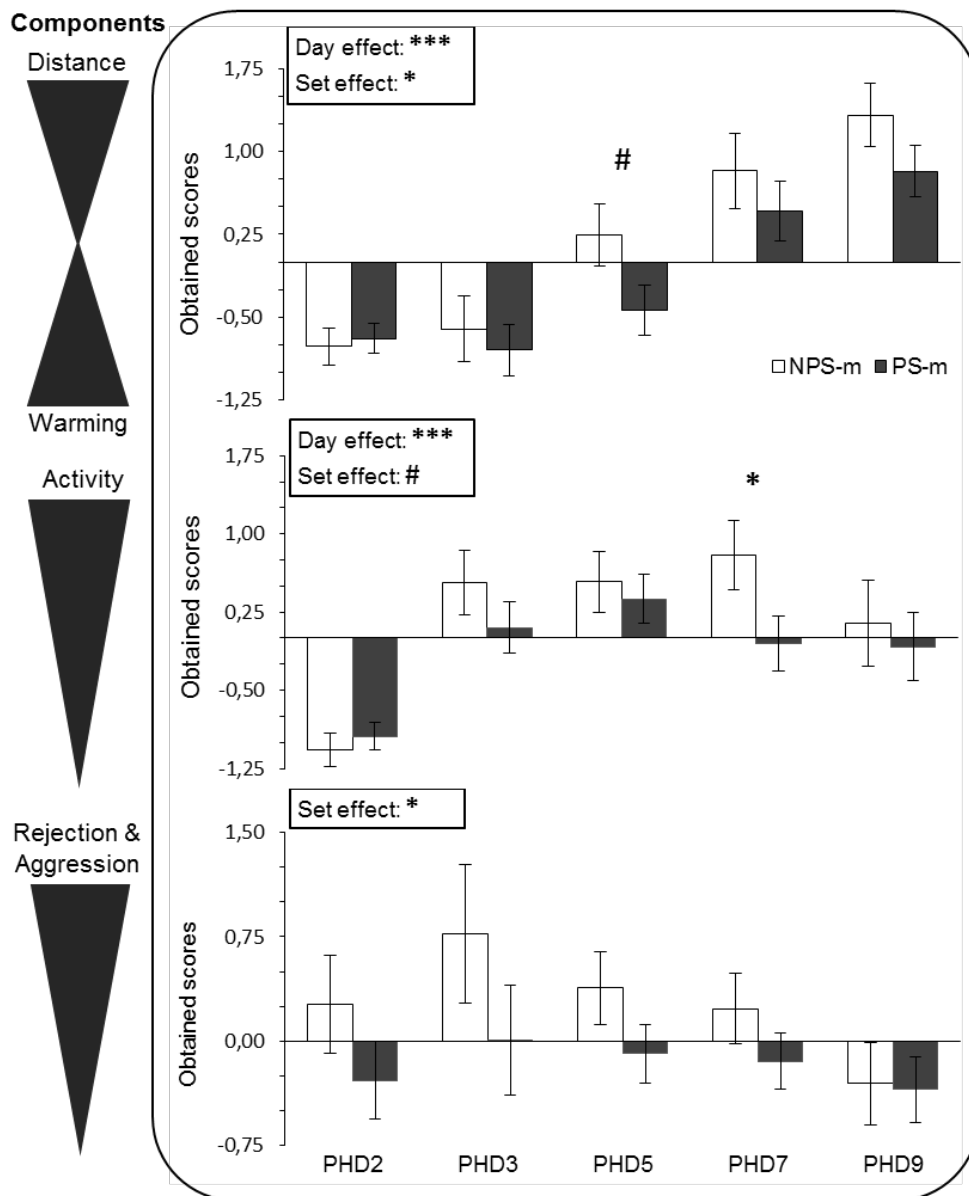


Figure 2: Scores (mean ±SE) on the PCA three components “Distance/warming”, “Activity” & “Rejection”, by day, for NPS-m (white bars) & PS-m (black bars). The boxes give the general result of GLM tests (other effects were not significant). The results of post-hoc LSD are on the graph: #:P<0.10, *:P<0.05.

LMr comparisons of scores obtained by females on these three PCA components revealed a time effect on the first two components (Warming/Distance: $F_{4,95}=23.70$, $P<0.001$; Activity: $F_{4,95}=20.89$, $P<0.001$), but not on the third (Rejection: $F_{4,95}=1.31$, $P=0.27$). We evidenced a set effect on Warming/Distance ($F_{2,98}=4.35$, $P<0.05$) and Rejection ($F_{2,98}=5.00$, $P=0.03$) and a tendency on Activity ($F_{2,98}=3.01$, $P=0.09$) (Fig. 2): PS-m were generally closer to chicks, warmed them less, aggressed/neglected them less and tended to rest more. We could not evidence any time×set interaction effects

(Warming/Distance: $F_{11,80}=1.05$, $P=0.39$; Activity: $F_{11,80}=1.26$, $P=0.29$; Rejection: $F_{11,80}=0.34$, $P=0.85$).

Post-hoc LSD by day indicated that PS-m tended to be closer to their chicks than NPS-m on PHD5 (Post-hoc LSD, $P=0.06$) and to were significantly less active on PHD7 (Post-hoc LSD, $P<0.05$) (Fig. 2).

Maternal vocalisations: PS-m females emitted more maternal vocalisations than did NPS-m during all the mothering period, except on PHD2 when no female vocalised (Fig. 3).

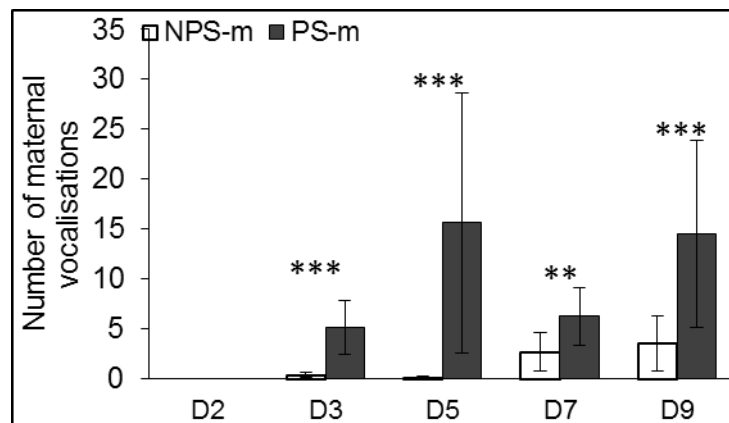


Figure 3: Maternal vocalisations (mean±SE) emitted on PHD2, PHD3, PHD5, PHD7 and PHD9 during 10min of FOCUS by mothers of prenatally stressed and non-prenatally stressed groups. GLM tests: **= $P<0.01$ & ***= $P<0.001$.

Reaction to separation: PS-m were observed more frequently in high observation postures, called more and delayed initiating comfort behaviours more than NPS-m. Their latencies to call were greater than NPS-m (Fig. 4).

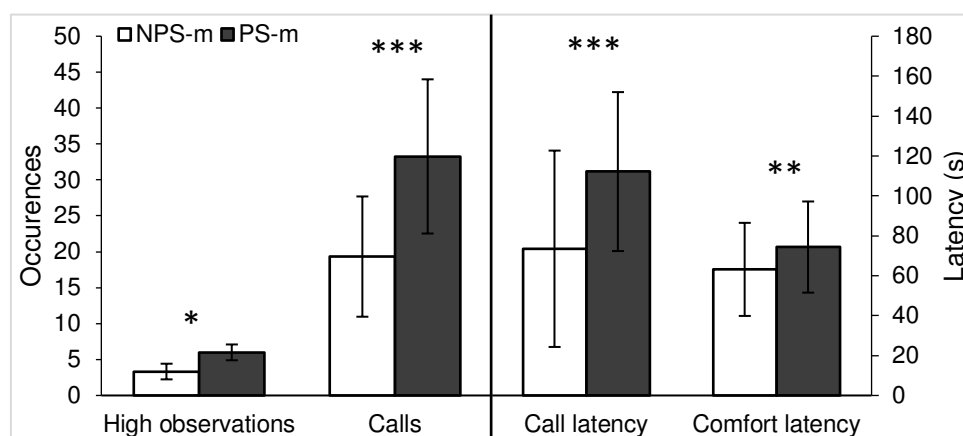


Figure 4: Mothers' high observations, calls and latencies to call and to comfort (mean±SE) during mother-chick separations (5 min of FOCUS-PHD11) for prenatally stressed and non-prenatally stressed groups. GLM tests: *= $P<0.05$, **= $P<0.01$ & ***= $P<0.001$.

Chicks' behaviour during the mothering period

A PCA analysis showed two components with eigenvalues greater than one and which explained 61.96% of the variance (Fig. 5). The first component (32.41%) was represented by chicks' activity on low loadings and warming on high loadings. We named the second component (29.55%) "Interactions with mother" and had low loadings of distress behaviours and high loadings of warming solicitations.

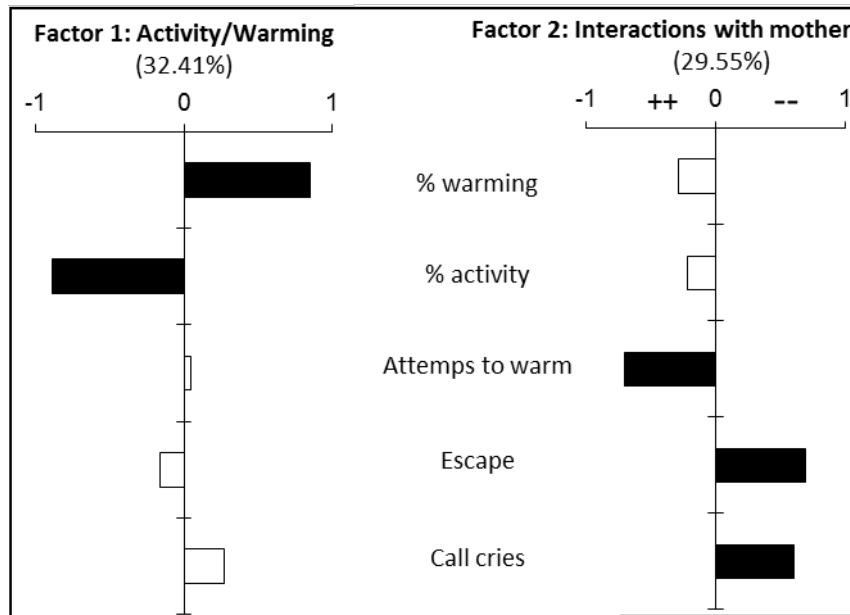


Figure 5: Chicks' behaviour during the mothering period described by the five main behavioural variables on the first two components of the PCA with varimax rotation. The first component represents chicks' activity and warming. The second is interactions with mother with solicitations in negative loadings and distress behaviours in positive loadings.

GLMMr comparisons of scores obtained by chicks (Fig. 6) revealed a time effect on the "Activity/Warming" component ($F_{3,164}=88.5$, $P<0.001$) and a set effect on the "Interactions with mother" component ($F_{3,164}=3.22$, $P=0.03$): NPS-c expressed more distress whereas PS-c solicited their mothers more (Fig. 6). No other effects were significant.

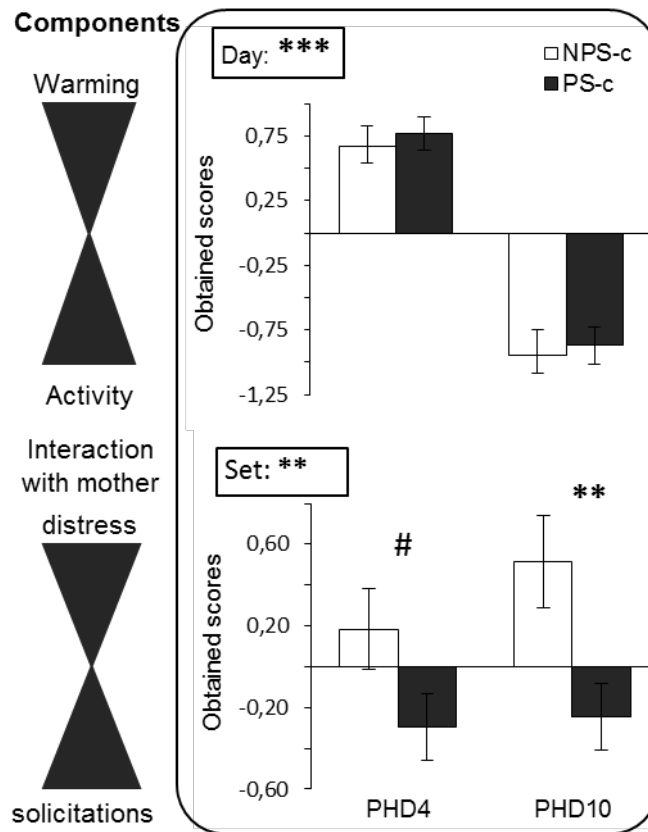


Figure 6: Chicks' scores (mean \pm SE) on the two components "Warming/Activity" & "Interaction with mother", by day, for NPS-c (black bars) & PS-c (white bars). The boxes give the general significant results of the GLMMr test (other effects were not significant), and the results of Post-hoc LSD are on the graph: #: $P < 0.10$ & **: $P < 0.01$.

Finally, dispersion of chicks in their homepage did not vary significantly between sets (GLMs, $p > 0.05$).

Chicks' development

Chicks' weight

We found a day effect, a group effect and a day*set effect on chicks' weights (LMMr: respectively $F_{5,240}=4569$, $P < 0.001$; $F_{1,241}=12.62$, $P < 0.001$ & $F_{11,234}=3.87$, $P=0.002$). PS chicks were heavier than NPS chicks from PHD18 to PHD39 but subsequently their weights did not differ significantly (Table 1).

Table 1: Body weights (g, mean \pm SEM) of NPS and PS chicks from the 1st post hatching day to the 53th day. LSD post-hoc tests.

Days	NPS-c	PS-c	Post-hoc LSD
PHD1	9.99 \pm 0.24	10.22 \pm 0.18	p= 0.44
PHD11	49.91 \pm 2.60	54,87 \pm 1,87	p=0.12
PHD18	116,4 \pm 3,54	126,4 \pm 2,55	p=0.02
PHD25	190,9 \pm 4,54	204,1 \pm 3,27	p=0.02
PHD39	286,1 \pm 5,61	301,1 \pm 3,32	p=0.009
PHD53	341,7 \pm 7.38	345,5 \pm 5,31	p=0.68

Cognitive capacities: PS chicks were more likely to make a detour in the detour task than NPS chicks (NPS: 0.50 \pm 0.14, PS: 0.82 \pm 0.08, GLMM: $F_{1,39}=4.70$, $P=0.036$) and they made it quicker (NPS: 226.6 \pm 25.8, PS : 132.4 \pm 22.4, GLMM: $F_{1,39}=6.75$, $P=0.013$).

Behavioural tests: A PCA model with the different behavioural variables accounted for 45.85% of the overall variability (Fig. 7b). The first factor (30.82% of variability) was essentially represented by seven factors around two profiles: negative loadings were behavioural variables of low activity in stressful situations, corresponding to a passive emotivity profile. Conversely, positive loadings were behavioural variables of high activity in stressful situations assimilated to an active emotivity profile. The second factor (25.03% of variability) symbolised chicks' social motivation which was higher in positive loadings.

Distribution of PS and NPS chicks on these two axes differed. The PCA analysis coordinates showed higher coordinates for PS chicks than for NPS chicks for factor 1 (GLMM: $F_{1,39}=6.31$, $P<0.01$), but no differences on factor 2 ($F_{1,39}=1.06$, $p=0.31$). Emotivity profiles showed that PS chicks were more active, took more steps and explored more while NPS chicks had a passive profile characterised by a greater latency to move and a greater number of freezing positions (Fig. 7a). Chicks' social motivation was not influenced by the fact that they had been prenatally stressed or not (Fig. 7c).

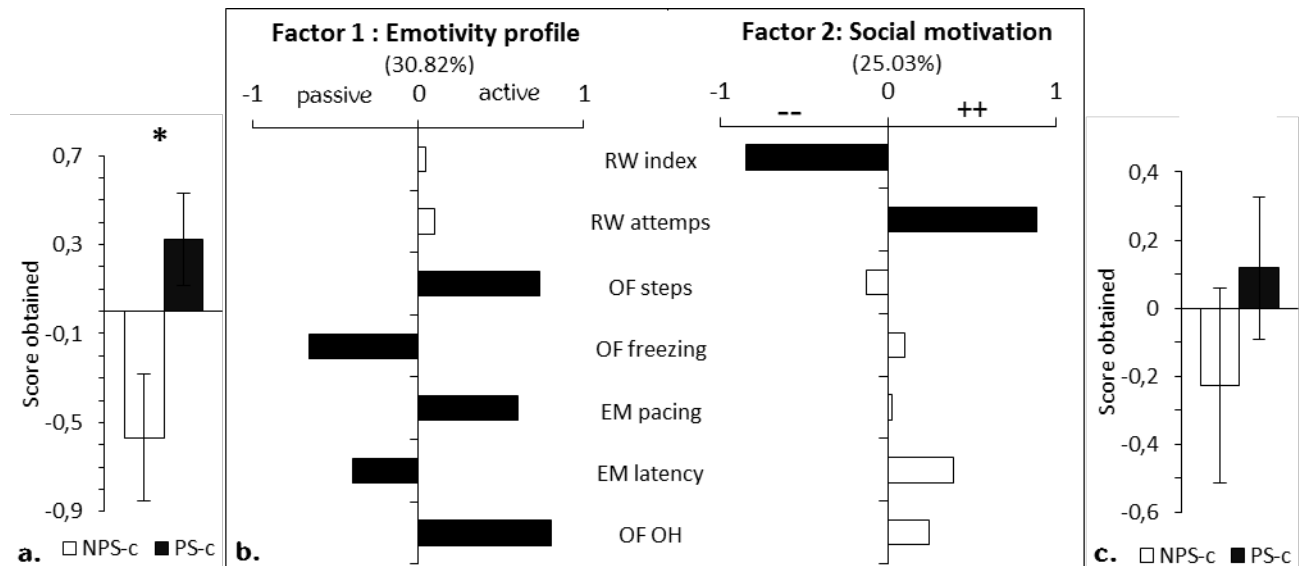


Figure 7: Chicks' behavioural traits described by the seven main behavioural test variables on the first two components of a PCA with varimax rotation (b.). The first component represents chicks' emotivity profile that can be either passive or active. The second component represents "Social motivation". "RW"= Runway test; "OF"=Openfield & "EM"= Emergence test. "Emotivity profile" (a.) and "Social motivation" (c.) PCA Scores (means) for NPS and PS chicks are presented on both sides of the axes. GLMMs: *= $P < 0.05$.

DISCUSSION

Our results showed that PS-m emitted more maternal vocalisations, remained closer to their chicks and rejected them less. Their chicks expressed more solicitations than did NPS chicks. PS-chicks developed a more active emotivity profile than NPS-c but their social motivations did not differ significantly between sets.

Effects of chicks from stressed females on their foster mothers' maternal behaviour

We evidenced that quail's maternal care was more efficient when they raised chicks from stressed females during laying. PS-m mothers were a less aggressive, neglected their chicks less and uttered more maternal vocalisations than NPS-m during all the mothering period. Although this question has not been invested for birds, authors report the opposite effect for mammals, especially rodents, that is to say, prenatally stressed pups, raised by stressed or unstressed mothers received less maternal care (Moore & Power 1986; Meek et al. 2001; Pérez-Laso et al. 2013). As mother-offspring interactions are reciprocal, a mother responds more when her offspring solicit her more (Meek et al. 2001). Offspring's stimulations can be auditory, tactile or odorous. Quail's maternal behaviour is stimulated more by tactile and auditory stimuli than by visual stimuli

(Richard Yris & Leboucher 1987). Therefore, direct contact with their mother, especially ventral contact, is important as it influences her hormone levels such as prolactin, oestradiol and luteinising hormones, which play an important role in the establishment and maintenance of maternal behaviour (Leboucher et al. 1990).

Moreover, PS chicks solicited warming by their mothers more frequently, particularly during the second half of the mothering period while NPS chicks escaped their mothers and emitted more distress calls, probably in response to maternal abuse. PS chicks solicited more because they were overall more emotive (Guibert et al. 2010). Another reason could be that NPS chicks, solicited less because they were rejected more aggressively (Turcotte & Bédard 1989). Several reports show that offspring's behaviour influences the quality and the quantity of maternal care they receive. Prenatally stressed pups received less care because, among other, they solicited attention less as they were hyperactive and emitted fewer vocalisations (Takahashi et al. 1992, Weller et al. 1988). More solicitations encourage altricial birds and even insects to feed their offspring more (Kilner & Johnstone 1997; Agrawal et al. 2001).

We observed that PS-m mothers were more maternal (less negligent/aggressive) and vocalised more in response to PS-chicks' solicitations during all the mothering period, and after separation. Vocalisations play a role both in maintaining the family unit and in helping reduce stress. Edgar (2011) established that hens emitted more vocalisations when their chicks were stressed. Authors argue that hens are able to react when they observe their chicks receiving an aversive stimulus and thereby have one of the essential underlying attributes of empathy, defined by the capacity to be affected and to share the emotional state of a conspecific (Preston & deWaal 2002).

In addition to chicks' direct solicitations, another mechanism could influence maternal behaviour. Recent studies show that mother hens secrete an odorant (Mother Hens' Uropygial Secretion Analogue) that has an appeasing and attractive effect on chickens, thus proving that they are sensitive to maternal odours (Madec et al. 2008a & 2008b). We hypothesise that a reciprocal effect exists and that mothers could be sensitive to odours or compounds released by chicks. This is the case for mother rats that are sensitive to hormones released by their offspring (Moore 1982). Testosterone levels of prenatally stressed pups are first higher then lower during foetal development and this would induce mothers to lick their ano-genital area less (Moore & Power 1986).

Prenatal stress increases testosterone levels in quail's egg yolks (Guibert et al. 2010) and thereafter chicks excrete more corticosterone, a stress hormone, and testosterone, after a stress (Daisley et al. 2005). Mothers would then be more sensitive and therefore more responsive to these chicks, and more so as prenatally stressed chicks remain closer to their mothers than do controls chicks.

Influence of the mother-young relationship on the development of chicks.

Our experiment revealed that emotivity profiles differed in relation to sex but that social motivation did not. PS chicks expressed more locomotor and exploratory behaviours when they were confronted with an unfamiliar environment: they have a more active emotivity profile, which can lead to a proactive personality (Koolhaas et al. 1999; Cockrem 2007). Similarly, they were quicker to make a detour. On their side, NPS chicks remained motionless for longer, showing more cautiousness in a stressful situation, which can lead to a more reactive personality (Koolhaas et al. 1999; Cockrem 2007). Behavioural trait variations are often assimilated with variations of hormonal transmission in the yolk by mothers, potentially modulated by stress, during the laying phase. Following a social stress, quail females lay eggs with higher levels of testosterone than do non-stressed females (Guibert et al. 2010). Previous reports described effects of increased yolk androgen/testosterone levels showing various consequences, these chicks became more "proactive" (review: Koolhaas et al. 1999; Daisley et al. 2005) or more "reactive" (Okuliarová et al. 2007; Bertin et al. 2009). This apparent contradiction could be due to differences concerning the doses of testosterone injected that could produce dose-dependence effects. Our chicks were raised by mothers and this postnatal experience can modify the effects of prenatal experience. Indeed maternal behaviour is an important factor impacting behavioural development variations of emotivity. Authors showed that rejection expressed by primate mothers was not correlated with offspring's subsequent anxiety (Bardi & Huffman 2002; Groothuis & Maestripieri 2013). However, when rejection occurs too early during development it can nevertheless increase offspring's anxiety (Maestripieri et al. 2006). Moreover, aggressive behaviours can increase the emotivity of young (Finzi et al. 2001; Pittet et al. 2013a), just as poor protection (Bardi & Huffman 2002). Lack of maternal care increases mice offspring's neophobia and decreases their exploration (Curley et al. 2008). Thus our NPS mothers

increased their chicks' neophobia through their quality of aggression and the poor quantity of their maternal care.

We found that PS chicks were more successful in the detour task than non-stressed chicks. However, prenatal stress is known to delay the cognitive development of numerous species (Buitelaar et al. 2003). Exposition of embryos to higher levels of corticosterone in stressed mothers' blood reduced chicks' ability to cross a barrier (Janczak, Braastad & Bakken 2006). Nevertheless, Daisley et al. (2005) showed that chicks from eggs with higher yolk testosterone levels completed the detour task quicker than control chicks. A greater exposure to testosterone increases persistence and attention in domestic chicks (Andrew & Rogers 1972, Andrew 1975) and enhances memory retention in quail (Bertin et al. 2009). Moreover, Liu et al. (2000) showed that mothers with a strong maternal behaviour increased some of rats' cognitive capacities. A recent report showed that being mothered increased the cognitive capacities of quail having undergone a prenatal stress (Le Bot, in prep). *A contrario*, maltreatment and negligence have noxious effects on humans' cognitive development (Trickett & McBride-Chang 1995). The cognitive development of PS chicks having received more care could be better than that of NPS chicks having undergone more abusive behaviour.

To conclude, sensory stimulations emitted by chicks strongly influence their mother's behaviour, which in turn influences their chicks either by keeping them close to her or not, thereby modulating the stimuli sent back to their mother. So, it appears that female quail can be influenced by, and react to, their chicks' emotional state, this trait being one of the essential characteristics of empathy. Finally mother quail, influenced by the behaviour of their chicks influence the behavioural and cognitive development of their chicks and can even modify the effects of prenatal stress. Our experiment highlights the importance of postnatal maternal influence on negative prenatal effects and their possible remediation to improve animal wellbeing.

ACKNOWLEDGEMENTS

We were grateful to Ann Cloarec for reading paper.

REFERENCES

- Abdi, H.** (2003). Factor rotations in factor analyses. *Encyclopedia for Research Methods for the Social Sciences*. Sage: Thousand Oaks, CA, 792–795.
- Agrawal, A. F., Brodie, E. D., & Brown, J.** (2001). Parent-offspring coadaptation and the dual genetic control of maternal care. *Science*, **292**(5522), 1710–1712. <https://doi.org/10.1126/science.1059910>
- Andrew, R. J.** (1975). Effects of testosterone on the behaviour of the domestic chick: II. Effects present in both sexes. *Animal Behaviour*, **23**, Part 1, 156–168. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(75\)90061-5](https://doi.org/10.1016/0003-3472(75)90061-5)
- Andrew, R. J., & Rogers, L. J.** (1972). Testosterone, search behaviour and persistence. *Nature*, **237**(5354), 343–346. <https://doi.org/10.1038/237343a0>
- Avery, M. L.** (1996). Food avoidance by adult house finches, *Carpodacus mexicanus*, affects seed preferences of offspring. *Animal Behaviour*, **51**(6), 1279–1283.
- Bardi, M., & Huffman, M.** (2002). Effects of maternal style on infant behavior in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Developmental Psychobiology*, **41**(4), 364–372. <https://doi.org/10.1002/dev.10065>
- Berman, C.** (1990). Consistency in maternal-behavior within families of free-ranging rhesus-monkeys - an extension of the concept of maternal style. *American journal of primatology*, **22**(3), 159–169.
- Bertin, A., Richard-Yris, M.-A., Möstl, E., & Lickliter, R.** (2009). Increased yolk testosterone facilitates prenatal perceptual learning in Northern bobwhite quail (*Colinus virginianus*). *Hormones and Behavior*, **56**(4), 416–422. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.07.008>
- Buitelaar, J. K., Huizink, A. C., Mulder, E. J., de Medina, P. G. R., & Visser, G. H. A.** (2003). Prenatal stress and cognitive development and temperament in infants. *Neurobiology of Aging*, **24**, Supplement 1, S53–S60. [https://doi.org/10.1016/S0197-4580\(03\)00050-2](https://doi.org/10.1016/S0197-4580(03)00050-2)
- Cockrem, J. F.** (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, **148**(2), 169–178. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0175-8>
- Curley, J. P., Champagne, F. A., Bateson, P., & Keverne, E. B.** (2008). Transgenerational effects of impaired maternal care on behaviour of offspring and grandoffspring. *Animal Behaviour*, **75**(4), 1551–1561. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.10.008>
- Daisley N., J., Bromundt, V., Möstl, E., & Kotrschal, K.** (2005). Enhanced yolk testosterone influences behavioral phenotype independent of sex in Japanese quail chicks *Coturnix japonica*. *Hormones and Behavior*, **47**(2), 185–194. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.09.006>
- Del Cerro, M. C. R., Pérez-Laso, C., Ortega, E., Martín, J. L. R., Gómez, F., Pérez-Izquierdo, M. A., & Segovia, S.** (2010). Maternal care counteracts behavioral effects of prenatal environmental stress in female rats. *Behavioural Brain Research*, **208**(2), 593–602. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2010.01.003>
- Edgar, J. L., Lowe, J. C., Paul, E. S., & Nicol, C. J.** (2011). Avian maternal response to chick distress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**(1721), 3129–3134. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2701>
- Entringer, S., Kumsta, R., Hellhammer, D. H., Wadhwa, P. D., & Wüst, S.** (2009). Prenatal exposure to maternal psychosocial stress and HPA axis regulation in young adults. *Hormones and Behavior*, **55**(2), 292–298. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2008.11.006>
- Fairbanks, L. A.** (1996). Individual differences in maternal style: causes and consequences for mothers and offspring. In Jay S. Rosenblatt and Charles T. Snowdon (Ed.), *Advances in the Study of Behavior* (Vol. Volume 25, pp. 579–611). Academic Press. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345408603435>
- Finzi, R., Ram, A., Har-Even, D., Shnit, D., & Weizman, A.** (2001). Attachment styles and aggression in physically abused and neglected children. *Journal of Youth and Adolescence*, **30**(6), 769–786.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., & Richard-Yris, M.-A.** (2008). Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology*, **114**(9), 817–826. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01536.x>

- Formanek, L., Richard-Yris, M. A., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2009). Epigenetic maternal effects on endogenous rhythms in precocial birds. *Chronobiology International*, *26*(3), 396–414.
- Francis, D., Diorio, J., Liu, D., & Meaney, M. J.** (1999). Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat. *Science*, *286*(5442), 1155–1158.
<https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1155>
- Groothuis, T., & Maestripietri, D.** (2013). *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution* (University of Chicago Press). Carere Claudio. Retrieved from <http://primate.uchicago.edu/2013AP-ch11.pdf>
- Grota, L. J., & Ader, R.** (1969). Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour*, *17*(4), 722–729.
- Guibert, F., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Bertin, A., Petton, C. & Houdelier, C.** (2011). Unpredictable mild stressors on laying females influence the composition of Japanese quail eggs and offspring's phenotype. *Applied Animal Behaviour Science*, *132*(1–2), 51–60.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.03.012>
- Guibert, F., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Guémené, D., Bertin, A & Houdelier, C.** (2010). Social instability in laying quail: consequences on yolk steroids and offspring's phenotype. *PLoS ONE*, *5*(11), e14069. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014069>
- Huver, R. M. E., Otten, R., de Vries, H., & Engels, R. C. M. E.** (2010). Personality and parenting style in parents of adolescents. *Journal of Adolescence*, *33*(3), 395–402.
<https://doi.org/10.1016/j.adolescence.2009.07.012>
- Janczak, A. M., Braastad, B. O., & Bakken, M.** (2006). Behavioural effects of embryonic exposure to corticosterone in chickens. *Applied Animal Behaviour Science*, *96*(1–2), 69–82.
<https://doi.org/10.1016/j.applanim.2005.04.020>
- Kaiser, S., & Sachser, N.** (2005). The effects of prenatal social stress on behaviour: mechanisms and function. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *29*(2), 283–294.
<https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.09.015>
- Kilner, R.** (1995). When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *260*(1359), 343–348. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0102>
- Kilner, R., & Johnstone, R. A.** (1997). Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology & Evolution*, *12*(1), 11–15. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(96\)10061-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(96)10061-6)
- Kölliker, M., & Richner, H.** (2001). Parent–offspring conflict and the genetics of offspring solicitation and parental response. *Animal Behaviour*, *62*(3), 395–407. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1792>
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... Blokhuis, H. J.** (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *23*(7), 925–935.
- Leboucher, G., Richard-Yris, M. A., Williams, J., & Chadwick, A.** (1990). Incubation and maternal behaviour in domestic hens: Influence of the presence of chicks on circulating luteinising hormone, prolactin and oestradiol and on behaviour. *British Poultry Science*, *31*(4), 851–862.
<https://doi.org/10.1080/00071669008417316>
- Leckie, F. M., Arroyo, B. E., Thirgood, S. J., & Redpath, S. M.** (2008). Parental differences in brood provisioning by hen harriers *Circus cyaneus*: Capsule Females varied their provisioning patterns according to brood age and brood size, whereas males did not. *Bird Study*, *55*(2), 209–215.
<https://doi.org/10.1080/00063650809461524>
- Liu, D., Diorio, J., Day, J. C., Francis, D. D., & Meaney, M. J.** (2000). Maternal care, hippocampal synaptogenesis and cognitive development in rats. *Nature Neuroscience*, *3*(8), 799–806.
- Liu, D., Diorio, J., Tannenbaum, B., & Caldji, C.** (1997). Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptors, and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress. *Science*, *277*(5332), 1659–1662.
<https://doi.org/10.1126/science.277.5332.1659>
- Madec, I., Gabarrou, J. F., Saffray, D., & Pageat, P.** (2008). Broilers (*Gallus gallus*) are less stressed if they can smell a mother odorant. *South African Journal of Animal Science*, *38*(3), 201–206.

- Madec, I., Gabarrou, J., & Pageat, P.** (2008). Influence of a maternal odorant on copying strategies in chicks facing isolation and novelty during a standardized test. *Neuro Endocrinology Letters*, *29*(4), 507–511.
- Maestripieri, D.** (1993). Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) .2. Emotional bases of individual-differences in mothering style. *Ethology*, *95*(1), 32–42.
- Maestripieri, D.** (2005). Early experience affects the intergenerational transmission of infant abuse in rhesus monkeys. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *102*(27), 9726–9729. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504122102>
- Maestripieri, D., McCormack, K., Lindell, S., Higley, J., & Sanchez, M.** (2006). Influence of parenting style on the offspring's behaviour and CSF monoamine metabolite levels in crossfostered and noncrossfostered female rhesus macaques. *Behavioural Brain Research*, *175*(1), 90–95. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2006.08.002>
- Meek, L. R., Dittel, P. L., Sheehan, M. C., Chan, J. Y., & Kjolhaug, S. R.** (2001). Effects of stress during pregnancy on maternal behavior in mice. *Physiology & Behavior*, *72*(4), 473–479. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(00\)00431-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(00)00431-5)
- Mondloch, C. J.** (1995). Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Animal Behaviour*, *49*(3), 601–613. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80193-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80193-6)
- Moore, C. L.** (1981). An olfactory basis for maternal discrimination of sex of offspring in rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour*, *29*(2), 383–386. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(81\)80097-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(81)80097-8)
- Moore, C. L., & Power, K. L.** (1986). Prenatal stress affects mother–infant interaction in Norway rats. *Developmental Psychobiology*, *19*(3), 235–245.
- Okuliarová, M., Škrobánek, P., & Zeman, M.** (2007). Effect of increasing yolk testosterone levels on early behaviour in japanese quail hatchlings. *Acta Veterinaria Brno*, *76*(3), 325–331. <https://doi.org/10.2754/avb200776030325>
- Orcutt Jr, F. S., & Orcutt, A. B.** (1976). Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk*, *93*(1), 135–141.
- Pérez-Laso, C., Ortega, E., Martín, J. L. R., Pérez-Izquierdo, M. A., Gómez, F., Segovia, S., & Del Cerro, M. C. R.** (2013). Maternal care interacts with prenatal stress in altering sexual dimorphism in male rats. *Hormones and Behavior*, *64*(4), 624–633. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.07.009>
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2012). Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *PLoS ONE*, *7*(5), e36835. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036835>
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2013). Effects of maternal experience on fearfulness and maternal behaviour in a precocial bird. *Animal Behaviour*, *85*(4), 797–805. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.026>
- Pittet, F., Houdelier, C., de Margerie, E., Le Bot, O., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2014a). Maternal styles in a precocial bird. *Animal Behaviour*, *87*, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.025>
- Pittet, F., Houdelier, C., Le Bot, O., Leterrier, C., & Lumineau, S.** (2014b). Fearfulness affects quail maternal care and subsequent offspring development. *PLoS ONE*, *9*(7), e102800. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102800>
- Pittet, F., Le Bot, O., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2013b). Motherless quail mothers display impaired maternal behavior and produce more fearful and less socially motivated offspring. *Developmental Psychobiology*. <https://doi.org/10.1002/dev.21129>
- Preston, S. D., & de Waal, F. B. M.** (2002). Empathy: Its ultimate and proximate bases. *Behavioral and Brain Sciences*, *25*(01), 1–20. <https://doi.org/10.1017/S0140525X02000018>
- Richards, M. P. M.** (1966). Maternal behaviour in the golden hamster: responsiveness to young in virgin, pregnant, and lactating females. *Animal Behaviour*, *14*(2–3), 310–313. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(66\)80088-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(66)80088-X)

- Richard-Yris, M. A.** (1994). Comportement parental chez les gallinacées : Importance du facteur émotivité dans la vitesse d'émergence des réponses parentales. Apport du modèle caille japonaise. In *Comportement et bien-être animal* (INRA editions, pp. 61–77). Paris: Picard M., Porter R.H., Signoret J.D.
- Richard-Yris, M. A., & Leboucher, G.** (1987). Responses to successive test of induction of maternal behaviour in hens. *Behavioural Processes*, **15**(1), 17–26. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(87\)90030-1](https://doi.org/10.1016/0376-6357(87)90030-1)
- Richard-Yris, M. A., Michel, N., & Bertin, A.** (2005). Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Developmental Psychobiology*, **46**(1), 1–12.
- Roussel, S., Hemsworth, P. H., Boissy, A., & Duvaux-Ponter, C.** (2004). Effects of repeated stress during pregnancy in ewes on the behavioural and physiological responses to stressful events and birth weight of their offspring. *Applied Animal Behaviour Science*, **85**(3–4), 259–276. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2003.11.006>
- Simitzis, P. E., Deligeorgis, S. G., Bizelis, J. A., & Fegeros, K.** (2008). Feeding preferences in lambs influenced by prenatal flavour exposure. *Physiology & Behavior*, **93**(3), 529–536.
- Stěhulová, I., Špinka, M., Šárová, R., Máčková, L., Kněz, R., & Firla, P.** (2013). Maternal behaviour in beef cows is individually consistent and sensitive to cow body condition, calf sex and weight. *Applied Animal Behaviour Science*, **144**(3–4), 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.01.003>
- Takahashi, L. K., Haglin, C., & Kalin, N. H.** (1992). Prenatal stress potentiates stress-induced behavior and reduces the propensity to play in juvenile rats. *Physiology & Behavior*, **51**(2), 319–323. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(92\)90147-T](https://doi.org/10.1016/0031-9384(92)90147-T)
- Trickett, P. K., & McBride-Chang, C.** (1995). The developmental impact of different forms of child abuse and neglect. *Developmental Review*, **15**(3), 311–337. <https://doi.org/10.1006/drev.1995.1012>
- Turcotte, Y., & Bédard, J.** (1989). Shared parental investment, parent-offspring conflict and brood size in greater snow geese. *Animal Behaviour*, **38**(4), 703–706.
- Wauters, A., Richard-Yris, M., & Talec, N.** (2002). Maternal influences on feeding and general activity in domestic chicks. *Ethology*, **108**(6), 529–540. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00793.x>
- Weller, A., Glaubman, H., Yehuda, S., Caspy, T., & Ben-Uria, Y.** (1988). Acute and repeated gestational stress affect offspring learning and activity in rats. *Physiology & Behavior*, **43**(2), 139–143. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(88\)90229-6](https://doi.org/10.1016/0031-9384(88)90229-6)
- Wells, D. L., & Hepper, P. G.** (2006). Prenatal olfactory learning in the domestic dog. *Animal Behaviour*, **72**(3), 681–686.
- White, A. M., Swaisgood, R. R., & Czekala, N.** (2007). Differential investment in sons and daughters: do white rhinoceros mothers favor sons? *Journal of Mammalogy*, **88**(3), 632–638. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-180R2.1>



Chapitre 3:

Influence de la taille de la couvée

INTRODUCTION

Nous avons vu précédemment que le comportement des jeunes influençait à la fois celui de la mère et celui de la fratrie lors du maternage. Or une couvée de cailleteaux peut varier du simple au double (Orcutt & Orcutt 1976). Chez les mammifères, le nombre de jeunes dont la mère doit s'occuper influence autant la quantité que la qualité des soins reçus (Elwood & Broom 1978). Chez les Oiseaux nidicoles cela détermine le temps passé au nid et la quantité de nourriture apportée (Clark 1985 ; Leckie et al. 2008). Chez les Oiseaux nidifuges cette question a rarement été abordée, en général par des observations de terrain chez des espèces biparentales où de nombreux autres facteurs étaient présents. Généralement une augmentation du taux d'agression par les deux parents a alors été notée (Schindler & Lamprecht 1987, Lepage et al. 1998). Or l'agression est un facteur de variation du développement comportemental des jeunes tout autant que le nombre de partenaires sociaux précoces (Schweitzer et al. 2011 ; Pittet et al. 2013b).

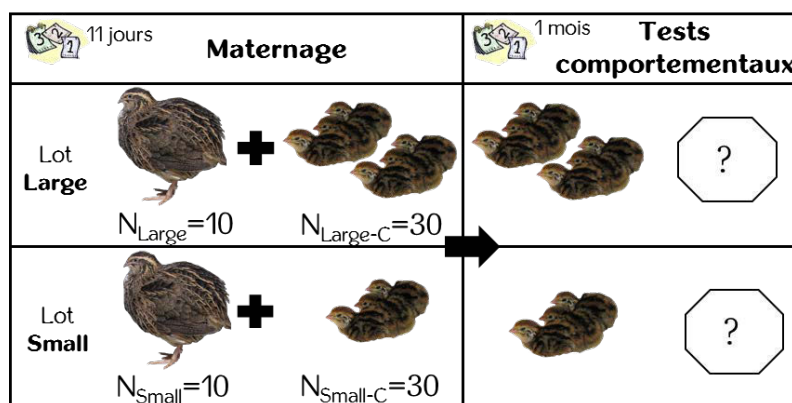
OBJECTIFS

Notre expérience a donc eu pour objectif de déterminer :

1. Si la taille de la couvée influence le comportement maternel de la femelle,
2. Si la taille de la couvée influence le comportement des jeunes et leurs interactions avec la mère,
3. Si, par extension, ces hypothétiques différences ont des conséquences sur le développement comportemental des jeunes.

METHODE

Nous avons constitué 2 lots où la taille de la couvée différait : un lot de grandes couvées avec une mère (**Large**) et 6 cailleteaux (**Large-C**) ; un lot de petites couvées avec une mère (**Small**) et 3 cailleteaux (**Small-C**).




RESULTATS

4. En début de maternage, les mères des grandes couvées ont émis plus de vocalisations et en fin de maternage elles ont pratiqué moins de postures couvrantes et ont plus souvent piétiné leurs cailleteaux.
5. Les cailleteaux des grandes couvées ont passé plus de temps en réchauffement mutuel que les cailleteaux des petites couvées qui se sont reposés plus souvent seuls.
6. Les cailleteaux des grandes couvées ont montré une plus forte motivation sociale que les cailleteaux des petites couvées.



CONCLUSION

- Lorsque la couvée est importante la mère émet plus de vocalisations maternelles afin de maintenir une **cohésion familiale** avec tous ses cailleteaux, notamment lors des phases d'activité. De plus, tout comme chez les mammifères, le nombre de jeunes influence la **durée des soins** maternels : plus les cailleteaux seront nombreux et moins la mère maternera longtemps.
 - En compensation, les cailleteaux plus nombreux trouvent ainsi un moyen alternatif pour maintenir leur température corporelle en faisant plus de réchauffement mutuel. Cette obligation ainsi que la plus grande richesse de l'environnement social stimule leur **développement social**.
- 

BROOD SIZE CAN INFLUENCE MATERNAL BEHAVIOUR AND CHICK'S DEVELOPMENT IN PRECOICIAL BIRDS.

Nadège Aigueperse^{1,2}, Florent Pittet^{1,2}, Emmanuel de Margerie^{1,2}, Céline Nicolle^{1,2}, Cécilia Houdelier^{1,2}, & Sophie Lumineau^{1,2}(corresponding author)

(1) Université de Rennes 1, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France.

(2) CNRS, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France

Corresponding author: S. Lumineau, UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes I, Bâtiment 25, Campus de Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, CS74205, 35042 Rennes, France. E-mail address: sophie.lumineau@univ-rennes1.fr

Abstract: Mothers have a crucial influence on offspring development. Variations in maternal behaviour can be due to numerous parameters and the size of a brood/litter can be costly for the mother, which in turn can influence the level of her investment in each offspring. Here we investigated the influence of brood size on Japanese quail maternal and chicks' behaviour during mothering and offspring development. We compared behaviour of two batches: small broods of three chicks (N=9) and large broods of six chicks (N=9). We also assessed chicks' social and emotional traits by behavioural tests. Mothers of large broods emitted more maternal vocalisations at the beginning of mothering but at the end, they made more non covering postures and trampling than mothers of small broods. Large chicks huddled up more whereas small chicks rested alone more frequently. Moreover, the social motivation of large chicks was higher than that of small chicks, although their emotional reactivity levels were similar. Our results evidence the importance of brood size for maintaining the family cohesion by the mother and the brood's influence on the chicks' interactions with their siblings. We discuss the respective influences of mother and offspring on chicks' behavioural development.

Key-words: maternal vocalisations, mothering period, social development, warming strategy.

1. INTRODUCTION

Parental care is essential for the survival of the young in many species. For 90% of the mammals and most precocial birds, only mother takes care to the offspring (Royle et al. 2012). Precocial chicks forage by themselves and the primary role of their parents is to provide them with heat, necessary for their thermoregulation during early post-hatching stages (Webb 1993). Moreover, maternal behaviour is known to influence chicks' behavioural development. Furthermore, precocial bird mothers are able to influence their chicks' emotional and social traits through non-genetic postnatal mechanisms with both long term and transgenerational consequences (for a review: Houdelier et al. 2013). For example, mother deprivation induces less social motivation, more aggressiveness (Richard-Yris and Bertin 2005) and a higher emotional reactivity (Pittet et al. 2013a) in Japanese quail. Moreover, mother can transmit part of her behavioural trait by her maternal style (Pittet et al. 2014a). Understanding maternal influences on behavioural development is essential given the consequences on subsequent survival. Indeed, individual characteristics like exploration, aggressiveness or emotionality scores were related to adult survival and adaptation in environmental situations (Dingemanse et al. 2004; Cockrem 2007). For example, reactive individuals, defined like passive, motionless and shy during stressful events would better adapt to unstable situations; while proactive individuals, defined like active, aggressive and bold were favoured in stable situations (Koolhaas et al. 2001, Cockrem 2007).

Maternal care can vary within a same species according to environmental or individual factors such as age, reproductive experience or temperament (Champagne et al. 2003; Angelier et al. 2007; Lopatina et al. 2011; Pittet et al. 2012). Offspring can also influence the maternal care by their behaviour (Smiseth and Moore 2002) or their sex (Harding et al. 2009; Pitts et al. 2002). Moreover, it is well known in mammals and altricial birds that the number of young changes maternal care. Indeed, in rodents, mother spend less time with offspring more quickly when litters are large (rats: Grotta and Ader 1969; gerbils: Elwood and Broom 1978). Furthermore, quality of maternal care differ with the litter size depending on species: gerbils lick pups in large litters more (Elwood and Broom 1978) while mice lick pups in large litters less (Priestnall 1972). In altricial birds, the effects of brood size in maternal care are mainly estimated by the time

spent in the nest, or by the level of food-provisioning (Royama 1966; Walsh 1978; Johnson and Best 1982; Yasukawa et al. 1990): harrier or starling mothers with large broods spend less time at their nest but provision chicks with more food than do parents of small broods (starlings: Clark 1985; harriers: Leckie et al. 2008). However, despite an increase in food supply, the intake rate per chick remained similar or was even lower than that of starlings in small broods (Wright and Cuthill 1990).

In precocial species, few studies address the effects of brood size rather on offspring survival than on maternal care. Field studies found that the increase of brood size induces either negative (sandpiper: Safriel 1975), or positive effects (snow goose: Lepage et al. 1998), or no effect (willow ptarmigan: Sandercock 1994) on offspring survival and quality. Moreover, when brood size increases, mothers spend more time being vigilant (lapwing: Walter 1982; Lesser Snow Goose: Williams et al. 1994), or are more aggressive (bar-headed geese: Schindler and Lamprecht, 1987). These field studies, concerning biparental species, can be the consequences of interactions between environmental and social factors (Lepage et al. 1998).

Moreover, behavioural development is not only influenced by the mother but also by the broodmates. The emotivity and sociality of non-brooded chicks are modified by group size, but the effects remain unclear. Generally, the larger the group is, the more chicks react to social separation or to a decrease in group size with distress calls (ducks: Gaioni et al. 1977; chicks: Jones and Harvey 1987), even if social bonds are stronger in small groups (quail: Schweitzer et al. 2011). However aggressiveness in chicks or adults increases in large groups and enhances individual emotional reactivity (review in Rodenburg and Koene 2007). Large broods reduce altricial parents' thermoregulation investment as the nest retains heat better (Webb and King 1983; Guerra and Nunes 2001; Leckie et al. 2008). However, the effects of brood size of precocial bird family groups (a mother with a brood) either on maternal behaviour or on chicks' behavioural development have not yet been investigated.

Our study investigates for the first time the influence of brood size on Japanese quail's (*Coturnix coturnix japonica*) maternal behaviour and on mothers' interactions with chicks. The maternal behaviour of mothers of this precocial species presents important inter-individual variability (Pittet et al. 2014a), depending on mother features

(Pittet et al. 2012, 2013a, 2013b, 2014a). But, if there are clues that brood size influence chicks' survival and quality, there aren't clear evidences, to our knowledge, on if and how brood size and chicks influence maternal behaviour characteristics and interactions between mothers and chicks. We hypothesized here that mothers of large broods would express more maternal care as a consequence of more solicitations from their brood. Indeed, vocal and tactile stimulations were known to be very important for the induction and maintaining of maternal behaviour (Richard-Yris 1994). Moreover, we supposed that mothers of large brood would rejected their chicks sooner because they can huddle together more easily to enhance their thermoregulation. Considering this mothering difference according brood size, and the direct influence of broodmates on chicks' behavioural development, we also hypothesized that brood size would influence chicks' development of behavioural traits, particularly social traits.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. *Ethical note*

All our experiments were approved by the departmental direction of veterinary services (Ille-et-Vilaine, France, permit number 005283) and were realised in accordance with the European Communities Council Directive of 24 November 1986 (86/609/EEC). The breeding procedure and tests were approved by the regional ethics committee (agreement number: R-2011-SLU-02).

2.2. *Subjects and housing conditions*

2.2.1. *Adoptive mothers*

All adult quails (*Coturnix coturnix japonica*) came from an industrial farm (Les cailles de Chanteloup, Corps-Nuds, France). Twenty 43-week-old naive female quail became adoptive mothers. They were placed in individual cages (100cm×70cm×62cm) in a single room, 3 weeks before mothering, for habituation. Female quail incubate and breed their chicks alone (Guyomarc'h and Saint Jalme 1986). The room was maintained under a LD 12:12 cycle and at 23±1°C. Quail had access to food (80cm-long feeder, high protein cereal in pellets) and water ad libitum. During this habituation period for well-being, females had access to square plastic boxes (19×19×7cm) filled with wood shavings

to dust-bathe 3 times a week. This enrichment was not used during the mothering period as it would have impeded observations.

2.2.2. *Chicks*

Chicks came from eggs artificially incubated in the laboratory. These eggs were collected during 1 week from 45 females and nine males (from previous experiments). We placed 80 eggs in an incubator for 17 days (37.7°C, 55% of humidity and two 45° rotations per day). After hatching, chicks were placed in three plastic cages (49cm×35cm×42cm). Each cage was equipped with a heater (60W IR lamp bulb) and food (high protein cereal in mixed pellets) and water were provided ad libitum. Chicks stayed in these cages during their first post-hatching day (PHD₁) before being placed with mothers in the evening. Chicks were weighed at birth and once a week for 5 weeks.

2.2.3. *Brood constitution*

In natural conditions, female quails can lay between five and ten eggs, one per day (Taka-Tsukasa 1935). We constituted two types of broods: 10 large broods (L), each including six chicks and an adoptive female; and 10 small broods (S) each containing three chicks and an adoptive female. We choose three as minimum size with limiting the problem of sex effect (we have only one cage with females only). We choose then six for maximizing the size difference (doubling the effective) and according to the size of the cage and to observational technical constraints. Moreover, when the group size is higher larger than six, the relationship between chicks became more complex (Schweitzer et al. 2011). All chicks were identified with coloured rings around their legs and three chicks from each cage (randomly selected from the L broods) were observed throughout the experiment.

At the end of the 11 days of the mothering period, the mothers were removed from the cages and placed together in another room (4m²) with floor covered with wood shavings before being involved in another experiment. Chicks remained in sibling groups in their home cages for four more weeks during which their behaviour was assessed by ethological tests. They were given the opportunity to dust-bathe as bath boxes were provided 3 times a week.

The sex of chicks was determined by feather colour when they were 6 weeks old when sexual dimorphism becomes clear. Sex ratios (Sex ratio: L = 0.89, S = 0.69; Chi square test: $X^2 = 0.58$, $P = 0.45$), and birth weights (L = 10.82 g ± 0.12SE, S = 11.05 g ± 0.16SE,

Mann-Whitney test: $U = 1537$ $N_L = 60$, $N_S = 30$, $P = 0.14$) did not differ significantly between groups.

2.3. Maternal induction procedure

We used adoptive mothers to clear from the genetic constraints such as maternal effects or relatedness, which could interfere with the expression of maternal behaviour. We followed the maternal induction procedure finalized by Richard-Yris (1994). The evening following chicks' hatching, mother quail were locked up in individual plastic nest-boxes (18cm×18cm×18cm) for one hour before lights were switched off. When lights had been switched off, we placed either 3 or 6 chicks delicately under each female in each nest-box. The next morning, we opened and removed the boxes delicately from the rearing cages. Then, using instantaneous scan sampling, we recorded every 15 minutes for three hours, the mothers' behaviour towards chicks to control that the females did warm their chicks and were not potentially agonistic (attacks, pecks) or rejecting them (contact breaks, ineffective warming postures). When a chick showed signs of discomfort or hypothermia (shivering, closed eyes, motionless), we removed it immediately from the mother's cage and placed it in a plastic cage (98×35×42cm) under a heater, where it recovered swiftly (in less than 1 hour). To keep brood sizes stable throughout the experiment, these removed chicks were replaced by chicks of the same age throughout the experiment. Observations of chicks used for replacements after PHD₃ were not included in the subsequent analyses. Two adoptive females (one from each set) expressed no maternal care following induction and were thus not included in the experiment. In all 20 chicks had to be replaced during the mothering period (L= 7, S=13).

2.4. Observations of maternal and chicks behaviours

2.4.1. Maternal behaviour

We used two methods to observe maternal behaviour (Pittet et al. 2014a): instantaneous scan sampling to establish time-budgets and focal sampling for occasional behaviours. Scans were recorded using an iPod Touch (Apple©) running the application

“scan sampling” (Vincent Richard©). We recorded two sessions of 30 scans each (at 7-minute intervals) and 10mn focal sampling each day. These observations were made on PHD2 (afternoon), PHD3, PHD5, PHD7 and PHD9 (morning and afternoon) (Fig. 1). Behaviours recorded are listed and described in Table 1.

Table 1: Description of observations and variables recorded during the mothering period.

Subjects	Observations	Behaviours		Description of behaviours
Mothers	Scan (each 7mn)	Warm	No	
		Yes	Number of chicks warmed	
			Posture	
			Covering	the mother's body covered totally the chicks
			Non covering	mother was dressed or lying on side
		General behaviour		rest, eat, explore, preen, vocalise, observe
		Distance mother-chicks		close : chick is not under but in contact with mother
				near : chick is one chick length from mother
				far : chick is between one chick length and two chicks length from mother
				far away : chick is between two chicks length from mother and half the cage
				opposite : chick is more than half cage from mother
	Focus (10mn)	General behaviour		rest, eat, explore, preen, vocalise, observe
		Interactions with chicks (only with the 3 chicks studied)	Agonistic	peek or attack chicks
			Trampling	
			Contacts breaks	No
				Yes initiated by Mother
				Chicks
			Maternal vocalisations	cooing, food callings, tension calls
Chicks	Scan (each 12mn)	Warming		Chicks went underneath and against their mother
		Huddling		Between at least 2 chicks, without mother
		General behaviour		rest, eat, explore, preen, call, observe, escape, solicit mother
		Dispersal index		cage virtually divided in 6 equal parts to record the position of each chick

In addition, the number of chicks warmed (under the mother, calculated by subtracting the number of chicks elsewhere in the cage) allowed us to calculate an index

of chicks being warmed (PWC): $PWC = \frac{\sum_{k=1}^n (\frac{k}{n} \times NWk)}{NW}$

with:

PWC: proportion of chicks being warmed

n: brood size

k: number of chicks being warmed.

NWk: number of scans when k chicks were being warmed

NW: total number of scans when chicks were being warmed

2.4.2. *Maternal reaction to separation*

On PHD₁₁, we removed all chicks from their cage for 5 minutes and recorded the lone mother's reactions: latency of first comfort behaviour (feeding, rest or maintenance), latency of first call and the total number of calls.

2.4.3. *Chicks' behaviour in the home cage*

The behaviour of the three focal chicks in each brood was recorded on PHD₄, PHD₆, PHD₈ and PHD₁₀ and, after the end of the mothering period, on PHD₁₅ and PHD₂₂. Their behaviour was recorded by 30 instantaneous scan samplings (15 in the morning, 15 in the afternoon, at 7-minute intervals). Behaviours recorded are detailed in table 1. In addition we estimated the dispersal of the brood in the cage (divided into 6 quarters) and calculated an index of dispersion based on the number of cage quarters occupied by the three focal chicks based on a dispersion score (0 when the three chicks were in the same quarter, 0.5 when they occupied two different quarters and 1 when they were in three different quarters) for each scan. The average score of dispersal was calculated for each observation day by adding all scores divided by the number of scans.

2.5. *Chick's behavioural traits*

The temperaments of the three focal chicks in each cage were assessed using well established ethological procedures assessing principally fear and social reactivity in different contexts. The chronology of these tests appears Figure 1.

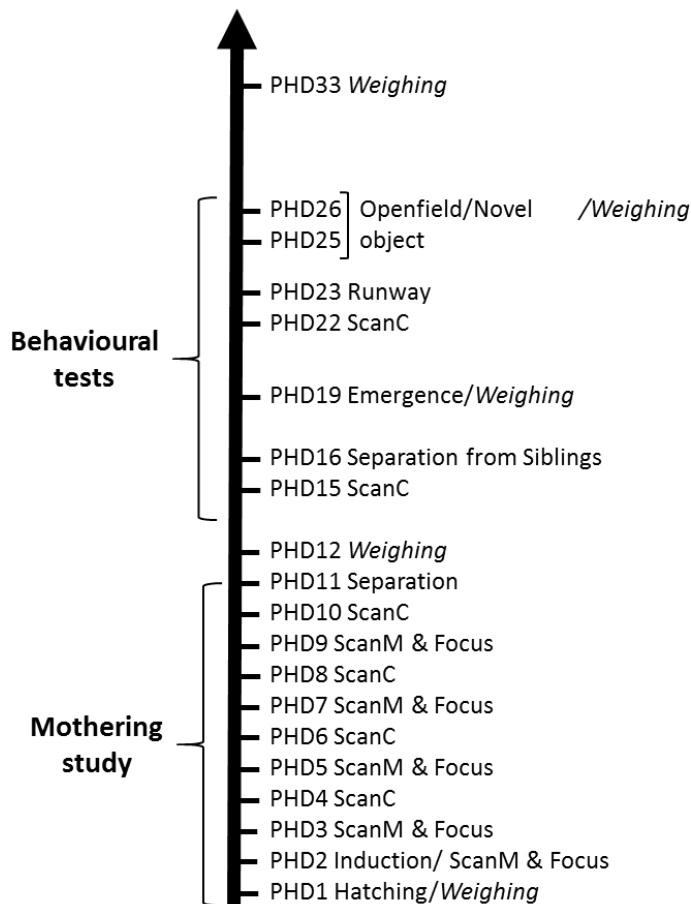


Figure 1: Timeline of the observation during mothering period and test battery conducted with chicks after mother's separation. PHD: Post-Hatching Day; ScanM= scans on mother; ScanC= scan on chicks.

Separation from siblings. To evaluate the strength of the social bond between chicks (Pittet et al. 2012), we removed all chicks except one for 3 minutes. We recorded latencies of first distress call and of first step, frequencies of calls and steps, and time spent eating. Then, we replaced the removed chicks, and after 15 min., we tested another chick, and then again for the third chick. These subjects were tested when they were 16 days old.

Emergence test. This test assesses the 'shyness'/'boldness' of an individual and its sociality in a novel open environment and in social isolation (Jones 1987). Chicks were placed individually, for one minute, in a small, dark wooden box (18×18×18cm) placed next to the entrance of a larger, lighted wooden test cage (62×60×30cm) with wood shavings on the ground. After opening a door between the boxes, the experimenter recorded latencies to pass head and whole body out of the smaller box, latency of first distress call, number of calls in the large box during 3 minutes (exploration, observation, fear postures, pacing). This test was carried out on PHD 19.

Runway. This test evaluates the motivation of the subject to reach a social stimulus and was performed on PHD23 (Mills and Faure, 1991). The apparatus was a long corridor (150×20×20cm) with a cage (20×35×20cm) at one end containing two unfamiliar chicks of the same age as the test chick. The test chick was placed in a small wooden box (18×18×18cm) at the other end. The box was kept closed for 1 minute and then it was opened: we recorded latency to leave the small box and once out, the box was delicately closed again. The tunnel was divided into 4 virtual segments, with, starting from the test chick's end: zones A, B, C (32cm) and P (14cm, the part near the social stimulus). During 3 minutes, we recorded the time to reach the P zone, the time spent in each zone, time to emit first call, and the number of attempts to reach conspecifics and to peck the cage.

Openfield test & novel object. (Jones et al. 1982). On PHD25 and PHD26 we placed, manually and in the dark, a test chick in the centre of an unfamiliar arena (∅ 120cm, H 60cm) with a linoleum floor and plastic white walls. Then the light was switched on and the experimenter, hidden behind a one-way mirror, recorded for 3 minutes, latencies of first step and of first distress call, and the frequencies of observation postures (high and low) and of fear behaviours: freezing (head back into the body, feathers puffed, body frozen) pacing (stereotyped roundtrips along a wall with some jumps). Then we placed, in the dark, an unfamiliar object (a brown cylinder, ∅ 7cm, H 15cm) on one side of that arena, and placed the chick near the opposite side. We illuminated the arena and recorded for 3 minutes latencies to approach the object and to reach the object, and all occurrences of locomotion, fear behaviours, and exploration and observation of the object.

2.6. Statistical analyses

All data were analysed using Statistica 10 (Stat Soft, Tulsa, OK, U.S.A.). Observations occurring during the maternal period were divided in three different periods analysed independently to verify our hypothesis: 1) the afternoon of the post-induction day (PHD2), 2) the beginning of the mothering period (PHD3 and PHD5) and 3) the end of the mothering period (PHD7 and PHD9). General linear models (GLM) were used to describe the influence of brood size on maternal behaviour. General linear

mixed models (GLMM) with mother as a random effect were used to analyse the influence of brood size on chicks' behaviour during the mothering period. The distributions used were Gaussian for ratio data after logit transformation if there was no-normality of residuals and Poisson for occurrences' data. Chicks' weights were analysed using a linear mixed model (LMM) with similar parameters. The different behavioural traits were extracted by computing a Principal Component Analysis (based on Spearman correlations) followed by an orthogonal Varimax rotation to maximize independence between dimensions (Abdi 2003). This analysis yielded scores for all chicks for the behavioural traits for which the influence of brood size was analysed using a LMM, with cages as random factor. The threshold of significance was 0.05 and the tendencies between 0.1 and 0.05 were mentioned.

3. Results

3.1. *Maternal behaviour and chicks' behaviour*

3.1.1. *Maternal behaviour*

On the day following induction (PHD₂), L mothers emitted significantly more maternal vocalisations (cooing and food calls) than did S mothers ($F_{1,16}=9.56$, $P=0.007$) and tended to emit more calls during the beginning of the mothering period than did S mothers ($F_{9,16}=3.33$, $P=0.087$) (Figure 2).

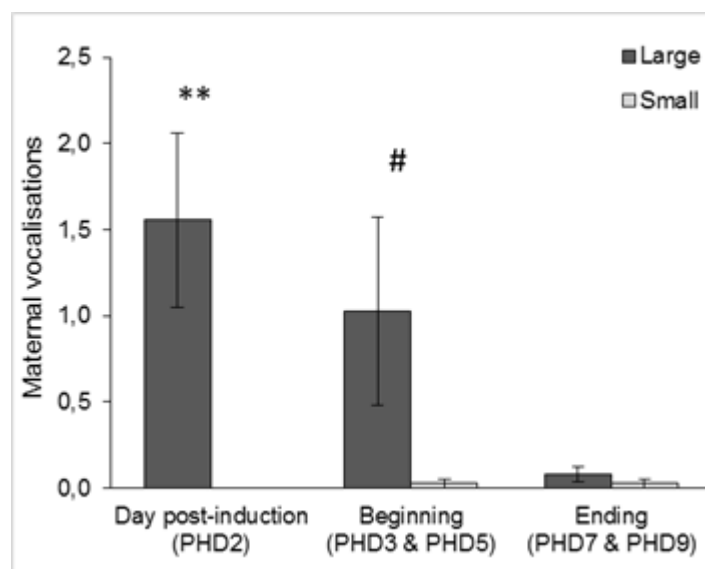


Figure 2: Maternal vocalisations (cooing and food calls) per 10min duration focal samples, in L and S broods on the day of induction and then at the beginning and end of mothering (Mean ± SE). GLM: #: $P<0.10$ and **: $P<0.01$

Brood size did not affect significantly time allocated to warming chicks (GLM, $P > 0.05$; Figure 3a), or the proportion of chicks being warmed ($P > 0.05$; Figure 3b), during the mothering period.

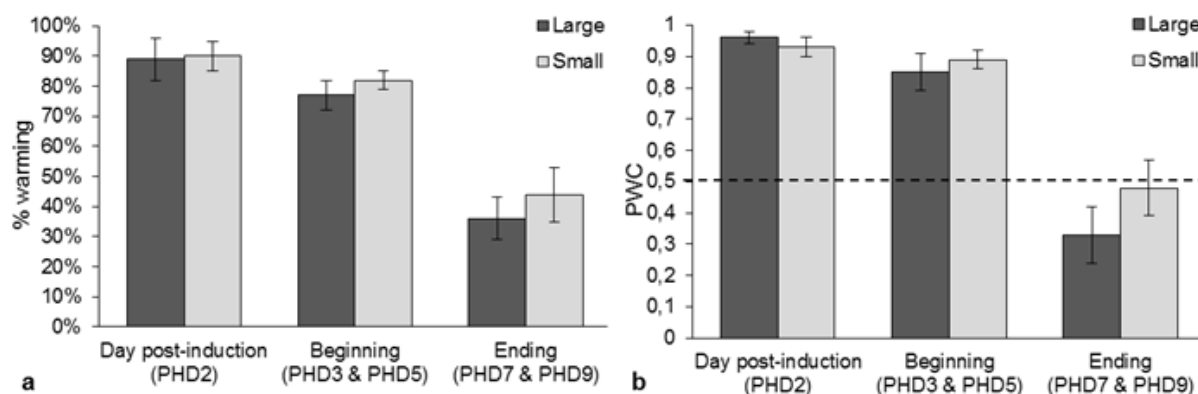


Figure 3: Maternal behaviour: percentage of time spent warming (Mean \pm SE) (a) and proportion of chicks warmed (PWC) (b) on PHD2, PHD3, PHD5, PHD7 in L and S broods. GLM. Dashed line: half of the brood warmed.

At the end of the mothering period, L mothers expressed significantly less covering postures than did S mothers ($F_{1,16}=4.64$, $P=0.047$; Table 2) and trampled their chicks significantly more frequently ($F_{1,16}=6.50$, $P=0.021$, Table 2). Brood size did not affect significantly the other behaviours related to maternal care (Table 2). When L mothers were separated from their chicks on PHD11, they tended to emit more distress calls than did S mothers (GLM: $F_{1,16}=4.26$, $P=0.056$).

Table 2: Main maternal behaviour parameters (mean \pm SE) for large broods and small broods. GLM *: $P < 0.05$. Bold values were significant.

Variables	GLM						
	Post induction day (PHD2)		Beginning (PHD3 & PHD5)		Ending (PHD7 & PHD9)		
	Large	Small	Large	Small	Large	Small	
Maternal behaviours	Covering postures (%)	0.99 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.93 \pm 0.12	0.94 \pm 0.04	0.87 \pm 0.08 *	0.95 \pm 0.05
	Mothers' breaks	0.67 \pm 0.33	2.00 \pm 1.10	4.00 \pm 3.16	5.89 \pm 3.69	2.78 \pm 2.39	3.78 \pm 3.03
	Chicks' breaks	2.00 \pm 0.45	1.00 \pm 0.63	2.56 \pm 1.88	1.89 \pm 2.57	2.00 \pm 3.77	1.33 \pm 2.18
	Distance with chicks	0.08 \pm 0.01	0.09 \pm 0.01	0.19 \pm 0.11	0.16 \pm 0.07	0.65 \pm 0.17	0.59 \pm 0.21
	Aggressions	-	0.33 \pm 0.33	2.33 \pm 7.00	3.00 \pm 6.57	2.33 \pm 4.82	1.89 \pm 2.98
	Trampling	-	0.22 \pm 0.15	1.00 \pm 1.58	1.67 \pm 2.69	1.89 \pm 1.54 *	0.44 \pm 0.73
General activity (%)	Activity	0.10 \pm 0.02	0.08 \pm 0.02	0.20 \pm 0.11	0.14 \pm 0.07	0.40 \pm 0.11	0.38 \pm 0.19
	Locomotion	0.04 \pm 0.07	0.06 \pm 0.07	0.20 \pm 0.14	0.13 \pm 0.08	0.66 \pm 0.19	0.54 \pm 0.28
	Feeding	0.09 \pm 0.03	0.09 \pm 0.03	0.09 \pm 0.05	0.15 \pm 0.10	0.05 \pm 0.06	0.09 \pm 0.11
	Maintenance	0.10 \pm 0.04	0.16 \pm 0.04	0.17 \pm 0.06	0.21 \pm 0.11	0.14 \pm 0.11	0.20 \pm 0.14
	Exploration	0.08 \pm 0.02	0.09 \pm 0.02	0.03 \pm 0.02	0.04 \pm 0.02	0.01 \pm 0.01	0.02 \pm 0.03

3.1.2. Chicks' behaviour in their home cage

During the mothering period, the thermoregulation strategies of L and S chicks differed during rest periods (Figure 4). L chicks tended to spend more time in a huddle when resting at the beginning of the mothering period (GLMM: $F_{1,48}=3.58$, $P=0.064$) and huddled for a significant greater proportion of resting time at the end of the mothering period ($F_{1,48}=6.95$, $P=0.011$) when S chicks rested alone significantly more frequently ($F_{1,48}=12.93$, $P<0.001$).

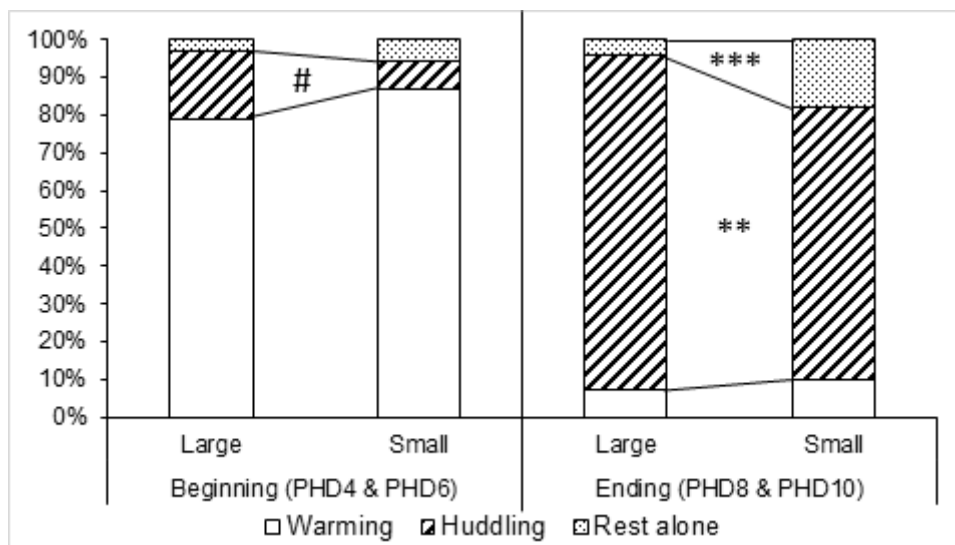


Figure 4: Distribution of each kind of rest: warming, huddling and resting alone for Large and Small chicks at the beginning (PHD₄ & PHD₆) and the end (PHD₈ & PHD₁₀) of the mothering period. GLMM: #: $P<0.10$, **: $P<0.01$ and ***: $P<0.001$.

The dispersal index between chicks did not differ significantly between L and S groups for any of the observation days except PHD₂₂ when L chicks dispersed more than S chicks (ID: L: 0.57 ± 0.03 , S: 0.45 ± 0.04 , GLM: $F_{1,16}=10.47$, $P<0.01$).

3.2. *Chicks' development*

Brood size did not influence significantly chicks' weights (LMM, all $P > 0.05$, Table 3).

Table 3: Chicks' weight (mean \pm SE) for L and S broods on PHD₁₂, PHD₁₉, PHD₂₆ & PHD₃₃. LMM tests.

Days		PHD12	PHD19	PHD26	PHD33
Weight	Large	64.66 \pm 2.14	126.96 \pm 4.03	200.85 \pm 5.75	256.15 \pm 4.85
	Small	64.15 \pm 2.27	121.43 \pm 4.01	198.84 \pm 4.58	254.44 \pm 5.22
LMM (P)		0.81	0.87	0.34	0.79

3.3. *Chicks' behavioural traits*

Correlations among chicks' behavioural variables were evaluated using a PCA. We selected a model with two components accounting for 54% of the overall variance. The loadings of the behaviours onto these two components are described in Figure 5. The first component (32.82% of the overall variance) presented positive loadings for the number of high observations of the novel object, number of steps and jumps in the openfield, all traits that are correlated with an active emotivity profile. Conversely, negative loadings of this first dimension: latency to reach the object zone in the novel object test and the number of freezing expressed in the openfield test, can describe a passive emotivity profile. The second component (21.20% of the overall variance) presented positive loadings for the number of calls during the separation test, number of pecks and cage crossing attempts in the runway test; and negative loadings for latency to emit distress calls when socially isolated (Figure 5). We consider scores on this second dimensions to be correlated with social motivation.

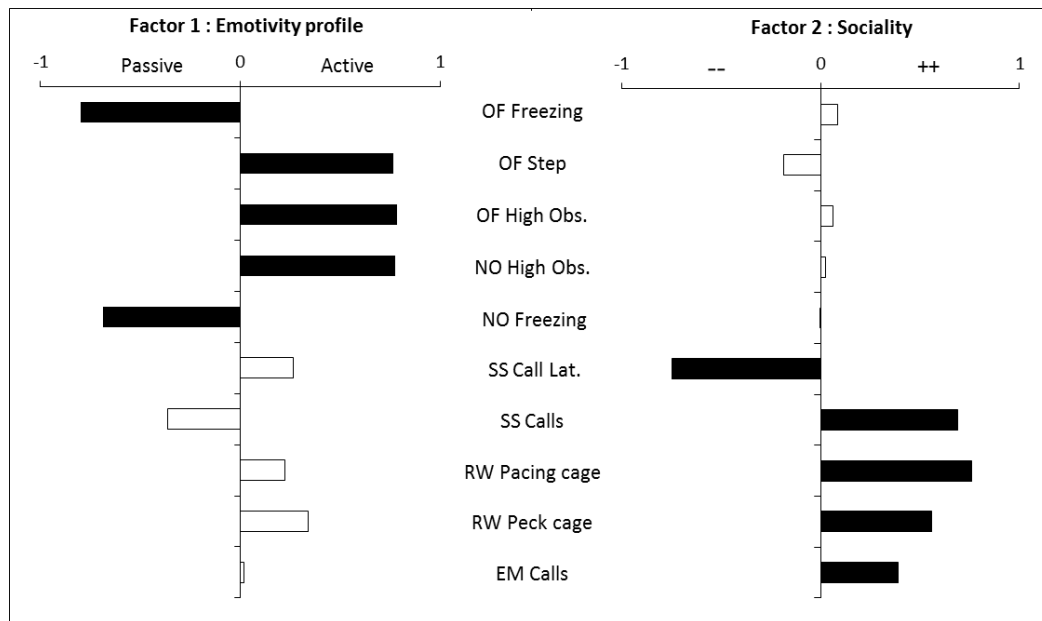


Figure 5: Chicks' behavioural traits described by the 10 main test variables on the first two axes of PCA with varimax rotation. OF: Openfield; NO: Novel Object; SS: Siblings Separation, RW: Runway test & EM: Emergency test. The first factor represents passive or active emotivity profiles with emotivity variables. The second factor is sociality with “++” for more social and “--” for less social motivation. Black bars: variables' loadings > |0.5|.

Comparisons of scores obtained by chicks on these two PCA components revealed no significant differences of emotivity scores between L and S chicks (LMM, $F_{1,46}=0.001$, $P=0.99$), but L chicks scored higher for social motivation than did S chicks ($F_{1,46}=28.51$, $P<0.001$, Figure 6).

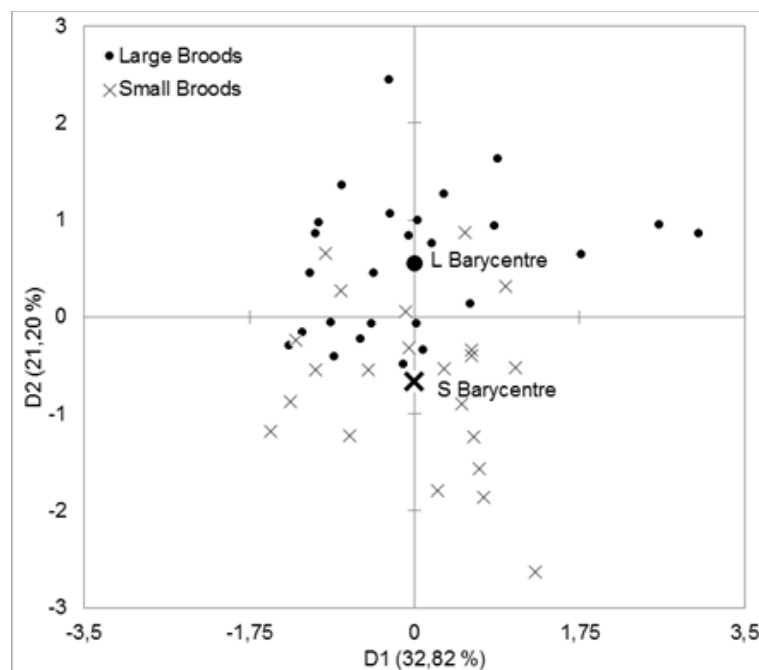


Figure 6: Scores obtained by chicks of large broods (L) and chicks of small broods (S) according to the two axes of behavioural traits from the PCA with varimax rotation.

4. Discussion

We investigated the influence of brood size on adoptive females' maternal behaviour and their chicks' behaviour both during and after the mothering period. Our results suggest that mothers of large broods cared more for their chicks at the beginning of the period than did mothers of small broods; while it was the reverse at the end of the mothering period. In addition, we evidenced that brood size induced different thermoregulation strategies in large and in small broods and had consequences on the social behaviour of chicks.

4.1. Influence of brood size on maternal behaviour

Our results show that brood size does not influence the rates of warming or aggressive behaviours of mothers. However a larger brood induced, during the early mothering period, more maternal vocalisations, and at the end of this period, more trampling and fewer covering postures during warming.

On the first day of the mothering period, just after induction, mothers of large broods emitted more maternal vocalisations, cooing and food calls. Cooing is by far the most frequent maternal vocalisation emitted during the early part of the mothering period and even one or two days before hatching. It is usually emitted when a mother begins a phase of activity and moves out (Guyomarc'h 1974). Food calls are emitted when a mother is foraging. In both cases, the main effect of these vocalisations is that chicks approach their mother (Wauters et al. 1999; Guyomarc'h 1974). Our results suggest that mothers of large broods emit more vocalisations so as to enhance the cohesion of the mother-chicks group, which is more difficult to maintain because of the greater number of individuals likely to disperse during activity phases. The fact that mothers of large broods tend to emit more calls during the separation test supports this conclusion. Social synchronisation between chicks favours social bonds within siblings and then optimise social organisation (Formanek et al. 2011). Indeed, group cohesion improves clearly individual survival in natural conditions, by protecting the chicks from predators, and preventing them to be lost in tall grass.

We could not evidence any effect of brood size on the quantity of warming, the predominant trait of maternal care in this species, as we predicted. Mammals, particularly

rodent, mothers of large litters spend less time in their nest and for shorter periods (Grota and Ader 1969, Elwood and Broom 1978). Some altricial bird parents of large broods spend less time in the nest but because they provide more food (Wright and Cuthill 1990; Leckie et al. 2008).

In quail, chicks are unable to regulate their temperature during their first days of life (Nichelmann and Tzschentke 2002). Subsequently they need to be warmed regularly by their mother. With twice as many chicks in large broods than in small broods, we reasonably think that mothers receive twice as many solicitations for warming, but they do not seem to respond in consequence, in contrast to numerous other species (Pitts et al. 2002; Guerra and Nunes 2001). In our experiment, the number of requests to be warmed is not as important as their time distribution: quail chicks in a group, are highly synchronized, by alternating resting and activity phases (Lumineau et al. 2000, 2001). The presence of a mother increases the intensity of these rhythms (Wauters et al. 2002, Riber et al. 2007). This could explain why mothers express a similar amount of warming behaviour regardless of the size of the brood, as the beginning of a warming phase is initiated by synchronized chicks. Moreover, despite less heat lost by large broods through huddling, this does not allow chicks to store sufficient heat necessary for their metabolism, and they still must request warming by their mother (Webb 1993).

However, most trampling and non-covering warming postures were observed towards the end of the mothering period: so when broods are large mothers become less attentive and more neglectful, that means that they appear more rejecting. Similarly, sheep ewes pay less attention to, and lick their offspring less when they have twins (Dwyer and Lawrence 1998). We assimilate this to shortening of the rearing period by the mother as for rats with large litters that more rapidly spend less time with their offspring (Grota and Ader 1969). Guerra and Nunes (2001) argued that the decrease of time hamsters spend in contact with their offspring in the nest can be explained by an increase in temperature of the mother-litter system caused in part by a greater number of individuals active at the same time. Moreover, the number of young must not exceed the physical capacities of the mother who otherwise may neglect her offspring because her energy output would be too great. Although quail mothers do not feed their chicks directly, warming them decreases their opportunity to drink or eat. The temperature of a family group increases with number of chicks inducing mothers to reduce their rate of

covering for less uncomfortable postures.

4.2. Influence of brood size on chicks' behaviour during the mothering period

Beyond the influence of brood size on maternal behaviour, brood size seems to affect the behaviour of chicks during the mothering period. Chicks in large broods huddled together more frequently, particularly towards the end of the mothering period, whereas chicks in small broods predominantly rested alone. We have two complementary hypotheses to explain that: (1) mothers of large broods would reject their chicks more so that these chicks would need to conserve their body temperature more efficiency, and, (2) large broods would allow chicks to reduce their body heat loss (Webb and King 1983). We think that three individuals are not sufficient to allow chicks to warm one another, thus making huddling unnecessary, contrary to the six chicks in the large broods and it has recently been shown that chicks of small broods, more exposed to the cold, would develop their thermoregulatory system faster (Andreasson et al. 2016).

However the dispersion indices are balanced between broods. It shows that chicks in large broods huddle together more during the rest phases so they were closer but, they present a greater propensity to disperse during activity phases than do chicks in small broods. After emancipation, chicks' inter-individual distances were greater for chicks in large broods. They would adopt a tolerant social structure strategy allowing them to live in groups but limiting attacks due to social proximity (Estevez et al. 2003).

Influence of brood size on chicks' behavioural and morphological development.

Several authors have discussed the influence of group size on emotivity (Rodenburg and Koene 2007 for a review). Some authors revealed a positive correlation between emotivity and group size that they explained by the fact that competition and aggression increased with the number of individuals (Bilcik et al. 1998). For other authors, on the contrary, emotional responses decrease with increasing group size, the affiliative group having a calming effect against frustration and protection from predator (Takeda et al. 2003; Barnett et al. 1986). Although their mothering was similar, rats in small litters were more emotional. The authors suggest that greater competition in large litters constitutes an early form of mild stress, making pups more resistant to future

exposure to stressful situations (Dimitsantos et al. 2007). Our experiment revealed no differences of effects due to size of brood: brood size did not influence the proportions of active or passive emotivity profile of quail chicks. These profiles are one of the characteristic of proactive and reactive copying styles (Koolhaas et al. 1999). Proactive birds are defined as presenting, in stressful situations, active and bold behavioural responses. Conversely, reactive individuals are passive, shy and not very active during stressful events (Koolhaas et al. 1999; Cockrem 2007). Several studies report non-genomic transmission of quail mothers' fearfulness to their chicks (Formanek et al. 2009; Richard-Yris et al. 2005). Mothers' emotional reactivity seems to be transmitted to chicks mainly through the level of maternal aggressiveness during the early mothering period (Pittet et al. 2014a, 2014b). This characteristic of care was not affected by brood size thus logically resulting in an absence of differences in reactivity between L and S chicks.

By contrast, brood size affected chicks' sociality. Indeed, the social motivation of chicks of large broods was higher as they emitted more distress calls when isolated and made more attempts to reach their conspecifics than did chicks of small broods.

On the one hand, it is well established that quail mothers influence their chicks' social motivation. In particular, Pittet and colleagues (2014a) evidenced a correlation between a mother's level of rejection (notably through the expression of non-covering postures) and her chicks' subsequent social motivation levels, and they presumed that it reinforced the links between individuals of the brood. Similarly in our case, mothers of large broods expressed more rejection at the end of the mothering period, and chicks in large broods adopted more allo-warming than did chicks in small broods. The influence of brood size on chicks' sociality could be mediated by maternal rejection towards the end of the mothering period, increasing the strength of the social link that chicks develop among themselves. We consider that brood size may have affected chicks' sociality directly, independently of maternal care as a richer social environment provides opportunities to develop social relationships with more individuals and so more complex relationships (Schweitzer et al. 2011). So these individuals then react more strongly to separation and try more to maintain contact with conspecifics.

In conclusion, quail brood size influences the mother differently during the mothering period: the frequency of maternal vocalisations increased at the beginning of the

mothering period and the warming decreased towards the end of the period in large broods, showing an earlier rejection. This impacted the relationships between chicks of large brood that huddled more when resting. Being a precocial species, mother quail do not feed their chicks directly, and this reduces parental investment charge related to the number of chick than altricial birds. Mothering's main role is to warm chicks and ensure their protection against predators. For this, mothers adapt their communication and increase the number of vocalisations to maintain strong social cohesion within their family group when brood size increased.

The behavioural development of chicks is influenced by brood size in particular sociality. Now, further investigations are necessary to determine effects on maternal behavior, if size group increases so that social bonds were weaker and could disorganize social cohesion, or if density brood decreases so that dispersion between siblings or mother could be higher.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Maxime Hervé for statistical help and Ann Cloarec for reading this article.

REFERENCES

- Abdi, H.**, 2003. Factor rotations in factor analyses. *Encycl. Res. Methods Soc. Sci.* Sage Thousand Oaks CA 792–795.
- Andreasson, F., Nord, A., Nilsson, J.-Å.**, 2016. Brood size constrains the development of endothermy in blue tits. *J. Exp. Biol.* 219, 2212–2219. doi:10.1242/jeb.135350
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., Chastel, O.**, 2007. Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 61, 611–621. doi:10.1007/s00265-006-0290-1
- Barnett, J.L., Hemsworth, P.H., Winfield, C.G., Hansen, C.**, 1986. Effects of social environment on welfare status and sexual behaviour of female pigs. I. Effects of group size. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 16, 249–257. doi:10.1016/0168-1591(86)90117-6
- Bilčík, B., Keeling, L.J., Newberry, R.C.**, 1998. Effect of group size on tonic immobility in laying hens. *Behav. Processes* 43, 53–59. doi:10.1016/S0376-6357(97)00081-8

- Champagne, F.A., Francis, D.D., Mar, A., Meaney, M.J.**, 2003. Variations in maternal care in the rat as a mediating influence for the effects of environment on development. *Physiol. Behav.* **79**, 359–371. doi:10.1016/S0031-9384(03)00149-5
- Clark, L.**, 1985. Consequences of homeothermic capacity of nestlings on parental care in the European starling. *Oecologia* **65**, 387–393. doi:10.1007/BF00378914
- Cockrem, J.F.**, 2007. Stress, corticosterone responses and avian personalities. *J. Ornithol.* **148**, 169–178. doi:10.1007/s10336-007-0175-8
- Dimitsantos, E., Escorihuela, R.M., Fuentes, S., Armario, A., Nadal, R.**, 2007. Litter size affects emotionality in adult male rats. *Physiol. Behav.* **92**, 708–716. doi:10.1016/j.physbeh.2007.05.066
- Dingemans, N.J., Both, C., Drent, P.J., Tinbergen, J.M.**, 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **271**, 847–852. doi:10.1098/rspb.2004.2680
- Dwyer, C.M., Lawrence, A.B.**, 1998. Variability in the expression of maternal behaviour in primiparous sheep: Effects of genotype and litter size. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **58**, 311–330. doi:10.1016/S0168-1591(97)00148-2
- Elwood, R.W., Broom, D.M.**, 1978. The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups. *Anim. Behav.* **26**, 438–454.
- Estevez, I., Keeling, L.J., Newberry, R.C.**, 2003. Decreasing aggression with increasing group size in young domestic fowl. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **84**, 213–218. doi:10.1016/j.applanim.2003.08.006
- Formanek, L., Richard-Yris, M.A., Houdelier, C., Lumineau, S.**, 2011. Rhythmic birds show a better social integration than arrhythmic birds. *Chronobiol. Int.* **28**, 48–57.
- Formanek, L., Richard-Yris, M.A., Houdelier, C., Lumineau, S.**, 2009. Epigenetic maternal effects on endogenous rhythms in precocial birds. *Chronobiol. Int.* **26**, 396–414.
- Gaioni, S.J., Hoffman, H.S., Klein, S.H., DePaulo, P.**, 1977. Distress calling as a function of group size in newly hatched ducklings. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* **3**, 335–342. doi:10.1037/0097-7403.3.4.335
- Grota, L.J., Ader, R.**, 1969. Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus*. *Anim. Behav.* **17**, 722–729.
- Guerra, R.F., Nunes, C.R. de O.**, 2001. Effects of litter size on maternal care, body weight and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behav. Processes* **55**, 127–142.
- Guyomarc'h, J.**, 1974. Les vocalisations des Gallinacés — structure des sons et des répertoires. Ontogenèse motrice et acquisition de leur sémantique. Thesis: Université de Rennes, Rennes.
- Guyomarc'h, J.-C., Saint-Jalme, M.**, 1986. La reproduction chez la caille des blés (*Coturnix C. coturnix*). II: Croissance et développement sexuel des jeunes. *Gibier Faune Sauvage* **3**, 281–295.
- Harding, A.M.A., Kitaysky, A.S., Hamer, K.C., Hall, M.E., Welcker, J., Talbot, S.L., Karnovsky, N.J., Gabrielsen, G.W., Grémillet, D.**, 2009. Impacts of experimentally increased foraging effort on the family: offspring sex matters. *Anim. Behav.* **78**, 321–328. doi:10.1016/j.anbehav.2009.05.009
- Houdelier, C., Pittet, F., Guibert, F., de, M.E., Lumineau, S.**, 2013. Non-genetic Inheritance in Birds: transmission of behaviour from mother to offspring. *Non-Genet. Inherit.* **1**, 62–68. doi:10.2478/ngi-2013-0007

- Johnson, E.J., Best, L.B.**, 1982. Factors affecting feeding and brooding of gray catbird nestlings. *The Auk* **99**, 148–156. doi:10.2307/4086031
- Jones, B.R.**, 1987. Fear and fear responses: A hypothetical consideration. *Med. Sci. Res.* **15**, 1287–1290.
- Jones, R.B., Bessei, W., Faure, J.M.**, 1982. Aspects of “fear” in Japanese quail chicks (*Coturnix coturnix Japonica*) genetically selected for different levels of locomotor activity. *Behav. Processes* **7**, 201–210. doi:10.1016/0376-6357(82)90035-3
- Jones, R.B., Harvey, S.**, 1987. Behavioural and adrenocortical responses of domestic chicks to systematic reductions in group size and to sequential disturbance of companions by the experimenter. *Behav. Processes* **14**, 291–303. doi:10.1016/0376-6357(87)90075-1
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W., Blokhuis, H.J.**, 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **23**, 925–935.
- Leckie, F.M., Arroyo, B.E., Thirgood, S.J., Redpath, S.M.**, 2008. Parental differences in brood provisioning by hen harriers *Circus cyaneus*: capsule females varied their provisioning patterns according to brood age and brood size, whereas males did not. *Bird Study* **55**, 209–215. doi:10.1080/00063650809461524
- Lepage, D., Gauthier, G., Desrochers, A.**, 1998. Larger clutch size increases fledging success and offspring quality in a precocial species. *J. Anim. Ecol.* **67**, 210–216. doi:10.1046/j.1365-2656.1998.00182.x
- Lopatina, O., Inzhutova, A., Pichugina, Y.A., Okamoto, H., Salmina, A.B., Higashida, H.**, 2011. Reproductive experience affects parental retrieval behaviour associated with increased plasma oxytocin levels in wild-type and Cd38-knockout mice. *J. Neuroendocrinol.* **23**, 1125–1133. doi:10.1111/j.1365-2826.2011.02136.x
- Lumineau, S., Guyomarc’h, C., Richard, J.-P.**, 2001. Ultradian rhythm of activity in Japanese quail groups under semi-natural conditions during ontogeny: functional aspects and relation to circadian rhythm. *Biol. Rhythm Res.* **32**, 373–400. doi:10.1076/brhm.32.3.373.1339
- Lumineau, S., Guyomarc’h, C., Richard, J.-P.**, 2000. Ontogeny of the ultradian rhythm of activity in Japanese quail. *Chronobiol. Int.* **17**, 767–776. doi:10.1081/CBI-100102112
- Mills, A.D., Faure, J.M.**, 1991. Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *J. Comp. Psychol.* **105**, 25–38.
- Nichelmann, M., Tzschentke, B.**, 2002. Ontogeny of thermoregulation in precocial birds. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* **131**, 751–763. doi:10.1016/S1095-6433(02)00013-2
- Paasivaara, A., Pöysä, H.**, 2007. Survival of common goldeneye *Bucephala clangula* ducklings in relation to weather, timing of breeding, brood size, and female condition. *J. Avian Biol.* **38**, 144–152. doi:10.1111/j.2007.0908-8857.03602.x
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S.**, 2013a. Effects of maternal experience on fearfulness and maternal behaviour in a precocial bird. *Anim. Behav.* **85**, 797–805. doi:10.1016/j.anbehav.2013.01.026

- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., 2012.** Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *PLoS ONE* **7**, e36835. doi:10.1371/journal.pone.0036835
- Pittet, F., Houdelier, C., de Margerie, E., Le Bot, O., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., 2014a.** Maternal styles in a precocial bird. *Anim. Behav.* **87**, 31–37. doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.025
- Pittet, F., Houdelier, C., Le Bot, O., Leterrier, C., Lumineau, S., 2014b.** Fearfulness affects quail maternal care and subsequent offspring development. *PLoS ONE* **9**, e102800. doi:10.1371/journal.pone.0102800
- Pittet, F., Le Bot, O., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., 2013b.** Motherless quail mothers display impaired maternal behavior and produce more fearful and less socially motivated offspring. *Dev. Psychobiol.* doi:10.1002/dev.21129
- Pitts, A.D., Weary, D.M., Fraser, D., Pajor, E.A., Kramer, D.L., 2002.** Alternative housing for sows and litters. Part 5. Individual differences in the maternal behaviour of sows. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **76**, 291–306. doi:10.1016/S0168-1591(02)00012-6
- Pöysä, H., Virtanen, J., Milonoff, M., 1997.** Common goldeneyes adjust maternal effort in relation to prior brood success and not current brood size. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **40**, 101–106. doi:10.1007/s002650050321
- Priestnall, R., 1972.** Effects of litter size on the behaviour of lactating female mice (*Mus musculus*). *Anim. Behav.* **20**, 386–394. doi:10.1016/S0003-3472(72)80063-0
- Riber, A.B., Nielsen, B.L., Ritz, C., Forkman, B., 2007.** Diurnal activity cycles and synchrony in layer hen chicks (*Gallus gallus domesticus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* **108**, 276–287. doi:10.1016/j.applanim.2007.01.001
- Richard-Yris, M.A., 1994.** Comportement parental chez les gallinacées : Importance du facteur émotivité dans la vitesse d'émergence des réponses parentales. Apport du modèle caille japonaise, in: Comportement et Bien-Être Animal. Picard M., Porter R.H., Signoret J.D., Paris, pp. 61–77.
- Richard-Yris, M.A., Michel, N., Bertin, A., 2005.** Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Dev. Psychobiol.* **46**, 1–12.
- Rodenburg, T.B., Koene, P., 2007.** The impact of group size on damaging behaviours, aggression, fear and stress in farm animals. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, Too many, too few: The effects of group size and density in captive animals **103**, 205–214. doi:10.1016/j.applanim.2006.05.024
- Royama, T., 1966.** Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits *parus major*. *Ibis* **108**, 313–347. doi:10.1111/j.1474-919X.1966.tb07348.x
- Royle, N.J., Smiseth, P.T., Kölliker, M., 2012.** The evolution of parental care. Oxford University Press.
- Safriel, U.N., 1975.** On the Significance of Clutch Size in Nidifugous Birds. *Ecology* **56**, 703–708. doi:10.2307/1935505
- Sandercock, B.K., 1994.** The effect of manipulated brood size on parental defence in a precocial bird, the willow ptarmigan. *J. Avian Biol.* **25**, 281–286. doi:10.2307/3677275
- Schindler, M., Lamprecht, J., 1987.** Increase of parental effort with brood size in a nidifugous bird. *The Auk* **104**, 688–693.
- Schweitzer, C., Lévy, F., Arnould, C., 2011.** Increasing group size decreases social bonding in young Japanese quail, *Coturnix japonica*. *Anim. Behav.* **81**, 535–542. doi:10.1016/j.anbehav.2010.11.017

- Smiseth, P.T., Moore, A.J.**, 2002. Does resource availability affect offspring begging and parental provisioning in a partially begging species? *Anim. Behav.* **63**, 577–585. doi:10.1006/anbe.2001.1944
- Takeda, K., Sato, S., Sugawara, K.**, 2003. Familiarity and group size affect emotional stress in Japanese Black heifers. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **82**, 1–11. doi:10.1016/S0168-1591(03)00039-X
- Turcotte, Y., Bédard, J.**, 1989. Shared parental investment, parent-offspring conflict and brood size in greater snow geese. *Anim. Behav.* **38**, 703–706.
- Walsh, H.**, 1978. Food of nestling purple martins. *Wilson Bull.* **90**, 248–260.
- Walter, J.R.**, 1982. Parental behavior in lapwings (charadriidae) and its relationships with clutch sizes and mating systems. *Evolution* **36**, 1030–1040. doi:10.2307/2408080
- Wauters, A., Richard-Yris, M., Talec, N.**, 2002. Maternal influences on feeding and general activity in domestic chicks. *Ethology* **108**, 529–540. doi:10.1046/j.1439-0310.2002.00793.x
- Wauters, A.M., Richard-Yris, M.A., Pierre, J.S., Lunel, C., Richard, J.P.**, 1999. Influence of chicks and food quality on food calling in broody domestic hens. *Behaviour* **136**, 919–933. doi:10.1163/156853999501649
- Webb, D.R.**, 1993. Maternal-nestling contact geometry and heat transfer in an altricial bird. *J. Therm. Biol.* **18**, 117–124. doi:10.1016/0306-4565(93)90024-N
- Webb, D.R., King, J.R.**, 1983. Heat-transfer relations of avian nestlings. *J. Therm. Biol.* **8**, 301–310. doi:10.1016/0306-4565(83)90013-X
- Williams, T.D., Loonen, M.J.J.E., Cooke, F.**, 1994. Fitness consequences of parental behavior in relation to offspring number in a precocial species: the lesser snow goose. *The Auk* **111**, 563–572.
- Wright, J., Cuthill, I.**, 1990. Manipulation of sex differences in parental care: the effect of brood size. *Anim. Behav.* **40**, 462–471. doi:10.1016/S0003-3472(05)80526-3
- Yasukawa, K., McClure, J.L., Boley, R.A., Zanolco, J.**, 1990. Provisioning of nestlings by male and female red-winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Anim. Behav.* **40**, 153–166. doi:10.1016/S0003-3472(05)80675-X



Chapitre 4 :

Influence de la composition sexuée de la couvée

INTRODUCTION

Nous venons de voir que le comportement et le nombre de jeunes influent sur divers aspects du comportement maternel. Le sexe du jeune est également un facteur bien connu de variation du comportement maternel, en particulier chez les mammifères. Pour beaucoup, les mères s'investissent plus auprès de leurs jeunes mâles (Moore & Morelli 1969 ; Hogg et al. 1992). Cela se traduit par plus de comportements de soins (Alleva, Caprioli & Laviola 1989) ou par une plus grande protection (Maestriperi 1991). Cette attitude est également affectée par la composition sexuée de la portée. Toutefois, chez l'oiseau, les études donnent des résultats variables tantôt en faveur du mâle (Harding et al. 2009) tantôt sans différence (Nam et al. 2011) et se sont concentrées sur les espèces nidicoles où le soin parental est plus coûteux. Il était donc intéressant de déterminer si le sexe des jeunes pouvait également influencer la qualité ou la quantité de soins maternels chez la caille, qui est une espèce nidifuge présentant un dimorphisme sexuel de taille se mettant en place au cours du développement.

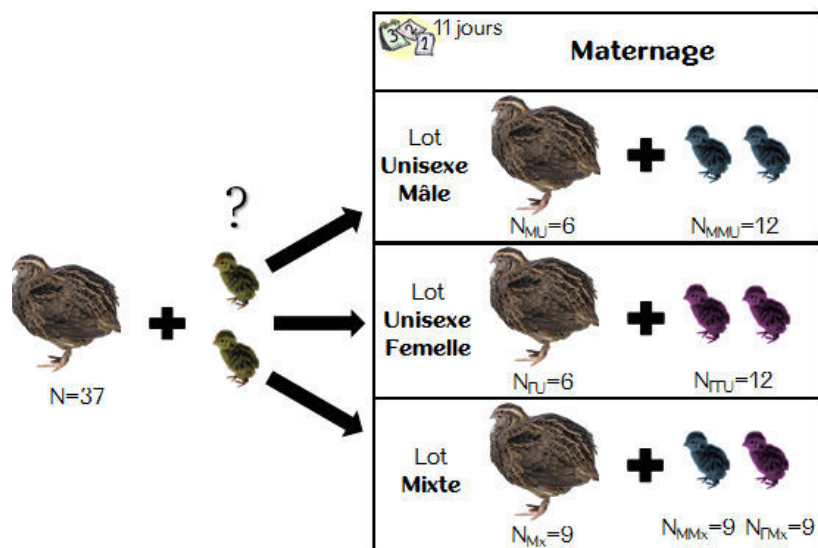
OBJECTIFS

Notre expérience a visé à déterminer:

1. L'impact du sexe du jeune sur le comportement maternel : 2 dimensions ont été explorées: la composition sexuée de la couvée (mixte/unisexe) et le sexe du cailleteau (mâle/femelle).
2. Si ces aspects modifiaient le comportement des cailleteaux envers la mère ou entre eux.

METHODE

Ne pouvant sexer les cailleteaux à l'éclosion, nous avons placé au hasard 2 cailleteaux avec une mère adoptive nous donnant ainsi 3 lots : un lot unisexe (MU) de cailleteaux mâles (MMU), un lot unisexe (FU) de cailleteaux femelles (FFU) et un lot mixte (Mx) avec un mâle (MMx) et une femelle (FMx).




RESULTATS

7. Les mères MU réchauffent plus longtemps leurs cailleteaux, les mères FU font plus d'activité et les mères Mx sont plus rejetantes avec leurs cailleteaux.
8. Les mères rejettent et agressent plus vite les femelles que les mâles.
9. Les cailleteaux Mx (MMx et FMX) interagissent plus souvent avec leur mère.
10. Les cailleteaux FFU sont plus lourdes à la fin du maternage que tous les autres cailleteaux.



CONCLUSION

- Les groupes unisexes mettent plus en évidence les différences liées au sexe que les groupes mixtes. La **synchronisation** entre les cailleteaux atténue les différences sexuées dans le groupe mixte. Cependant, comme le démontre le nombre d'interactions, cette synchronisation a du mal à se mettre en place, les besoins des deux sexes étant probablement différents.
 - Les mères s'investissent plus auprès des petits **mâles**, qu'elles maternent plus longtemps. A l'inverse, elles rejettent les femelles plus tôt. On a donc une différence dans la prise d'**indépendance** entre mâles et femelles à laquelle la mère n'est pas étrangère.
- 

A PRECOIAL BIRD'S MOTHER-CHICK INTERACTIONS ARE AFFECTED BY CHICKS' SEX AND BROOD COMPOSITION

Nadège AIGUEPERSE^{1,2}, Cécilia HOUDELIER^{1,2}, Céline NICOLLE^{1,2} & Sophie LUMINEAU^{1,2}

(1) Université de Rennes 1, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France.

(2) CNRS, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes.

Corresponding author: S. Lumineau, UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes I, Bâtiment 25, Campus de Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, CS74205, 35042 Rennes, France. E-mail address: sophie.lumineau@univ-rennes1.fr

Abstract:

Many factors, as environment, mothers' traits and offspring's characteristics can influence the maternal behaviour of many species. Sex is a trait which leads to mothers investing asymmetrically in their young particularly in species with size dimorphism related to sex. Authors usually consider that members of the largest sex require the most investment by mothers who adapt their behaviour. In other cases, mothers care preferentially for members of the sex that increases their fitness, e.g. males in numerous species. This study investigates the influence of chicks' sex and brood sexual composition on the maternal behaviour of quail, a precocial bird. We evaluated three batches of mothers with 1) unisex broods of males (MM, N=6), 2) unisex broods of females (FF, N=6) and 3) mixed sex broods (Mx, N=9). We recorded mother-chick interactions during the 11-day mothering period. We found that MM mothers spent more time warming their chicks and FF mothers were more active. Moreover, females rejected aggressively their female chicks earlier than their male chicks. Finally, Mx chicks, whatever their sex, interacted more with their mothers. FF chicks were the heaviest. Our results highlight a greater quantity and quality of maternal care towards male chicks. Mothers seemed to present a time lag in their emancipatory rejection behaviour between male and female chicks. The mixing of sexes reduced sex differences but revealed a greater difficulty of chicks to become synchronised. All our results are discussed in terms of the needs of each sex.

Key-words: sex difference, emancipation, sex ratio, maternal care, synchronicity.

INTRODUCTION

Parental behaviour is one of the factors early in life that strongly influence the behavioural development of young of many species (Champagne & Meaney 2001; Bertin & Richard-Yris 2005). This behaviour is determined and modified by many factors of the physical (Clutton-Brock 1991) and / or social (Fairbanks 1989; Cameron et al. 2003; Pittet et al. 2013) environment of their parents, by endogenous factors such as mothers' age (Pittet et al. 2012b) or temperament (Pittet et al. 2014a) or by characteristics of the young as their number (Thornhill 1989; Aiguerperse et al. in press) or age (Mills et al. 2010).

The sex of the young can also be a very important factor of variation; one of the two sexes can require more parental investment or limit the value of the parents' reproduction fitness (Trivers & Willars 1973; Clutton-Brock & Albon 1981). Thus mothers of many species of mammals invest more energy into raising young males than young females (rats: Moore & Morelli 1979; rhesus macaques: Bercovitch et al., 2000; horses: Cameron & Linklater 2000; sheep: Hogg et al. 1992). Bird investigations of this issue focus mainly on altricial species yielding highly variable results. Some parents of monomorphic species favour males (little auks: Harding et al. 2009; budgerigars: Stamps et al. 1987) while the investment of others does not differ between males and females (western bluebirds: Leonard et al. 1994; long tailed tits: Nam et al. 2011). However when sexual size dimorphism is important, authors generally assume that the larger sex is more costly and therefore requires greater parental investment (Stamps 1990; American kestrels: Anderson et al. 1993; great tailed grackles & red winged blackbirds: Teather 1987 & 1992).

Although parental investment in favour of one sex can be clearly established when parents raise only one young like albatrosses and Adelie penguins (Weimerskirch et al. 2000; Beaulieu et al. 2009), it becomes more complicated to establish when several chicks are raised simultaneously. Interactions between brood partners and sex-specific differences in behaviour can affect parent-young relationships (Becker & Wink 2003). For example, female mice defend more their litter and spend more time licking their pups in male single-sex litters than in mixed or female single-sex litters (Alleva, Caprioli & Laviola 1989; Maestripieri 1991), gerbil mothers spend more time to deliver milk to all-male litters than to all-female litters (Clark et al. 1990) showing the important influence of brood composition on mothers' general maternal behaviour. Moreover, competition

or mutual cooperation between siblings can lead young to modify their behaviour: for instance, spotted hyenas' aggression rates are higher in all-female and all-male litters than in mixed litters, probably because of the identical needs of siblings in unisex litters increases competition (Golla, Hofer & East 1999). Another example shows that mixed broods of bell miner (*Manorina melanophrys*) chicks beg with higher acoustic frequencies than similar-sex broods (Mc Donald, Ewen & Wright 2010).

Here, we investigated the role of chicks' sex on the maternal behaviour of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), a sexually dimorphic precocial bird. Quail are considered successive monogamous and as males are not involved in care of offspring, they can reproduce more often (Saint Jalme 1990). Moreover, females are usually heavier than males, sexual size dimorphism appearing during development (Cheng et al., 2010).

We aimed to evaluate the influence on quail's maternal behaviour of (1) the individual sex characteristic of each chick and (2) the sex-ratio composition of broods. We hypothesised that mothers would invest more in males as we have shown previously that males are more sensitive to separation from their mothers than are females at the end of the mothering period, and this indicates that the mother-male chick relationship was stronger at that time (Pittet et al., 2014b). This agrees with the prediction of the parent-young conflict hypothesis (Trivers & Willard 1973) that parents should invest more in the sex that maximizes their fitness, and this would be male quail given their sexual system. Unlike altricial species, precocial chicks are able to feed themselves and the vital behaviour of mothers is essentially to protect and to warm their chicks. Thus the idea that the investment of mothers in the larger sex should be more important cannot apply to this species. Nevertheless, their investment could depend on the sex composition of the brood as synchronisation of all chicks is very important during their first days of life (Lumineau et al. 2001): when males and females are together they must adapt to one another according to their different needs, whereas this would not be necessary when they are only either males or females in the brood because then the needs of all the chicks are similar.

METHODES

GENERAL PROCEDURE

Ethic statement

All our experiments were approved by the departmental direction of veterinary services (Ille-et-Vilaine, France, permit number 005283) and were realised in accordance with the European Communities Council Directive of 24 November 1986 (86/609/EEC). The breeding procedure and tests were approved by the regional ethics committee (agreement number: R-2011-SLU-02).

Animals and housing conditions

Forty adult female Japanese quail and 80 chicks from a broiler line of industrial farm (Les cailles de Chanteloup, France) were used. Females were individualized by a number ring on their wing and, when they were one year old, they were housed in individual wire cages (51cm×40cm×35cm) with 3 opaque lateral walls. Cages contained a feeder and a bottle drinker with *ad libitum* supplies. All cages were in the same breeding room, maintained at 23±1°C under a LD 12:12 cycle. Chicks were obtained from commercial fecund eggs, artificially incubated in the laboratory (37.7°C, 55% of humidity and two 45° rotations/day) for 17 days. At hatching, they were weighed, were individualized by a colour ring around their leg and placed in plastic cages (98cm×35cm×42cm), equipped with feeders, drinkers and heaters (37±1°C) waiting adoption.

Experimental procedure

Females were accustomed to their environment and human intervention during 3 weeks. Human habituation was realized through daily presentation of palatable food (millet and insectivore mash) by hand in cages.

After these 3 weeks, we inducted the maternal behaviour of 40 females; each of them adopted 2 chicks, following the procedure described below. As we are not able to determine the sex of chicks before they are 3 weeks old, we chose to induce each female with two chicks because chicks are social and therefore sensitive to isolation especially just after dispersal, so placing only one chick would be unethical.

During the 11 days of the mothering period, we recorded maternal behaviour and mother-chick interactions using scan and focal sampling (see detail below). We evaluated the reactions to separation at the end of the mothering period.

Maternal induction procedure

The fostering procedure is derived from that previously described by Richard-Yris (1994). Three days before induction, we placed a square plastic nestbox (18cm×18cm×18cm) in each cage for habituation. The night before induction, we shut the females up in their nestboxes for the first time. The evening chicks hatched, females were shut up in their nestboxes one hour before the dark phase. Then, two chicks (each with a different coloured ring) were gently placed underneath each female until the next morning. The following morning we opened and removed the nestboxes, and monitored the mother-chick interactions during the first hours. We excluded females that did not warm chicks correctly. We immediately removed any chick that showed signs of hypothermia (tremor) and placed it under a heater in a plastic cage and replaced it by another chick. Females with a chick replaced after the third day of the mothering period were removed from the data analyses, because mothers do not express appropriate behaviour towards unfamiliar chicks. Because we induced females with only two chicks, their stimulations were too weak for some females to express maternal behaviour and they had to be discarded from further analyses. Thus we could analyse data for 21 females that expressed maternal behaviour during all the mothering period.

After 11 days, mothers were removed and placed together in another room while the two chicks stayed together in their cages for 4 more weeks for more behavioural tests. After sexing chicks, we obtained 3 sets according to brood composition: 2 sets of unisex broods (U): mothers (FU:N=6) with 2 female chicks (FFU: N=12) and mothers (MU: N=6) with 2 male chicks (MMU: N=12); one set of mixed-sex broods (Mx) with mothers (Mx: N=9) with one male (MMx: N=9) and one female chick (FMx: N=9).

MOTHERING STUDY

Observations of maternal behaviour and chicks' behaviour in their home cage

We sampled the behaviour of mothers and chicks following a method adapted from that of Pittet et al. (2012a). We used instantaneous scan sampling (SCAN) to establish their time budgets and focal sampling (FOCUS) to spot rarer behaviours and interactions.

SCAN for observing maternal behaviour: 60 scans (30 in the morning and 30 in the afternoon) every 3 minutes were recorded on post-hatching day 2 (PDH₂), PHD₃, PHD₅, PHD₇ & PHD₉. We recorded mainly whether the female was warming her chicks and if so whether her posture was covering (i.e. the chicks were completely hidden by their mother's feathers) or not (i.e. mother has a high posture or is lying on her side not allowing chicks to be warmed correctly). All mothers' non-maternal behaviours were recorded: high energetic activity (feeding, exploration and locomotion) and low energetic activity (resting and maintenance: grooming, stretching and scratching). These scans were recorded using an ipod Touch (Apple©) equipped with the application "scan sampling" (Vincent Richard©).

FOCUS observations of maternal behaviour and chicks' behaviour: on PHD₂, PHD₃, PHD₅, PHD₇ & PHD₉, we observed continuously each mother and her two chicks for 8 minutes (4 in the morning and 4 in the afternoon). All maternal and non-maternal behaviours were therefore recorded, including occasional behaviours: maternal vocalizations, trampling, and agonistic behaviours: pecks (mother pecks chick with a rapid movement of her breast), attacks (mother chases a chick then pecks the escaping chick); chicks' vocalisations and their solicitations (chicks gently peck their mother's feathers and/or push them to slip under her). We recorded whether these solicitations were successful or not, whether the mother then initiated a warming phase or rejected the chick. All contact breaks were characterised. The receiver of an interactive behaviour was always identified.

SCAN observations of chicks' behaviour: these observations occurred on PHD₄, PHD₆, PHD₈ & PHD₁₀ during the mothering period and on PHD₁₅, PHD₂₂ & PHD₂₉ after separation from mothers. We recorded 40 scans at 5 min intervals (20 in the

morning and 20 in the afternoon). As for the observations of mothers we recorded all general behaviours to establish time-budgets (feeding, exploration, locomotion, maintenance and resting). When chicks were resting, we recorded whether they were being warmed, resting alone or in mutual warming (chicks huddled against each other). For each scan, we recorded the distance between each chick and mother: 0 (being warmed by mother or mutual warming of chicks), contact (chick touches the individual), near (distance is less than one chick length), proximity (distance equals 1 to 2 chick lengths), distant (distance between 2 chick lengths and half the cage) and opposite (distance greater than half the cage). From these surveys, we calculated interindividual distance (ID) between mother and chick and between the two chicks according to the formula:

$$ID = \frac{(N^{opposite} + (N^{distant} \times 0.8) + (N^{proximity} \times 0.6) + (N^{near} \times 0.4) + (N^{contact} \times 0.2))}{Total\ Nscan}$$

Reactions to separation from mother

On PHD₁₁, we estimated mother-chick bonds by separating mother and chicks. Thus, we removed chicks from the cage, placed them in a similar cage and we recorded the chicks' and mothers' reactions while they were alone for, respectively, 3 and 5 min. We recorded latency of comfort behaviour (feeding, rest, maintenance), latency to call and to walk, number of calls and steps, and frequencies of all behaviours. Mothers were observed directly but the chicks were filmed (Sony HDR-XR200).

STATISTICAL ANALYSES

Brood composition effect

We computed a principal component analysis (PCA) on the main scaled variables of general and mothering activities from each observation day. To maximise the independency between the components, we used a varimax rotation (Abdi 2003). Factorial scores for each PCA axis were then examined with linear models on repeated measures (LMr): sets (MU, FU & Mx), time and their interactions were used as fixed factors. As agonistic variables were rare and did not explicate sufficiently the components, we examined them independently using a general linear model with

repeated measures (GLMr): time, sets and their interactions were used as fixed effects. Mothers' variables recorded during separation were analysed by GLM with sets as fixed effect. The distributions used were Gaussian for ratio data after logit transformation when there was no-normality of residuals and Poisson for occurrence data. Homogeneity of variance was then checked by Levene test. Post-hoc comparisons were performed by LSD tests.

Chicks' sex effects

Interaction behaviour data, for both mothers (accept or reject attempts, initiate ruptures) and chicks (initiate attempts and ruptures) were analysed in detail day by day to evaluate sex effect. Thus, we computed a general mixed linear model (GLMM) with these behavioural occurrences, of chicks and mothers according to chicks. Mothers' variables following separation from their chicks were examined by GLMM. In all cases, sex and brood composition were used as fixed factors and mothers were used as random factor. The distributions used were Gaussian for ratio data after logit transformation when there was no-normality of residuals and Poisson for occurrence data.

In addition, a second PCA with varimax rotation was computed with chicks' scaled behavioural variables. We chose a criterion of PC loading of $|0.5|$ or higher to consider a variable relevant to a specific component. Factorial scores were compared calculating a linear mixed model with repeated measures (LMMr) where time, brood composition, sex, and their interactions were studied as fixed factors and mothers were considered as random factor. Post-hoc comparisons were performed by LSD tests.

Chicks' weights were analysed by LMM with sex and brood composition as fixed factors and mothers as random factor. The threshold of significance was 0.05 and the tendencies between 0.1 and 0.05 are mentioned. Data were analysed with SPSS 20 (IBM.).

RESULTS

Mothing observations*Brood effect***Mothing:**

The PCA of maternal behaviour with varimax rotation revealed three components with eigenvalues greater than one and that, together, explained 62,37% of the variance (Fig 1). The first component we named “Warming/Distance” opposing percentage of warming time and mother-chick distances (Fig. 1). The second component had a high loading of percentage of activity and maintenance and was labelled “Activity”. The third component “Rejection” was represented by high loadings of mothers’ contact breaks and negligence like trampling.

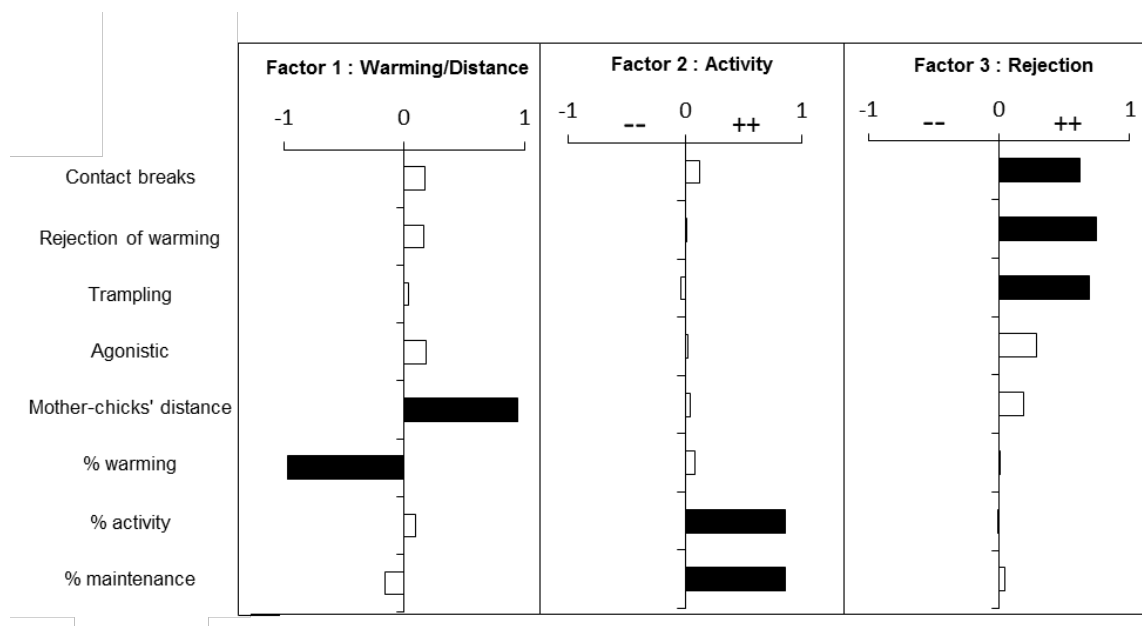


Figure 1: Mothers’ behaviour during the mothing period described by the 8 main behavioural variables on the first three axis of PCA with varimax rotation. The first axis represents warming and mother-chick distance (28.28% or 24.41% after varimax rotation). The second is the level of mothers’ activity (19.31% or 18.78% after varimax rotation) and the third is the level of chicks’ rejection by mother (14.78% or 19.18% after varimax rotation).

LMr comparisons of mothers’ scores on these three PCA components revealed a time effect on each component (Warming/Distance: $F_{4,100}=56.56$, $P<0.001$; Activity: $F_{4,100}=2.55$, $P=0.04$; Rejection: $F_{4,100}=3.85$, $P=0.006$) as well as set effect

(Warming/Distance: $F_{2,102}=7.90$, $P=0.001$; Activity: $F_{2,102}=3.46$, $P=0.04$; Rejection: $F_{2,102}=3.95$, $P=0.03$) (Fig 2). There were no significant time×set interaction effects (Warming/Distance: $F_{14,90}=1.55$, $P=0.15$; Activity: $F_{14,90}=0.83$, $P=0.58$; Rejection: $F_{14,90}=0.53$, $P=0.83$).

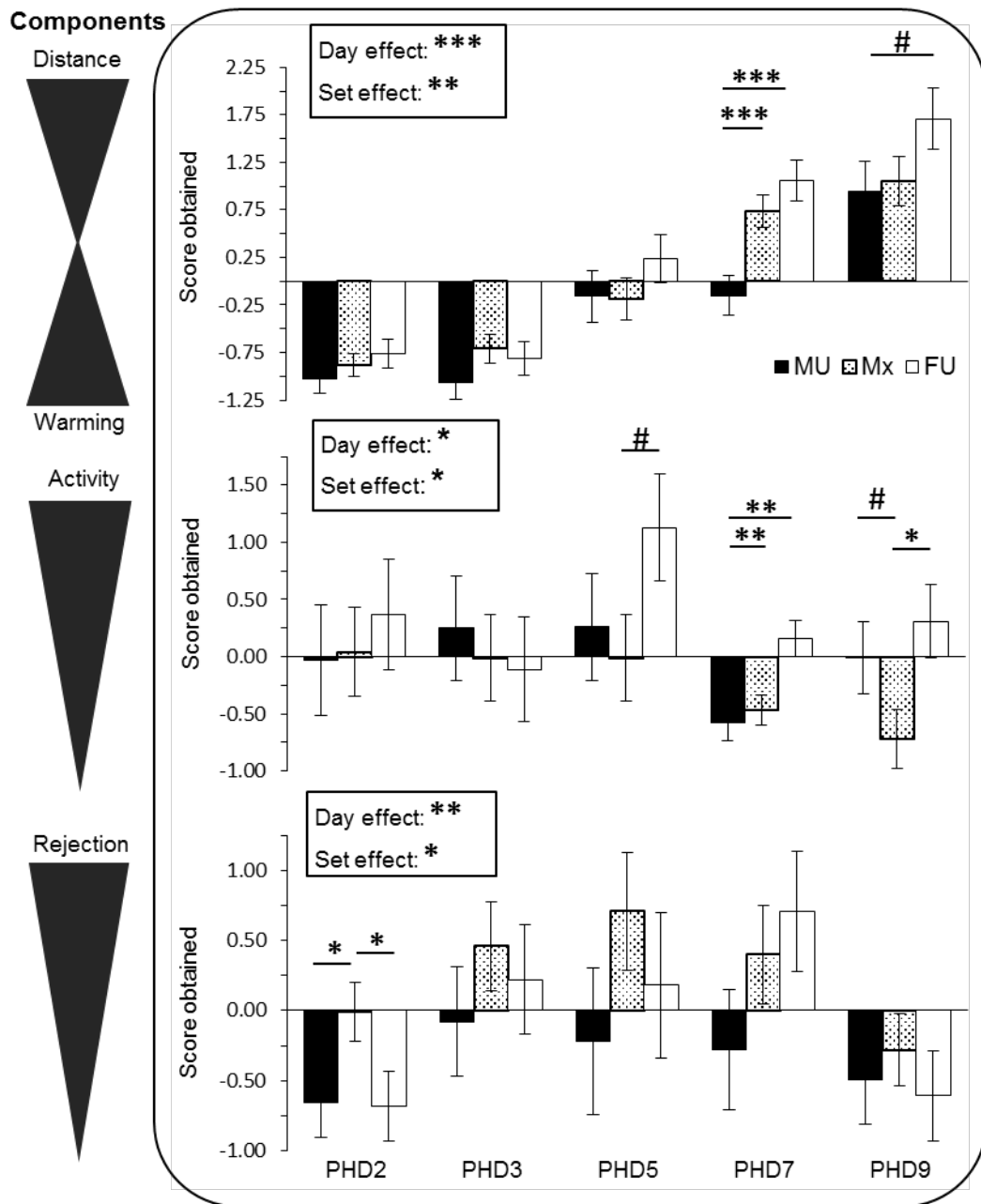


Figure 2: Day and set effects on mothers' behaviour. (b.) Scores (mean ±SE) on the three axis "Distance/warming", "Activity" & "Rejection", in relation to day, for MU (black bars, N=6), FU (white bars, N=6) and Mx (hatched bars, N=9) mothers. The boxes give the general result of the LMr Test (there are no interactions effects), and the results of Post-hoc LSD are on the graph: #: $P < 0.10$, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$ & ***: $P < 0.001$.

Comparisons between sets showed that MU mothers warmed their chicks more than did FU and Mx mothers (Post-hoc LSD, respectively $P < 0.001$; $P = 0.03$) and rejected their chicks less than did Mx mothers (Post-hoc LSD, $P = 0.009$) (Fig. 2). FU mothers warmed their chicks less and were more active than Mx mothers (respectively: $P = 0.04$; $P = 0.01$) (Fig. 2).

Agonistic behaviours. We observed a time effect on agonistic behaviours (GLM, $F_{4,100} = 31.91$, $P < 0.001$), but no set or time \times set interaction effects (GLM, respectively: $F_{2,102} = 0.03$, $P = 0.97$; $F_{14,90} = 0.71$, $P = 0.69$). More precisely, on PHD2 Mx mothers were more aggressive than MU and FU mothers. During the second part of the mothering period, FU mothers were more aggressive than MU mothers (PHD5) and Mx mothers (PHD5 and PHD7), whereas MU mothers were more aggressive than FU and Mx mothers (PHD9) at the end of the mothering period (Fig. 3).

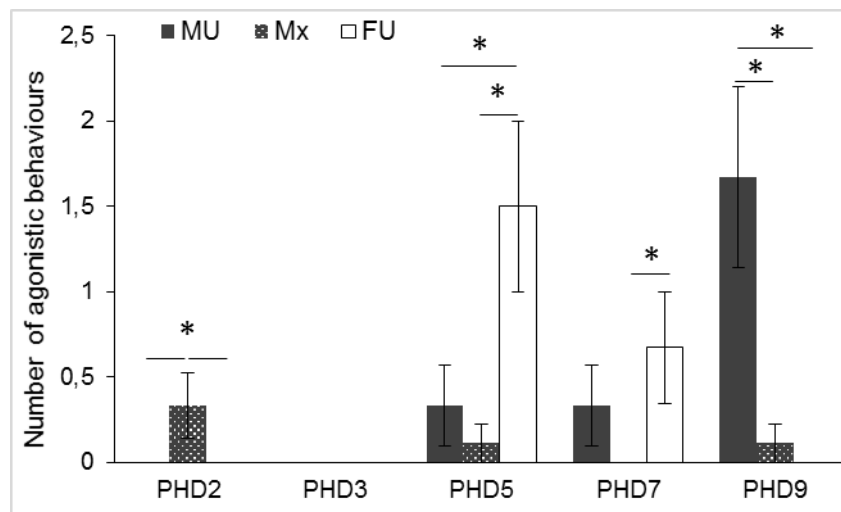


Figure 3: Agonistic behaviours (mean \pm S.E) during the mothering period for each set ($N_{MU} = 6$, $N_{Mx} = 9$, $N_{FU} = 6$). LSD Post-hoc tests: *: $P < 0.05$.

Separation from mother

After the chicks had been removed, all mothers expressed similar behaviours except for walking (GLM, $F_{2,19} = 3.12$, $P = 0.07$): FU mothers walked more than MU mothers and tended to walk more than Mx mothers (LSD Post-hoc, respectively $P = 0.03$ & $P = 0.06$).

Effects of chicks' sex

Mother-chick interactions:

Refused warming attempts: A GLMM suggested a brood composition effect tendency on PHD2 (GLMM, $F_{1,40}=3.28$, $P=0.078$) for refused warming attempts: warming attempts of chicks in mixed broods tended to fail more than those of chicks in unisex broods (Fig 4a). On PHD7 and PHD9, we found a sex effect (respectively: $F_{1,40}=10.2$, $P=0.003$; $F_{1,40}=5.90$, $P=0.02$): females' warming attempts failed more frequently than those of males on PHD7 and the contrary was significant on PHD9 (Fig. 4a).

Contact breaks: we could evidence no statistical differences of frequencies of contact break initiated by chicks in relation to day related to sex, brood or sex×brood interaction (GLMs, $P<0.05$). Nevertheless, the GLMM suggested a tendency for sex×brood composition interaction to affect mothers' contact breaks on PHD2 ($F_{3,38}=3.08$, $P=0.09$), more for MMx than for all the other sets (Fig. 4b). We evidenced sex×brood composition effects on PHD5, PHD7 & PHD9 (respectively: $F_{3,38}=4.30$, $P=0.04$; $F_{3,38}=5.22$, $P=0.03$ and $F_{3,38}=3.37$, $P=0.07$). Mothers of MMU chicks initiated contact breaks less than did FFU on PHD7, but more than mothers of FFU on PHD9 (Fig. 4b).

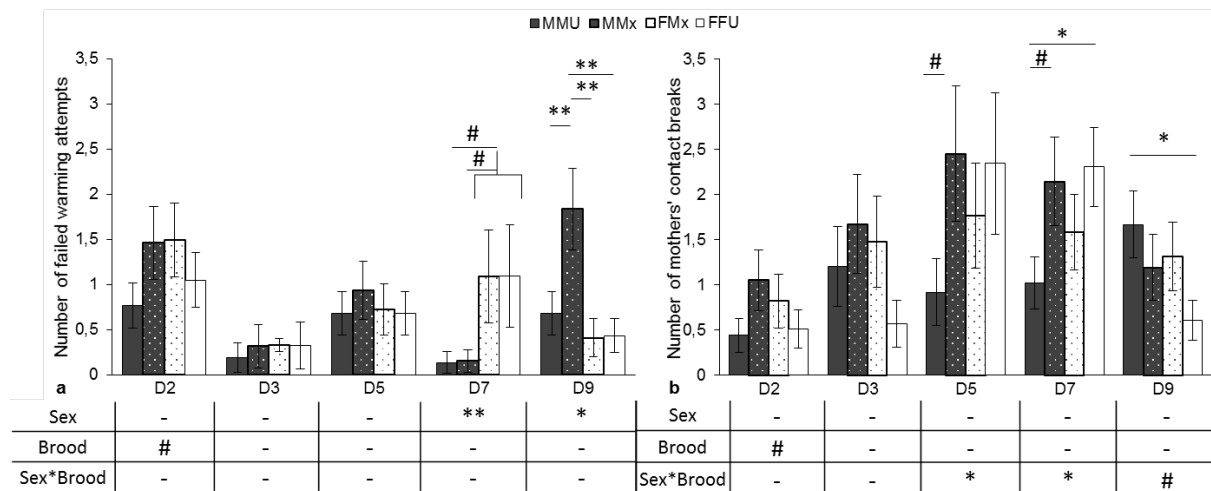


Figure 4: (a) Failed warming attempts and (b) contact breaks by mothers (means ± S.E) for unisex brood males (MMU, N=12), mixed brood males (MMx, N=9) and females (FMx, N=9) and unisex brood females (FFU, N=12) in relation to day of the mothering period. Pots-hoc LSD Fisher tests, #:P<0.10, *:P<0.05 & **:P<0.01.

Chicks' behaviours:

The PCA analysis with varimax rotation identified two components with eigenvalues greater than one explaining 58.28% of the variance. The first component (37.13% or 36.96% after varimax rotation) was mainly represented by the 3 variables of distance-from-mother and time budget (warming and activity) and was named “Warmed/Distance”. The second component (21.16 or 21.32% after varimax rotation), labelled “Interaction with mother” had high loadings of positive behaviours related to mother and low loadings of negative behaviours towards mother (Fig. 5).

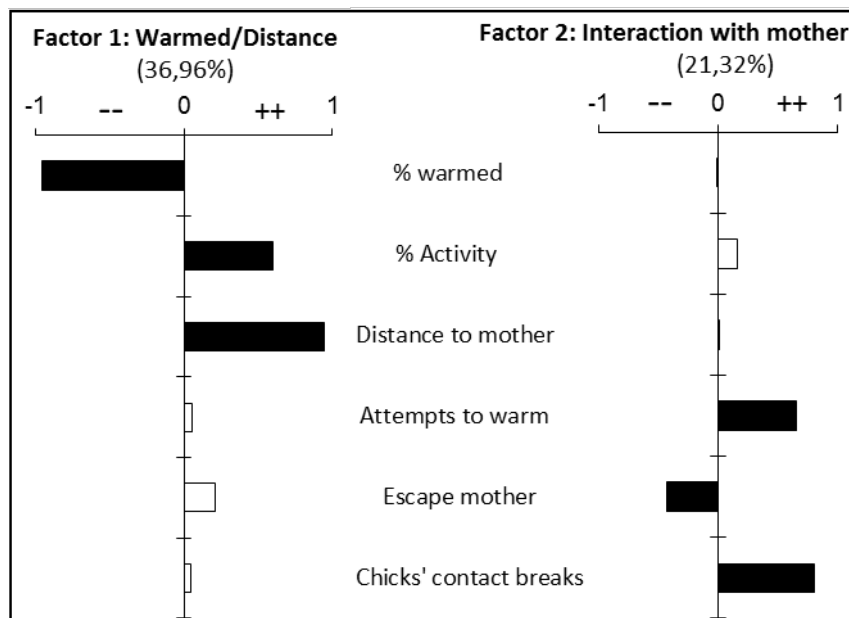


Figure 5: Chicks' behaviour during the mothering period described by the 8 main behavioural variables on the first two axes of PCA with varimax rotation. The first axis represents chick-mother distance and warming. The second axis represents interactions with mother.

LMMr comparisons of chicks' scores (Fig. 6) revealed a time effect on the two component (Warmed/Distance: $F_{3,164}=88.5$, $P<0.001$; Interaction with mother: $F_{3,164}=3.22$, $P=0.03$). The distance/warming component indicated a tendency related to sex: males tended to spend more time being warmed ($F_{1,166}=3.20$, $P=0.076$). A sex*brood composition interaction effect ($F_{3,164}=6.36$, $P=0.013$) indicated that MMU were warmed under their mother more than FFU (LSD post-hoc, $P=0.048$) (Fig. 6). The “Interaction with mother” component indicated a brood composition effect ($F_{1,166}=10.2$, $P=0.002$):

mixed brood chicks interacted more with their mother than did unisex-brood chicks (Fig. 6). The interaction sex*brood composition effect also suggested a tendency ($F_{3,164}=2.85$, $P=0.09$): MMU interacted less than MMx and tended to interact less than FFU (LSD post-hoc, respectively $P=0.003$ and $P=0.055$) (Fig. 6). No other effects were significant.

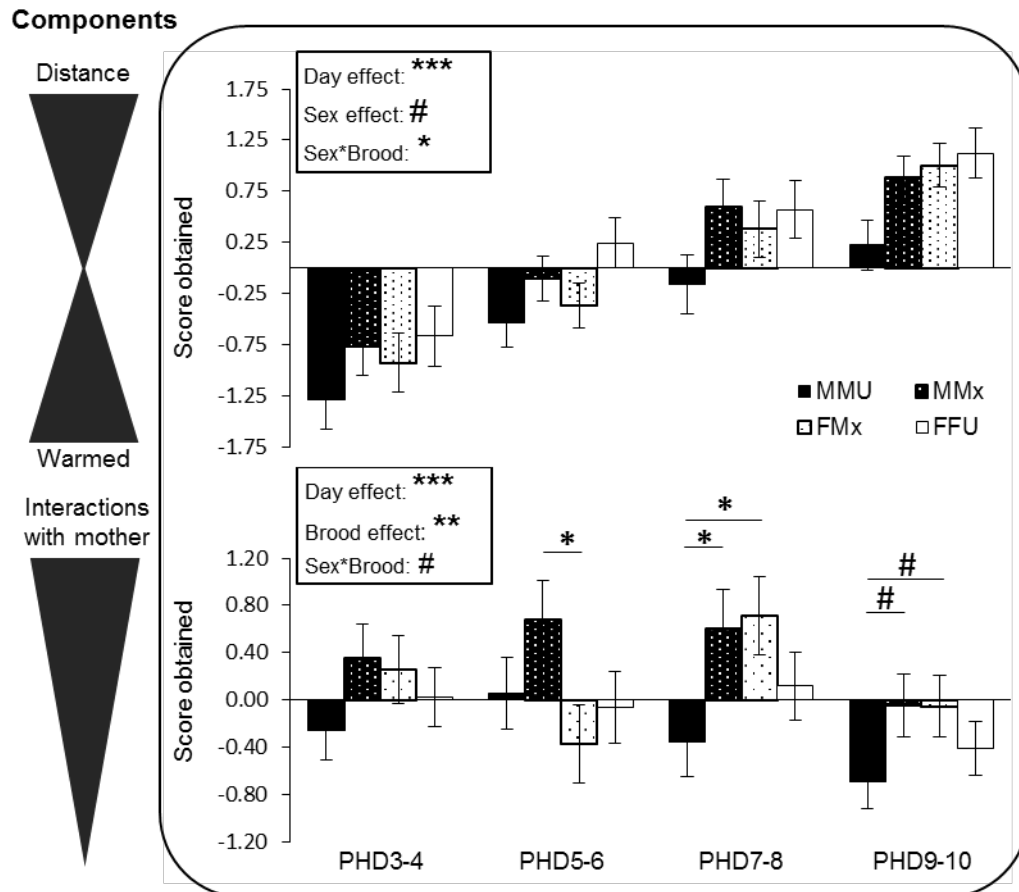


Figure 6: Scores (means \pm SE) on the two axes “Warmed/Distance” & “Interaction with mother”, in relation to day, for MMU (black bars N=12), FFU (white bars, N=12), MMx (hatched black bars, N=9) & FMx (hatched white bars, N=9) chicks. The boxes give the general significant result of LMr tests and the result of Post-hoc LSD are on the graph: #: $P<0.10$, *: $P<0.05$, **: $P<0.01$ & ***: $P<0.001$.

Separation from mother

Brood composition and sex of chicks did not significantly influence chicks’ behaviour (GLMMs, $P>0.05$).

Growth of chicks

Chicks' weights varied significantly in relation to sex and sex*brood interaction only on PHD₁₁ at the end of the mothering period, females were then heavier than males, FFU chicks more than MMU, MMx and FMx chicks. (Table 1).

		PHD1	PHD11	PHD17	PHD24	PHD30
Means ± SE	MMU	10,22±0,14	39,83±1,93 a	97,52±4,41	160±6,3	222,7±7
	FFU	10,01±0,18	55,58±2,07 b	114,3±3,5	176,7±5,9	236,8±5,4
	MMx	10,02±0,13	45,17±3,42 ab	98,49±7,76	165,2±9,1	227,2±8,9
	FMx	9,94±0,11	44,29±4,28 a	95,43±7,32	161±8,7	221,1±7,6
	Sex	-	*	-	-	-
LMM	Brood	-	-	-	-	-
	Sex*Brood	-	**	-	-	-

Table 1: Body weights (g) (means ± S.E) of MMU, FFU, FMx & MMx chicks from 1st day to 30th. Results of LMM tests for Sex, Brood composition and interaction Sex*Brood composition: *: P<0.05 & **: P<0.01. Various letters indicate significant differences.

DISCUSSION

Quail's maternal behaviour differed between mothers according to chicks' sex. Mothers warmed more and were closer to their male chicks in single sex broods. In both single and mixed broods, and particularly in single sex broods, female chicks were rejected earlier (PHD₅-PHD₇) and aggressed more by their mothers while male chicks were rejected later (PHD₉). Chicks in mixed broods were rejected more frequently, whatever their sex, at the beginning of the mothering period.

Mothering according chicks' sex in single sex broods

The single sex male brood mothers remained closer to their chicks and warmed them more frequently and for longer. This suggests that quail mothers invested more in favour of males, as do many species of mammals (rhinoceros: White et al., 2007; zebras: Pluhacek et al. 2010; horses: Cameron & Linklater 2000; sheep: Hogg et al. 1992) and birds (Teather 1987; Harding et al., 2009). Moreover, this agrees with the parent-young

conflict hypothesis (Trivers & Willard (1973) that predicts that a parent should invest more in the sex that will maximize its fitness, and for quail, given their sexual system, this means males. The investment of dimorphic species is generally most important in the largest individuals and therefore the most expensive to raise for both altricial and precocial species (Velando 2001; Parker 2002; Anderson et al. 1993; Teather 1987; Kühl et al. 2007, Maestripieri 1991). However quail females become heavier than males although, unlike mammals and altricial birds, the vital role of precocial bird mothers does not consist in feeding chicks but in warming them. Thus the chicks with the lowest growth rate, males here, are those who need to be warmed longer, their smaller surface retaining heat less (Webb & King 1983). This hypothesis is enhanced by the weight of chicks at the end of the mothering period as females in single sex broods were heavier than the others. Also in this type of brood female chicks were more active and we think that the fact that during the last part of the mothering period females in single sex broods were heavier than the others and that they had grown faster facilitates their earlier emancipation. Around PHD5, chicks are already double their original weight (Cheng et al. 2010) and at that moment we observed a growth peak. Also the metabolisms of many gallinaceans differ between sexes and growth rates are higher for members of the larger sex, often because resource allocating strategies differ between sexes (quail: Dietz & Drent 1997; chicken: Doeschate et al. 1993; geese: Sedinger 1986; turkeys: Firman 1992).

Moreover, consistent with this hypothesis, we observed that mothers' rejections (i.e. refused solicitations, mothers' contact breaks) and aggressions when caring for females peaked between the 5th and 7th day of the mothering period, whatever the composition of the brood, particularly in single sex female broods. Rejection and aggression are two independent maternal behavioural traits in maternal styles in quail if we considered the peak period of maternal care (Pittet et al. 2014c). However the end of the mothering period, when chicks become independent, is a significant step in mothering. Mothers contribute to chicks' emancipation by rejecting their chicks more frequently and by being more aggressive when chicks become more insistent. This step is also observed in other species, especially primates (Collinge 1991). We called this step "the emancipative rejection", defined as an increase in rejection rate and aggressiveness of mothers towards their chicks, leading to a significant reduction of their solicitations, and an increase of mother-chick distance, with, ultimately the end of mothering.

Questions remain concerning the mechanisms which elicit this behaviour. Nevertheless, we suppose that mothers are sensitive to the size of their chicks. Indeed size of offspring can induce maternal behaviour differences in other species (Stěhulová et al, 2013; Dahle & Swenson 2003). For example Wiebe & Slagsvold (2009) showed that mothers adapted prey size to feed their young in relation to their size. So, although the mechanisms involved still need to be defined, there is a gap between males and females in the “emancipative rejection” expressed by mothers, with an earlier incitement to independence for females, as suggested Pittet et al. (2014b). These authors found that, at the end of the mothering period, males were more sensitive to separation than females, and this would mean that mother-male relationships would be stronger at that time. This difference is particularly strong compared to single sex female broods but is also present, at a lower rate, in mixed broods.

Mothering according sex in mixed broods

An interesting point is that at the end of the mothering period, females in single sex female broods were heavier than other chicks, but females in mixed broods were not. In addition, differences of maternal behaviour in relation to chicks' sex in mixed broods were the same as in single sex broods but were more polished (mothers aggressed and refused more of females' solicitations) or insignificant. Thus the composition of their brood and their relationships within their brood play an extremely important part in the development of chicks. Strong competition between siblings for access to food is usually present in mammals (rabbits: Bautista et al. 2005; pigs: Drake et al. 2007; hyena: Hofer and East 2007; fur seals: Trillmich and Wolf 2008) and altricial birds (Royle et al. 1999; great tits: Nicolaus et al. 2009) and between sexes (great tits: Oddie 2000). This competition, particularly through solicitations, alters the behaviour of parents who then provides more food to larger beggars (Kilner 1995; Mondloch 1995). The position of altricial chicks in relation to their parent (McRae et al. 1993), the size of the chick (Stamps 1990) and begging frequency (Mondloch 1995) are important factors that influence the decision to feed a chick. The situation is different for quail because chicks do not solicit food but heat. During the warming phase mothers can hardly move or eat, and this is why we observe a rhythm alternating warming and activity phases. Authors showed previously that synchronisation of chicks at the beginning of the mothering

period enabled them all to be warmed similarly whether the brood was large or small (Aigueperse et al., submitted). Thus, by synchronising their solicitations, mothers are more likely to comply with chicks' needs. The more an individual synchronises with others, the more it will be socially integrated (Formanek et al. 2011). Wauters et al. (2002) showed that the presence of a mother increases the synchronisation of chicks thus supporting this hypothesis. As individuals in single sex broods have similar needs related to gender, it is easier for them to synchronise. Conversely, individuals in mixed broods must find a compromise between their needs and those of their partners in order to become synchronised (Roper & Ryon 1977; Ruckstuhl 1999) and therefore differences related to sex were then less pronounced than in unisex groups (Favreau et al. 2009). Because of their different needs, chicks may have difficulties to synchronise particularly at the beginning of the mothering period. This was reflected through our results by a higher rate of solicitations by mixed brood chicks at the beginning of the mothering period, solicitations often rejected by mothers who made more contact breaks. Therefore, cooperation between quail siblings appears to be the key driver of intra-brood relationships, more than competition.

In conclusion, quail mothers are more maternal towards males who, because of their slower growth rates, are more dependent on the heat she provides. Factors used by mothers to distinguish between males and females remain to be determined: however we can hypothesise that (1) the behaviour of female chicks, usually more active, could be one of the factors and (2) the size of chicks could be a factor eliciting rejection by mothers, female chicks having a higher growth rate than male chicks (Dietz & Drent 1997).

Brood composition is also important insofar as it can influence synchronisation between chicks. So when the sex ratio favours females, the sex requiring the least maternal care, males present in that brood may be disadvantaged, being warmed less by their mother and so must develop more self-thermoregulation strategies (such as huddling). Conversely, when the sex ratio favours males, the brood will be warmed more, but females then may lose growth efficiency.

ACKNOWLEDGEMENTS

We were grateful to Océane Leribillard for help with animal manipulations, Maxime Hervé for statistical help and Ann Cloarec for paper reading.

REFERENCES

- Abdi, H.** (2003). Factor rotations in factor analyses. *Encyclopedia for Research Methods for the Social Sciences*. Sage: Thousand Oaks, CA, 792–795.
- Alleva, E., Caprioli, A., & Laviola, G. (1989).** Litter gender composition affects maternal behavior of the primiparous mouse dam (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology*, **103**(1), 83–87.
<http://doi.org/10.1037/0735-7036.103.1.83>
- Anderson, D. J., Reeve, J., Gomez, J. E. M., Weathers, W. W., Hutson, S., Cunningham, H. V., & Bird, D. M. (1993).** Sexual size dimorphism and food requirements of nestling birds. *Canadian Journal of Zoology*, **71**(12), 2541–2545. <http://doi.org/10.1139/z93-347>
- Bautista, A., Mendoza-Degante, M., Coureaud, G., Martínez-Gómez, M., & Hudson, R. (2005).** Scramble competition in newborn domestic rabbits for an unusually restricted milk supply. *Animal Behaviour*, **70**(5), 1011–1021. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.015>
- Beaulieu, M., Thierry, A.-M., Raclot, T., Maho, Y. L., Ropert-Coudert, Y., Gachot-Neveu, H., & Ancel, A. (2009).** Sex-specific parental strategies according to the sex of offspring in the Adélie penguin. *Behavioral Ecology*, **20**(4), 878–883. <http://doi.org/10.1093/beheco/arp076>
- Becker, P. H., & Wink, M. (2003).** Influences of sex, sex composition of brood and hatching order on mass growth in common terns *Sterna hirundo*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**(2), 136–146.
<http://doi.org/10.1007/s00265-003-0605-4>
- Bercovitch, F. B., Widdig, A., & Nürnberg, P. (2000).** Maternal investment in rhesus macaques (*Macaca mulatta*): reproductive costs and consequences of raising sons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **48**(1), 1–11. <http://doi.org/10.1007/s002650000204>
- Bertin, A., & Richard-Yris, M. A. (2005).** Mothering during early development influences subsequent emotional and social behaviour in Japanese quail. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, **303**(9), 792–801.
- Cameron, E. Z., & Linklater, W. L. (2000).** Individual mares bias investment in sons and daughters in relation to their condition. *Animal Behaviour*, **60**(3), 359–367. <http://doi.org/10.1006/anbe.2000.1480>
- Cameron, E. Z., Linklater, W. L., Stafford, K. J., & Minot, E. O. (2003).** Social grouping and maternal behaviour in feral horses (*Equus caballus*): the influence of males on maternal protectiveness. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **53**(2), 92–101. <http://doi.org/10.1007/s00265-002-0556-1>
- Champagne, F., & Meaney, M. J. (2001).** Chapter 21 Like mother, like daughter: evidence for non-genomic transmission of parental behavior and stress responsivity. In B.-P. in B. Research (Ed.) (Vol. **133**, pp. 287–302). Elsevier.

- Cheng, K. M., Bennett, D. C., & Mills, A. D.** (2010). The Japanese quail. In R. Hubrecht & J. Kirkwood (Eds.), *The UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory and Other Research Animals* (pp. 655–673). Wiley-Blackwell.
- Clark, M. M., Bone, S., & Galef Jr, B. G.** (1990). Evidence of sex-biased postnatal maternal investment by Mongolian gerbils. *Animal Behaviour*, **39**(4), 735–744. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80385-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80385-9)
- Clutton-Brock, T. H.** (1991). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E.** (1981). Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature*, **289**(5797), 487–489. <http://doi.org/10.1038/289487a0>
- Collinge, N. E.** (1987). Weaning variability in semi free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Folia Primatologica*, **48**(3–4), 137–150. <https://doi.org/10.1159/000156291>
- Dahle, B., & Swenson, J. E.** (2003). Factors influencing length of maternal care in brown bears (*Ursus arctos*) and its effect on offspring. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**(4), 352–358. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0638-8>
- Dietz, M. W., & Drent, R. H.** (1997). Effect of growth rate and body mass on resting metabolic rate in galliform chicks. *Physiological and Biochemical Zoology*, **70**(5), 493–501.
- Doeschate, R. A. H. M. T., Scheele, C. W., Schreurs, V. V. A. M., & Klis, J. D. V. D.** (1993). Digestibility studies in broiler chickens: Influence of genotype, age, sex and method of determination. *British Poultry Science*, **34**(1), 131–146. <http://doi.org/10.1080/00071669308417569>
- Drake, A., Fraser, D., & Weary, D. M.** (2007). Parent–offspring resource allocation in domestic pigs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**(3), 309–319. <http://doi.org/10.1007/s00265-007-0418-y>
- Fairbanks, L. A.** (1989). Early experience and cross-generational continuity of mother-infant contact in vervet monkeys. *Developmental Psychobiology*, **22**(7), 669–681.
- Favreau, A., Richard-Yris, M.-A., Bertin, A., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2009). Social influences on circadian behavioural rhythms in vertebrates. *Animal Behaviour*, **77**(5), 983–989. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.01.004>
- Firman, J. D.** (1992). Amino acid digestibilities of soybean meal and meat meal in male and female turkeys of different ages. *The Journal of Applied Poultry Research*, **1**(3), 350–354. <http://doi.org/10.1093/japr/1.3.350>
- Formanek, L., Richard-Yris, M. A., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2011). Rhythmic birds show a better social integration than arrhythmic birds. *Chronobiology International*, **28**(1), 48–57.
- Golla, W., Hofer, H., & East, M. L.** (1999). Within-litter sibling aggression in spotted hyenas: effect of maternal nursing, sex and age. *Animal Behaviour*, **58**(4), 715–726. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1189>
- Harding, A. M. A., Kitaysky, A. S., Hamer, K. C., Hall, M. E., Welcker, J., Talbot, S. L., ... Grémillet, D.** (2009). Impacts of experimentally increased foraging effort on the family: offspring sex matters. *Animal Behaviour*, **78**(2), 321–328. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.009>
- Hofer, H., & East, M. L.** (2007). Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**(3), 341–351. <http://doi.org/10.1007/s00265-007-0421-3>

- Hogg, J. T., Hass, C. C., & Jenni, D. A.** (1992). Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**(4), 243–251. <http://doi.org/10.1007/BF00171679>
- Kilner, R.** (1995). When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **260**(1359), 343–348. <http://doi.org/10.1098/rspb.1995.0102>
- Kuhl, A., Mysterud, A., Erdnenov, G. I., Lushchekina, A. A., Grachev, I. A., Bekenov, A. B., & Milner-Gulland, E. .** (2007). The “big spenders” of the steppe: sex-specific maternal allocation and twinning in the saiga antelope. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**(1615), 1293–1299. <http://doi.org/10.1098/rspb.2007.0038>
- Leonard, M. L., Teather, K. L., Horn, A. G., Koenig, W. D., & Dickinson, J. L.** (1994). Provisioning in western bluebirds is not related to offspring sex. *Behavioral Ecology*, **5**(4), 455–459.
- Lumineau, S., Guyomarc'h, C., & Richard, J.-P.** (2001). Ultradian rhythm of activity in Japanese quail groups under semi-natural conditions during ontogeny: functional aspects and relation to circadian rhythm. *Biological Rhythm Research*, **32**(3), 373–400. <https://doi.org/10.1076/brhm.32.3.373.1339>
- Maestripieri, D.** (1991). Litter gender composition, food availability, and maternal defence of the young in house mice (*Mus Domesticus*). *Behaviour*, **116**(3), 239–250. <http://doi.org/10.1163/156853991X00058>
- McDonald, P. G., Ewen, J. G., & Wright, J.** (2010). Brood sex ratio does not affect helper effort in a cooperative bird, despite extreme sex-biased dispersal. *Animal Behaviour*, **79**(1), 243–250. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.007>
- McRae, S. B., Weatherhead, P. J., & Montgomerie, R.** (1993). American robin nestlings compete by jockeying for position. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **33**(2), 101–106. <http://doi.org/10.1007/BF00171661>
- Mills, D. S., & Marchant-Forde, J. N.** (2010). *The Encyclopedia of Applied Animal Behaviour and Welfare*. CABI.
- Mondloch, C. J.** (1995). Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Animal Behaviour*, **49**(3), 601–613. [http://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80193-6](http://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80193-6)
- Moore, C. L., & Morelli, G. A.** (1979). Mother rats interact differently with male and female offspring. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**(4), 677–684. <http://doi.org/10.1037/h0077599>
- Nam, K.-B., Meade, J., & Hatchwell, B. J.** (2011). Do parents and helpers adjust their provisioning effort in relation to nestling sex in a cooperatively breeding bird? *Animal Behaviour*, **82**(2), 303–309. <http://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.004>
- Nicolaus, M., Michler, S. P. M., Ubels, R., Van Der Velde, M., Komdeur, J., Both, C., & Tinbergen, J. M.** (2009). Sex-specific effects of altered competition on nestling growth and survival: an experimental manipulation of brood size and sex ratio. *Journal of Animal Ecology*, **78**(2), 414–426. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01505.x>
- Oddie, K. R.** (2000). Size matters: competition between male and female great tit offspring. *Journal of Animal Ecology*, **69**(5), 903–912. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00438.x>

- Parker, T. H.** (2002). Maternal condition, reproductive investment, and offspring sex ratio in captive red junglefowl (*Gallus gallus*). *The Auk*, **119**(3), 840–845. [http://doi.org/10.1642/0004-8038\(2002\)119\[0840:MCRIAO\]2.o.CO;2](http://doi.org/10.1642/0004-8038(2002)119[0840:MCRIAO]2.o.CO;2)
- Pittet, F.** (2012a). *Comportement maternel chez la caille japonaise (Coturnix c. Japonica) : caractérisation, facteurs de variation et conséquences sur les jeunes*. Rennes 1. Retrieved from <http://www.theses.fr/2012REN1S155>
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2012b). Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *PLoS ONE*, **7**(5), e36835. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0036835>
- Pittet, F., Houdelier, C., Le Bot, O., Leterrier, C., & Lumineau, S.** (2014a). Fearfulness affects quail maternal care and subsequent offspring development. *PLoS ONE*, **9**(7), e102800. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0102800>
- Pittet, F., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2014b). Precocial bird mothers shape sex differences in the behavior of their chicks. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, **321**(5), 265–275. <http://doi.org/10.1002/jez.1858>
- Pittet, F., Houdelier, C., de Margerie, E., Le Bot, O., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2014c). Maternal styles in a precocial bird. *Animal Behaviour*, **87**, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.025>
- Pittet, F., Le Bot, O., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2013). Motherless quail mothers display impaired maternal behavior and produce more fearful and less socially motivated offspring. *Developmental Psychobiology*. <http://doi.org/10.1002/dev.21129>
- Pluhacek, J., Bartosova, J., & Bartos, L.** (2010). Suckling behavior in captive plains zebra (*Equus burchellii*): Sex differences in foal behavior. *Journal of Animal Science*, **88**(1), 131–136. <http://doi.org/10.2527/jas.2009-1982>
- Richard-Yris, M. A.** (1994). Comportement parental chez les gallinacées : Importance du facteur émotivité dans la vitesse d'émergence des réponses parentales. Apport du modèle caille japonaise. In *Comportement et bien-être animal* (INRA editions, pp. 61–77). Paris: Picard M., Porter R.H., Signoret J.D.
- Roper, T. J., & Ryon, J.** (1977). Mutual synchronization of diurnal activity rhythms in groups of Red wolf/coyote hybrids. *Journal of Zoology*, **182**(2), 177–185. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb04154.x>
- Royle, N. J., Hartley, I. R., Owens, I. P. F., & Parker, G. A.** (1999). Sibling competition and the evolution of growth rates in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **266**(1422), 923–932. <http://doi.org/10.1098/rspb.1999.0725>
- Ruckstuhl, K. E.** (1999). To synchronise or not to synchronise: a dilemma for young bighorn males? *Behaviour*, **136**(6), 805–818. <https://doi.org/10.1163/156853999501577>
- Saint Jalme, M.** (1990). *La reproduction chez la caille des blés (Coturnix coturnix coturnix) : études expérimentales des cycles saisonniers et de la variabilité interindividuelle*. Rennes 1. Retrieved from <http://www.theses.fr/1990REN10106>


- Sedinger, J. S.** (1986). Growth and development of Canada goose goslings. *The Condor*, **88**(2), 169–180.
<http://doi.org/10.2307/1368912>
- Stamps, J. A.** (1990). When should avian parents differentially provision sons and daughters? *The American Naturalist*, **135**(5), 671–685.
- Stamps, J., Clark, A., Kus, B., & Arrowood, P.** (1987). The effects of parent and offspring gender on food allocation in budgerigars. *Behaviour*, **101**(1), 177–199. <http://doi.org/10.1163/156853987X00422>
- Stěhulová, I., Špinka, M., Šárová, R., Máchová, L., Kněz, R., & Firla, P.** (2013). Maternal behaviour in beef cows is individually consistent and sensitive to cow body condition, calf sex and weight. *Applied Animal Behaviour Science*, **144**(3–4), 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.01.003>
- Teather, K. L.** (1987). Intersexual differences in food consumption by hand-reared great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus*) nestlings. *The Auk*, **104**(4), 635–639.
- Teather, K. L.** (1992). An experimental study of competition for food between male and female nestlings of the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**(2), 81–87.
<http://doi.org/10.1007/BF00166340>
- Thornhill, R.** (1989). Nest defense by red jungle fowl (*Gallus gallus spadiceus*) hens: the roles of re-nesting potential, parental experience and brood reproductive value. *Ethology*, **83**(1), 31–42.
<http://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00517.x>
- Trillmich, F., & Wolf, J. B. W.** (2007). Parent–offspring and sibling conflict in Galápagos fur seals and sea lions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**(3), 363–375. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0423-1>
- Trivers, R. L., & Willard, D. E.** (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, **179**(4068), 90–92. <http://doi.org/10.1126/science.179.4068.90>
- Velando, A.** (2002). Experimental manipulation of maternal effort produces differential effects in sons and daughters: implications for adaptive sex ratios in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology*, **13**(4), 443–449. <http://doi.org/10.1093/beheco/13.4.443>
- Wauters, A.-M., Perré, Y., Bizeray, D., Leterrier, C., & Richard-Yris, M.-A.** (2002). Mothering influences the distribution of activity in young domestic chicks. *Chronobiology International*, **19**(3), 543–559.
- Webb, D. R., & King, J. R.** (1983). Heat-transfer relations of avian nestlings. *Journal of Thermal Biology*, **8**(4), 301–310. [http://doi.org/10.1016/0306-4565\(83\)90013-X](http://doi.org/10.1016/0306-4565(83)90013-X)
- Weimerskirch, H., Barbraud, C., & Lys, P.** (2000). Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology*, **81**(2), 309–318.
[http://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0309:SDIPIA\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0309:SDIPIA]2.0.CO;2)
- White, A. M., Swaisgood, R. R., & Czekala, N.** (2007). Differential investment in sons and daughters: do white rhinoceros mothers favor sons? *Journal of Mammalogy*, **88**(3), 632–638. <http://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-180R2.1>
- Wiebe, K. L., & Slagsvold, T.** (2009). Parental sex differences in food allocation to junior brood members as mediated by prey size. *Ethology*, **115**(1), 49–58. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01580.x>

RESULTATS

1. L'activité des mères pendant le maternage est corrélée à leur profil émotionnel : plus elles sont actives et plus elles présentent un profil proactif.
2. Le profil émotionnel et la socialité des cailleaux sont sex-dépendants. Les femelles ont été généralement plus réactives et les mâles plus sociaux.
3. Le profil émotionnel des femelles est positivement corrélé à l'activité des mères durant le maternage et dépendant de la composition de la couvée.
4. La socialité des mâles est négativement corrélée au score de rejet des mères.



CONCLUSION

- Le développement comportemental des jeunes est influencé par le comportement de la mère et la composition de la couvée mais chaque **sexe** est sensible à des facteurs spécifiques: les mâles au **rejet maternel** et les femelles à la **composition de la couvée** et à l'activité qui se trouve directement liée au **profil émotionnel** des mères.
 - Cette divergence de sensibilité serait dépendante des caractéristiques intrinsèques des cailleaux tant sur le plan physiologique qu'écologique.
- 

MATERNAL CARE AFFECTS CHICKS' DEVELOPMENT DIFFERENTLY ACCORDING TO SEX IN QUAIL.

Nadège Aigueperse^{1,2}, Cécilia Houdelier^{1,2}, Céline Nicolle^{1,2} & Sophie Lumineau^{1,2}

(1) Université de Rennes 1, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France.

(2) CNRS, UMR 6552 Ethologie animale et humaine, Rennes, France

Corresponding author: S. Lumineau, UMR CNRS 6552 Ethologie Animale et Humaine, Université de Rennes I, Bâtiment 25, Campus de Beaulieu, 263 Avenue du Général Leclerc, CS74205, 35042 Rennes, France. E-mail address: sophie.lumineau@univ-rennes1.fr

Abstract:

Maternal behaviour is known to influence the behavioural development of young, especially emotivity and sociality. Maternal care usually varies according to different parameters like environment, female and chicks' traits. Recently, it was demonstrated that maternal behaviour also differed according to sex chicks and brood sex composition. So, here, we explored if sex and brood composition (mixed or single sex) influenced behavioural development of chicks when they were brooded, and what characteristics of chicks (sex and brood composition) and mothers (traits and mothering) could best explain this development. We studied 3 sets of chick pairs brooded by mothers: unisex male broods (N=12), unisex female broods (N=12) and mixed broods (N=9 males and 9 females). We observed mothering and then we tested chicks' emotivity and sociality. We found that both emotivity profile and sociality depended on the chick sex: females were more reactive and less social than males. Females' emotivity profile was correlated with brood composition and the mother activity during mothering. Mothers' activity was correlated with maternal emotivity profile. In males, only sociality was correlated with mothers' scores of aggressive rejection. Our results evidence that male and female chicks respond differentially to maternal behaviour. This is discussed in terms of ecological and physiological constraints on development according to sex.

Key-words: social development, emotivity development, maternal trait, mothering, sexual dimorphism

INTRODUCTION

Early experience can affect the individual behavioural traits of mammals and birds (Fairbanks et al. 1988; Dwyer & Lawrence 2000; Guibert et al. 2010; Pittet et al. 2014a; Foyer, Wilson & Jensen 2016). The mother, as the first social partner and as an environmental cue, is one of the main early experiences of the young. She can modify the behaviour of her offspring to better adapt them to their predicted future environment (Champagne et al. 2003). For instance, mothers can alter feeding preferences (Avery 1996), social motivation (Formanek et al. 2008), fearfulness (Houdelier et al. 2011; Shimmura et al. 2010), sexual preferences (Kendrick et al. 2001) and maternal behaviour (Pittet et al. 2013a). Furthermore, each female expresses individual differences in maternal care. These differences are consistent between several periods of mothering, and correspond to maternal styles (Albers et al. 1999). Maternal styles were showed in altricial (Champagne et al. 2003) and precocial (Dwyer & Lawrence 2000) mammals and more recently in precocial birds (Pittet et al. 2014b). Other variations in maternal care may be due to different factors related to environment (Salun et al. 2004; Kitasky et al. 1999) or female intrinsic characteristics (Pittet et al. 2012, 2013b, 2014a). Several studies showed a link between mother temperament, mothering and offspring development (Foyer, Wilson & Jensen 2016; Maestripiéri 1993). For instance, in quail, mother rejection induces development of a higher social motivation (Pittet et al. 2014b), and a negligent maternal behaviour induces the development of a higher level of offspring fearfulness (Pittet et al., 2014a).

However, individual behavioural ontogeny is marked by sex differences. Numerous studies highlighted sex differences in behavioural characteristics in mammals and birds. For example, female mice are more stressed by social instability, whereas male mice are more sensitive to defeat (Haller et al. 1999). Male zebra finches, an altricial bird, are less bold with novel objects than females (Mainwaring & Hartley 2013). Surprisingly, there were few studies in precocial bird like gallinacean. However, sex differences were shown in chicken (Jones 1986, 1980 & 1985). A first study in quail chicks did not report evidence of sex differences in social and emotional behaviours (Mills & Faure 1986). But recently, Pittet et al. (2014c) showed fearfulness differences in motherless individuals, with males being more fearful than females. This sex difference was less strong in mothered chicks. In these chicks however a clear sex difference in social motivation appeared: males were

more sensitive to social isolation than females. Mothers thus influence chicks' development but males and females seem to react differently. There are currently few studies about the role of maternal care on the emergence of sex differences. The interactions between mother and young are one of the main factors that may explain such differences. For instance, mice mothers react differently to vocalizations of male offspring (Tomaszycki et al. 2001). In altricial birds, parents can provide for their chicks more or less according to their sex (Stamps et al. 1987; Weimerskirch, Barbraud & Lys 2000). Recently, we have demonstrated that quail mothers interact differently according to chicks' sex, and are closer to their male chicks than to their female ones (Aigueperse et al, in prep.).

The present study investigates how maternal care can affect chicks' behavioural development (emotivity profile and sociality) according to their sex in Japanese quail. In order to explore social transmission of behaviour, we also search to link the behavioural temperament of the mother with her maternal behaviour, and with the behavioural development of her adoptive chicks. Indeed, in precocial bird species, since chicks can move and feed by themselves, the role of the mother is independent of provisioning, which enables a precise estimation of the consequences of maternal care. Moreover, an induction procedure allows chicks' adoption by mother quails. We studied mothering of adopted chicks by female quails according to chicks' sex. Moreover, we evaluated the behavioural characteristics (emotivity profile and sociality) of the mother and her chicks. We tested which of these parameters were linked, taking into account the brood composition.

METHODE

GENERAL PROCEDURE

Ethic statement

All our experiments were approved by the departmental direction of veterinary services (Ille-et-Vilaine, France, permit number 005283) and were realised in accordance with the European Communities Council Directive of 24 November 1986 (86/609/EEC). The breeding procedure and tests were approved by the regional ethics committee (agreement number: R-2011-SLU-02).

Animals and housing conditions

Female adult quails and chicks came from an industrial farm (Les cailles de Chanteloup, France). All individuals were kept on a LD 12:12 cycle at $23\pm 1^{\circ}\text{C}$. They were feed with high-protein cereal in granulates for adult and mix pellet for chicks.

Twenty one, one-year-old female were housed in individual wired cage (51cm×40cm×35cm) with 3 opaque lateral walls, in a single room. Cages contained feeder and bottle drinker for an ad libitum supplying. Females were accustomed to their environment and human intervention during 3 weeks; human habituation was occurred with daily handling presentation of palatable food (millet and insectivore mash). The third week, behavioural characteristics of mothers were evaluated.

Chicks were obtained with 50 commercial fecund eggs, artificially incubated in the laboratory (37.7°C , 55% of humidity and 2rotations $45^{\circ}/\text{day}$) during 17 days. At hatching, they were weighed, randomly and individually bagged and placed in communal plastic cages (98cm×35cm×42cm), depending of the ring's colour, equipped with feeder, drinker and heater ($37\pm 1^{\circ}\text{C}$) waiting adoption.

Maternal induction procedure

This procedure is derived from that previously described by Richard-Yris (1994). Three days before hatching for habituation, we added one plastic square nestbox (18cm×18cm×18cm) in each cage. The next evening, we closed in females for the night a first time. The evening of hatching, quails were closed in nestboxes and, one hour after, we gently placed 2 chicks (with different colour ring) underneath each female until the next morning. As sex could not be determined at hatching, we have not been able to form lots upon adoption. Induction of maternal behaviour taking place by tactile and auditory stimuli (Richard-Yris & Leboucher 1987). Chicks showing significant signs of malaise (closed eyes, tremor, hypothermia) were immediately removed in plastic cage under a heater and replaced by others throughout the mothering.

After the 11th day of mothering, mothers were removed and placed together in another room (4m²) with wood shaving on floor for other experiments while the two chicks stayed together in mothering cages for behavioural tests, during 4 weeks. We

could sex chicks only after 6 weeks of age, when sexual dimorphism appears clearly and we obtained 3 sets according brood composition: one set of mixed brood (Mx, N=9) with mothers of one male (MMx, N=9) and one female chicks (FMx, N=9); and 2 sets of single-sex broods: mothers (FU, N=6) with 2 female chicks (FFU, N=12) and mothers (MU, N=6) with 2 male chicks (MMU, N=12).

MOTHERING STUDY

Maternal and chicks observations

We sampled both maternal behaviour and mother-chicks interactions on post-hatching days (PHD) 2, PHD3, PHD5, PHD7 & PHD9. We used instantaneous scan sampling (SCAN) for the time budget and focal sampling (FOCUS) to spot the rarest behaviours and interactions between mothers and chicks, equally distributed between morning and afternoon.

SCAN (60 scans/mother/day; interval 3min): we mainly noted if the female was in activity or she was in warming and in which posture, covering (i.e. the chicks are completely hidden by feathers of the mother) or non-covering (i.e. the mother is in high posture or lying on the side not allowing chicks to be well warmed). We noted also the distance with each chick using five classes: contact (chick in contact), near (\leq one chick length from the mother), proximity (between one chick length and half cage), distant (between half cage and one cage length) and opposite (at one cage length). From this record we calculated a distance index (ID):

ID

$$= \frac{(N^{\text{opposite}} + (N^{\text{distant}} \times 0.8) + (N^{\text{proximity}} \times 0.6) + (N^{\text{near}} \times 0.4) + (N^{\text{contact}} \times 0.2))}{\text{Total Nscan}}$$

These scans were noted using an ipod Touch (Apple©) equipped with the application “scan sampling” (Vincent Richard©).

FOCUS (8min/day/mother-chicks): we observed the mother with the two chicks continuously to recorded its behaviour toward each chick particularly: trampling and agonistic behaviours (pecks: mother pecked chick by a rapid movement of the bust; attacks: mother went after chick then in escape, pecking it). We noted the chicks’

warming attempts (chicks gently pecking the feathers of the mother and/or pushing them to slip below) and if the mother accepted or rejected them. All contact breaks have also been identified as their initiator (mother or one of the both chicks).

BEHAVIOURAL TRAITS MEASURE

We applied commonly used behavioural tests which allow us to have a global idea of mothers and chick's behavioural traits, in particular about sociality and fearfulness.

Separation from siblings (only on chicks). On PHD16, we placed one chick alone in a similar home cage, and during three minutes we noted latencies of distress call and of first step, their frequencies.

Emergence and sudden noise (mothers & chicks). Quails were closed individually, during 1mn, in dark wooden box (18×18×18cm) placed to the input of a wooden lighted test cage (62×60×30cm). After opening, they had 3mn to exit and the hidden experimenter noted latency to pass whole body out of box. If quails did not come out, we put a maximal score of 180s. Then if there was output, the number of calls, high observation and steps during 3mn were noticed. Then, a sudden noise (cries of buzzard, a natural predator) of 60 db was diffused during 5 sec and the immediate reaction of the individual was recorded with the latency to first step (time of freezing) with a maximum of 30 seconds. This test was carried out on PHD-12 in females and PHD17 in chicks.

Openfield test & novel object (mothers & chicks). We placed the individual alone in a centre of a new arena (∅ 120cm, H60cm) and we recorded for 5 min, hidden by a one-bay mirror, latencies of the first distress call and of the first step, their number and the frequencies of fear behaviours (jumps, freezing, pacing). Then, in the dark, we deposited a brown cylinder (∅ 7cm, H15cm) like a novel object, in the opposite side of the quail. We switched on the light and noted the calls and fear behaviours (freezing, pacing, jump) during 3 min. This test was carried out on PHD-10 in females and PHD28 in chicks.

STATISTICAL ANALYSES

We had performed a principal component analysis (PCA) with Spearman correlations on the scaled maternal behavioural variables (PCA-mothering). We used varimax rotation to maximise the component's independence (Abdi 2003). To obtain a general score of mothering for each chick, we performed the PCA for the mean values of each mother's variable toward each chick during the 5 days of mothering.

Similarly, for behavioural traits, we performed also 2 PCA with Spearman correlations and varimax rotation on scaled variables: one on mothers' tests variables (PCA-M) and one on chicks' tests variables (PCA-C). Obtained scores were compared calculating, for mothers' traits, a linear model (LM) where sex-brood composition (all males, all females and mixed) were considerate as fixed factor; and for chicks' traits, a linear mixed models (LMM) where brood composition (mixed or single sex), chick's sex and their interactions were studied as fixed factors and mothers as random factor.

We used then linear mixed model to investigate the relationship ① between mothers' behavioural traits and mothering and ② between chicks' behavioural traits and mothering and mothers' behavioural traits. As there were a sex effect on chicks' behavioural traits, we realized the LMM separately for males and females chicks. As predictors we used brood composition (mixed or single-sex) and PCA-mothering and PCA-M, and mother identity as random factor.

We started from the least significant values, to remove predictors one by one until only significant predictors were left in the model. We used the "normal" distribution with "identity" as function link. The significance levels were determined with Wald-chi-squared test. Data were analysed with SPSS 20.0 (®IBM).

RESULTS

Female behavioural traits before mothering

The PCA-M revealed 2 components explaining 50.98% of the variance: the first (30.94% or 30.46% after varimax rotation) was named "M-Sociality" and had high loading of call cries when they were isolated (Fig 1); the second (20.04% or 20.52% after varimax rotation) had high loadings which could assimilate to the passive strategy with low

activity, strong immobility in emotivity tests; and negative loadings which illustrated the active strategy with many steps (Fig 1). This component was labelled “M-Emotivity profile” i.e. the quails’ way to respond at a stressful situation (qualitative but no quantitative reaction).

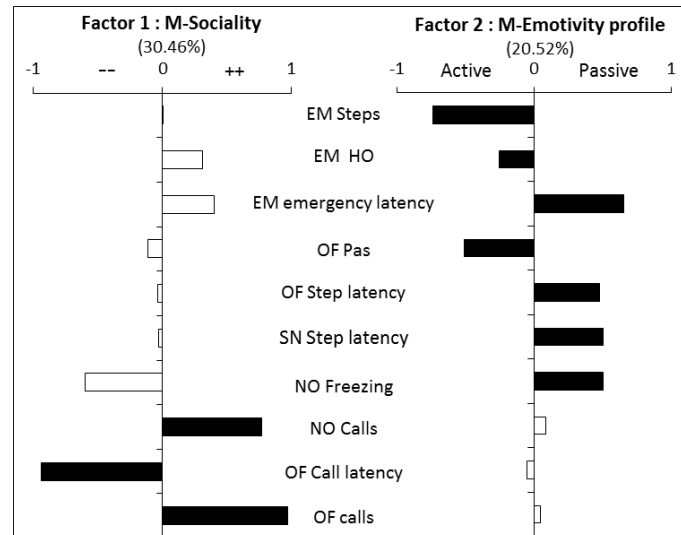


Figure 1: PCA-M variable loadings of the first mainly two components of the PCA analysis with varimax rotation. Loadings above $|0.5|$ are put in bold. “EM”= Emergence test; “OF”=Openfield; “SN”= Sudden Noise; “NO”= Novel object. N=21.

There were no difference according sex-brood composition between mothers about “M-Sociality” (LM, $F_{2,18}=0.816$, $p=0.458$) nor “M-Emotivity profile” (LM, $F_{2,18}=0.596$, $p=0.562$).

Maternal behaviour

The PCA-Mothering revealed 3 components with eigenvalues greater than one and which explained 67.51% of the variance. They were named respectively: M-Warming/Distance, M-Activity and M-Rejection (Fig 2). The first component “M-Warming/Distance” was represented with two opposite variables of percentage of warming time and mother-chicks’ distances (30.12% or 25.32% after varimax rotation). The second component “M-Activity” had high loading of percentage of activity and maintenance (20.73% or 20.77% after varimax rotation). The third component “M-Rejection” was represented by high loadings of mother’s behavioural rejections and negligence like trampling (16.67% or 21.43% after varimax rotation).

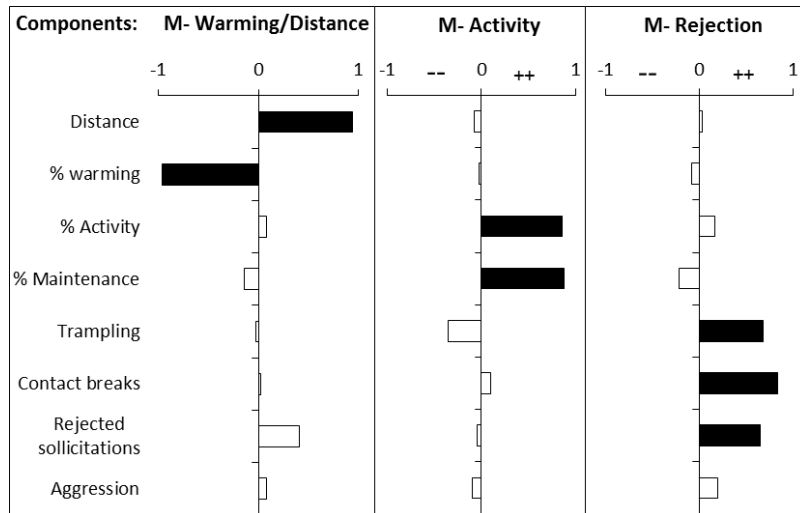


Figure 2: PCA-mothering variable loadings of the first mainly three components of the PCA analysis with varimax rotation. Loadings above |0.5| are put in bold. N=21

Relationship between female emotivity/sociality and maternal behaviours

There was a significant relationship between the “M-Activity” component and the “M-Emotivity profile” component: the more they had active emotivity profile and the more they were active (Wald test: W(1): 15.869, p<0.001) (Fig 3). There were any significant relationship.

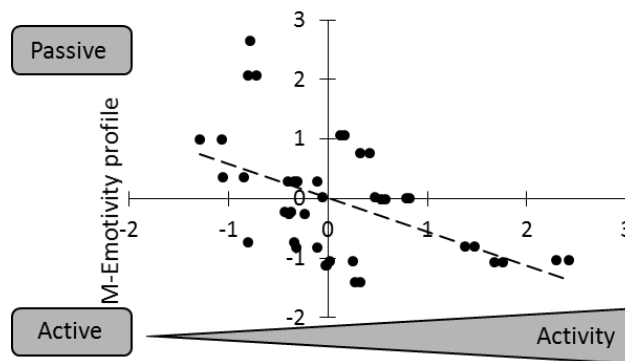


Figure 3: Scatter plot of significant relationship between “M-Emotivity profile” maternal behavioural traits scores and “M-Activity” mothering scores. N=21, Wald test.

Chicks’ behavioural tests

The PCA-C identified 2 components explaining 44.61 of the total variance (Fig 4b): the first component (27.13% or 26.17% of variance after varimax rotation) represented the “C-Emotivity profile” of our chicks. The high loadings could assimilate with the active strategy while negative loadings were illustrated the passive strategy. The second

component (17.48% or 18.44% of variance after varimax rotation) was defined by reaction to social isolation with had high loadings of strong responses, labelled “C-Sociality”.

We noted a sex effect on both “C-Emotivity profile” and “C-Sociality” axes (LMM, respectively $F_{1,39}=6.458$, $p=0.015$ and $F_{1,39}=8.310$, $p=0.007$) : Males had a more active emotivity profile and were more social than females (Fig 4a&c). While no brood effect appeared, there were a sex \times brood composition effect in “C-Emotivity profile” ($F_{3,37}=4.530$, $p=0.040$). Females in mixed brood (MxF) had a more passive emotivity profile than females in unisex brood (FF: $p=0.019$) and than males (LSD, MxM: $p=0.004$; MM: $p=0.008$) and (Fig 4a).

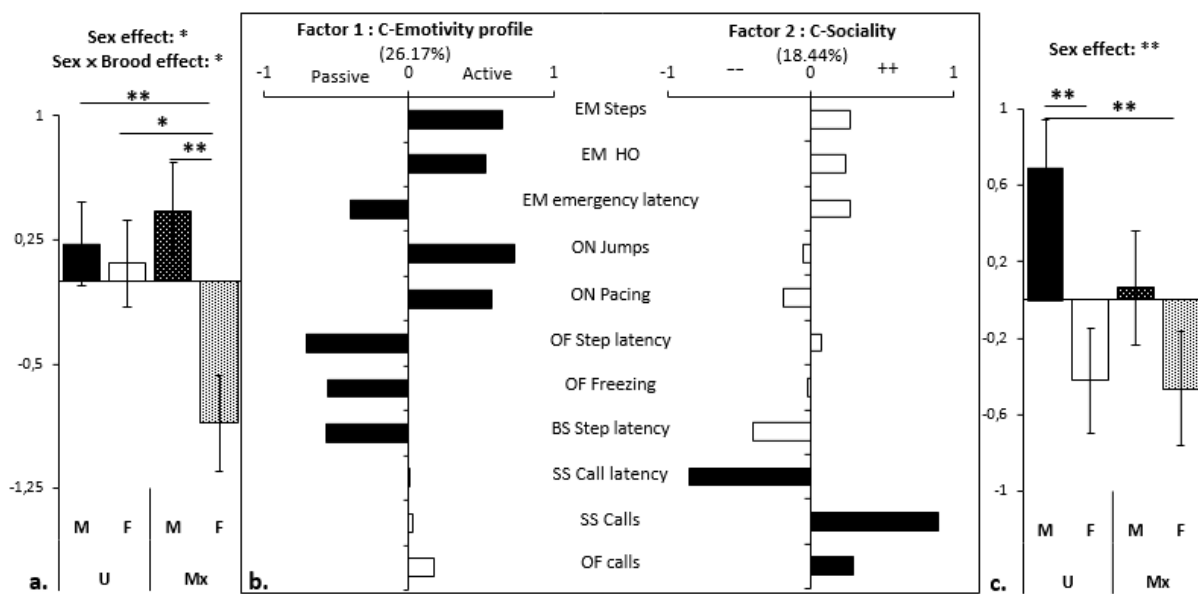


Figure 4: Chicks' behavioural traits described by the 11 main behavioural test variables on the first two components of PCA with varimax rotation (b). The first component “C-Emotivity profile” represents active or passive profile. The second component “C-Sociality” is the reactivity to social isolation: “EM”= Emergence test; “NO”= Novel object “OF”=Openfield; “SN”= Sudden Noise; “SS”= Social Separation. On both sides, means of PCA scores obtained for “C-Emotivity profile” (a) and “C-Sociality” (c) according brood composition (U=unisex and Mx=mixed) and sex (M= males, F= females). LMMs & Post-hoc LSD: *= $P<0.05$ and **= $P<0.01$.

Relationship between mother behaviours and chicks' behavioural traits.

For males (Fig 5a), while the two first dimensions of maternal behaviour (warming/distance and activity) did not influence chick's development, mothering “M-Rejection” scores was significantly correlated with “C-Sociality” scores” (Wald test: $W(1)=12.29$, $p=0.002$); the more rejected chicks they were, the less social they became.

For females, “warming/distance” and “rejection” of mother are not correlated to behaviour development of chicks, while there was a significant relationship between “C-Emotivity profile” and mothering “M-Activity” ($W(1)=6.558$, $p=0.021$) (Fig 5b), the brood composition ($W(1)=4.599$, $p=0.048$) and a tendency with “M-Emotivity profile” ($W(1)=3.719$, $p=0,072$). Mixed brood chicks tended to have more passive emotivity profile than single-sex brood chicks (respectively: -0.856 ± 0.240 ; 0.109 ± 0.307).

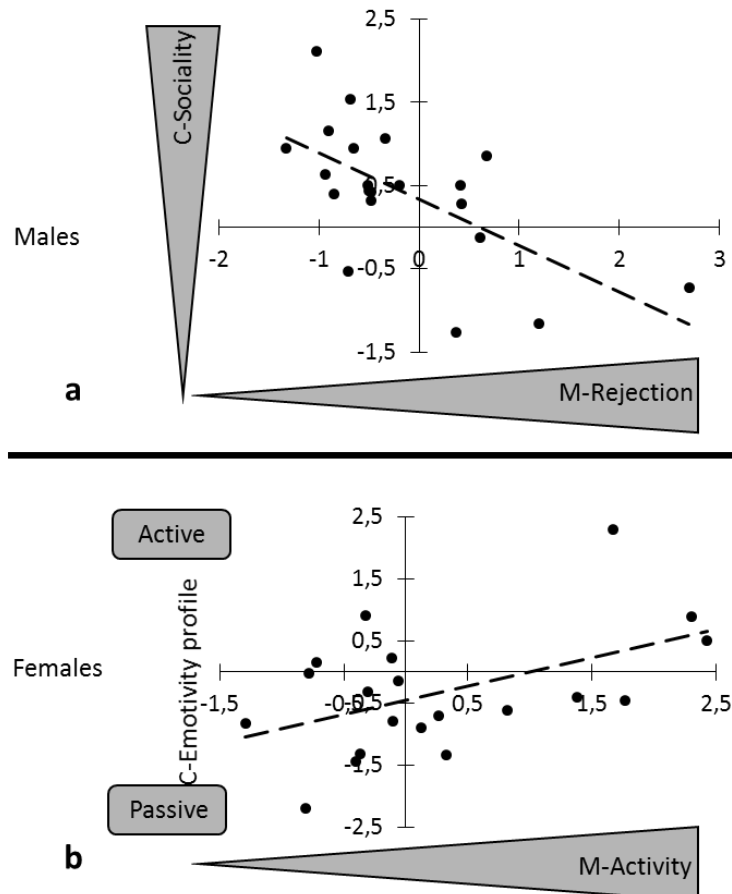


Figure 5: Significant relationship between chicks’ behavioural traits and maternal behavioural traits scores and mothering scores according sex. Scatter plots with (a) Rejection in mothering and C-Sociality in males (b) Activity in mothering and C-Emotivity profile in females. $N_{\text{males}}=21$ & $N_{\text{females}}=21$, Wald tests.

DISCUSSION

Our results on maternal behaviour were consistent with previous studies (Pittet et al. 2014b, Aigueperse et al. 2017). It was therefore relevant to correlate this behaviour with chick development. We found that the behavioural development of quail chicks is sex-dependent when they are brooded, and that this can be explained by differences in maternal care received during early life. First, males showed a higher social motivation

than females. This social motivation was negatively correlated with the rejection score expressed by mothers. Second, females had an emotivity profile showing more reactivity than males. This emotivity was associated with the brood composition and with the activity of the mother during the breeding period, activity which depended on the maternal emotivity profile. Our results show for the first time that some dimensions of maternal behaviour actually play a role in establishing sex differences in chicks' behaviour.

Consistent with what Pittet et al. (2014b) had previously shown, male chicks show a stronger sociality than female chicks. Males' social behaviour is thus rather affected by the mother, as it has been demonstrated in many species (Hasselt et al, 2012; Kim Wallen 1996). Males' social motivation is negatively correlated to the rejection score expressed by the mother during mothering, which is not the case for female chicks. The less male chicks are rejected, the more social they are. Pittet et al. (2014b) had shown the opposite effect when only the first days of mothering were considered. We suggest that it is important to differentiate rejection as a dimension of maternal style (Pittet et al. 201b), and rejection as a behaviour present from the beginning of mothering, and different from the "aggression" dimension. This type of rejection will here be called "emancipatory rejection" (Aigueperse et al. in prep). Emancipatory rejection is a behaviour emitted by the mother in order to stimulate the chicks' independency. It may be accompanied by some aggressiveness. It appears essentially at the end of the mothering period, and we have recently shown that female chicks were rejected earlier than males (Aigueperse et al. in prep). The emancipation of the chicks happens naturally around 11 days (Orcutt & Orcutt 1976). It can vary according to the needs of the chicks and to environmental conditions. In our case, the separation was total and sudden, particularly for males, as they were the last to be rejected. An early and abrupt weaning has strong implications for youth development in terms of stress (Ono et al. 2008), it increases anxiety (Kikusui et al. 2007), and it makes pup males develop a higher sociality than female (mice: Terranova & Laviola 1995). Thus, males are more sensitive to early weaning than females (Kikusui & Mori 2009). In rodents, when rejection is less important during the separation, male social reactivity is durably affected. Meanwhile, females that have already been rejected and thus emancipated, are not as much affected by this brutal separation because they are already independent.

On another other hand, females have been shown to be more passive, i.e. expressing their fear by an inhibition activity, whereas males expressed their fear by strong activity. Moreover, the emotivity profiles of females were positively correlated with the mothers' activity during the mothering period, which was not the case for males. The more females were passive and the less the mother were active during mothering. In a same way the more females were passive and the more the mother were passive. These emotivity profiles were one of the characteristic of coping styles: passive emotivity profile for reactive coping style and active emotivity profile for proactive coping style (Cockrem 2007; Koolhaas 2007). It is well known that animals expressing a proactive coping style, i.e. with higher aggressiveness and fear expressed as higher activity, are also more active (Cockrem et al. 2007). The Proactive/Reactive profiles can also be viewed as Fast/Slow individuals that are respectively quick, superficial explorers and precautious explorers (Groothuis & Carere 2005). In a semi-natural environment, fast individuals quickly explore new places and objects (Carere 2005) and are more active (Carere et al. 2001).

It thus seems that the emotivity profile of the mother is transmitted to the female chicks by a non-genomic mechanism, through her activity during the mothering. Female chicks observe and use appropriate maternal reactions as a model to establish their own reactions (Pittet et al. 2014b). For example, quail chicks brooded by mothers explore and disperse more in a novel environment than non-brooded chicks (De Margerie et al. 2013). Young mammals and birds can inherit the level of fear reaction of their adult caregiver (Gerell & Rapee 2002; Calalayud & Belzung 2001; Bertin & Yris 2004), and they are more or less sensitive to this parental effect according to their genetic predispositions (Houdelier et al. 2011). The fact that only females appear to be affected by mother's activity may reflect intrinsic gender differences that may be (1) physiological and/or (2) functional.

Indeed, our first hypothesis is that hormones, like testosterone and estradiol for example, are known to have a strong influence on behavioural development, particularly in quail (Kim Wallen 1996; Groothuis et al. 2005; Daisley et al. 2005). The concentrations and sensitivity to hormones are sex-dependent due to early exposure to steroid hormones (Carere & Balthazart 2007). For instance, males are more sensitive to testosterone than females, and testosterone leads to a more active emotivity profile

(Daisley et al. 2005). Females are more sensitive to estradiol concentration, which inhibits testosterone effects on sexual behavioural differentiation (Carere & Balthazart 2007) and may have other effects on chicks' development like emotivity profile. On the other hand, oxytocin, a mammalian hormone involved in attachment (Nowak et al. 2011), induces a more reactive coping style (Koolhaas et al. 2010). Similarly, mesotocin, the avian equivalent of oxytocin (Acher et al. 1970), may act as oxytocin and favoure the establishment of a more reactive coping style, thus more passive emotivity profile, during the development of female chicks. Indeed, mesotocin production begins in the chick's embryo and increases from the 18th day of incubation in domestic chick (Nouwen et al. 1983). Moreover, there is an important sex dimorphism in the production system of this hormone in birds, with differential response in male and female from PHD₁ (Grossmann et al. 2002).

Our second hypothesis is that juvenile females can also learn to be a mother based on the mothering of their own mother (Francis et al. 1999). Maternal reactions to danger are also part of this learning. During a danger, the kind of maternal response must allow the survival of the offspring. The male does not have this constraint because it does not take care of the chicks. However, he must develop a strong sense of territory and an aggressive behaviour necessary to defend its territory, which is closer to a proactive profile (Koolhaas 1999). Thus, according to their intrinsic predispositions and to the constraints related to their life history, individuals may be more or less easily influenced by the mother. This could explain why females are more susceptible to the (same-sex) maternal model than males.

Mixed brood is a second factor behind the more passive emotivity profile of females. The presence of siblings plays an important role in the behavioural development of young (Terranova & Laviola 1995; Musi et al. 1993). In mice, males reared in mixed group are more aggressive than males reared in single-sex groups (Namikas & Wehmer 1978). Aggressiveness is also often linked to the proactive copying style (Cockrem 2007). Males of mixed brood broods would be more aggressive and could induce in response more reactive behavioural patterns and so passive emotivity profile in females. Another explanation would be that male attention was turned essentially toward the mother rather than their sisters while female were very sensible to their brothers. Relative effect of sibling and mother were generally studied for sexual

preference and showed that chicks were taking mother as model but in presence of sibling this imprinting can vary (Lickliter, Dyer & McBride 1993). This effect and our observation raise the question about the relative importance of mother and sibling during early development about, not only sexual preference, but all behavioural development.

In conclusion, our work highlights that males and females are affected differently by the behaviour of their mothers in view of their genetic, physiological and ecological predispositions. Especially, males have their social characteristics strongly influenced by maternal rejection level while females model their emotivity profile based on that of their mother through the activity level of this latter. This study reveals the complexity of post-natal maternal effects on the development of chicks according to sex and encourages us to take into account all of these factors and the presence of siblings when studying on behavioural development.

ACKNOWLEDGEMENTS

We were very grateful to Océane Leribillard for help with experimentations, Maxime Hervé for statistical help and Isabelle George for paper reading.

REFERENCES

- Acher, R., Chauvet, J., & Chauvet, M.-T.** (1970). Phylogeny of the neurohypophysial hormones. *European journal of biochemistry*, **17**(3), 509–513. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1970.tb01193.x>
- Aigueperse, N., Pittet, F., De Margerie, E., Nicolle, C., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2017). Brood size can influence maternal behaviour and chick's development in precocial birds. *Behavioural Processes*, **138**, 96–104.
- Albers, P., Timmermans, P., & Vossen, J.** (1999). Evidence for the existence of mothering styles in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*). *Behaviour*, **136**, 469–479.
- Avery, M. L.** (1996). Food avoidance by adult house finches, *Carpodacus mexicanus*, affects seed preferences of offspring. *Animal Behaviour*, **51**(6), 1279–1283.
- Bertin, A., & Richard-Yris, M. A.** (2004). Mothers' fear of human affects the emotional reactivity of young in domestic Japanese quail. *Applied Animal Behaviour Science*, **89**(3–4), 215–231.
- Bryan Jones, R., & Merry, B. J.** (1988). Individual or paired exposure of domestic chicks to an open field: Some behavioural and adrenocortical consequences. *Behavioural Processes*, **16**(1–2), 75–86. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(88\)90019-8](https://doi.org/10.1016/0376-6357(88)90019-8)
- Calatayud, F., & Belzung, C.** (2001). Emotional reactivity in mice, a case of nongenetic heredity? *Physiology & behavior*, **74**(3), 355–362.
- Carere, C., & Balthazart, J.** (2007). Sexual versus individual differentiation: the controversial role of avian maternal hormones. *Trends in Endocrinology & Metabolism*, **18**(2), 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.tem.2007.01.003>
- Carere, C., Drent, P. J., Privitera, L., Koolhaas, J. M., &

- Groothuis, T. G. G.** (2005). Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour*, **70**(4), 795–805. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.003>
- Carere, C., Welink, D., Drent, P. J., Koolhaas, J. M., & Groothuis, T. G.** (2001). Effect of social defeat in a territorial bird (*Parus major*) selected for different coping styles. *Physiology & Behavior*, **73**(3), 427–433.
- Champagne, F. A., Francis, D. D., Mar, A., & Meaney, M. J.** (2003). Variations in maternal care in the rat as a mediating influence for the effects of environment on development. *Physiology & Behavior*, **79**(3), 359–371. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(03\)00149-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(03)00149-5)
- Chokchaloemwong, D., Prakobsaeng, N., Sartsoongnoen, N., Kosonsiriluk, S., El Halawani, M., & Chaiseha, Y.** (2013). Mesotocin and maternal care of chicks in native Thai hens (*Gallus domesticus*). *Hormones and Behavior*, **64**(1), 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.04.010>
- Cockrem, J. F.** (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, **148**(2), 169–178. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0175-8>
- Daisley, J., Bromundt, V., Mostl, E., & Kotrschal, K.** (2005). Enhanced yolk testosterone influences behavioral phenotype independent of sex in Japanese quail chicks *Coturnix japonica*. *Hormones and behavior*, **47**(2), 185–194. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.09.006>
- Dwyer, C. M., & Lawrence, A. B.** (2000). Maternal behaviour in domestic sheep (*Ovis aries*): constancy and change with maternal experience. *Behaviour*, **137**(10), 1391–1413. <https://doi.org/10.1163/156853900501999>
- Fairbanks, L. A., & McGuire, M. T.** (1988). Long-term effects of early mothering behavior on responsiveness to the environment in vervet monkeys. *Developmental Psychobiology*, **21**(7), 711–724.
- Fedigan, L. M., & Asquith, P. J.** (1991). *The Monkeys of Arashiyama: Thirty-five Years of Research in Japan and the West*. SUNY Press.
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., & Richard-Yris, M.-A.** (2008). Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology*, **114**(9), 817–826. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01536.x>
- Foyer, P., Wilsson, E., & Jensen, P.** (2016). Levels of maternal care in dogs affect adult offspring temperament. *Scientific Reports*, **6**, 19253. <https://doi.org/10.1038/srep19253>
- Francis, D., Diorio, J., Liu, D., & Meaney, M. J.** (1999). Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat. *Science*, **286**(5442), 1155–1158. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1155>
- Gerull, F. C., & Rapee, R. M.** (2002). Mother knows best: effects of maternal modelling on the acquisition of fear and avoidance behaviour in toddlers. *Behaviour Research and Therapy*, **40**(3), 279–287. [https://doi.org/10.1016/S0005-7967\(01\)00013-4](https://doi.org/10.1016/S0005-7967(01)00013-4)
- Groothuis, T. G. G., & Carere, C.** (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **29**(1), 137–150. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.06.010>
- Groothuis, T. G. G., Müller, W., von Engelhardt, N., Carere, C., & Eising, C.** (2005). Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **29**(2), 329–352. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.12.002>
- Grossmann, R., Jurkevich, A., & Köhler, A.** (2002). Sex dimorphism in the avian arginine vasotocin system with special emphasis to the bed nucleus of the stria terminalis. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **131**(4), 833–837. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00021-1](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00021-1)
- Guibert, F., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Guémené, D., Bertin, A., ... Houdelier, C.** (2010). Social instability in laying quail: consequences on yolk steroids and offspring's phenotype. *PLoS ONE*, **5**(11), e14069. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014069>
- Haller, J., Fuchs, E., Halász, J., & Makara, G. B.** (1999). Defeat is a major stressor in males while social instability is stressful mainly in females: towards the development of a social stress model in female rats. *Brain Research Bulletin*, **50**(1), 33–39.
- Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Guibert, F., De Margerie, E., Augery, M., & Richard-Yris, M.-A.** (2011). Development of fearfulness in birds: genetic factors modulate non-genetic maternal influences. *PLoS ONE*, **6**(1), e14604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014604>

- Jones, R. B. (1980). Responses of male and female domestic chicks to a startling stimulus and the effects of a tranquilliser. *Behavioural Processes*, **5**(2), 161–172.
- Jones, R. B. (1986). Responses of domestic chicks to novel food as a function of sex, strain and previous experience. *Behavioural Processes*, **12**(3), 261–271.
- Jones, R. B., & Gentle, M. J. (1985). Olfaction and behavioral modification in domestic chicks (*Gallus domesticus*). *Physiology & Behavior*, **34**(6), 917–924. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(85\)90014-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(85)90014-9)
- Kendrick, K. M., Haupt, M. A., Hinton, M. R., Broad, K. D., & Skinner, J. D. (2001). Sex differences in the influence of mothers on the sociosexual preferences of their offspring. *Hormones and Behavior*, **40**(2), 322–338. <https://doi.org/10.1006/hbeh.2001.1672>
- Kikusui, T., Kiyokawa, Y., & Mori, Y. (2007). Deprivation of mother–pup interaction by early weaning alters myelin formation in male, but not female, ICR mice. *Brain Research*, **1133**, 115–122. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.11.031>
- Kikusui, T., & Mori, Y. (2009). Behavioural and Neurochemical Consequences of Early Weaning in Rodents. *Journal of Neuroendocrinology*, **21**(4), 427–431. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2826.2009.01837.x>
- Kitaysky, A. S., Wingfield, J. C., & Piatt, J. F. (1999). Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology*, **13**(5), 577–584. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00352.x>
- Koolhaas, J. M., de Boer, S. F., Buwalda, B., & van Reenen, K. (2007). Individual variation in coping with stress: a multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms. *Brain, Behavior and Evolution*, **70**(4), 218–226. <https://doi.org/10.1159/000105485>
- Koolhaas, J. M., de Boer, S. F., Coppens, C. M., & Buwalda, B. (2010). Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in Neuroendocrinology*, **31**(3), 307–321. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2010.04.001>
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... Blokhuis, H. J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **23**(7), 925–935.
- Lickliter, R., Dyer, A. B., & McBride, T. (1993). Perceptual consequences of early social experience in precocial birds. *Behavioural Processes*, **30**(3), 185–200. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(93\)90132-B](https://doi.org/10.1016/0376-6357(93)90132-B)
- Livia Terranova, M., & Laviola, G. (1995). Individual differences in mouse behavioural development: effects of precocious weaning and ongoing sexual segregation. *Animal Behaviour*, **50**(5), 1261–1271.
- Maestripieri, D. (1993). Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) .2. Emotional bases of individual-differences in mothering style. *Ethology*, **95**(1), 32–42.
- Mainwaring, M. C., & Hartley, I. R. (2013). Hatching asynchrony and offspring sex influence the subsequent exploratory behaviour of zebra finches. *Animal Behaviour*, **85**(1), 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.009>
- Mills, A. D., & Faure, J.-M. (1986). Apparent absence of sex differences in the behaviour of Japanese quail chicks in four behavioural tests. *IRCS Medical Science: Psychology & Psychiatry*, **14**(7–8), 844–845.
- Musi, B., de Acetis, L., & Alleva, E. (1993). Influence of Litter Gender Composition on Subsequent Maternal Behaviour and Maternal Aggression in Female House Mice. *Ethology*, **95**(1), 43–53. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00455.x>
- Namikas, J., & Wehmer, F. (1978). Gender composition of the litter affects behavior of male mice. *Behavioral Biology*, **23**(2), 219–224. [https://doi.org/10.1016/S0091-6773\(78\)91830-8](https://doi.org/10.1016/S0091-6773(78)91830-8)
- Nouwen, E. J., Decuyper, E., Michels, H., & Kühn, E. R. (1983). The presence of vasotocin-and mesotocin in serum and the hypothalamo—neurohypophyseal axis of chick embryos before hatching and in posthatch chicks. *General and comparative endocrinology*, **50**(3), 445–451.
- Nowak, R., Keller, M., & Lévy, F. (2011). Mother–young relationships in sheep: a model for a multidisciplinary approach of the study of attachment in mammals. *Journal of Neuroendocrinology*, **23**(11), 1042–1053. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2826.2011.02205.x>

- Ono, M., Kikusui, T., Sasaki, N., Ichikawa, M., Mori, Y., & Murakami-Murofushi, K.** (2008). Early weaning induces anxiety and precocious myelination in the anterior part of the basolateral amygdala of male Balb/c mice. *Neuroscience*, **156**(4), 1103–1110. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2008.07.078>
- Orcutt Jr, F. S., & Orcutt, A. B.** (1976). Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk*, **93**(1), 135–141.
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2012). Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *PLoS ONE*, **7**(5), e36835. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036835>
- Pittet, F., Le Bot, O., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2013a). Motherless quail mothers display impaired maternal behavior and produce more fearful and less socially motivated offspring. *Developmental Psychobiology*, **56**(4), 622–634. <https://doi.org/10.1002/dev.21129>
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2013b). Effects of maternal experience on fearfulness and maternal behaviour in a precocial bird. *Animal Behaviour*, **85**(4), 797–805. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.026>
- Pittet, F., Houdelier, C., Le Bot, O., Leterrier, C., & Lumineau, S.** (2014a). Fearfulness affects quail maternal care and subsequent offspring development. *PLoS ONE*, **9**(7), e102800. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102800>
- Pittet, F., Houdelier, C., de Margerie, E., Le Bot, O., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2014b). Maternal styles in a precocial bird. *Animal Behaviour*, **87**, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.025>
- Pittet, F., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2014c). Precocial bird mothers shape sex differences in the behavior of their chicks. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, **321**(5), 265–275. <https://doi.org/10.1002/jez.1858>
- Richard-Yris, M. A., & Leboucher, G.** (1987). Responses to successive test of induction of maternal behaviour in hens. *Behavioural Processes*, **15**(1), 17–26. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(87\)90030-1](https://doi.org/10.1016/0376-6357(87)90030-1)
- Salaun, C., Le Roux, N., Vieuille, C., Meunier-Salaun, M., & Ramonet, Y.** (2004). Effet du mode de logement et du niveau de liberté de la truie allaitante sur son comportement, celui de ses porcelets et conséquences au niveau zootechnique. *Journées de La Recherche Porcine En France*, **36**, 371.
- Shimmura, T., Kamimura, E., Azuma, T., Kansaku, N., Uetake, K., & Tanaka, T.** (2010). Effect of broody hens on behaviour of chicks. *Applied Animal Behaviour Science*, **126**(3), 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2010.06.011>
- Stamps, J., Clark, A., Kus, B., & Arrowood, P.** (1987). The effects of parent and offspring gender on food allocation in budgerigars. *Behaviour*, **101**(1), 177–199. <https://doi.org/10.1163/156853987X00422>
- Thayananuphat, A., Youngren, O. M., Kang, S. W., Bakken, T., Kosonsiriluk, S., Chaiseha, Y., & El Halawani, M. E.** (2011). Dopamine and mesotocin neurotransmission during the transition from incubation to brooding in the turkey. *Hormones and Behavior*, **60**(4), 327–335. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.06.009>
- Tomaszycki, M. L., Davis, J. E., Gouzoules, H., & Wallen, K.** (2001). Sex differences in infant rhesus macaque separation-rejection vocalizations and effects of prenatal androgens. *Hormones and Behavior*, **39**(4), 267–276. <https://doi.org/10.1006/hbeh.2001.1659>
- van Hasselt, F. N., Tieskens, J. M., Trezza, V., Krugers, H. J., Vanderschuren, L. J. M. J., & Joëls, M.** (2012). Within-litter variation in maternal care received by individual pups correlates with adolescent social play behavior in male rats. *Physiology & Behavior*, **106**(5), 701–706. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2011.12.007>
- Wallen, K.** (1996). Nature needs nurture: the interaction of hormonal and social influences on the development of behavioral sex differences in rhesus monkeys. *Hormones and Behavior*, **30**(4), 364–378. <https://doi.org/10.1006/hbeh.1996.0042>
- Weimerskirch, H., Barbraud, C., & Lys, P.** (2000). Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology*, **81**(2), 309–318. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0309:SDIPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0309:SDIPIA]2.0.CO;2)



Discussion

Générale

La plupart des travaux jusqu'à présent réalisés chez l'oiseau se sont surtout intéressés aux caractéristiques environnementales ou directement liées à la femelle lorsqu'il s'agissait d'étudier le comportement maternel (Kitaysky et al. 1999 ; Pittet et al. 2012, 2013a, 2014a, 2014b). Les rares travaux incluant les caractéristiques des jeunes se sont surtout intéressés à leur croissance et à leur survie et concernent en grande majorité des espèces biparentales nidicoles (e.g : Weimerskirch et al. 2000 ; Leckie et al. 2008).

Nous avons donc cherché à mettre en évidence de manière plus précise, quelle relation se noue entre la mère et ses jeunes et comment cette relation évolue tout au long de la période d'élevage des jeunes. Pour cela nous avons réalisé ces travaux lors d'observations quasiment continues pendant la totalité de la période d'élevage, chez une espèce nidifuge, en milieu contrôlé. Nous avons donc relevé à la fois les comportements maternel et filial ainsi que les interactions entre une caille et sa couvée. Nous avons cherché à déterminer si les cailleteaux avaient une influence sur le comportement maternel. Nous souhaitons déterminer si certaines caractéristiques intrinsèques aux jeunes (sexe, expérience prénatale) et d'autres propres à la couvée (taille, sex-ratio) pouvaient modifier la quantité ou la qualité des soins maternels. Nous voulions voir si cela avait ensuite un effet sur une partie du développement comportemental des jeunes.

Dans cette discussion générale, nous allons tout d'abord établir une description des relations entre la mère et ses jeunes. Puis dans une deuxième et une troisième parties nous essaierons de déterminer quels facteurs liés aux jeunes et par quels mécanismes ces paramètres pourraient intervenir pour modifier ces relations et moduler le développement comportemental des jeunes. Enfin, dans une dernière partie, nous exposerons les nouvelles questions qu'*in fine* ces résultats ont aussi soulevées et les perspectives que cela ouvre.

I. Déroulement de la relation mère-jeune et jeune-mère

A travers l'ensemble de nos observations, nous proposons un schéma général du déroulement du maternage et des relations entre mère et jeunes chez la caille en dehors de toute influence précise des jeunes. Pour cela nous avons repris l'ensemble de nos données de chacune de nos expériences et établi une moyenne générale pour chaque jour des comportements maternels (réchauffement, rejet et agression) et filiaux (sollicitations) ainsi que la distance mère-jeunes. Nous avons également ajouté l'activité générale des jeunes et le temps passé en réchauffement mutuel entre jeunes, ces variables ayant montré leur importance dans le déroulement du maternage, malgré leur apparente indépendance au processus. A partir de là nous avons pu concevoir une représentation graphique générale du déroulement des relations mère→jeune et jeune→mère, représentées ci-dessous :

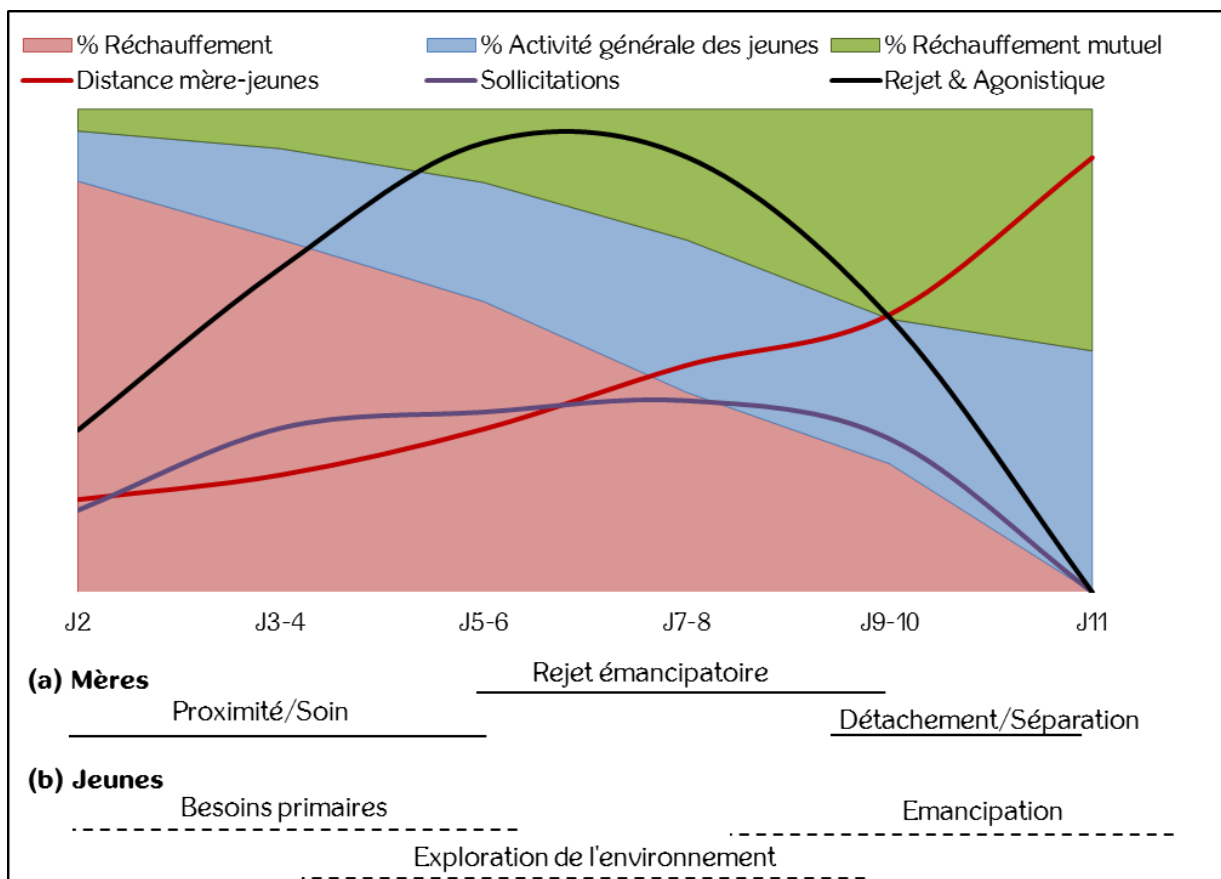


Figure 16: Détermination chez la caille japonaise des différentes phases des relations mère→jeune (a) et jeune→mère (b) et leur enchaînement mutuel au cours des 11 jours de maternage selon l'évolution des différentes variables impliquées dans ces relations.

A l'instar de Harlow (1965), nous proposons de découper la relation mère→jeune en 3 phases de même que la relation jeune→mère. Ces différentes phases se succèdent progressivement de manière continue.

1. Les 3 phases de la relation MÈRE→jeune chez la caille.

Dès l'éclosion et l'apparition des jeunes, commence la phase que l'on a appelée « **Proximité/Soin** ». La mère passe alors beaucoup de temps à réchauffer les jeunes et limite son activité au minimum. Elle est en contact quasiment permanent avec eux. Petit à petit elle va augmenter son temps d'activité mais répondra volontiers aux sollicitations des jeunes.

Peu à peu, la phase de « **Rejet émancipatoire** » va prendre le pas sur la phase d'attention. Les interactions négatives des mères envers les jeunes vont augmenter et culminer lors de cette phase alors qu'en parallèle, le réchauffement va diminuer. La mère va mettre fin plus souvent aux séquences de réchauffement et en refuser de plus en plus. Les jeunes, s'ils insistent, vont alors se voir repousser plus durement par des agressions et la distance mère-jeunes va se creuser. Il est à noter que ce rejet émancipatoire est à distinguer du rejet que l'on trouve dans les styles maternels. En effet, dans les styles maternels, rejet et agressivité sont deux styles indépendants. Par ailleurs, une mère peut être de style rejetante et/ou agressive au début du maternage mais peut continuer à réchauffer ses jeunes.

Enfin la dernière phase « **Détachement/séparation** » est l'aboutissement de la phase précédente. Les agressions et refus déclinent, du fait de l'arrêt des sollicitations. La mère retrouve peu à peu son activité générale habituelle. La distance mère-jeunes se creuse et la séparation s'effectue.

2. Les 3 phases de la relation JEUNE→mère chez la caille.

Nous proposons également un enchaînement de trois phases dans la relation jeune→mère. Tout d'abord, en parallèle de la phase d'attention de la mère, les cailleaux développent une phase de « **Besoins primaires** ». Au début de cette période, le reste de vitellus de l'œuf, absorbé par les cailleaux, leur permet de survivre sans avoir à trop manger. En revanche leur absence totale de thermorégulation demande un

réchauffement très important, leur imposant de passer beaucoup de temps sous leur mère à la recherche de chaleur.

Cette phase est ensuite suivie par une phase d' « **Exploration de l'environnement** » : les cailleteaux poussés par leur besoin de se nourrir vont sortir de sous la mère et commencer à explorer et apprendre à se nourrir des bons items. Peu à peu ce temps passé à découvrir leur environnement va augmenter, notamment lorsque la mère va commencer à rejeter leurs sollicitations.

Poussés par leur mère qui les rejette les cailleteaux vont se tourner les uns vers les autres, leur thermorégulation n'étant pas encore totalement opérationnelle. Ils vont ainsi développer une stratégie alternative de réchauffement mutuel afin de conserver leur température corporelle. Par là même, ils vont pouvoir renforcer et diversifier les liens qui les unissent au sein de la fratrie. Nous avons choisi de la nommer phase d' « **Emancipation** », et nous pensons que cette phase serait essentielle dans le développement social des cailleteaux.

Il apparaît clairement lors de la description de ces phases que chacune est fortement liée à la précédente mais également aux phases du second acteur. Il est donc plus que probable que le jeune puisse influencer le déroulement des différentes phases de la relation mère→jeune et par conséquent sa propre relation à la mère.

II. Influence du jeune sur le comportement maternel

L'un des principaux résultats de nos travaux montre qu'effectivement le comportement maternel des cailles varie selon des facteurs liés aux jeunes cailleteaux (Tableau 5)

Cette variation est sensible aussi bien à des paramètres intrinsèques du jeune (sexe, comportement) qu'à des paramètres plus généraux de la couvée (nombre, sex-ratio). En revanche les mères n'ont pas fait de distinction selon leur apparentement avec les cailleteaux. Comme les facteurs d'influence des cailleteaux sur leur mère ont été

largement développés dans nos diverses études, nous allons tenter d'établir un schéma général de ces résultats afin d'en résumer les grandes idées. Il en ressort que le **comportement** des cailleteaux est le facteur principal de variation du comportement maternel. Cette modification comportementale peut être due à des différences de besoins ou encore à des interactions entre membres de la fratrie selon les compositions. On peut ainsi déterminer deux grandes catégories: des influences directes du jeune sur la mère ou des influences indirectes.

1. Influences directes

Tout d'abord, nous considérons que les interactions du jeune avec la mère, à travers les **sollicitations** notamment, sont probablement le facteur majeur de variation du comportement maternel. Nous avons notamment vu que les cailleteaux issus de femelles stressées ont sollicité plus longuement leur mère qui a prolongé sa période de maternage, et donc repoussé sa phase de rejet émancipatoire. Selon nos observations ces sollicitations sont principalement tactiles lorsque le cailleteau picore le plumage de sa mère et frotte sa tête au travers des plumes afin de l'inciter à le laisser passer dessous et à prendre une posture de réchauffement. Il a déjà été démontré chez les gallinacés que les mères sont sensibles aux contacts physiques notamment ventraux (poules) qui inhibent le système hypothalamo-hypophyso-gonadique (HHG), maintient le comportement maternel et empêche le retour à la ponte (Richard-Yris & Leboucher 1986). En outre sans contact physique les poules ne développent pas de réponses maternelles même en présence de stimulations auditives et visuelles (Maier 1963). Il est par ailleurs bien reconnu que les **contacts tactiles** ont une forte importance dans les circuits neuronaux de récompense et d'attachement (Melo et al. 2006). Chez les mammifères, les stimuli tactiles et la chaleur corporelle dégagée par les petits augmenteraient les concentrations d'ocytocine, impliquée dans le maintien du comportement maternel (Uvnäs-Moberg 1998). Nous pouvons penser qu'un mécanisme similaire existerait chez l'oiseau avec l'hormone mésotocine, l'équivalente aviaire de l'ocytocine (Archer 1976).

Discussion Générale

Tableau 5: Tableau récapitulatif des résultats concernant le maternage (comportement des mères et des jeunes) et le développement (en bleu) des jeunes selon les différents facteurs étudiés liés au jeune. Pour le maternage, début (en vert) et fin (en orange) de maternage ont été différenciés. Les interactions positives sont les ruptures de contact des jeunes et les sollicitations tandis que les interactions négatives concernent les évitements/fuites et les cris de détresse.

Facteurs	Maternage												Développement			
	Mères										Cailleteaux		Morphologique	Comportemental		
	Vocalisation		Réchauffement VS Distance		Rejet	Agressivité		Activité générale		Interactions positives VS négatives		Réchauffement mutuel	Croissance	Emotivité: Actif VS Passif	Socialité	
Biologique VS Non biologique	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
Comportement du jeune (PS)	↗		↗		↘	=	↘	↘	↘	↘	↗	↗	=	=	=	↗
Nb de jeunes	↗	↗	=	=	=	↗	=	=	=	=	=	↗	↗	=	=	↗
Unisexe VS Mixte	=	=	=	=	↗	=	↘	↗	=	↘	↗	↗	=	=	=	=
♂ VS ♀	=	=	=	↗	↘	↗	↘	↗	=	↘	=	=	=	=	↘	↗
Fratrie Unisexe ♂VS♀	=	=	=	↗	↘	↗	↘	↗	=	↘	=	=	=	=	↘	↗
Fratrie Mixte ♂VS♀			=	=	=	=	=	=			=	=	=	=	↗	↗

Les vocalisations émises par les jeunes sont une autre forme de sollicitation mais semblent à elles seules avoir moins d'impact sur la mère que des sollicitations tactiles, comme le montre notre expérience sur les cailleteaux issus de femelles stressées et non stressées. Néanmoins, ces **vocalisations** peuvent être modulée par des influences hormonales (Schwabl 1996; Hinde et al. 2009; Perez et al. 2016). Par exemple la testostérone augmente l'intensité des vocalisations de quémante (Schwabl 1996) et la corticostérone, hormone de stress, modifie la durée et la structure de cette sollicitation vocale (Perez et al. 2016). En outre, lorsque la caille est stressée, les taux de testostérone présents dans les œufs augmentent et les cailleteaux qui se développent ensuite sont plus émotifs (Guibert et al. 2010, 2011). De même les taux de corticostérone présents chez la mère sont corrélés avec ceux présents dans ses œufs (Hayward & Wingfield 2004). Ainsi, bien que nous ayons relevé plus de vocalisations de détresse chez les cailleteaux issus de femelles non stressées, il se peut que les vocalisations émises par les cailleteaux issus de femelles stressées se soient révélées plus influentes par leur structure. En effet, les vocalisations du diamant mandarin, par exemple, ont une fréquence plus aigue lorsque leur taux de corticostérone est plus élevé (Perez et al. 2012, Perez et al. 2016). Et il a été démontré que des cris de détresse plus aigus des jeunes induisait une réaction comportementale de la mère plus importante chez la poule (Hughes et al. 1982). Cependant, le répertoire vocal de la caille est assez développé (Guyomarc'h 1974), ainsi l'étude d'autres échanges vocaux seraient un apport certain pour compléter nos observations et étayer nos hypothèses.

Il semblerait d'ailleurs que les mères cailles soient plus maternantes envers les mâles selon les résultats de notre dernière expérience. Cela peut également provenir d'une différence liée au sexe dans les sollicitations vocales. Ce que l'on observe surtout c'est que les mères se montrent plus rejetantes et agressives envers les femelles, mais qu'elles les réchauffent moins uniquement en couvée unisexe. Elles entrent donc en phase de rejet émancipatoire plus tôt lorsqu'il n'y a que des femelles et raccourcissent la période de maternage. Chez la caille, mâle et femelle ne se développent pas à la même vitesse: la croissance des jeunes mâles est plus faible que celle des femelles (Dietz & Drent 1997). Cette différence engendre des besoins différents et induit un changement de poids décalé. Nous proposons l'hypothèse que la mère pourrait être sensible à **la taille de ses**

cailleteaux qui serait un facteur sur lequel elle s'appuie pour déterminer la durée du maternage: plus le jeune sera gros et plus vite la mère exprimera un rejet émancipatoire (Fig. 17). On entre alors dans une chaîne puisque les cailleteaux moins réchauffés peuvent alors passer plus de temps à manger et donc grossir davantage, ce qui est le cas des jeunes femelles en couvée unisexe. En revanche dans les couvées mixtes où la durée de maternage entre mâle et femelle est similaire, nous n'avons pas noté de différence de poids en fin de maternage entre les deux sexes, malgré un pic d'agressivité envers les jeunes femelles. Par ailleurs, lorsque Richard-Yris & Leboucher (1987) ont remplacé des poussins âgés, plus gros, par des poussins plus jeunes les mères se sont adaptées et sont restées maternelles. Que ce soit dans cette expérience ou la nôtre, la taille n'est qu'un facteur parmi d'autres (âge, sexe). Cette hypothèse serait donc à confirmer, d'une part en ayant le poids des cailleteaux pendant le maternage et d'autre part en réalisant une expérience où seule la taille des cailleteaux entre les lots varierait afin de déterminer si le poids est une cause et non un effet de ce changement en cours de maternage.

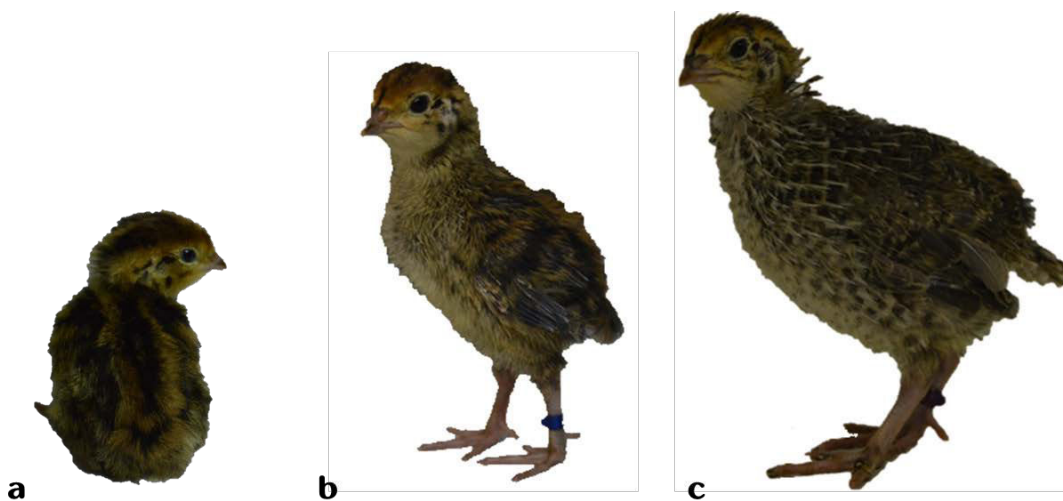


Figure 17: Evolution de la morphologie des cailleteaux durant la période d'élevage : a PHD1 ; b PHD5 ; c PHD11. D'après les photos de M. Charrier.

2. Influences indirectes

Le troisième facteur qui ressort de nos travaux, serait les relations qui se nouent entre les membres de la couvée. Nous pensons notamment à la **synchronisation** qui se met en place peu à peu entre les cailleteaux. Les cailleteaux présentent des rythmes d'activité/repos liés à leur besoin d'être réchauffés. Ces rythmes endogènes ultradiens présentent une périodicité d'environ 20min (Lumineau et al. 2001). Les cailleteaux se

synchronisent par facilitation sociale même lorsqu'ils ne sont pas maternés. En présence d'une mère les rythmes et la synchronisation sont amplifiés (Formanek et al. 2009). Cette synchronisation qui se met en place naturellement est intensifiée par la présence maternelle. Le réchauffement est un comportement maternel qui peut se faire avec plusieurs cailleaux en même temps. Qu'ils soient plus nombreux, d'origine ou de besoins différents, s'ils sollicitent ensemble la probabilité que la mère accepte est plus élevée. En revanche, s'ils sollicitent à tour de rôle et empêchant plus longuement la mère de pouvoir se mettre en activité et se nourrir, cette dernière peut vite se mettre à refuser et s'en aller. On remarque d'ailleurs lors de nos observations sur les couvées mixtes, qu'au début du maternage, en phase de besoins primaires, les deux jeunes cailleaux sollicitent beaucoup et la mère les rejette plus, au contraire des couvées unisexes. Les besoins différents entre les sexes peuvent rendre plus difficile leur synchronisation et un temps est nécessaire pour que l'ajustement mutuel se fasse (Roper & Ryon 1977). Cette synchronisation, en particulier lors des premiers jours de maternage, fait en sorte que, quel que soit le nombre de cailleaux, la charge de la mère n'en sera que peu affectée, permettant d'avoir de grandes couvées facilement. La mère va même participer activement à cette synchronisation directement par ses vocalisations maternelles, en particulier le roucoulement, qui permet de maintenir l'unité de la couvée.

De manière générale, la mère serait sensible aux sollicitations directes que les cailleaux émettent envers elle, par leur croissance ainsi que la manière générale dont la couvée agit. Ces facteurs interagissent au cours du maternage et modulent les réponses maternelles qui elles-mêmes influent à leur tour sur ces différents facteurs, exposant ainsi le caractère dynamique de la relation mère-jeunes. Un schéma récapitulatif (Fig. 18) nous permet de résumer ces différents facteurs et leurs effets.

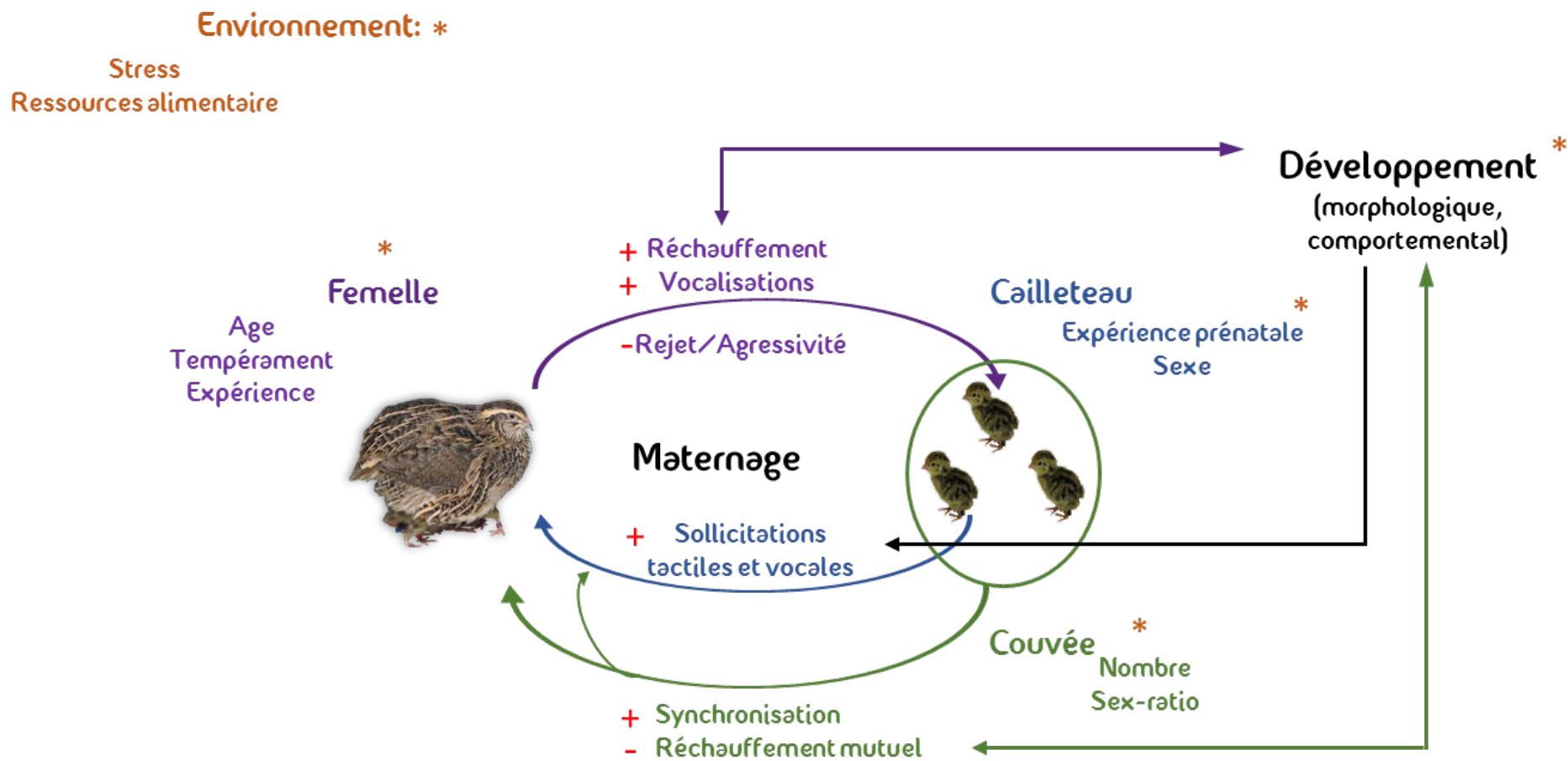


Figure 18: Schéma de synthèse des facteurs influençant la relation entre la mère et ses cailleteaux et le développement des jeunes. Les facteurs **environnementaux** (* en orange) côtoient les facteurs liés à **la mère** (en violet) ainsi que ceux liés au **cailleteau** (en bleu) et à la **couvée** (en vert) en général. Les « + » indiquent une influence positive du comportement maternel/filial sur le comportement du receveur, le « - » une influence négative.

III. Influence du comportement maternel et de la fratrie sur le jeune

Nos travaux ont montré des différences dans les profils d'émotivité et de socialité des jeunes en fonction des différences de maternage (Tableau 5), indiquant par là une transmission non génomique des caractéristiques comportementales par la mère, déjà démontré au cours de plusieurs expériences (Richard-Yris et al. 2005, Formanek et al. 2008 & 2009). Notre seule expérience où le maternage n'a pas relevé de différence entre les mères envers les jeunes adoptés apparentés et non apparentés est également la seule où il n'y a pas de différence de développement d'émotivité et de socialité. D'autre part, nos expériences ont permis également de faire ressortir une variation des influences maternelles en fonction des caractéristiques des jeunes ainsi qu'un rôle non négligeable des autres jeunes présents dans la fratrie, en particulier lors de notre dernière expérience sur la composition sexuée de la fratrie. Elle nous a permis de voir que selon **le sexe**, l'influence des caractéristiques intrinsèques de la mère et de son maternage sera différente. Il apparaît donc difficile de faire une relation directe entre maternage et développement comportemental sans prendre en compte ces caractéristiques, le sexe du jeune en particulier.

La première relation que nous pouvons établir semble lier le rejet maternel et le développement social des cailleaux. Il a été démontré précédemment que plus les mères exprimaient de rejet et plus les cailleaux étaient sociaux (Pittet et al. 2014a). De plus, dans la présentation des styles maternels, il a été observé une corrélation positive directe entre le score de rejet durant les 5 premiers jours de maternage et la motivation sociale des cailleaux. Cependant nos résultats montrent que cette relation est en réalité bien plus complexe. Deux autres facteurs semblent importants à prendre en compte : le timing de rejet et le sexe des individus. En effet, lorsque le rejet émancipatoire se fait tôt les individus peuvent alors passer plus de temps entre eux et donc potentiellement créer plus de liens affiliatifs (Pittet et al. 2014c). Nous avons montré que c'était d'autant plus le cas lorsqu'ils étaient nombreux où non seulement la mère présente des signes de rejet plus tôt mais où les individus font également plus de réchauffement mutuel les uns avec les autres : leur phase de diversification sociale commence plus tôt. Le grand nombre

d'individus permet également une diversité des relations plus importante, un environnement social plus riche et par conséquent un développement de socialité plus importante. Cependant, dans notre expérience sur l'effet sexe, nous avons pu mettre en évidence que seuls les mâles présentent une corrélation de leur socialité avec une composante du comportement maternel ; et que moins ils sont rejetés plus ils sont sociaux. Ce résultat, en apparence contraire avec nos dires précédents et à la corrélation montrée par Pittet et coll. (2014a) résulte en réalité d'un effet de timing. Un rejet émancipatoire tardif peut lui aussi engendrer des différences de socialité. Lors de cette expérience nous avons montré que les jeunes mâles sont rejetés par la mère aux alentours du 9^{ème} jour de maternage, alors que les femelles sont rejetées plus tôt entre le 5^{ème} & 7^{ème} jour de maternage. Ce rejet, situé à la fin du maternage, a un caractère émancipatoire permettant la prise d'indépendance des jeunes. C'est à ce moment que les liens avec les autres membres de la cellule familiale peuvent se mettre en place. Dans nos expériences la séparation à la mère est faite au 11^{ème} jour de façon directe et définitive, alors que dans la nature on peut raisonnablement penser que cette séparation se fait progressivement. Cela permet aux jeunes de se lier aux autres tout en conservant une base de sécurité liée à la mère. Mais dans nos expériences la séparation est brutale et en particulier pour les jeunes mâles dont la phase de rejet émancipatoire n'est potentiellement pas terminée. Un sevrage brutal comme celui-ci est connu pour induire des modifications conséquentes du développement comportemental tant en émotivité qu'en socialité (Kikusui et al. 2005).

Les profils d'émotivité semblent également varier en fonction de nos expériences et des maternages, mais il reste difficile de faire ressortir une tendance générale d'un effet maternel. Jusqu'à maintenant les diverses études portant sur le sujet ont montré que les mères pouvaient influencer le niveau d'émotivité exprimé par les jeunes, prouvant ainsi une transmission non génétique de la mère aux jeunes (Richard-Yris et al. 2005, Formanek et al. 2008, Pittet et al. 2014b). Il a aussi été démontré que cette influence porte généralement sur une même dimension de l'émotivité, i.e. la néophobie, entre la mère et les jeunes (Pittet et al. 2014b). Les mères, plus néophobes, interagissent plus négativement au début du maternage avec leurs cailleteaux, qui se montrent à leur tour plus néophobes par la suite.

Nos expériences montrent que ce n'est pas seulement le niveau d'émotivité qui peut être modulé par la mère mais également la manière dont elle est exprimée : de façon passive ou active. Les mécanismes sous-jacents à cette transmission restent cependant encore à découvrir. La possibilité d'un modèle maternel sur lequel les jeunes s'appuient et apprennent est très bien connu chez les mammifères (Olsson & Phelps 2007) et a déjà été évoqué chez la caille (Pittet et al. 2014a), ce d'autant plus que les jeunes cailleteaux sont capables d'apprentissage extrêmement tôt (Mills et al. 1997). La corrélation positive entre le profil d'émotivité des jeunes femelles, le profil d'activité des mères et leur activité générale pendant le maternage tendrait à appuyer cette hypothèse. De plus, cette transmission semble se faire à travers l'activité générale présentée par la mère pendant le maternage, montrant ainsi que tous les comportements de la mère, y compris ceux non maternels, joueraient un rôle dans le développement comportemental des jeunes. Il est à noter toutefois que cette transmission apparaît dépendante de certaines caractéristiques liées au jeune. En effet nous avons trouvé une modification des profils d'émotivité lorsque les cailleteaux étaient issus de mères stressées/non stressées pendant la ponte ou lors de l'étude de l'effet sexe. Le point commun qui ressort de ces deux paramètres serait les **hormones**. En effet, mâles et femelles présentent des patterns de concentrations hormonales typiques liés à leur sexe. En particulier les mâles présentent une concentration basale de testostérone plus élevée que les femelles. De plus, lorsque les mères biologiques sont stressées, les œufs issus de leur reproduction présentent des compositions hormonales différentes, notamment une augmentation des concentrations de testostérone (Groothuis & Carere 2005 ; Guibert et al. 2010 & 2011). On sait par ailleurs que ces concentrations d'hormones influencent le développement des jeunes oiseaux : leur croissance, leur comportement, leur niveau d'émotivité ainsi que leur tempérament (pour revue : Groothuis & Carere 2005). Chez des cailleteaux issus d'œufs où l'on a injecté de la testostérone, les résultats montrent un effet certain sur le niveau d'émotivité qui augmente, mais cette expression d'émotivité varie : pour Okuliarova et coll. (2007) cela se traduisait par une diminution de l'activité en open-field, peur passive, alors que pour Daisley et coll. (2005) c'était une augmentation de l'activité, peur active. Ces résultats variables sont certainement dus aux différents protocoles et doses d'injection. Chez des cailleteaux issus d'œufs de femelles stressées mais non maternés, là encore le niveau d'émotivité est plus élevé mais indépendamment

du profil d'expression de cette peur (Guibert et al. 2010, 2011 ; Le Bot et al. in prep). Dans nos travaux, ces même cailliteaux, cette fois maternés, ont montré très clairement un profil d'émotivité beaucoup plus actif que celui de cailliteaux maternés mais issus de femelles non stressées. De plus, hors conditions prénatales, il apparaît que les jeunes femelles sont les seules à présenter une corrélation positive de leur profil d'émotivité avec celui de leur mère, pouvant s'expliquer par un profil hormonal plus proche. Nous supposons que cela leur permet plus facilement de s'adapter et d'apprendre d'après le modèle maternel, à l'inverse des mâles.

Nos résultats montrent donc une interaction entre les caractéristiques intrinsèques des cailliteaux (sexe), des effets maternels prénatals (transmission hormonale) et postnatals (profil d'émotivité maternel et maternage, composition de la fratrie) sur le développement social et la formation des profils d'émotivité. A terme, ces facteurs pourraient donc, de manière plus large, moduler la construction du tempérament individuel.

IV. Perspectives

Si nos travaux nous ont permis de répondre à un certain nombre de questions, ils nous ont aussi apporté de nouveaux questionnements. Dans cette partie, nous souhaiterions aborder ces différents points qui nous sont apparus peu à peu lourds de sens au cours de ce travail. Une approche pluridisciplinaire apparaît essentielle afin de répondre à ces diverses questions. Nous évoquerons ces différents points en commençant tout d'abord par les déterminants mécaniques et épigénétiques. Nous verrons ensuite les aspects relationnels des jeunes avec la mère pré et post-natals puis avec leur fratrie. Enfin nous terminerons avec les influences environnementales et les différences d'adaptation nidicole/nidifuge.

1. Par quels mécanismes (neurobiologique, épigénétique) ces influences (jeunes & mère) agissent-t-elles ?

Nous avons effectivement démontré que des jeunes avaient une influence sur divers aspects du comportement maternel, en particulier son maintien au cours de la période d'élevage. D'autres études menées par Richard-Yris et coll. (1986) ont aussi mis en évidence l'importance de la présence des poussins sur l'induction du comportement maternel, sur les concentrations hormonales (LH, prolactine) et sur le système hypothalamo-hypophysaire ayant un rôle dans ce comportement maternel. De récentes recherches ont tenté de déterminer quelles structures neuronales étaient impliquées dans l'établissement et le maintien du comportement maternel. C'est ainsi qu'il a été déterminé que, chez la caille, l'activité neurologique varie au sein des structures de l'aire préoptique médiane de l'hypothalamus, de la partie médiane du noyau du lit de la strie terminale (associé au noyau accubens) et de l'ectostriatum (appelé aujourd'hui entopallium) entre des mères maternantes et non maternantes (Ruscio & Adkins-Regan 2004) (Fig. 19). Les deux premières régions sont connues pour leur rôle dans la motivation et leur implication dans le système de récompense et d'attachement chez les mammifères (Coan 2008). L'entopallium est quant à lui associé au système visuel et à l'attention : d'après les auteurs, l'attention visuelle portée aux cailleteaux serait donc différente entre une mère maternante et non maternante.

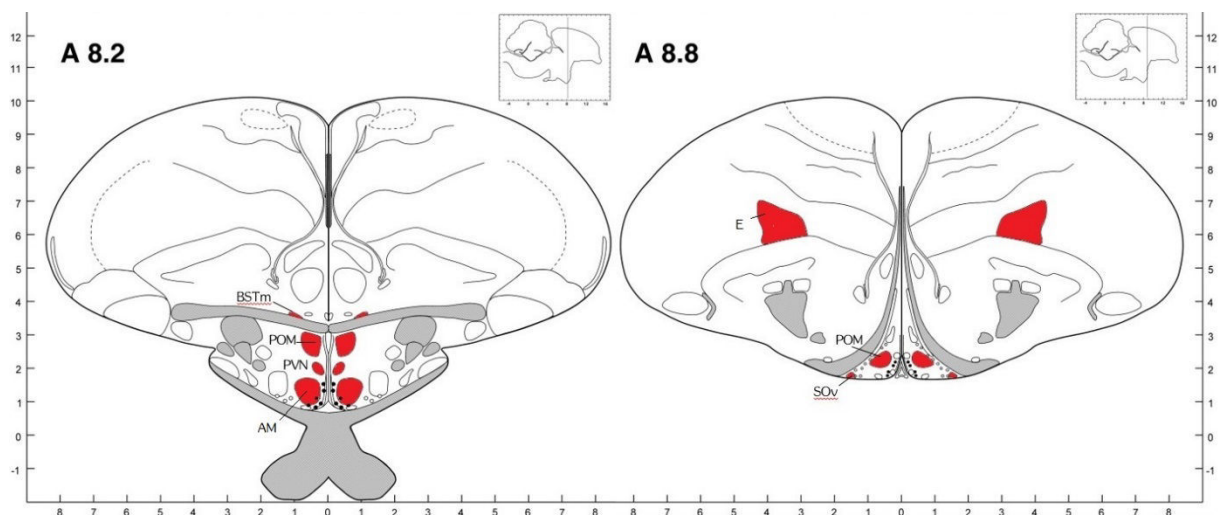


Figure 19: Schéma représentant les différents éléments (en rouge) actuellement connus pour être impliqués dans le comportement maternel : AM : noyau antérieur médian de l'hypothalamus ; BSTm : noyau du lit de la strie terminale médian ; E : entopallium ; POM : noyau préoptique médian ; PVN : noyau préoptique paraventriculaire ; SOv : noyau supraoptique pars ventralis. Schéma adapté du Dr. Wayne Kuenzel du site avianbrain.org.

Une attention particulière a également été portée à la neurohormone **mésotocine**, équivalente aviaire de l'ocytocine chez les mammifères (Archer 1976). Chez le dindon ou la poule sauvage, les neurones récepteurs de la mésotocine, présents essentiellement dans la partie antérieure de l'hypothalamus, voient leur nombre croître lorsque les mères s'occupent de poussins (Thayananuphat et al. 2011 ; Chokchaloemwong et al. 2013). Leur nombre augmente lors de la couvaison et atteint un point culminant pendant le maternage, mais décroît si l'on retire les petits. Tout comme l'ocytocine, la mésotocine est donc bien impliquée dans l'induction et le maintien du comportement maternel et aurait également un rôle dans les relations affiliatives et donc l'attachement (Klatt & Goodson 2013).

Cependant, il reste la question de déterminer de quelle façon exactement la présence des jeunes influence l'activation de ces zones neuronales et la production de ces hormones. Chez les mammifères, il a été démontré que les stimulations tactiles ainsi que la chaleur corporelle dégagée par les petits sont des contacts sociaux positifs entre la mère et ses jeunes qui augmentent la production d'ocytocine, (Uvnäs-Moberg 1998). De plus les stimulations tactiles jouent également un rôle important dans les circuits de récompense et d'attachement et peuvent ainsi influencer le développement comportemental (Melo et al. 2006, Burgdorf & Panksepp 2001). Qu'en est-il chez l'oiseau ? Est-ce aussi le cas pour la mésotocine ? Les sollicitations, par petits coups de tête, et la manière des cailleteaux de se blottir contre le ventre de la mère semblent effectivement un bon mécanisme. L'activation plus importante de l'aire cérébrale dédiée à l'attention visuelle laisse à penser que la vue des cailleteaux aussi est importante mais est-ce une conséquence ou une cause ? D'autre part, les vocalisations émises (sifflement de froid, cri de blottissement, cri de détresse) par les jeunes ont-elles aussi une influence sur ces zones ou plutôt sur la partie cérébrale liée au stress (HPA)?

Ces modifications du comportement maternel peuvent entraîner par la suite des **effets épigénétiques** modulant en retour le développement comportemental des jeunes. Ces mécanismes épigénétiques sont des facteurs (méthylation et acétylation en particulier) qui modifient l'expression d'un gène, l'activant, la réduisant ou l'éteignant, sans altérer la séquence ADN (BonLiuduriansky et al. 2012). Ces facteurs peuvent être

induits par un effet prénatal, tel que le stress, qui modifie la méthylation de l'ADN, celle-ci étant alors transmise aux générations suivantes. Cela peut également être dû à un comportement parental modifié par un facteur épigénétique et qui à son tour modifie celui du jeune. C'est le cas par exemple chez la souris où il a été démontré que les léchages maternels modifiaient l'activité neural des souriceaux, qui eux même modifiaient leur comportement maternel à l'âge adulte (Champagne & Meaney 2006). Il a également été démontré que ces léchages pouvaient modifier d'autres aspects comportementaux : davantage de léchages augmentait la quantité de récepteurs aux glucocorticoïdes de l'hippocampe et entraînait ainsi une diminution de la réactivité face au stress (Liu et al. 1997). Chez l'oiseau, des études sont actuellement en cours pour déterminer l'influence de ces effets épigénétiques sur le comportement des jeunes.

2. Y-a-t-il une reconnaissance entre mère et jeunes ?

Une des grandes questions persistantes dans nos travaux concerne la reconnaissance mère-jeune et réciproquement. Comme nous l'avons vu dans l'introduction la reconnaissance qui s'établit chez les mammifères nidifuges est vitale pour la mise en place d'un lien mère-jeune. Cette reconnaissance est si poussée qu'elle est individuelle dans les deux sens, la vie en groupe favorisant ce mécanisme. Chez l'oiseau nidifuge en revanche, certains vivent en groupe d'autres non. Il apparaît donc plus difficile d'établir la présence ou non d'un mécanisme de reconnaissance. Nous avons dans l'idée qu'un mécanisme de reconnaissance peut effectivement exister chez la caille toutefois nous pensons qu'il ne serait pas d'une aussi grande complexité que celui présent chez les mammifères nidifuges. Chez ces derniers le risque de mater des petits autres que les leurs est élevé dans le sens où ils vivent en groupe. La caille élève ses cailleteaux seule, la probabilité pour qu'elle materne des cailleteaux étrangers est alors très faible et ne nécessite donc pas la mise en place d'un mécanisme complexe et coûteux de reconnaissance. Toutefois, on sait qu'une reconnaissance liée à la familiarité, voire individuelle, existe entre individus (Riters & Balthazart 1998 ; Schweitzer et al. 2010), on ne peut donc totalement rejeter cette hypothèse.

Lors de nos expériences nous avons tenté à chaque fois de déterminer la présence ou non d'une reconnaissance par un test de choix. Le dernier jour du maternage (PHD₁₁),

la mère avait alors le choix entre ses petits et ceux d'une autre mère. Dans l'expérience sur le lien génétique, nous avons également regardé son choix entre ses cailleteaux biologiques et ses cailleteaux non apparentés. Cependant, une forte latéralisation des femelles ne nous a pas permis d'obtenir de véritables conclusions. De plus, un test de choix signifie que non seulement il y a reconnaissance mais également discrimination. Or ce sont là deux mécanismes bien distincts et pas toujours jumelés. En effet la femelle du dègue du chili est capable de reconnaître ses jeunes, mais ne fait pas de distinction quand il s'agit de les materniser (Ebensperger, Hurtado & Valdivia 2006). De plus, nous avons réalisé ces tests en fin de maternage car nous ne voulions pas intervenir pendant le maternage et modifier nos résultats par des séparations/réunions connues pour modifier le lien mère-jeunes. Or, c'est à cette période que les mères sont pour la plupart en phase de tolérance des petits ou même encore en phase de rejet émancipatoire, ce qui n'apparaît pas non plus adéquat. Il serait donc intéressant d'étudier plus activement et finement l'existence d'un système de reconnaissance entre la mère et ses cailleteaux et inversement. Sur quelle modalité (visuelle, auditive, olfactive) se base cette reconnaissance, si elle existe, mais également à partir de quand.

3. Quelle importance ont les interactions mère-jeunes pendant la période prénatale ?

En effet, chez l'oiseau, les jeunes se développent dans un œuf couvé par les parents. Pendant cette période le poussin peut être exposé à diverses influences extérieures, notamment, ce qui nous intéressera ici, à des sons. Chez les gallinacées, les poussins sont capables d'entendre dans l'œuf des stimulations sonores lors des derniers jours d'incubation. Le poussin par exemple commence à entendre aux alentours du 13^{ème} jour d'incubation. Le bec du poussin passe dans la cavité d'air de l'œuf au 21^{ème} jour et commence alors à vocaliser jusqu'au 23^{ème} jour à l'éclosion (Freeman & Vince 1974). De plus, avant même l'éclosion et l'apparition des poussins, la mère émet des vocalisations maternelles distinctes pendant la couaison, et lors des 2/3 derniers jours d'incubation les poussins se mettent également à vocaliser (Guyomarc'h 1974 ; Gottlieb 1965). Ces interactions mère-jeunes avant même l'éclosion peuvent entraîner des conséquences majeures sur les relations mère-jeunes, jeunes-jeunes et le développement

comportemental. Par exemple, chez la caille la présence de vocalisations des autres cailleteaux lors des derniers jours de l'incubation permet de synchroniser leur éclosion (Vince 1973). De nombreux auteurs pensent également que les échanges vocaux mère-jeunes influent sur le lien d'attachement jeunes-mère (Grier, Counter & Shearer 1967, Dimond & Adam 1972) en amplifiant le phénomène d'empreinte (Gottlieb 1965). Cela aurait-t-il également une influence sur le lien mère-jeunes ? On peut également penser que si une reconnaissance basée sur les vocalisations se fait, la période prénatale pourrait également jouer un rôle important dans sa mise en place.

4. Quels rôles ont les interactions jeunes-jeunes?

Nos travaux montrent sans conteste que le comportement maternel est variable en fonction des caractéristiques des cailleteaux mais également selon la formation de la couvée. On a vu que plus les cailleteaux sont nombreux et plus ils vont initier des séquences de réchauffement mutuel alors que la mère va commencer sa phase de rejet émancipatoire plus tôt. Mais on a vu également que les fratries mixtes présentaient un schéma de maternage intermédiaire entre celui des deux fratries unisexes possibles. D'autres études, chez les rongeurs notamment, ont montré également une différence de maternage selon la composition sexuée de la portée (Alleva, Caprioli & Laviola 1989, Maestripieri 1991). Les interactions jeunes-jeunes peuvent donc également influencer certains paramètres du comportement maternel. Il apparaît donc essentiel lorsque l'on souhaite l'étudier chez une espèce où le maternage porte sur plusieurs individus en même temps, de prendre en compte ces interactions en apparence extérieures à la question.

Il en est de même lorsque l'on s'intéresse au développement comportemental. Les recherches actuelles accordent beaucoup d'intérêt aux influences parentales sur la construction individuelle, le tempérament. Au cours de ce travail, nous avons mis en évidence que les caractéristiques maternelles connues pour moduler le développement comportemental n'affectaient pas de la même manière tous les individus en fonction de leurs caractéristiques intrinsèques mais également que ces influences variaient en fonction de la fratrie. La présence du sexe opposé ainsi que le nombre d'individus semblent être des paramètres qui peuvent intensifier ou au contraire modérer certains

aspects du développement comportemental : nos jeunes femelles ont développé un profil d'émotivité bien plus passif lorsqu'elles avaient été élevées avec un jeune mâle plutôt qu'avec une autre jeune femelle ; lorsque la couvée était plus grande les cailliteaux étaient plus sociaux. On retrouve également une modification du développement comportemental en fonction de la composition de la portée chez les rongeurs. Par exemple, lors du maternage, les souris élevées en portée mixte se montrent plus agressives et défensives contre un mâle étranger par rapport aux souris élevées en portée unisexe (Musi et al. 1993). Chez le lapin et le rat, le nombre d'individus dans la portée modifie également certains aspects comportementaux comme l'agressivité, l'audace et la réactivité (Eccard & Rödel 2011 ; Rödel & Meyer 2011). Les interactions, la compétition mais également les liens affiliatifs qui peuvent se former pendant cette période sont autant de facteurs qui façonnent le développement de chaque petit et leur relation à la mère. Ainsi, dans les élevages de volailles où, bien souvent, la mère est absente et les petits élevés en groupes sociaux denses, l'apparition de comportements tels que le piquage pourraient être modulée par une présence maternelle ou par des modifications dans la formation des groupes. C'est pourquoi il est important dans les études futures chez ces espèces de ne pas négliger l'influence de la fratrie sur le développement, en particulier social et émotif.

5. Quelles fonctions adaptatives et évolutives du rôle des jeunes dans la relation mère-jeunes ?

L'ensemble de nos résultats s'inscrit avant tout dans une optique fondamentale et mécanistique. L'ensemble de nos expériences ont été réalisées en laboratoire, dans des conditions très contrôlées et expérimentales qui nous permettent de vraiment étudier chaque facteur indépendamment les uns des autres. La question finale qui ressort de tout ceci est : Comment cela s'agence-t-il en conditions naturelles et qu'est-ce que cela apporte à l'animal ?

Si le jeune est si attaché à sa mère, qu'il demande et cherche à la suivre constamment, c'est que, avant tout, de sa mère dépend sa survie. C'est particulièrement vrai chez les mammifères pour lesquels la première alimentation est exclusivement une production maternelle. Le jeune va interagir avec sa mère dans le but d'obtenir un maternage

optimal. La mère de son côté va s'occuper de son jeune pour qu'il puisse survivre et vivre ensuite de façon autonome mais tout en se préservant elle-même pour une reproduction future. Nous entrons ici dans les principes du conflit parent-jeune exprimés pour la première fois par Trivers (1974). Chez la caille, les jeunes sont nidifuges et capables de se déplacer et se nourrir seuls. Le principal soin maternel consiste à réchauffer ses jeunes et à leur indiquer ce qu'ils peuvent manger plutôt que de les nourrir directement. Ce comportement maternel semble donc a priori moins coûteux. Cependant, la femelle se retrouve moins mobile et donc plus exposée aux prédateurs et a moins de temps pour s'alimenter. Ainsi le fonctionnement en séquence de réchauffement/activité semble être un bon compromis afin de satisfaire les deux parties. La seconde particularité de ce comportement maternel, c'est qu'il n'est pas profitable à un seul individu, comme le nourrissage en becquée ou l'allaitement, mais à l'ensemble de la couvée. Lorsque la mère réchauffe elle peut réchauffer plusieurs individus en même temps cela ne va pas lui coûter plus d'effort. De même lorsqu'elle émet des cris d'offrande envers un aliment c'est toute la couvée qui peut profiter de cet enseignement. C'est ce que Lazarus & Inglis (1986) ont nommé un comportement maternel partagé (shared) qui s'oppose au comportement maternel non partagé (unshared). Ainsi, quel que soit le nombre de jeunes, l'investissement de la mère ne sera, selon leur idée, que peu modifié, au contraire des espèces nidicoles par exemple. En se synchronisant les cailleteaux renforceraient cet effet et seraient ainsi moins repoussés par la mère lorsqu'ils sollicitent, d'où une synchronisation et une présence de rythme plus marquée lorsque les cailleteaux sont maternés (Formanek et al. 2009). De là découleraient également les compromis faits entre les sexes lorsque la couvée est mixte, en s'ajustant mutuellement les uns aux autres par synchronisation. Ces hypothèses dont les prémices apparaissent dans nos travaux seraient donc à valider dans des conditions plus naturelles et en déterminant l'investissement maternel par l'évolution du poids de la mère au cours du maternage par exemple.

En conclusion, ce travail de thèse a permis de mettre en évidence l'influence essentielle et complexe des jeunes sur le comportement maternel et à terme sur leur propre développement. Nos travaux soulignent l'importance de prendre en considération tant le comportement des mères que celui des jeunes lors de l'étude du

comportement maternel, les deux étant fortement dépendants l'un de l'autre. Ils apportent également de nouvelles perspectives à l'étude du développement comportemental et du tempérament. Si notre travail apporte une vision plus complète et fondamentale de la relation mère-jeunes chez un oiseau nidifuge, cela pourrait également permettre d'améliorer les conditions d'élevage ou de favoriser la réintroduction de certaines espèces phylogénétiquement ou écologiquement proches.



Références

- Albers, P., Timmermans, P., & Vossen, J.** (1999). Evidence for the existence of mothering styles in guinea pigs (*Cavia aperea f. porcellus*). *Behaviour*, **136**, 469–479.
- Alleva, E., Caprioli, A., & Laviola, G.** (1989). Litter gender composition affects maternal behavior of the primiparous mouse dam (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology*, **103**(1), 83–87. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.103.1.83>
- Anctil, A., & Franke, A.** (2013). Intraspecific adoption and double nest switching in peregrine falcons (*Falco peregrinus*). *Arctic*, 222–225.
- Angelier, F., Weimerskirch, H., Dano, S., & Chastel, O.** (2007). Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behavioral ecology and sociobiology*, **61**(4), 611–621. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0290-1>
- Archer, J.** (1976). The organization of aggression and fear in vertebrates. In *Perspectives in ethology* (pp. 231–298). New York: P.P.G. Bateson and P.H. Klopfer.
- Archer, J.** (1979). Behavioural aspects of fear. *Fear in animals and man*, 56–85.
- Bales, K., French, J. A., & Dietz, J. M.** (2002). Explaining variation in maternal care in a cooperatively breeding mammal. *Animal Behaviour*, **63**(3), 453–461. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1954>
- Barbazanges, A., Vallée, M., Mayo, W., Day, J., Simon, H., Le Moal, M., & Maccari, S.** (1996). Early and later adoptions have different long-term effects on male rat offspring. *The Journal of Neuroscience*, **16**(23), 7783–7790.
- Bartos, L., Siler, J., & Illmann, G.** (2001). Adoption, allonursing and allosucking in farmed red deer (*Cervus elaphus*). *Animal science-glasgow*, **72**(3), 483–492.
- Beecher, M. D.** (1982). Signature systems and kin recognition. *American Zoologist*, **22**(3), 477–490.
- Bertin, A., & Richard-Yris, M. A.** (2005). Mothering during early development influences subsequent emotional and social behaviour in Japanese quail. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, **303**(9), 792–801.
- Bertram, D. F., Welham, C. V. J., & Ydenberg, R. C.** (1996). Flexible effort in breeding seabirds: adjustment of provisioning according to nestling age and mass. *Canadian Journal of Zoology*, **74**(10), 1876–1881. <https://doi.org/10.1139/z96-211>
- Birkhead, T. R. & Møller, A. P.** 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, **50**, 295–311.
- Boissy, A., Lévy, F., Nowak, R., & Boivin, X.** (2012). *Chapitre 4 - Diversité des comportements sociaux chez les mammifères domestiques*. Editions Quæ. Retrieved from http://www.cairn.info/resume.php?ID_ARTICLE=QUAE_BOISS_2009_01_0067
- Bolhuis, J. J.** (1991). Mechanisms of avian imprinting: a review. *Biological Reviews*, **66**(4), 303–345. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1991.tb01145.x>

- Bonduriansky, R., Crean, A. J., & Day, T.** (2012). The implications of nongenetic inheritance for evolution in changing environments. *Evolutionary Applications*, *5*(2), 192–201. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00213.x>
- Brunelli, S. A., Masmela, J. R., Shair, H. N., & Hofer, M. A.** (1998). Effects of biparental rearing on ultrasonic vocalization (USV) responses of rat pups (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, *112*(4), 331–343. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.112.4.331>
- Bubenik, A. B.** (1965). Beitrag zur geburtskunde und zu den mutter-kind-beziehungen des reh- (*Capreolus capreolus* L.) und rotwildes (*Cervus elaphus* L.). *Z. Säugetierkd*, *30*, 65–128.
- Burgdorf, J., & Panksepp, J.** (2001). Tickling induces reward in adolescent rats. *Physiology & Behavior*, *72*(1–2), 167–173. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(00\)00411-X](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(00)00411-X)
- Cairns, D. K.** (1987). The ecology and energetics of chick provisioning by black guillemots. *The Condor*, *89*(3), 627–635. <https://doi.org/10.2307/1368652>
- Calatayud, F., & Belzung, C.** (2001). Emotional reactivity in mice, a case of nongenetic heredity? *Physiology & Behavior*, *74*(3), 355–362. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(01\)00566-2](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(01)00566-2)
- Cameron, E. Z., & Linklater, W. L.** (2000). Individual mares bias investment in sons and daughters in relation to their condition. *Animal Behaviour*, *60*(3), 359–367. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1480>
- Champagne, F. A., & Meaney, M. J.** (2006). Stress during gestation alters postpartum maternal care and the development of the offspring in a rodent model. *Biological Psychiatry*, *59*(12), 1227–1235. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2005.10.016>
- Chokchaloemwong, D., Prakobsaeng, N., Sartsoongnoen, N., Kosonsiriluk, S., El Halawani, M., & Chaiseha, Y.** (2013). Mesotocin and maternal care of chicks in native Thai hens (*Gallus domesticus*). *Hormones and Behavior*, *64*(1), 53–69. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2013.04.010>
- Clark, L.** (1985). Consequences of homeothermic capacity of nestlings on parental care in the european starling. *Oecologia*, *65*(3), 387–393. <https://doi.org/10.1007/BF00378914>
- Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D., & Guinness, F. E.** (1981). Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature*, *289*(5797), 487–489. <https://doi.org/10.1038/289487a0>
- Coan, J. A.** (2008). Toward a neuroscience of attachment. *Handbook of Attachment: Theory, Research, and Clinical Applications*, *2*, 241–265.
- Cockburn, A.** (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *273*(1592), 1375–1383. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3458>

- Cockrem, J. F.** (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology*, **148**(2), 169–178. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0175-8>
- Collopy, M. W.** (1984). Parental Care and Feeding Ecology of Golden Eagle Nestlings. *The Auk*, **101**(4), 753–760. <https://doi.org/10.2307/4086902>
- Conover, M. R., Klopfer, F. D., & Miller, D. E.** (1980). Stimulus features of chicks and other factors evoking parental protective behaviour in ring-billed gulls. *Animal Behaviour*, **28**(1), 29–41. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80005-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80005-4)
- Crawford, R. D.** 1990. Origin and history of poultry species. In: *Poultry breeding and genetics* (Ed. by R. D. Crawford), 1–41. Amsterdam: Elsevier.
- Curley, J. P., Champagne, F. A., Bateson, P., & Keverne, E. B.** (2008). Transgenerational effects of impaired maternal care on behaviour of offspring and grandoffspring. *Animal Behaviour*, **75**(4), 1551–1561. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.10.008>
- Dahle, B., & Swenson, J. E.** (2003). Factors influencing length of maternal care in brown bears (*Ursus arctos*) and its effect on offspring. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**(4), 352–358. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0638-8>
- Daisley, N.J., Bromundt, V., Möstl, E., & Kotrschal, K.** (2005). Enhanced yolk testosterone influences behavioral phenotype independent of sex in Japanese quail chicks *Coturnix japonica*. *Hormones and Behavior*, **47**(2), 185–194. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.09.006>
- Darnaudéry, M., Koehl, M., Barbazanges, A., Cabib, S., Le Moal, M., & Maccari, S.** (2004). Early and Later Adoptions Differently Modify Mother-Pup Interactions. *Behavioral Neuroscience*, **118**(3), 590–596. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.118.3.590>
- Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.** 1996. Handbook of the birds of the world. Volume2:New world vultures to Guinafowl. Barcelona: Birdlife International, Lynx edition.
- de Margerie, E., Peris, A., Pittet, F., Houdelier, C., Lumineau, S., & Richard-Yris, M.-A.** (2013). Effect of mothering on the spatial exploratory behavior of quail chicks. *Developmental Psychobiology*, **55**(3), 256–264. <https://doi.org/10.1002/dev.21019>
- Derégnaucourt, S.** (2000). Hybridation entre la caille des blés (*Coturnix c. Coturnix*) et la caille japonaise (*Coturnix c. Japonica*) : mise en évidence des risques de pollution génétique des populations naturelles par les cailles domestiques. Rennes 1. Retrieved from <http://www.theses.fr/2000REN10090>
- Derrickson, E. M.** (1992). Comparative Reproductive Strategies of Altricial and Precocial Eutherian Mammals. *Functional Ecology*, **6**(1), 57–65. <https://doi.org/10.2307/2389771>
- Dietz, M. W., & Drent, R. H.** (1997). Effect of growth rate and body mass on resting metabolic rate in galliform chicks. *Physiological and Biochemical Zoology*, **70**(5), 493–501.

- Dimond, S. J., & Adam, J. H.** (1972). Approach behaviour and embryonic visual experience in chicks: Studies of the effect of rate of visual flicker. *Animal Behaviour*, **20**(3), 413–420. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80001-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80001-0)
- Dunn, J., & Kendrick, C.** (1980). The Arrival of a Sibling: Changes in Patterns of Interaction Between Mother and First-Born Child. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, **21**(2), 119–132. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7610.1980.tb00024.x>
- Dwyer, C. M.** (2008). The welfare of the neonatal lamb. *Small Ruminant Research*, **76**(1–2), 31–41. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2007.12.011>
- Dwyer, C. M., & Lawrence, A. B.** (1998). Variability in the expression of maternal behaviour in primiparous sheep: Effects of genotype and litter size. *Applied Animal Behaviour Science*, **58**(3–4), 311–330. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(97\)00148-2](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(97)00148-2)
- Dwyer, C. M., & Lawrence, A. B.** (2000). Maternal behaviour in domestic sheep (*Ovis aries*): constancy and change with maternal experience. *Behaviour*, **137**(10), 1391–1413. <https://doi.org/10.1163/156853900501999>
- Ebensperger, L. A., Hurtado, M. J., & Valdivia, I.** (2006). Lactating females do not discriminate between their own young and unrelated pups in the communally breeding rodent, *Octodon degus*. *Ethology*, **112**(9), 921–929. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01251.x>
- Eccard, J. A., & Rödel, H. G.** (2011). Optimizing temperament through litter size in short-lived, iteroparous mammals in seasonal environments. *Developmental Psychobiology*, **53**(6), 585–591. <https://doi.org/10.1002/dev.20547>
- Edgar, J. L., Lowe, J. C., Paul, E. S., & Nicol, C. J.** (2011). Avian maternal response to chick distress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**(1721), 3129–3134. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2701>
- Edgar, J. L., Paul, E. S., Harris, L., Penturn, S., & Nicol, C. J.** (2012). No evidence for emotional empathy in chickens observing familiar adult conspecifics. *PLOS ONE*, **7**(2), e31542. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031542>
- Elwood, R. W., & Broom, D. M.** (1978). The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups. *Animal Behaviour*, **26**, 438–454.
- Emlen, S. T., Reeve, H. K., Sherman, P. W., Wrege, P. H., Ratnieks, F. L. W., & Shellman-Reeve, J.** (1991). Adaptive versus nonadaptive explanations of behavior: the case of alloparental helping. *The American Naturalist*, **138**(1), 259–270.
- Fairbanks, L. A.** (1996). Individual differences in maternal style: causes and consequences for mothers and offspring. In Jay S. Rosenblatt and Charles T. Snowdon (Ed.), *Advances in the Study of Behavior* (Vol. Volume 25, pp. 579–611). Academic Press. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345408603435>

- Fairbanks, L. A., & McGuire, M. T.** (1988). Long-term effects of early mothering behavior on responsiveness to the environment in vervet monkeys. *Developmental Psychobiology*, *21*(7), 711–724.
- Fält, B.** (1978). Differences in aggressiveness between brooded and non-brooded domestic chicks. *Applied Animal Ethology*, *4*(3), 211–221. [https://doi.org/10.1016/0304-3762\(78\)90112-8](https://doi.org/10.1016/0304-3762(78)90112-8)
- Faure, J. M., Jones, R. B., & Bessei, W.** (1983). Fear and social motivation as factors in open-field behaviour of the domestic chick. A theoretical consideration [behaviour, open-field test]. *Biology of Behaviour*. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR19840082877>
- Fleming, A. S., Cheung, U., Myhal, N., & Kessler, Z.** (1989). Effects of maternal hormones on "timidity" and attraction to pup-related odors in female rats. *Physiology & Behavior*, *46*(3), 449–453. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(89\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0031-9384(89)90019-X)
- Fleming, A. S., Steiner, M., & Anderson, V.** (1987). Hormonal and attitudinal correlates of maternal behaviour during the early postpartum period in first-time mothers. *Journal of Reproductive and Infant Psychology*, *5*(4), 193–205. <https://doi.org/10.1080/02646838708403495>
- Formanek, L., Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., & Richard-Yris, M.-A.** (2008). Maternal epigenetic transmission of social motivation in birds. *Ethology*, *114*(9), 817–826. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01536.x>
- Formanek, L., Richard-Yris, M. A., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2009). Epigenetic maternal effects on endogenous rhythms in precocial birds. *Chronobiology International*, *26*(3), 396–414.
- Francis, D., Diorio, J., Liu, D., & Meaney, M. J.** (1999). Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat. *Science*, *286*(5442), 1155–1158. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1155>
- François, N., Mills, A. D., & Faure, J. M.** (1999). Inter-individual distances during open-field tests in Japanese quail (*Coturnix japonica*) selected for high or low levels of social reinstatement behaviour. *Behavioural Processes*, *47*(2), 73–80. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(99\)00050-9](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(99)00050-9)
- Freeman, B. M., & Vince, M. A.** (1974). *Development of the avian embryo. A behavioural and physiological study*. Chapman and Hall.
- Frost, S. K.** (1990). Notes on the breeding behaviour of marico and pallid flycatchers in the Central Transvaal, South Africa. *Ostrich*, *61*(3–4), 111–116. <https://doi.org/10.1080/00306525.1990.9634157>
- Goldsmith, A. R.** (1982). Plasma concentrations of prolactin during incubation and parental feeding throughout repeated breeding cycles in canaries (*Serinus canarius*). *Journal of Endocrinology*, *94*(1), 51–59. <https://doi.org/10.1677/joe.o.0940051>

- González-Mariscal, G.** (2001). Neuroendocrinology of maternal behavior in the rabbit. *Hormones and Behavior*, **40**(2), 125–132. <https://doi.org/10.1006/hbeh.2001.1692>
- Gottlieb, G.** (1965). Prenatal auditory sensitivity in chickens and ducks. *Science*, **147**(3665), 1596–1598. <https://doi.org/10.1126/science.147.3665.1596>
- Gottlieb, G.** (2007). Probabilistic epigenesis. *Developmental Science*, **10**(1), 1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2007.00556.x>
- Grier, J. B., Counter, S. A., & Shearer, W. M.** (1967). Prenatal auditory imprinting in chickens. *Science (New York, N.Y.)*, **155**(3770), 1692–1693.
- Groothuis, T. G. G., & Carere, C.** (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **29**(1), 137–150. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2004.06.010>
- Grota, L. J., & Ader, R.** (1969). Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus*. *Animal Behaviour*, **17**(4), 722–729.
- Gubernick, D. J.** (1981). *Parental Care in Mammals*. Springer Science & Business Media.
- Guerra, R. F., & Nunes, C. R. de O.** (2001). Effects of litter size on maternal care, body weight and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Behavioural Processes*, **55**(3), 127–142.
- Guibert, F., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Bertin, A., Petton, C., ... Houdelier, C.** (2011). Unpredictable mild stressors on laying females influence the composition of Japanese quail eggs and offspring's phenotype. *Applied Animal Behaviour Science*, **132**(1–2), 51–60. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.03.012>
- Guibert, F., Richard-Yris, M.-A., Lumineau, S., Kotrschal, K., Guémené, D., Bertin, A., ... Houdelier, C.** (2010). Social instability in laying quail: consequences on yolk steroids and offspring's phenotype. *PLoS ONE*, **5**(11), e14069. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014069>
- Guyomarc'h, J.** (1974). Les vocalisations des Gallinacés — structure des sons et des répertoires. Ontogenèse motrice et acquisition de leur sémantique. (Thèse de Docteur d'état). Université de Rennes, Rennes.
- Guyomarc'h, J. C.** (1975). Les cycles d'activité d'une couvée naturelle de poussins et leur coordination. *Behaviour*, **53**(1/2), 31–75.
- Guyomarc'h, J. C.** (1995). *Ethologie*. Masson.
- Hailman, J. P.** (1967). The ontogeny of an instinct: the pecking response in chicks of the laughing gull (*Larus atricilla L.*) and related species. *Behaviour. Supplement*, (15), III–159.
- Hansen, E. W.** (1966). Squab-induced crop growth in ring dove foster parents. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **62**(1), 120–122. <https://doi.org/10.1037/h0023477>

- Harding, A. M. A., Kitaysky, A. S., Hamer, K. C., Hall, M. E., Welcker, J., Talbot, S. L., ... Grémillet, D.** (2009). Impacts of experimentally increased foraging effort on the family: offspring sex matters. *Animal Behaviour*, *78*(2), 321–328. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.009>
- Harlow, H. F., & Harlow, M. K.** (1965a). The affectional systems. *Behavior of nonhuman primates*, *2*, 287–334.
- Harlow, H. F., & Harlow, M. K.** (1965b). The effect of rearing conditions on behavior. *International Journal of Psychiatry*, *1*, 43–51.
- Harlow, H. F., Harlow, M. K., Dodsworth, R. O., & Arling, G. L.** (1966). Maternal behavior of rhesus monkeys deprived of mothering and peer associations in infancy. *Proceedings of the American Philosophical Society*, *110*(1), 58–66.
- Harper, L. V.** (1981). Offspring effects upon parents. In D. J. Gubernick & P. H. Klopfer (Eds.), *Parental Care in Mammals* (pp. 117–177). Springer US. Retrieved from http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4613-3150-6_4
- Hayward, L. S., & Wingfield, J. C.** (2004). Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *General and Comparative Endocrinology*, *135*(3), 365–371. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2003.11.002>
- Hild, S., Clark, C. C. A., Dwyer, C. M., Murrell, J. C., Mendl, M., & Zanella, A. J.** (2011). Ewes are more attentive to their offspring experiencing pain but not stress. *Applied Animal Behaviour Science*, *132*(3–4), 114–120. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2011.04.003>
- Hinde, C. A., Buchanan, K. L., & Kilner, R. M.** (2009). Prenatal environmental effects match offspring begging to parental provisioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1668), 2787–2794. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0375>
- Hinde, C. A., Johnstone, R. A., & Kilner, R. M.** (2010). Parent-offspring conflict and coadaptation. *Science*, *327*(5971), 1373–1376. <https://doi.org/10.1126/science.1186056>
- Hinde, R. A., & Spencer-Booth, Y.** (1971). Effects of brief separation from mother on rhesus monkeys. *Science*, *173*(3992), 111–118. <https://doi.org/10.1126/science.173.3992.111>
- Hofer, M. A.** (1981). Parental contributions to the development of their offspring. In D. J. Gubernick & P. H. Klopfer (Eds.), *Parental Care in Mammals* (pp. 77–115). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3150-6_3
- Hogan, J. A., Hogan-Warburg, A. J., Panning, L., & Moffatt, C. A.** (1998). Causal factors controlling the brooding cycle of broody junglefowl hens with chicks. *Behaviour*, *135*(7), 957–980.
- Hogg, J. T., Hass, C. C., & Jenni, D. A.** (1992). Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *31*(4), 243–251. <https://doi.org/10.1007/BF00171679>

- Holley, J. M., & Simpson, M. J.** (1981). A comparison of primiparous and multiparous mother-infant dyads in *Macaca mulatta*. *Primates*, *22*(3), 379–392.
- Houdelier, C., Lumineau, S., Bertin, A., Guibert, F., De Margerie, E., Augery, M., & Richard-Yris, M.-A.** (2011). Development of fearfulness in birds: genetic factors modulate non-genetic maternal influences. *PLoS ONE*, *6*(1), e14604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014604>
- Houdelier, C., Pittet, F., Guibert, F., de, M. E., & Lumineau, S.** (2013). Non-genetic inheritance in birds: transmission of behaviour from mother to offspring. *Non-Genetic Inheritance*, *1*, 62–68. <https://doi.org/10.2478/ngi-2013-0007>
- Hudson, R., & Distel, H.** (1983). Nipple location by newborn rabbits: behavioural evidence for pheromonal guidance. *Behaviour*, *85*(3), 260–274. <https://doi.org/10.1163/156853983X00255>
- Hughes, M. K., Hughes, A. L., & Covalt-Dunning, D.** (1982). Frequency and intensity of chick distress calls: Effects on maternal foodcalling in chickens. *Behavioural Processes*, *7*(4), 335–340. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(82\)90005-5](https://doi.org/10.1016/0376-6357(82)90005-5)
- Johnson, E. J., & Best, L. B.** (1982). Factors affecting feeding and brooding of gray catbird nestlings. *The Auk*, *99*(1), 148–156. <https://doi.org/10.2307/4086031>
- Johnson, M. H., & Horn, G.** (1988). Development of filial preferences in dark-reared chicks. *Animal Behaviour*, *36*(3), 675–683.
- Jones, B. R.** (1987a). Fear and fear responses: A hypothetical consideration. *Medical Science Research*, *15*(21–24), 1287–1290.
- Jones, R. B.** (1987b). The assessment of fear in the domestic fowl. In *Cognitive aspects of social behaviour in the domestic fowl* (pp. 40–81). Elsevier, Amsterdam.
- Kalmbach, E.** (2006). Why do goose parents adopt unrelated goslings? A review of hypotheses and empirical evidence, and new research questions. *Ibis*, *148*(1), 66–78. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00496.x>
- Kent, J. P.** (1987). Experiments on the relationship between the hen and chick (*Gallus Gallus*): the role of the auditory mode in recognition and the effects of maternal separation. *Behaviour*, *102*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1163/156853986X00018>
- Kent, J. P.** (1992). The relationship between the hen and chick, *Gallus gallus domesticus*: the hen's recognition of the chick. *Animal Behaviour*, *44*(5), 996–998.
- Kikusui, T., Isaka, Y., & Mori, Y.** (2005). Early weaning deprives mouse pups of maternal care and decreases their maternal behavior in adulthood. *Behavioural Brain Research*, *162*(2), 200–206. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2005.03.013>
- Kilner, R.** (1995). When do canary parents respond to nestling signals of need? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *260*(1359), 343–348. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0102>

- Kilner, R., & Johnstone, R. A.** (1997). Begging the question: are offspring solicitation behaviours signals of need? *Trends in Ecology & Evolution*, **12**(1), 11–15. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(96\)10061-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(96)10061-6)
- Kilpi, M., Öst, M., Lindström, K., & Rita, H.** (2001). Female characteristics and parental care mode in the crèching system of eiders, *Somateria mollissima*. *Animal Behaviour*, **62**(3), 527–534. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1784>
- Kitaysky, A. S., Wingfield, J. C., & Piatt, J. F.** (1999). Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology*, **13**(5), 577–584. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00352.x>
- Klatt, J. D., & Goodson, J. L.** (2013). Oxytocin-like receptors mediate pair bonding in a socially monogamous songbird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **280**(1750), 20122396. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2396>
- Klein, R. M., & Andrew, R. J.** (1986). Distraction, decisions and persistence in runway tests using the domestic chick. *Behaviour*, **99**(1), 139–155. <https://doi.org/10.1163/156853986X00450>
- Kölliker, M., Brinkhof, M. W. G., Heeb, P., Fitze, P. S., & Richner, H.** (2000). The quantitative genetic basis of offspring solicitation and parental response in a passerine bird with biparental care. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **267**(1457), 2127–2132. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1259>
- Kölliker, M., Brodie III, E. D., & Moore, A. J.** (2005). The coadaptation of parental supply and offspring demand. *The American Naturalist*, **166**(4), 506–516.
- Kölliker, M., & Richner, H.** (2001). Parent–offspring conflict and the genetics of offspring solicitation and parental response. *Animal Behaviour*, **62**(3), 395–407. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1792>
- Koolhaas, J. M., de Boer, S. F., Coppens, C. M., & Buwalda, B.** (2010). Neuroendocrinology of coping styles: Towards understanding the biology of individual variation. *Frontiers in Neuroendocrinology*, **31**(3), 307–321. <https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2010.04.001>
- Koolhaas, J. M., Korte, S. M., De Boer, S. F., Van Der Vegt, B. J., Van Reenen, C. G., Hopster, H., ... Blokhuis, H. J.** (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **23**(7), 925–935.
- Kouba, M., Bartoš, L., Šindelář, J., & Šťastný, K.** (2016). Alloparental care and adoption in Tengmalm's Owl (*Aegolius funereus*). *Journal of Ornithology*, 1–7. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1381-z>
- Kuwayama, T., Shimada, K., Saito, N., Ohkubo, T., Sato, K., Wada, M., & Ichinoe, K.** (1992). Effects of removal of chicks from hens on concentrations of prolactin, luteinizing hormone and oestradiol in plasma of brooding Gifujidori hens. *Journal of Reproduction and Fertility*, **95**(2), 617–622. <https://doi.org/10.1530/jrf.o.0950617>

- Lasko, J. K.** (1954). Parent behavior toward first and second children. *Genetic Psychology Monographs*, **49**, 97–137.
- Launay, F.** (1993). Conséquences comportementales et physiologiques de sélection pour l'émotivité et la motivation sociale chez la caille japonaise (Doctoral dissertation). University of Tours.
- Lawrence, A. B.** (1990). Mother-daughter and peer relationships of Scottish hill sheep. *Animal Behaviour*, **39**(3), 481–486. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80412-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80412-9)
- Lazarus, J., & Inglis, I. R.** (1986). Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Animal Behaviour*, **34**(6), 1791–1804. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80265-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80265-2)
- Leboucher, G., Richard-Yris, M. A., Williams, J., & Chadwick, A.** (1990). Incubation and maternal behaviour in domestic hens: Influence of the presence of chicks on circulating luteinising hormone, prolactin and oestradiol and on behaviour. *British Poultry Science*, **31**(4), 851–862. <https://doi.org/10.1080/00071669008417316>
- Leckie, F. M., Arroyo, B. E., Thirgood, S. J., & Redpath, S. M.** (2008). Parental differences in brood provisioning by hen harriers *Circus cyaneus*: capsule females varied their provisioning patterns according to brood age and brood size, whereas males did not. *Bird Study*, **55**(2), 209–215. <https://doi.org/10.1080/00063650809461524>
- Lecrivain, E.** (Institut N. de la R. A., & Janeau, G. (1987). Isolation and shelter seeking behaviour patterns of ewes lambing in large and shrubby paddocks. *Biology of Behaviour (France)*. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR880167688>
- Lent, P. C.** (1974). Mother-infant relationships in ungulates. *The behaviour of ungulates and its relation to management*, **1**, 14–55.
- Leonard, M. L., Teather, K. L., Horn, A. G., Koenig, W. D., & Dickinson, J. L.** (1994). Provisioning in western bluebirds is not related to offspring sex. *Behavioral Ecology*, **5**(4), 455–459.
- Lévy, F., Porter, R. H., Kendrick, K. M., Keverne, E. B., & Romeyer, A.** (1996). Physiological, sensory, and experiential factors of parental care in sheep. In J. S. R. and C. T. Snowdon (Ed.), *Advances in the Study of Behavior* **25**, 385–422. Academic Press. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345408603393>
- Liu, D., Diorio, J., Day, J. C., Francis, D. D., & Meaney, M. J.** (2000). Maternal care, hippocampal synaptogenesis and cognitive development in rats. *Nature Neuroscience*, **3**(8), 799–806.
- Liu, D., Diorio, J., Tannenbaum, B., & Caldji, C.** (1997). Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptors, and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress. *Science*, **277**(5332), 1659–1662. <https://doi.org/10.1126/science.277.5332.1659>
- Lorenz, K.** (1935). Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, **83**(3), 289–413. <https://doi.org/10.1007/BF01905572>

- Lumineau, S., Guyomarc'h, C., & Richard, J.-P.** (2001). Ultradian rhythm of activity in Japanese quail groups under semi-natural conditions during ontogeny: functional aspects and relation to circadian rhythm. *Biological Rhythm Research*, *32*(3), 373–400. <https://doi.org/10.1076/brhm.32.3.373.1339>
- MacColl, A. D. C., Hatchwell, B. J., & Dunn, P.** (2003). Heritability of parental effort in a passerine bird. *Evolution*, *57*(9), 2191–2195. <https://doi.org/10.1554/02-685>
- Maestriperi, D.** (1991). Litter gender composition, food availability, and maternal defence of the young in house mice (*Mus domesticus*). *Behaviour*, *116*(3), 239–250. <https://doi.org/10.1163/156853991X00058>
- Maestriperi, D.** (1993). Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca-mulatta*) .2. Emotional bases of individual-differences in mothering style. *Ethology*, *95*(1), 32–42.
- Magnac, M. P.** (1995). Etude comparative de l'ontogenèse sociale précoce chez trois espèces d'ongulés en captivité: *Bison bison*, *Rangifer tarandus*, *Ovis vignei* (Doctoral dissertation). Toulouse
- Maier, R. A.** (1963). Maternal behavior in the domestic hen: The role of physical contact. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, *56*(2), 357–361. <https://doi.org/10.1037/h0045307>
- Mainwaring, M. C., & Hartley, I. R.** (2013). Hatching asynchrony and offspring sex influence the subsequent exploratory behaviour of zebra finches. *Animal Behaviour*, *85*(1), 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.10.009>
- Malatesta, C. Z., & Haviland, J. M.** (1982). Learning display rules: the socialization of emotion expression in infancy. *Child Development*, *53*(4), 991–1003. <https://doi.org/10.2307/1129139>
- Marjoribanks & Egerton, P. J.** (1962). *The cow-calf relationship and rutting behavior in the American bison* (Doctoral dissertation, Master's thesis, Department of Zoology, University of Alberta, Edmonton).
- Mason, J. R., & Reidinger, R. F.** (1982). Observational learning of food aversions in red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The Auk*, *99*(3), 548–554.
- Mccracken, G. F.** (1984). Communal nursing in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Science*, *223*(4640), 1090–1091. <https://doi.org/10.1126/science.223.4640.1090>
- McCracken, G. F., & Gustin, M. K.** (1991). Nursing behavior in Mexican free-tailed bat maternity colonies. *Ethology*, *89*(4), 305–321. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1991.tb00376.x>
- McFarland, D.** (2009). *Le comportement animal: psychobiologie, éthologie et évolution*. De Boeck Supérieur.
- McKaye, K. R., & McKaye, N. M.** (1977). Communal care and kidnapping of young by parental cichlids. *Evolution*, *31*(3), 674–681. <https://doi.org/10.2307/2407533>

- Medvin, M. B., & Beecher, M. D.** (1986). Parent-offspring recognition in the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Animal Behaviour*, **34**(6), 1627–1639. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80251-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80251-2)
- Meek, L. R., Dittel, P. L., Sheehan, M. C., Chan, J. Y., & Kjolhaug, S. R.** (2001). Effects of stress during pregnancy on maternal behavior in mice. *Physiology & Behavior*, **72**(4), 473–479. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(00\)00431-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(00)00431-5)
- Melo, A. I., Lovic, V., Gonzalez, A., Madden, M., Sinopoli, K., & Fleming, A. S.** (2006). Maternal and littermate deprivation disrupts maternal behavior and social-learning of food preference in adulthood: tactile stimulation, nest odor, and social rearing prevent these effects. *Developmental Psychobiology*, **48**(3), 209–219. <https://doi.org/10.1002/dev.20130>
- Mendl, M., & Paul, E. S.** (1991). Litter composition affects parental care, offspring growth and the development of aggressive behaviour in wild house mice. *Behaviour*, **116**(1), 90–108. <https://doi.org/10.1163/156853990X00374>
- Mills, A. D., Crawford, L. L., Domjan, M., & Faure, J. M.** (1997). The behavior of the Japanese or domestic quail *Coturnix japonica*. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **21**(3), 261–281. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(96\)00028-0](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(96)00028-0)
- Mills, A. D., & Faure, J. M.** (1991). Divergent selection for duration of tonic immobility and social reinstatement behavior in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*) chicks. *Journal of Comparative Psychology*, **105**(1), 25–38.
- Mills, A. D., & Faure, J.-M.** (1986). Apparent absence of sex differences in the behaviour of Japanese quail chicks in four behavioural tests. *IRCS Medical Science: Psychology & Psychiatry*, **14**(7–8), 844–845.
- Mirza, S. N., & Provenza, F. D.** (1990). Preference of the mother affects selection and avoidance of foods by lambs differing in age. *Applied Animal Behaviour Science*, **28**(3), 255–263. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(90\)90104-L](https://doi.org/10.1016/0168-1591(90)90104-L)
- Misanin, J. R., Zawacki, D. M., & Krieger, W. G.** (1977). Differential maternal behavior of the rat dam toward natural and foster pups: Implication for nutrition research. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **10**(4), 313–316. <https://doi.org/10.3758/BF03329346>
- Moberg, G. P., & wood, V. A.** (1982). Effect of differential rearing on the behavioral and adrenocortical response of lambs to a novel environ. *Reproductive and Developmental Behaviour in Sheep: An Anthology from "Applied Animal Ethology,"* 403.
- Mondloch, C. J.** (1995). Chick hunger and begging affect parental allocation of feedings in pigeons. *Animal Behaviour*, **49**(3), 601–613. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80193-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80193-6)
- Moore, C. L., & Morelli, G. A.** (1979). Mother rats interact differently with male and female offspring. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**(4), 677–684. <https://doi.org/10.1037/h0077599>

- Moyer, K. E., & Korn, J. H.** (1965). Behavioral effects of isolation in the rat. *Psychonomic Science*, 3(1–12), 503–504. <https://doi.org/10.3758/BF03343255>
- Murphy, P. M., Lindsay, D. R., & Le Neindre, P.** (1998, July). Temperament of Merino ewes influences maternal behaviour and survival of lambs. In *Proceedings of the 32nd Congress of the International Society for Applied Ethology* (Vol. 32, p. 131).
- Musi, B., de Acetis, L., & Alleva, E.** (1993). Influence of litter gender composition on subsequent maternal behaviour and maternal aggression in female house mice. *Ethology*, 95(1), 43–53. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1993.tb00455.x>
- Nam, K.-B., Meade, J., & Hatchwell, B. J.** (2011). Do parents and helpers adjust their provisioning effort in relation to nestling sex in a cooperatively breeding bird? *Animal Behaviour*, 82(2), 303–309. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.004>
- Nastase, A. J., & Sherry, D. A.** (1997). Effect of brood mixing on location and survivorship of juvenile Canada geese. *Animal Behaviour*, 54(3), 503–507. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0441>
- Nice, M. M.** (1962). *Development of Behavior in Precocial Birds*. Linnaean Society of New York.
- Nicol, C. J., & Pope, S. J.** (1996). The maternal feeding display of domestic hens is sensitive to perceived chick error. *Animal Behaviour*, 52(4), 767–774. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0221>
- Noirot, E.** (1964). Changes in responsiveness to young in the adult mouse: The effect of external stimuli. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 57(1), 97–99. <https://doi.org/10.1037/h0042864>
- Noirot, E.** (1966). Ultra-sounds in young rodents. I. Changes with age in albino mice. *Animal Behaviour*, 14(4), 459–462. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(66\)80045-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(66)80045-3)
- Nowak, R.** (2000). Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Reviews of Reproduction*, 5(3), 153–163. <https://doi.org/10.1530/ror.o.0050153>
- Nowak, R., Murphy, T. M., Lindsay, D. R., Alster, P., Andersson, R., & Uvnäs-Moberg, K.** (1997). Development of a preferential relationship with the mother by the newborn lamb: importance of the sucking activity. *Physiology & Behavior*, 62(4), 681–688. [https://doi.org/10.1016/S0031-9384\(97\)00079-6](https://doi.org/10.1016/S0031-9384(97)00079-6)
- Ogawa, T., Mikuni, M., Kuroda, Y., Muneoka, K., Mori, K. J., & Takahashi, K.** (1994). Periodic maternal deprivation alters stress response in adult offspring: Potentiates the negative feedback regulation of restraint stress-induced adrenocortical response and reduces the frequencies of open field-induced behaviors. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 49(4), 961–967. [https://doi.org/10.1016/0091-3057\(94\)90250-X](https://doi.org/10.1016/0091-3057(94)90250-X)
- Okuliarová, M., Škrobánek, P., & Zeman, M.** (2007). Effect of Increasing Yolk Testosterone Levels on Early Behaviour in Japanese Quail Hatchlings. *Acta Veterinaria Brno*, 76(3), 325–331. <https://doi.org/10.2754/avb200776030325>

- Olsson, A., & Phelps, E. A.** (2007). Social learning of fear. *Nature Neuroscience*, **10**(9), 1095–1102. <https://doi.org/10.1038/nn1968>
- Opel, H., & Proudman, J. A.** (1988). Effects of poults on plasma concentrations of prolactin in Turkey hens incubating without eggs or a nest. *British Poultry Science*, **29**(4), 791–800. <https://doi.org/10.1080/00071668808417108>
- Orcutt Jr, F. S., & Orcutt, A. B.** (1976). Nesting and parental behavior in domestic common quail. *The Auk*, **93**(1), 135–141.
- Öst, M., & Bäck, A.** (2003). Spatial structure and parental aggression in eider broods. *Animal Behaviour*, **66**(6), 1069–1075. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2300>
- Ostermeyer, M. C., & Elwood, R. W.** (1983). Pup recognition in *Mus musculus*: Parental discrimination between their own and alien young. *Developmental Psychobiology*, **16**(2), 75–82. <https://doi.org/10.1002/dev.420160202>
- Patin, V., Lordi, B., Vincent, A., Thoumas, J. L., Vaudry, H., & Caston, J.** (2002). Effects of prenatal stress on maternal behavior in the rat. *Developmental Brain Research*, **139**(1), 1–8.
- Penteriani, V., & Del Mar Delgado, M.** (2008). Brood-switching in eagle owl *Bubo bubo* fledglings. *Ibis*, **150**(4), 816–819.
- Perez, E. C., Elie, J. E., Soulage, C. O., Soula, H. A., Mathevon, N., & Vignal, C.** (2012). The acoustic expression of stress in a songbird: Does corticosterone drive isolation-induced modifications of zebra finch calls? *Hormones and Behavior*, **61**(4), 573–581. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.02.004>
- Perez, E. C., Mariette, M. M., Cochard, P., Soulage, C. O., Griffith, S. C., & Vignal, C.** (2016). Corticosterone triggers high-pitched nestlings' begging calls and affects parental behavior in the wild zebra finch. *Behavioral Ecology*, arwo69. <https://doi.org/10.1093/beheco/arwo69>
- Perré, Y., Wauters, A.-M., & Richard-Yris, M.-A.** (2002). Influence of mothering on emotional and social reactivity of domestic pullets. *Applied Animal Behaviour Science*, **75**(2), 133–146. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(01\)00189-7](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(01)00189-7)
- Pilters, H.** (1956). Écologie et éthologie du dromadaire dans le Sahara. *BLS*, **22**, 29–35.
- Pittet, F.** (2012). *Comportement maternel chez la caille japonaise (Coturnix c. japonica): caractérisation, facteurs de variation et conséquences sur les jeunes* (Doctoral dissertation, Rennes 1).
- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2012). Age affects the expression of maternal care and subsequent behavioural development of offspring in a precocial bird. *PLoS ONE*, **7**(5), e36835. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036835>
- Pittet, F., Le Bot, O., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2013a). Motherless quail mothers display impaired maternal behavior and produce more

fearful and less socially motivated offspring. *Developmental Psychobiology*.
<https://doi.org/10.1002/dev.21129>

- Pittet, F., Coignard, M., Houdelier, C., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2013b). Effects of maternal experience on fearfulness and maternal behaviour in a precocial bird. *Animal Behaviour*, **85**(4), 797–805. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.026>
- Pittet, F., Houdelier, C., de Margerie, E., Le Bot, O., Richard-Yris, M.-A., & Lumineau, S.** (2014a). Maternal styles in a precocial bird. *Animal Behaviour*, **87**, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.025>
- Pittet, F., Houdelier, C., Le Bot, O., Leterrier, C., & Lumineau, S.** (2014b). Fearfulness affects quail maternal care and subsequent offspring development. *PLoS ONE*, **9**(7), e102800. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102800>
- Pittet, F., Houdelier, C., & Lumineau, S.** (2014c). Precocial bird mothers shape sex differences in the behavior of their chicks. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, **321**(5), 265–275. <https://doi.org/10.1002/jez.1858>
- Pluhacek, J., Bartosova, J., & Bartos, L.** (2010). Suckling behavior in captive plains zebra (*Equus burchellii*): Sex differences in foal behavior. *Journal of Animal Science*, **88**(1), 131–136. <https://doi.org/10.2527/jas.2009-1982>
- Poindron, P., & Neindre, P. L.** (1980). Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. In R. A. H. Jay S. Rosenblatt Colin Beer and Marie-Claire Busnel (Ed.), *Advances in the Study of Behavior* (Vol. 11, pp. 75–119). Academic Press. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065345408601151>
- Priestnall, R.** (1972). Effects of litter size on the behaviour of lactating female mice (*Mus musculus*). *Animal Behaviour*, **20**(2), 386–394. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(72\)80063-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(72)80063-0)
- Pyle, P., Sydeman, W. J., & Hester, M.** (2001). Effects of age, breeding experience, mate fidelity and site fidelity on breeding performance in a declining population of Cassin's auklets. *Journal of Animal Ecology*, **70**(6), 1088–1097. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00567.x>
- Redondo, T., & Carranza, J.** (1989). Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**(5), 369–378.
- Redondo, T., Tortosa, F. S., & deReyna, L. A.** (1995). Nest switching and alloparental care in colonial white storks. *Animal Behaviour*, **49**(4), 1097–1110. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0138>
- Rehling, A., & Trillmich, F.** (2008). Changing supply and demand by cross-fostering: effects on the behaviour of pups and mothers in guinea pigs, *Cavia aperea f. porcellus*, and cavies, *Cavia aperea*. *Animal Behaviour*, **75**(4), 1455–1463. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.09.019>
- Richard-Yris, M. A., Leboucher, G., Williams, J. B., & Garnier, D. H.** (1986). Influence of food deprivation and of the presence of chicks on the LH and the gonadal steroids of

the domestic hen. In *Annales d'Endocrinologie (France)*. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR8701868>

- Richard-Yris, M. A.** (1994). Comportement parental chez les gallinacées : Importance du facteur émotivité dans la vitesse d'émergence des réponses parentales. Apport du modèle caille japonaise. In *Comportement et bien-être animal* (INRA editions, pp. 61–77). Paris: Picard M., Porter R.H., Signoret J.D.
- Richard-Yris, M. A., Garnier, D. H., & Leboucher, G.** (1983). Induction of maternal behavior and some hormonal and physiological correlates in the domestic hen. *Hormones and Behavior*, **17**(4), 345–355. [https://doi.org/10.1016/0018-506X\(83\)90044-2](https://doi.org/10.1016/0018-506X(83)90044-2)
- Richard-Yris, M. A., & Leboucher, G.** (1987a). Influence of age of chicks on maternal behaviour in domestic hens. *Bird Behavior*, **7**(2), 82–86. <https://doi.org/10.3727/015613887791918042>
- Richard-Yris, M. A., & Leboucher, G.** (1987b). Responses to successive test of induction of maternal behaviour in hens. *Behavioural Processes*, **15**(1), 17–26. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(87\)90030-1](https://doi.org/10.1016/0376-6357(87)90030-1)
- Richard-Yris, M. A., Michel, N., & Bertin, A.** (2005). Nongenomic inheritance of emotional reactivity in Japanese quail. *Developmental Psychobiology*, **46**(1), 1–12.
- Richard-Yris, M.-A.** (1987). *Etude expérimentale des facteurs de régulation du comportement maternel chez la poule domestique*. Rennes 1. Retrieved from <http://www.theses.fr/1987REN10126>
- Richard-Yris, M.-A., Sharp, P. J., Wauters, A.-M., Guémené, D., Richard, J.-P., & Forasté, M.** (1998). Influence of stimuli from chicks on behavior and concentrations of plasma prolactin and luteinizing hormone in incubating hens. *Hormones and Behavior*, **33**(2), 139–148. <https://doi.org/10.1006/hbeh.1998.1444>
- Ricklefs, R. E.** (1973). Patterns of growth in birds. II. Growth rate and mode of development. *Ibis*, **115**(2), 177–201. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1973.tb02636.x>
- Riedman, M. L. (1982). The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *The Quarterly Review of Biology*, **57**(4), 405–435.
- Riters, L. V., & Balthazart, J.** (1998). Behavioral evidence for individual recognition in Japanese quail. *Behaviour*, **135**(5), 551–578. <https://doi.org/10.1163/156853998792897941>
- Rödel, H. G., & Meyer, S.** (2011). Early development influences ontogeny of personality types in young laboratory rats. *Developmental Psychobiology*, **53**(6), 601–613. <https://doi.org/10.1002/dev.20522>
- Roper, T. J., & Ryon, J.** (1977). Mutual synchronization of diurnal activity rhythms in groups of Red wolf/coyote hybrids. *Journal of Zoology*, **182**(2), 177–185. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb04154.x>
- Rosenblatt, J. S., & Siegel, H. I.** (1981). Factors governing the onset and maintenance of maternal behavior among nonprimate mammals. In D. J. Gubernick & P. H. Klopfer

(Eds.), *Parental Care in Mammals* (pp. 13–76). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3150-6_2

- Royama, T. .** (1966). Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling great tits *Parus major*. *Ibis*, **108**(3), 313–347. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1966.tb07348.x>
- Ruscio, M. G., & Adkins-Regan, E.** (2004). Immediate early gene expression associated with induction of brooding behavior in Japanese quail. *Hormones and Behavior*, **46**(1), 19–29. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.02.002>
- Schaedelin, F. C., Dongen, W. F. D. van, & Wagner, R. H.** (2012). Nonrandom brood mixing suggests adoption in a colonial cichlid. *Behavioral Ecology*, **24**(2) 540–546. [ars195](https://doi.org/10.1093/beheco/ars195). <https://doi.org/10.1093/beheco/ars195>
- Schindler, M., & Lamprecht, J.** (1987). Increase of parental effort with brood size in a nidifugous bird. *The Auk*, **104**(4), 688–693.
- Schino, G., Speranza, L., & Troisi, A.** (2001). Early maternal rejection and later social anxiety in juvenile and adult Japanese macaques. *Developmental Psychobiology*, **38**(3), 186–190. <https://doi.org/10.1002/dev.1012>
- Schwabl, H.** (1996). Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, **114**(3), 271–276. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(96\)00009-6](https://doi.org/10.1016/0300-9629(96)00009-6)
- Schwartz, C. W. & Schwartz, E. R.** 1949. *A reconnaissance of the game birds in Hawaii*. Division of fish and game, board of commissioners of agriculture and forestry, territory of Hawaii.
- Schweitzer, C., Houdelier, C., Lumineau, S., Lévy, F., & Arnould, C.** (2010). Social motivation does not go hand in hand with social bonding between two familiar Japanese quail chicks, *Coturnix japonica*. *Animal Behaviour*, **79**(3), 571–578.
- Sharp, P. J., & Lea, R. W.** (1981). The response of the pituitary gland to luteinizing hormone-releasing hormone in broody bantams. *General and Comparative Endocrinology*, **45**(1), 131–133. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(81\)90178-7](https://doi.org/10.1016/0016-6480(81)90178-7)
- Sherry, D. F.** (1981). Parental care and the development of thermoregulation in red junglefowl. *Behaviour*, **76**(3), 250–279.
- Shimmura, T., Kamimura, E., Azuma, T., Kansaku, N., Uetake, K., & Tanaka, T.** (2010). Effect of broody hens on behaviour of chicks. *Applied Animal Behaviour Science*, **126**(3), 125–133. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2010.06.011>
- Silverin, B., & Goldsmith, A.** (1984). The effects of modifying incubation on prolactin secretion in free-living pied flycatchers. *General and Comparative Endocrinology*, **55**(2), 239–244. [https://doi.org/10.1016/0016-6480\(84\)90107-2](https://doi.org/10.1016/0016-6480(84)90107-2)
- Stamps, J. A.** (1990). When should avian parents differentially provision sons and daughters? *The American Naturalist*, **135**(5), 671–685.

- Stamps, J., Clark, A., Kus, B., & Arrowood, P.** (1987). The effects of parent and offspring gender on food allocation in budgerigars. *Behaviour*, **101**(1), 177–199. <https://doi.org/10.1163/156853987X00422>
- Stěhulová, I., Špínka, M., Šárová, R., Máchová, L., Kněz, R., & Firla, P.** (2013). Maternal behaviour in beef cows is individually consistent and sensitive to cow body condition, calf sex and weight. *Applied Animal Behaviour Science*, **144**(3–4), 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2013.01.003>
- Teather, K. L.** (1987). Intersexual differences in food consumption by hand-reared great-tailed grackle (*Quiscalus mexicanus*) Nestlings. *The Auk*, **104**(4), 635–639.
- Teather, K. L.** (1992). An experimental study of competition for food between male and female nestlings of the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**(2), 81–87. <https://doi.org/10.1007/BF00166340>
- Ten Cate, C.** (1989). Stimulus movement, hen behaviour and filial imprinting in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Ethology*, **82**(4), 287–306. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00509.x>
- Thayananuphat, A., Youngren, O. M., Kang, S. W., Bakken, T., Kosonsiriluk, S., Chaiseha, Y., & El Halawani, M. E.** (2011). Dopamine and mesotocin neurotransmission during the transition from incubation to brooding in the turkey. *Hormones and Behavior*, **60**(4), 327–335. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2011.06.009>
- Thornhill, R.** (1989). Nest defense by red jungle fowl (*Gallus gallus spadiceus*) hens: the roles of renesting potential, parental experience and brood reproductive value. *Ethology*, **83**(1), 31–42. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00517.x>
- Trivers, R. L.** (1974). Parent-offspring conflict. *American Zoologist*, **14**(1), 249–264. <https://doi.org/10.1093/icb/14.1.249>
- Trivers, R. L., & Willard, D. E.** (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, **179**(4068), 90–92. <https://doi.org/10.1126/science.179.4068.90>
- Tsuda, M. C., & Ogawa, S.** (2012). Long-lasting consequences of neonatal maternal separation on social behaviors in ovariectomized female mice. *PLOS ONE*, **7**(3), e33028. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033028>
- Uvnäs-Moberg, K.** (1998). Oxytocin may mediate the benefits of positive social interaction and emotions. *Psychoneuroendocrinology*, **23**(8), 819–835.
- van der Steen, H. a. M., Schaeffer, L. R., de Jong, H., Groot, D., & N, P.** (1988). Aggressive behavior of sows at parturition. *Journal of Animal Science*, **66**(2), 271–279. <https://doi.org/10.2527/jas1988.662271x>
- Velando, A.** (2002). Experimental manipulation of maternal effort produces differential effects in sons and daughters: implications for adaptive sex ratios in the blue-footed booby. *Behavioral Ecology*, **13**(4), 443–449. <https://doi.org/10.1093/beheco/13.4.443>

- Vince, M. A.** (1973). Effects of external stimulation on the onset of lung ventilation and the time of hatching in the fowl, duck and goose. *British Poultry Science*, **14**(4), 389–401. <https://doi.org/10.1080/00071667308416043>
- Vince M.A.** (1993) Newborn lambs and their dams: the interactions that lead to sucking *Advances in the Study of Behavior* **22** 239–268
- Wallen, K.** (2005). Hormonal influences on sexually differentiated behavior in nonhuman primates. *Frontiers in Neuroendocrinology*, **26**(1), 7–26.
- Walter, J. R.** (1982). Parental behavior in lapwings (charadriidae) and its relationships with clutch sizes and mating systems. *Evolution*, **36**(5), 1030–1040. <https://doi.org/10.2307/2408080>
- Wauters, A., Richard-Yris, M., & Tavec, N.** (2002). Maternal influences on feeding and general activity in domestic chicks. *Ethology*, **108**(6), 529–540. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00793.x>
- Wauters, A.-M., Perré, Y., Bizeray, D., Leterrier, C., & Richard-Yris, M.-A.** (2002). Mothering influences the distribution of activity in young domestic chicks. *Chronobiology International*, **19**(3), 543–559.
- Webster, A. B., & Hurnik, J. F.** (1987). Heritability of the peep vocalization in White Leghorn-type chicks. *Applied Animal Behaviour Science*, **19**(1–2), 157–168. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(87\)90212-7](https://doi.org/10.1016/0168-1591(87)90212-7)
- Weimerskirch, H., Barbraud, C., & Lys, P.** (2000). Sex differences in parental investment and chick growth in wandering albatrosses: fitness consequences. *Ecology*, **81**(2), 309–318. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0309:SDIPIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0309:SDIPIA]2.0.CO;2)
- Westmoreland, D.** (1989). Offspring age and nest defence in mourning doves: a test of two hypotheses. *Animal Behaviour*, **38**(6), 1062–1066. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80145-9](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80145-9)
- White, A. M., Swaisgood, R. R., & Czekala, N.** (2007). Differential investment in sons and daughters: do white rhinoceros mothers favor sons? *Journal of Mammalogy*, **88**(3), 632–638. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-180R2.1>
- Williams, T. D., Loonen, M. J., & Cooke, F.** (1994). Fitness consequences of parental behavior in relation to offspring number in a precocial species: the lesser snow goose. *The Auk*, 563–572.
- Winkel, W., & Berndt, R.** (1972). Beobachtungen und experimente zur dauer der huderperiode beim trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*). *Journal für Ornithologie*, **113**(1), 9–20. <https://doi.org/10.1007/BF01647252>
- Wright, J., & Cuthill, I.** (1990). Manipulation of sex differences in parental care: the effect of brood size. *Animal Behaviour*, **40**(3), 462–471. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80526-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80526-3)

- Yasukawa, K., McClure, J. L., Boley, R. A., & Zanooco, J. (1990).** Provisioning of nestlings by male and female red-winged blackbirds, *Agelaius phoeniceus*. *Animal Behaviour*, **40**(1), 153–166. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80675-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80675-X)
- Yeo, J. A. G., & Keverne, E. B. (1986).** The importance of vaginal-cervical stimulation for maternal behaviour in the rat. *Physiology & Behavior*, **37**(1), 23–26. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(86\)90378-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(86)90378-1)
- Zito, C. A., Wilson, L. L., & Graves, H. B. (1977).** Some effects of social deprivation on behavioral development of lambs. *Applied Animal Ethology*, **3**(4), 367–377. [https://doi.org/10.1016/0304-3762\(77\)90060-8](https://doi.org/10.1016/0304-3762(77)90060-8)
- Zucca, P., Antonelli, F., & Vallortigara, G. (2005).** Detour behaviour in three species of birds: quails (*Coturnix sp.*), herring gulls (*Larus cachinnans*) and canaries (*Serinus canaria*). *Animal Cognition*, **8**(2), 122–128. <https://doi.org/10.1007/s10071-004-0243-x>



Annexe :

Communications

Voici la liste, classée par ordre chronologique, des communications orales et affichées réalisées à partir des travaux de cette thèse :

Le comportement maternel est modulé par le stress prénatal des jeunes chez l'oiseau.

Aigueperse N., Le Bot O., Pittet F., de Margerie E., Houdelier C. & Lumineau S.

Poster au 44^{ème} Colloque Annuel de la SFECA, Juillet 2014.

Les cailles sont-elles des mères-poules ?

Aigueperse, N.

Interview pour l'émission Radio Thésards, leur première recherche. France Culture plus, 12 janvier 2015 <http://plus.franceculture.fr/factory/radio-thesards/les-caillent-sont-elles-des-meres-poules>.

Comportement maternel chez la caille : influence du tempérament de la femelle et conséquences sur le développement du tempérament des jeunes.

Lumineau S., Pittet F., **Aigueperse N.**, Le Bot O., de Margerie E. & Houdelier C.

Communication orale au 45^{ème} Colloque Annuel de la SFECA, Strasbourg, France, Avril 2015.

Modulation des effets d'une influence maternelle prénatale par l'apport de soins maternels postnataux chez le cailleteau.

Le Bot O., Houdelier C., **Aigueperse N.**, Nicolle C., de Margerie E. Lumineau S.

Communication orale au 45^{ème} Colloque Annuel de la SFECA, Strasbourg, France, Avril 2015.

Maternal behaviour is modulated by prenatal stress in young bird.

Aigueperse N., Le Bot O., Pittet F., de Margerie E., Houdelier C. & Lumineau S.

Communication orale au 48^{ème} Annual International Society for Developmental Psychobiology, San Sebastian, Espagne, Juillet 2015.

Prenatal maternal effects are modulated by a precocial bird's postnatal maternal care.

Houdelier C., Le Bot O., **Aigueperse N.**, de Margerie E., Darmaillacq A.S., Dickel L., Arnould C., Calandreau L., Bertin A. & Lumineau S.

Communication orale au 48^{ème} Annual International Society for Developmental Psychobiology, San Sebastian, Espagne, Juillet 2015.

Maternal behaviour is modulated by prenatal stress in young bird.

Aigueperse N., Le Bot O., Pittet F., de Margerie E., Houdelier C. & Lumineau S.

Poster au 34th International Ethological Conference, Behavior 2015, Cairns, Australie, Août 2015.

Mother-chicks relationship and effects on development in quail.

Lumineau S., Pittet F., **Aigueperse N.**, Le Bot O., de Margerie E. & Houdelier C.

Communication orale au 34th International Ethological Conference, Behavior 2015, Cairns, Australie, Août 2015.

La taille de la couvée influence les vocalisations maternelles et le développement social des cailleteaux.

Aigueperse N., Pittet F., de Margerie E., Nicolle C., Houdelier C. & Lumineau S.

Communication orale au 46^{ème} Colloque Annuel de la SFECA, Caen, France, Mars 2016.

De plus un second article en lien avec nos travaux sur des cailleteaux issus de femelles stressées ou non stressées, est également en préparation :

Postnatal mothering can modulate consequences of prenatal stress: first evidence in a precocial bird.

O. Le Bot, C. Houdelier, N. Aigueperse, E. de Margerie, C. Nicolle, S. Lumineau.

Both prenatal and postnatal maternal effects play a fundamental role in offspring behavioural development. Although interactions between these two maternal effects have rarely been studied in detail, their analysis is crucial to understand behavioural development. This study evaluated in a precocial bird the influence of the presence of a mother on the modulation of morphological and behavioural consequences of a prenatal stress. Previous reports showed that social instability of laying quail increased their offspring's emotional reactivity and that this was related to increase of yolk testosterone levels in their eggs. Here, offspring of stressed females were raised either with adoptive mothers (M set, N = 29) or in groups of three chicks (NM set, N = 27). M chicks were lighter during early life, and their emotional reactivity was lower, both in front of novelty and in social isolation. Thus, our results highlight that maternal care could reverse the phenotypic consequences of prenatal stress in birds, as M chicks became less emotive than NM chicks. Interactions between prenatal and postnatal maternal effects are a fundamental issue for the emergence of phenotypic variability and in the evolution of populations, particularly concerning short term adaptation of individuals in a changing environment.

Résumé

Le développement comportemental de l'individu est particulièrement sensible aux influences sociales précoces. La mère, en tant que partenaire privilégié des jeunes dès la naissance, joue un rôle primordial dans leur survie et leur développement. Chez l'oiseau précoce, s'il est bien établi que le comportement maternel varie en fonction des caractéristiques personnelles de la mère, en revanche le rôle des jeunes dans ces variations et les conséquences sur leur développement restent encore méconnus. Chez la caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*), nous nous sommes, dans un premier temps, intéressés à l'influence d'un lien de parenté entre la mère et tous ses cailleteaux. Nous avons montré que ce facteur n'induisait pas de variation de son comportement maternel, permettant de poser l'hypothèse d'une faible sélectivité parentale chez cette espèce. Nous avons montré qu'en revanche un changement de comportement des cailleteaux suite à une modification de l'environnement prénatal pouvait améliorer le comportement maternel en diminuant l'agressivité maternelle. Nous avons ensuite démontré qu'un nombre de cailleteaux plus important induisait une amélioration des premières interactions mais amenait un rejet émancipatoire plus précoce de la part de la mère. Enfin nous avons exploré l'influence de la composition sexuée de la fratrie. Il apparaît que les mères s'investissaient plus auprès de leurs petits mâles mais que cela était dépendant du sexe des autres membres de la fratrie. L'ensemble de nos travaux montre que les variations du comportement maternel ont une influence certaine sur le développement comportemental des jeunes dont le sexe détermine leur sensibilité aux différents traits maternels.

Mots-clés : soin maternel, composition de la couvée, effets maternels, profil d'émotivité, socialité.

Abstract

The behavioural development of the individual is particularly sensitive to early social influences. The mother, as a privileged partner of the young from the birth, plays a primordial role in their survival and their development. In the precocial bird, although it is well established that maternal behavior varies according to the mother's personal characteristics, the role of the young in these variations and the consequences on their development remain unknown. In the Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), we were initially interested in the influence of a relatedness between the mother and all her chicks. We showed that this factor did not induce any variation in its maternal behaviour, allowing us to place the hypothesis of a weak parental selectivity in this species. We showed that, on the other hand, a change in the chicks' behaviour following a modification of the prenatal environment improved the maternal behaviour, decreasing maternal aggressivity. We then demonstrated that a greater number of chicks induced an improvement of the first interactions but induced an emancipatory rejection earlier by the mother. Finally, we explored the influence of the sexual brood composition. It appears that mothers were more involved in their male chicks but that it was dependent on the sex of the other members of the brood. All of our work shows that these variations in maternal behaviour have a sure influence on the behavioural development of chicks whose sex determines their sensitivity to different maternal traits.

Key-words: maternal care, brood composition, maternal effect, emotivity profile, sociality.