

Bien-être animal : quelles relations entre les critères physiologiques et comportementaux d'adaptation ?

S. RICHARD¹, B. AUPERIN², J.E. BOLHUIS³, N.A. GEVERINK³, B.C. JONES⁴, O. LEPAGE², S. MIGNON-GRASTEAU⁵, P. MORMÈDE⁶, P. PRUNET², C. BEAUMONT⁵

¹ INRA, CNRS, Université de Tours, Haras Nationaux, UMR85 Physiologie de la Reproduction et des Comportements, F-37380 Nouzilly, France

² INRA, UR1037 Station Commune de Recherches en Ichtyophysiologie, Biodiversité et Environnement, F-35042 Rennes, France

³ Wageningen Institute of Animal Sciences, Wageningen University, Ethology Group, 6700 AH Wageningen, The Netherlands

⁴ The Pennsylvania State University, University Park, Department of Biobehavioral Health, PA, USA

⁵ INRA, UR83 Recherches Avicoles, F-37380 Nouzilly, France

⁶ INRA, Université de Bordeaux 2, UMR1243 Neurogénétique et Stress, F-33077 Bordeaux, France

Courriel : Sabine.Richard@tours.inra.fr

Les capacités d'adaptation d'un animal d'élevage caractérisent son aptitude à s'ajuster à son environnement, que ce soit en réponse à une sollicitation particulière ou dans les conditions habituelles d'élevage (Beaumont *et al* 2002). Dans cet article, nous utiliserons le terme d'adaptation dans son sens restreint d'adaptation comportementale qui découle de la façon dont l'animal perçoit son environnement et nous nous intéresserons aux réponses physiologiques et comportementales qui traduisent la perception d'une menace par l'animal. Ces réponses périphériques reflètent indirectement l'activité du système nerveux central. Les réponses physiologiques classiquement décrites sont l'activation de la branche sympathique du système nerveux autonome, qui aboutit à la libération de catécholamines au niveau des terminaisons nerveuses, et l'activation de l'axe corticotrope, qui aboutit à la libération de glucocorticoïdes dans la circulation générale. Les réponses comportementales sont variées : fuite, agression, évitement, repli sur soi... L'étude des relations entre critères physiologiques et comportementaux a été motivée par la recherche d'une approche globale des mécanismes d'adaptation comportementale et par l'espoir que l'identification de telles relations puisse éclairer l'évaluation du bien-être animal.

L'adaptation des animaux à leur environnement résulte de deux types de processus interdépendants : des processus évolutifs, par lesquels des chan-

gements génétiques se produisent au cours des générations, et des processus ontogénétiques propres à chaque individu et dépendant de l'expérience de l'animal, c'est-à-dire des stimulations environnementales auxquelles il est exposé au cours de sa vie (Price 1984). De ce fait, l'étude des relations entre critères d'adaptation repose sur la comparaison d'animaux qui diffèrent soit par leur ontogenèse (modulée par leur environnement), soit par leur génotype. Dans cet article nous aborderons également la notion de stratégie de réponse, qui est précisément née de la mise en relation des réponses comportementales et physiologiques d'un même individu placé dans différentes situations potentiellement perçues comme menaçantes.

1 / Comparaison d'animaux placés dans des environnements différents

Des liaisons entre réponses comportementales et physiologiques ont pu être mises en évidence par l'observation d'animaux placés dans diverses situations expérimentales. Nous nous limiterons ici à présenter quelques illustrations du type de relations identifiées, que ce soit en situation aiguë ou en situation chronique. Ainsi, lorsque l'on met en présence deux porcs qui ne se connaissent pas, on observe une élévation du taux de glu-

cocorticoïdes circulants et l'amplitude de cette élévation est liée à la fois à l'intensité du combat et à la hiérarchie qui s'établit : plus le combat est intense, plus l'élévation est forte et cette dernière est plus importante chez l'animal dominé (Mormède 1990). De même, lors de l'établissement d'une hiérarchie chez la truite arc-en-ciel, les truites dominées présentent une élévation de la cortisolémie d'amplitude et de durée supérieures (Øverli *et al* 1999). Toutefois, malgré le caractère indubitable des relations existant entre le comportement de l'animal et ses réponses physiologiques, il semble difficile de mettre au jour les principes généraux expliquant ces relations. Ainsi, les réponses comportementales de peur sont généralement, mais pas toujours, accompagnées d'une activation de l'axe corticotrope et du système nerveux sympathique (Lefcourt *et al* 1986, Lyons et Price 1987). De plus, le fait que certains paramètres physiologiques et comportementaux varient simultanément et dans le même sens ne prouve pas l'existence d'une relation systématique entre ces paramètres. Ainsi, chez le poulet, alors que les paramètres comportementaux (évitement) et les paramètres endocriniens (concentration plasmatique de corticostérone) varient en moyenne dans le même sens dans un test de réactivité à l'homme, il n'est pas possible de mettre en évidence de corrélation entre ces mêmes paramètres lorsque ceux-ci sont mesurés sur un même animal (Hemsworth *et al* 1994).

Même chez les rongeurs où les réponses des animaux face à des situations menaçantes ont été très étudiées, les réponses comportementales et physiologiques semblent être régulées indépendamment, au moins dans certaines circonstances (Márquez *et al* 2006).

2 / Comparaison d'animaux de génotypes différents

Des enseignements sont également apportés par l'étude des réponses à une sélection génétique expérimentale sur une réponse physiologique ou comportementale. Nous présenterons ici deux expériences indépendantes mais complémentaires, menées chez la caille japonaise, qui permettent d'illustrer les apports de la sélection génétique à la compréhension des relations entre réponses comportementales et physiologiques lors de l'exposition à une situation potentiellement menaçante. Dans la première expérience, des cailles ont été sélectionnées de façon divergente sur un index comportemental de peur, la durée d'immobilité tonique (Mills et Faure 1991). Soumises à divers tests de peur classiques, ces cailles présentent de très nettes différences phénotypiques : les comportements de peur, tels que l'inhibition motrice en environnement nouveau ou la latence d'approche d'un aliment nouveau, sont exacerbés chez les cailles à durée d'immobilité tonique longue (*LTI*) et réduits chez les cailles à durée d'immobilité tonique courte (*STI*) (Faure et Mills 1998). Dans un test de contention physique, les cailles *STI* présentent une élévation du taux de corticostérone plasmatique supérieure à celle des cailles *LTI* (Faure et Mills 1998, Hazard *et al* 2005). Dans la seconde expérience, des cailles ont été sélectionnées sur le taux de corticostérone plasmatique suivant un test de contention physique similaire à celui décrit ci-dessus (Satterlee et Johnson 1988). Au contraire de ce qui avait été observé précédemment, les cailles à taux de corticostérone plasmatique élevé après contention présentent des durées d'immobilité tonique supérieures (Jones *et al* 1992). Le fait que ces deux expériences conduisent à des conclusions opposées peut s'expliquer par une indépendance génétique entre durée d'immobilité tonique et taux de corticostérone plasmatique après contention. Cette hypothèse a été renforcée dans deux études menées sur un croisement de deuxième génération entre les cailles *LTI* et *STI*. Une analyse factorielle des correspondances

montre l'indépendance entre le taux de corticostérone plasmatique après contention et différentes variables comportementales, dont la durée d'immobilité tonique (Mignon-Grasteau *et al* 2003). De plus, alors que plusieurs régions du génome (QTL = *Quantitative Trait Loci*) liées à la durée d'immobilité tonique ont été localisées chez ces cailles, aucun QTL lié à la fois à la durée d'immobilité tonique et à la réponse en corticostérone plasmatique après contention n'a pu être identifié (Beaumont *et al* 2005).

De façon générale, la sélection de lignées présentant des réponses d'adaptation exacerbées et divergentes facilite la mise en évidence des mécanismes sous-tendant l'expression de ces réponses d'adaptation, mais certaines associations de caractères observées au sein de telles lignées peuvent être fortuites (Márquez *et al* 2006).

3 / Classification des animaux selon leur stratégie de réponse

La diversité des résultats obtenus en comparant des animaux placés dans des situations différentes ou des animaux de génotypes différents semble incompatible avec l'existence d'une relation générale entre réponses comportementales et physiologiques. L'étude de cette variabilité a cependant permis d'identifier, au sein de populations a priori hétérogènes, des groupes d'animaux présentant des stratégies de réponses similaires (appelées *coping styles*, Koolhaas *et al* 1999) et pour lesquels existent de fortes associations entre réponses comportementales et réponses physiologiques. Deux grandes stratégies ont initialement été décrites chez les rongeurs mâles : une stratégie proactive et une stratégie réactive. En réponse à l'introduction d'un congénère inconnu, les rats dits «proactifs» présentent une augmentation de l'activité comportementale (agressivité, défense du territoire) accompagnée d'une activation du système nerveux sympathique (taux de noradrénaline plasmatique élevé), mais pas de l'axe corticotrope. Dans la même situation, les animaux dits «réactifs» présentent une forte inhibition comportementale (immobilité, peu d'agressivité) accompagnée d'une activation de l'axe corticotrope (taux de corticostérone plasmatique élevé), le système nerveux sympathique étant faiblement sollicité. La caractérisation des individus en pro-

actifs vs réactifs est conservée dans diverses situations. De manière générale, les proactifs tendent à exprimer des comportements routiniers, alors que les réactifs semblent davantage prendre en compte les modifications environnementales dans le choix de la réponse à adopter. Des classifications similaires ont ensuite été proposées chez des espèces d'intérêt agronomique telles que le porc (Hessing *et al* 1994), la poule (Korte *et al* 1997) ou la truite (Sneddon 2003, Øverli *et al* 2004).

Chez le porc, une indication du type de stratégie peut être obtenue en mesurant le nombre de tentatives de redressement manifestées dans un test d'immobilisation sur le dos. Les individus se débattant beaucoup manifestent, dans d'autres situations, beaucoup d'agressivité, une faible flexibilité comportementale et une faible activité de l'axe corticotrope (Geverink *et al* 2002a, Geverink *et al* 2002b, Bolhuis *et al* 2004). De même, des poules à forte propension au picage de plumes se débattent davantage, présentent un taux de noradrénaline plasmatique plus élevé, un taux de corticostérone plasmatique plus faible et une plus faible variabilité de la fréquence cardiaque en réponse à la contention manuelle (Korte *et al* 1997, 1999). Enfin, certaines truites ont été qualifiées de timides (*shy*) ou d'intrépides (*bold*) selon qu'elles montrent plus d'agressivité, une activité générale plus élevée et une activation prédominante du système nerveux sympathique ou au contraire qu'elles réagissent à une stimulation par l'immobilité, présentent une activité générale faible et une activation prédominante de l'axe corticotrope (Sneddon 2003, Van Raaij *et al* 1996, Øverli *et al* 2004). Il semble bien y avoir des analogies entre les classifications établies dans les différentes espèces : les porcs se débattant beaucoup dans le test d'immobilisation, les poules ayant une forte propension au picage et les truites intrépides ressemblent aux rongeurs proactifs, alors que les porcs se débattant peu dans le test d'immobilisation, les poules ayant une faible propension au picage de plumes et les truites timides ressemblent aux rongeurs réactifs (tableau 1).

En dépit des convergences entre espèces, pour une même espèce, il est possible d'établir différentes classifications qui ne se recouvrent que partiellement (Wilson et Stevens 2005, Márquez *et al* 2006). Ceci reflète le caractère multidimensionnel des réponses de l'animal face à une situation

Tableau 1. Convergence entre stratégies de réponses adaptatives dans différentes espèces. Dans les quatre cas étudiés, les différences de stratégie comportementale (activation ou inhibition motrice) s'accompagnent de différences similaires de réactions physiologiques (références bibliographiques : cf. texte).

	Réactions lors d'une perturbation		
	Activation (+) ou inhibition (-) motrice	Axe corticotrope	Système nerveux sympathique
Rats proactifs	+	+	+++
Porcs HR (1)	+	+	?
Poules HFP (2)	+	+	+++
Truites intrépides	+	+	+++
Rats réactifs	-	+++	+
Porcs LR (1)	-	++	?
Poules LFP (2)	-	+++	+
Truites timides	-	+++	+
(1) Porcs HR / LR : porcs présentant de nombreuses (HR) ou faibles (LR) tentatives de redressement dans un test de contention sur le dos			
(2) Poules HFP / LFP : poules présentant une forte (HFP) ou faible (LFP) propension au picage de plumes			

qu'il perçoit comme menaçante : la réaction d'un individu dans une situation donnée ne permet pas nécessairement de prédire sa réaction dans une situation différente (Forkman *et al* 1995). En ce sens, la recherche de dimensions sous-tendant le concept d'adaptation comportementale chez les animaux se rapproche des travaux menés en psychologie sur les dimensions de la personnalité (Ramos et Mormède 1998). Cette complexité sous-jacente explique sans doute que les classifications existantes ne permettent de distinguer clairement que les individus extrêmes (Forkman *et al* 1995, Jensen 1995). L'existence d'un continuum de stratégies de réponses présente vraisemblablement un avantage pour une population en milieu naturel puisque chaque stratégie présente des avantages et inconvénients variant selon les conditions environnementales. Ainsi, les animaux proactifs seraient particulièrement adaptés aux environnements stables et prévisibles alors que les animaux réactifs, présentant une plus grande plasticité de réponse, seraient avantagés dans des environnements variables et imprévisibles (Bolhuis *et al* 2004). Idéalement, la combinaison de dimensions complé-

mentaires devrait permettre d'établir des classifications qui rendent mieux compte de la complexité de la notion d'adaptation comportementale et qui expliquent les résultats apparemment contradictoires qui ont pu être obtenus, comme dans l'exemple de la caille décrit dans le paragraphe 2.

Conclusion

La comparaison d'animaux placés dans des environnements différents ou d'animaux aux génotypes extrêmes suggère l'existence de relations entre réponses physiologiques et comportementales face à des situations perçues comme menaçantes par un animal. Les relations observées permettent de catégoriser les animaux extrêmes en fonction de leurs stratégies de réponse. Cependant, en l'état actuel des connaissances il reste difficile, voire impossible, de généraliser les relations entre réponses physiologiques et comportementales. Cette difficulté suggère l'absence d'un lien direct entre les réponses comportementales et physiologiques d'un animal, ainsi qu'une relative indépendance des circuits contrôlant les

deux types de réponses. L'étude des circuits centraux contrôlant les réponses d'adaptation comportementale confirme cette indépendance relative. Ainsi, si certaines structures cérébrales contrôlent à la fois la branche comportementale et la branche physiologique des réponses de peur, celles-ci dépendent également de réseaux neuronaux différents (Maren 2001), ce qui explique qu'elles ne soient pas systématiquement activées en parallèle. La façon dont l'individu perçoit la situation va influencer de manière différentielle les réponses physiologiques et comportementales de son organisme. L'absence de relation univoque entre réponses physiologiques et comportementales renvoie à la différence des fonctions assurées par ces deux systèmes. Il est essentiel que cette complémentarité soit prise en compte dans l'évaluation du bien-être animal (Veissier *et al* 2007). L'investigation des mécanismes sous-tendant les réponses physiologiques et comportementales dans différentes situations devrait bénéficier de nouvelles méthodes d'investigation, que ce soit en neurobiologie pour l'étude des mécanismes ou en génomique fonctionnelle pour la recherche des gènes en cause. Ces investigations devraient permettre de distinguer les associations fortuites des liaisons réelles entre les différentes réponses d'adaptation comportementale. Des approches multifactorielles seront nécessaires, l'un des facteurs les plus complexes à prendre en compte étant l'environnement de l'animal au sens large, incluant son milieu physique et social, mais aussi son histoire. A terme, une meilleure compréhension des systèmes sous-tendant la capacité d'adaptation comportementale, ou adaptabilité, pourrait conduire à sa prise en compte dans les schémas de sélection (Mignon-Grasteau *et al* 2005).

Remerciements

Les auteurs remercient Isabelle Veissier pour ses remarques constructives lors de la relecture de versions antérieures de cet article.

Références

- Beaumont C., Roussot O., Marissal-Avry N., Mormède P., Prunet P., Roubertoux P., 2002. Génétique et adaptation des animaux d'élevage : introduction. *INRA Prod. Anim.*, 15, 343-348.
- Beaumont C., Roussot O., Fève K., Vignoles F., Leroux S., Pitel F., Faure J.M., Mills A.D., Guémené D., Sellier N., Mignon-Grasteau S., Le Roy P., Vignal A., 2005. A genome scan with AFLP markers to detect fearfulness-related QTLs in Japanese quail. *Anim. Genet.*, 36, 401-407.
- Bolhuis J.E., Schouten W.G., de Leeuw J.A., Schrama J.W., Wiegant V.M., 2004. Individual coping characteristics, rearing conditions and behavioural flexibility in pigs. *Behav. Brain Res.*, 152, 351-360.
- Faure J.M., Mills A.D., 1998. Improving the adaptability of animals by selection. In: *Genetics and the behavior of domestic animals*, Grandin T. (Ed.). Academic Press, San Diego, USA, 235-264.
- Forkman B., Furuhaug I.L., Jensen P., 1995. Personality, coping patterns, and aggression in piglets. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 45, 31-42.
- Geverink N.A., Schouten W.G.P., Gort G., Wiegant V.M., 2002a. Individual differences in aggression and physiology in peri-pubertal breeding gilts. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 77, 43-52.
- Geverink N.A., Schouten W.G.P., Gort G., Wiegant V.M., 2002b. Individual differences in behavioral and physiological responses to restraint stress in pigs. *Physiol. Behav.*, 77, 451-457.
- Hazard D., Couty M., Faure J.M., Guémené D., 2005. Daily and photoperiod variations of hypothalamic-pituitary-adrenal axis responsiveness in Japanese quail selected for short or long tonic immobility. *Poult. Sci.*, 84, 1920-1925.
- Hemsworth P.H., Coleman G.J., Barnett J.L., Jones R.B., 1994. Behavioural responses to humans and the productivity of commercial broiler chickens. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 41, 101-114.
- Hessing M.J., Hagelsø A.M., Schouten W.G., Wiepkema P.R., Van Beek J.A., 1994. Individual behavioral and physiological strategies in pigs. *Physiol. Behav.*, 55, 39-46.
- Jensen P., 1995. Individual variation in the behaviour of pigs - noise or functional coping strategies? *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 44, 245-255.
- Jones R.B., Satterlee D.G., Ryder F.H., 1992. Fear and distress in Japanese quail chicks of two lines genetically selected for low or high adrenocortical response to immobilization stress. *Horm. Behav.*, 26, 385-393.
- Koolhaas J.M., Korte S.M., De Boer S.F., Van Der Veegt B.J., Van Reenen C.G., Hopster H., De Jong I.C., Ruis M.A., Blokhuis H.J., 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 23, 925-935.
- Korte S.M., Beuving G., Ruesink W., Blokhuis H.J., 1997. Plasma catecholamine and corticosterone levels during manual restraint in chicks from a high and low feather pecking line of laying hens. *Physiol. Behav.*, 62, 437-441.
- Korte S.M., Ruesink W., Blokhuis H.J., 1999. Heart rate variability during manual restraint in chicks from high- and low-feather pecking lines of laying hens. *Physiol. Behav.*, 65, 649-652.
- Lefcourt A.M., Kahl S., Akers R.M., 1986. Correlation of indices of stress with intensity of electrical shock for cows. *J. Dairy Sci.*, 69, 833-842.
- Lyons D.M., Price E.O., 1987. Relationships between heart rates and behavior of goats in encounters with people. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 18, 363-369.
- Maren S., 2001. Neurobiology of Pavlovian fear conditioning. *Ann. Rev. Neurosci.*, 24, 897-931.
- Márquez C., Nadal R., Armario A., 2006. Influence of reactivity to novelty and anxiety on hypothalamic-pituitary-adrenal and prolactin responses to two different novel environments in adult male rats. *Behav. Brain Res.*, 168, 13-22.
- Mignon-Grasteau S., Roussot O., Delaby C., Faure J.M., Mills A., Leterrier C., Guémené D., Constantin P., Mills M., Lepape G., Beaumont C., 2003. Factorial correspondence analysis of fear-related behaviour traits in Japanese quail. *Behav. Process.*, 61, 69-75.
- Mignon-Grasteau S., Boissy A., Bouix J., Faure J.M., Fisher A.D., Hinch G.N., Jensen P., Le Neindre P., Mormède P., Prunet P., Vandeputte M., Beaumont C., 2005. Genetics of adaptation and domestication in livestock. *Livest. Prod. Sci.*, 93, 3-14.
- 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.
- Mormède P., 1990. Neuroendocrine responses to social stress. In: *Social stress in domestic animals*, Zayan R., Dantzer R. (Eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 203-211.
- Øverli Ø., Harris C.A., Winberg S., 1999. Short-term effects of fights for social dominance and the establishment of dominant-subordinate relationships on brain monoamines and cortisol in rainbow trout. *Brain Behav. Evol.*, 54, 263-275.
- Øverli Ø., Korzan W.J., Höglund E., Winberg S., Bollig H., Watt M., Forster G.L., Barton B.A., Øverli E., Renner K.J., Summers C.H., 2004. Stress coping style predicts aggression and social dominance in rainbow trout. *Horm. Behav.*, 45, 235-241.
- Price E.O., 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *Q. Rev. Biol.*, 59, 1-32.
- Ramos A., Mormède P., 1998. Stress and emotionality: a multidimensional approach. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 22, 33-57.
- Satterlee D.G., Johnson W.A., 1988. Selection of Japanese quail for contrasting blood corticosterone response to immobilization. *Poult. Sci.*, 67, 25-32.
- Sneddon L.U., 2003. The bold and the shy: individual differences in rainbow trout. *J. Fish Biol.*, 62, 971-975.
- Van Raaij M.T., Pit D.S., Balm P.H., Steffens A.B., Van den Thillart G.E., 1996. Behavioral strategy and the physiological stress response in rainbow trout exposed to severe hypoxia. *Horm. Behav.*, 30, 85-92.
- Veissier I., Beaumont C., Lévy F., 2007. Les recherches sur le bien-être animal : buts, méthodologies et finalité. *INRA Prod. Anim.*, 20, 3-10.
- Wilson A.D.M., Stevens E.D., 2005. Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology*, 111, 849-862.

Résumé

La multiplicité des critères susceptibles d'être utilisés pour évaluer l'adaptation comportementale d'un animal à son environnement a motivé l'étude des relations entre réponses physiologiques et comportementales, dans l'espoir que l'identification de telles relations puisse simplifier l'évaluation du bien-être animal. La comparaison d'animaux placés dans des environnements différents et la comparaison d'animaux aux génotypes extrêmes suggèrent l'existence de relations entre certaines réponses physiologiques et comportementales. La possibilité de catégoriser certains animaux selon leur stratégie de réponse adaptative, caractérisée par des associations répétables entre réponses comportementales et physiologiques, conforte cette hypothèse. Cependant, les relations ainsi suggérées semblent difficilement généralisables : il n'existe pas de relation univoque entre les réponses physiologiques et comportementales d'un animal face à une situation perçue comme menaçante. En l'état actuel des connaissances, la prise en compte de manière concomitante de critères physiologiques et comportementaux est essentielle pour apprécier le bien-être d'un animal. A l'avenir, des investigations en génomique fonctionnelle et en neurobiologie pourraient améliorer notre compréhension de ces relations.

Abstract

Animal welfare: What are the relationships between physiological and behavioural measures of adaptation?

Assessing the behavioural adaptation of an animal to its environment is complex, notably because numerous criteria can be taken into consideration. A better understanding of the relationships between criteria, particularly between behavioural and physiological responses, might help reduce the number of parameters required to assess animal welfare. The existence of relationships between behavioural and physiological responses of animals to potentially threatening situations has been suggested both by studies comparing animals reared in different environments and by those comparing animals with extreme genotypes. Moreover, the identification of coping styles in various species has strengthened the idea that physiological and behavioural responses could be related, although the precise laws governing such relationships are still difficult to establish and generalise. Thus, considering the complexity of these relationships, it appears reasonable to consider these two groups of responses as partially independent and as giving complementary information about animal welfare. In the future, the development of complex trait analyses as well as investigation at the level of the brain should improve understanding of the relationships between physiological and behavioural responses.

RICHARD S., AUPERIN B., BOLHUIS J.E., GEVERINK N.A., JONES B.C., LEPAGE O., MIGNON-GRASTEAU S., MORMÈDE P., PRUNET P., BEAUMONT C., 2007. Bien-être animal : quelles relations entre les critères physiologiques et comportementaux d'adaptation ? INRA Prod. Anim., 20, 29-34.

