

Apprentissages olfactifs du lapereau sous la mère

G. COUREAUD¹, D. MONTIGNY¹, A.S. MONCOMBLE¹, B. PATRIS¹, G. PERRIER², B. SCHAAL¹

¹Centre Européen des Sciences du Goût, Equipe d'éthologie, UMR 5170, CNRS, 21000 Dijon, France

²Etablissement National d'Enseignement Supérieur Agronomique, 21000 Dijon, France.

Résumé - Les odeurs jouent un rôle clé dans l'adaptation du lapereau nouveau-né, en influant notamment sur son comportement alimentaire. Des mécanismes prédisposés et des mécanismes d'apprentissage sous-tendent l'orientation du lapereau vers la mère et le succès des tétées. Ces mécanismes fonctionnent en interaction, mais peuvent être dissociés expérimentalement. La signalisation mammaire repose sur un signal phéromonal, actif indépendamment de tout apprentissage. Cette phéromone mammaire agit non seulement comme un signal de déclenchement du comportement de recherche de la mamelle, mais aussi comme un agent facilitateur des apprentissages olfactifs. Par cette fonction, la phéromone mammaire est en mesure de contribuer à l'amélioration chez le lapereau des performances de tétée et de reconnaissance des congénères, et de le préparer aux transitions alimentaires et sociales à venir.

Abstract - Odour learning of rabbit pups under the mother - Odours play a key role in the adaptation of neonatal rabbits by their involvement in the success of sucking behaviour. Predisposed and learning olfactory mechanisms underlie the orientation of pups toward the mother and the nipples. These mechanisms interact, but are experimentally dissociable. Specifically, nipple signalling relies on a pheromonal signal which behavioural activity is independent of learning. But this mammary pheromone is not only a releaser of the nipple-search behaviour. It is also a potent reinforcing agent for olfactory learning. By this latter function, the mammary pheromone contributes to the rapid improvement of sucking and of conspecific recognition performance and it prepares young rabbits to adaptive transitions in individual and social development.

Introduction

A la naissance, les jeunes mammifères sont confrontés à des nécessités physiologiques et éthologiques immédiates qui reposent sur des réponses actives, et parfois automatiques (respiration, contact, succion). Du fait de leur immaturité, ils sont réduits à des actions motrices d'abord incertaines et "fatigables", souvent dominées par des boucles réflexes. Dans tous les cas, le coût énergétique de ces premières réponses est très élevé, et peut rapidement entraîner l'épuisement néonatal en cas d'insuccès de tétée. Toutefois, dans les conditions normales, ces comportements premiers s'améliorent rapidement, en fonction des répétitions, pour s'organiser en séquences fluides qui optimisent le contact avec la mère et la localisation de la mamelle. Toutes les ressources cognitives du jeune organisme sont mobilisées dans cette amélioration rapide des performances précoces.

Parmi les canaux sensoriels qui contrôlent et organisent le comportement néonatal, l'olfaction (fonctionnelle dès le début de toute activité intégrative de l'organisme) joue un rôle essentiel. Dès la vie fœtale, elle intervient pour préparer l'organisme à la l'environnement maternel (Stickrod *et al.*, 1982; Schaal, 2005). Après la naissance, les apprentissages fœtaux sont relayés par des apprentissages olfactifs opérant dans le nid ou lors des contacts avec la mère (Johanson et Hall, 1979, par exemple), qui permettent au jeune de survivre et de suivre une trajectoire adaptative conforme à son espèce.

Chez le lapin nouveau-né, initialement aveugle et sourd, la localisation des tétines repose sur

l'expression d'une séquence stéréotypée de comportements de recherche qui aboutissent à la saisie d'une tétine. Cette séquence est déclenchée par des odorants émis par les lapines allaitantes au niveau de l'abdomen et du lait (Schley, 1976, 1979; Drewett *et al.*, 1982; Coureaud et Schaal, 2000; Coureaud *et al.*, 2001; Coureaud *et al.*, 2003). La perception de ces indices joue un rôle déterminant, puisque le nouveau-né ne dispose que de 3-4 min/jour pour téter, et que la réussite des 2-3 premières tétées conditionne la survie (Coureaud *et al.*, 2000). Les odorants actifs sont de deux types. Premièrement, certains sont acquis par le fœtus qui les détecte, les mémorise, et y répond à la naissance lorsqu'il les retrouve dans les fluides lactés (colostrum, lait). Cette aptitude fœtale, qui prépare le lapereau à répondre à des odorants de l'environnement (notamment alimentaire) maternel, influe directement sur la réussite des premières tétées (Coureaud *et al.*, 2002). Deuxièmement, d'autres odorants actifs sont «prédisposés», c'est-à-dire efficaces sans apprentissage préalable. C'est notamment le cas de la phéromone mammaire (PM), véhiculée dans le lait de la lapine, qui déclenche spontanément le comportement de recherche de la mamelle même chez des lapereaux qui n'y ont jamais été exposés auparavant (Coureaud, 2001; Coureaud *et al.*, 2003; Schaal *et al.*, 2003; Moncomble *et al.*, 2005). Ce premier répertoire d'odeurs immédiatement actives sur le comportement du nouveau-né, est progressivement enrichi par des indices olfactifs nouvellement acquis dans l'environnement changeant des semaines qui suivent la naissance. Différents mécanismes impliqués dans l'élaboration de ces nouvelles acquisitions sont résumés ci-après.

1. Apprentissages olfactifs postnatals au cours de la tétée.

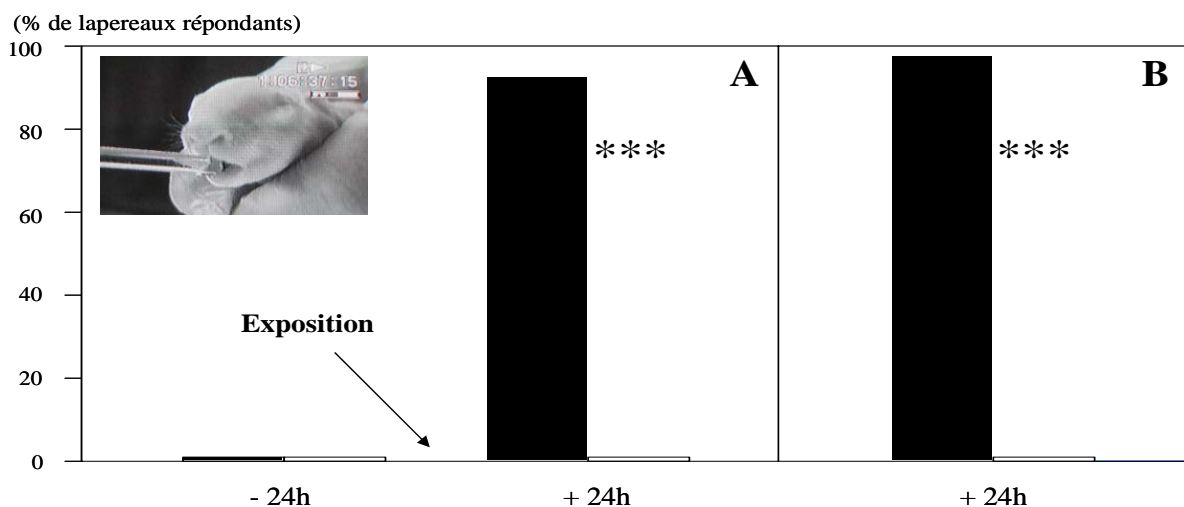
Dès la naissance, le lapereau répond à la PM en exprimant le comportement de recherche de la mamelle. Ce dernier s'améliore néanmoins au cours des premiers jours, le délai de localisation et de prise en bouche des tétes devenant de plus en plus bref (Drewett *et al.*, 1982; Hudson et Distel, 1983). Cette amélioration est, pour partie, liée aux capacités d'apprentissages sensori-moteurs du nouveau-né. En effet, dès les heures qui suivent la naissance, le lapereau peut apprendre un odorant nouveau, dépourvu de signification biologique (eau de cologne, huile de camphre), préalablement badigeonné sur l'abdomen de la mère avant la tétée. Lorsqu'il est représenté aux lapereaux 24h après cette exposition unique, l'odorant engendre une activation générale du comportement néonatal (Ivanitskii, 1958). Cette aptitude à acquérir une odeur nouvelle dans le contexte de la tétée est généralisable à d'autres odorants (citral, Chanel n°5®; Hudson, 1985; Kindermann *et al.*, 1991). Par ailleurs, l'odorant ainsi appris engendre aussi tout ou partie du comportement spécifique de recherche de la mamelle lorsque le lapereau le détecte sur le corps d'une femelle (familiale ou non familiale) ou sur une fourrure de lapin tannée. En somme, le lapereau est apte à acquérir des odorants présents sur la lapine, ce processus d'acquisition étant facilité au cours de la tétée. Les indices appris sont alors en mesure de faciliter la détection de l'arrivée de la mère et d'optimiser la prise lactée lors des tétées suivantes.

Dans le contexte de l'interaction avec le corps de la lapine et de la tétée, plusieurs agents de renforcement (contact avec la fourrure abdominale, exercice de la succion non nutritive, ingestion de lait) sont susceptibles de favoriser l'acquisition des odorants présents. Parmi ces événements, l'acte de succion lui-même a été désigné comme étant la récompense déterminante des apprentissages néonataux (Hudson *et al.*, 2002; Mendoza *et al.*, 2002). Toutefois, la PM étant toujours présente dans les situations d'interaction lapereau-lapine, on ne peut exclure qu'elle soit aussi un agent efficace de renforcement des apprentissages, en particulier olfactifs. Nous avons évalué cette hypothèse dans une série d'études résumées dans ce qui suit.

2. Impact de la PM sur les apprentissages postnatals.

Afin d'évaluer l'action renforçante de la PM sur les apprentissages olfactifs, des lapereaux néo-zélandais x californien (n=40 de 8 portées, âge: 2 jours) ont été exposés au mélange odorant PM+éthyl-acéto-acétate (EAA) pendant 5 min (durée moyenne d'une exposition associée à la tétée naturelle) à l'aide d'un tissu qui en était imprégné. La neutralité de l'EAA est vérifiée 24h avant l'exposition, de même que celle d'un second odorant utilisé comme témoin (furanéol; FUR), dans un test les présentant sur l'extrémité d'une baguette de verre: ces odorants ne déclenchent pas les réponses de recherche-saisie orale typiques du comportement de recherche de la mamelle.

Figure 1. Proportion de lapereaux de 2 jours exprimant le comportement de recherche de la mamelle dans un test d'activation orale les exposant à différents odorants sur une baguette de verre (cf. photo). **A)** Les stimulations sont constituées d'éthyl-acéto-acétate (EAA; barres noires) et de furanéol (barres blanches). Le test est effectué 24h avant et après exposition des lapereaux au mélange odorant phéromone mammaire + EAA (A), ou **B)** 24h après exposition des lapereaux à l'EAA badigeonné sur le ventre de la mère avant la tétée (n=40 lapereaux/essai; analyses statistiques par le test de McNemar, ***: p<0,001).



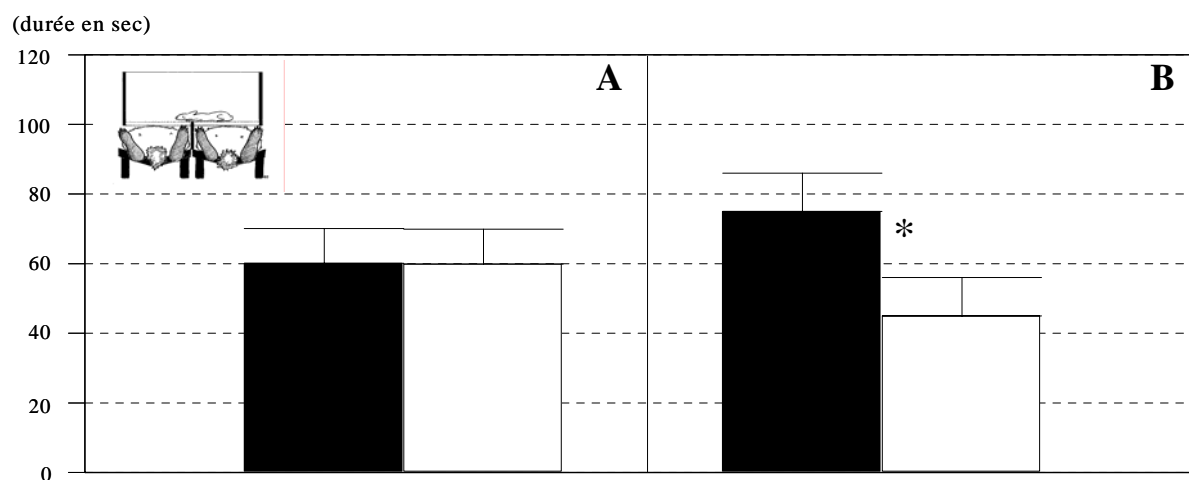
Le test est ensuite répété 24h après l'exposition au mélange odorant, de façon à évaluer l'effet de l'association de la PM et de l'EAA (test de rappel). L'EAA déclenche alors les mouvements de recherche-saisie chez plus de 80% des lapereaux (figure 1A). Une unique association de la PM avec l'EAA suffit donc à conférer à ce dernier la valeur de signal. Cet apprentissage dépend de la présence de la PM, puisque des lapereaux (n=40 de 8 portées; âge: 2 jours) exposés au seul EAA pendant 5 min n'y répondent pas 24h plus tard. Par ailleurs, cet apprentissage est sélectif, puisque les lapereaux ne répondent ensuite qu'à l'EAA associé, mais pas au FUR. La PM suffit donc à elle seule à engendrer chez le lapereau nouveau-né un apprentissage olfactif appétitif en un unique et bref essai. Un point important est que cet apprentissage est aussi efficace, en terme de proportion de lapereaux répondants, que celui de l'EAA badigeonné directement sur l'abdomen de la mère avant la tétée (figure 1B). Ainsi, la PM ici efficace en absence de la femelle et hors contexte de tétée, pourrait avoir le même effet sous la mère, et expliquer l'impact de la tétée sur les apprentissages olfactifs néonataux (Coureaud *et al.*, soumis).

3. Fonctions des apprentissages olfactifs induits par la phéromone mammaire.

Les conséquences adaptatives des apprentissages olfactifs engendrés par la PM sont encore méconnues. On peut néanmoins envisager, par les effets d'entraînement sensoriel qu'ils génèrent, une fonction immédiate de maturation du système olfactif chez cette espèce au développement rapide (Meisami *et al.*, 1990). On peut également faire l'hypothèse qu'ils

contribuent à l'expression de réponses adaptatives du nouveau-né lors des transitions de l'environnement postnatal. Nous avons évalué l'impact des apprentissages olfactifs induits par la PM sur le développement des réponses d'orientation vers la mère. Lorsqu'ils sont soumis à un test de choix olfactif entre leur mère et une femelle allaitante non familière (anesthésiées), des lapereaux de 3 jours d'âge n'expriment pas de préférence. Ce résultat suggère que les lapereaux de cet âge ne différencient pas leur mère d'une autre femelle allaitante, ou s'ils la différencient, qu'ils ne la préfèrent pas à la femelle étrangère. En revanche, ils s'orientent significativement vers la mère si celle-ci porte sur son abdomen une odeur qu'ils ont apprise par association avec la PM 24h avant le test (figure 2; Patris *et al.*, en préparation). L'apprentissage induit par la PM pourrait donc faciliter la discrimination et l'orientation vers la mère (même si cette attirance vers la mère n'est pas spontanément exprimée dans nos conditions de test et d'élevage). Par ailleurs, ces acquisitions PM-induites effectives au cours des premiers jours pourraient aussi avoir des conséquences à plus long terme. Le lapereau peut en effet conserver en mémoire certaines informations acquises précocement et les utiliser lors des transitions ultérieures et majeures du développement, comme par exemple au sevrage (Altbäcker *et al.*, 1995). Cette hypothèse est en cours d'évaluation à l'aide d'épreuves comportementales qui mesurent l'impact d'apprentissages olfactifs néonataux induits par la PM, sur les préférences alimentaires et sociales de l'animal au sevrage et à la maturité sexuelle.

Figure 2. Durées moyennes d'orientation (\pm écarts à la moyenne) de lapereaux de 3 jours dans un test de double-choix olfactif (cf. dessin) de 120 sec opposant leur mère (barres noires) à une femelle allaitante non familière. Le test est effectuée dans les 2-3h qui précèdent la tétée en situation normale (A) ou 24h après que les lapereaux aient appris une odeur en association avec la phéromone mammaire et que cette odeur ait été appliquée sur l'abdomen de la mère immédiatement avant le test (B). (n=20 lapereaux/essai; analyses statistiques par le test t de Student, *: $p<0,05$).



Conclusion

L'adaptation du lapin nouveau-né à son environnement et la réussite de la prise lactée sont dépendantes de deux catégories de signaux odorants auxquels il est exposé sous la mère: des signaux propres à l'environnement maternel (arômes alimentaires) ou à l'environnement de l'espèce (phéromone mammaire). Ces systèmes de communication chimiosensorielle interagissent pour organiser les comportements précoces. En particulier, le système phéromonal facilite les mécanismes d'apprentissage olfactif et permet ainsi d'accroître rapidement le répertoire des odeurs signifiantes pour le jeune animal. La PM interviendrait donc non seulement comme un signal d'optimisation de la survie immédiate du jeune, en tant que déclencheur de son comportement de tétée, mais aussi comme un signal permettant l'anticipation des événements sociaux-alimentaires liés aux stades ultérieurs du développement.

Remerciements.

Nous remercions J.P. Drouet et M. Jouanno (ENESAD, Dijon) pour l'accueil réservé, leur générosité, ainsi que pour les connaissances partagées et l'aide qu'ils nous ont toujours accordées.

Références

- ALTBACKER V., HUDSON R., BILKO A., 1995. Rabbit mothers' diet influence pups' later food choice. *Ethology*, 99, 107-116.
- COUREAUD G., 2001. La régulation olfactive de la prise lactée chez le lapereau: caractérisation éthologique et chimique d'un signal phéromonal. *Thèse, Université Paris 13*, 215 pages.
- COUREAUD G., SCHAAL B., 2000. Attraction response of newborn rabbits to body odours of adults differing in sex and physiological state. *Dev. Psychobiol.*, 36, 271-281.
- COUREAUD G., SCHAAL B., COUDERT P., RIDEAU P., FORTUN-LAMOTHE L., HUDSON R. ORGEUR P., 2000. Immediately postnatal sucking in the rabbit: Its influence on pup survival and growth. *Reprod. Nutr. Dev.*, 40, 19-32.
- COUREAUD G., SCHAAL B., LANGLOIS D., PERRIER G., 2001. Responsiveness of newborn rabbits to surface odour cues from females differing in lactational state and to milk. *Anim. Behav.*, 61, 153-162.
- COUREAUD G., SCHAAL B., HUDSON R., ORGEUR P., COUDERT P., 2002. Transnatal olfactory continuity in the rabbit: behavioral evidence and short-term consequence of its disruption. *Dev. Psychobiol.*, 40, 372-390.
- COUREAUD G., FORTUN-LAMOTHE L., LANGLOIS D., SCHAAL B., 2003. Communication odorante et phéromonale à finalité alimentaire entre la lapine et les lapereaux. *10èmes Journ. Rech. Cunicole Fr.*, Paris, 19-20/11, 107-110. ITAVI Ed., Paris.
- COUREAUD G., MONCOMBLE A.S., MONTIGNY D., PERRIER G., SCHAAL B., soumis. Instant learning engagement: a new asset for mammalian pheromones.
- DREWETT R.F., KENDRICK K.M., SANDERS D.J., TREW A.M., 1982. A quantitative analysis of the feeding behaviour of suckling rabbits. *Dev. Psychobiol.*, 15, 25-32.
- HUDSON R., 1985. Do newborn rabbits learn the odor stimuli releasing nipple-search behaviour? *Dev. Psychobiol.*, 18, 575-585.
- HUDSON R., DISTEL H., 1983. Nipple location by newborn rabbits: Evidence for pheromonal guidance. *Behaviour*, 82, 260-275.
- HUDSON R., LABRA-CARDERO D., MENDOZA-SOLOVNA A., 2002. Suckling, not milk, is important for the rapid learning of nipple-search odors in newborn rabbits. *Dev. Psychobiol.*, 41, 226-235.
- IVANITSKII A.M., 1958. The morphophysiological investigation of development of conditioned alimentary reactions in rabbits during ontogenesis. In: *Experimental studies of higher nervous activity in man and animals*. Physiological Series, Vol. 4, 126-141. Israel Program for Scientific Translations Ltd.
- JOHANSON I.B., HALL W.B., 1979. Appetitive learning in 1-day-old rat pups. *Science*, 205, 41-421.
- KINDERMANN U., GERVAIS R., HUDSON R. 1991. Rapid odor conditioning in newborn rabbits: Amnesic effect of hypothermia. *Physiol. Behav.*, 50, 457-460.
- MEISAMI E., LOUIE J., HUDSON R., DISTEL H., 1990. A morphometric comparison of the olfactory epithelium of newborn and weanling rabbits. *Cell Tissue Res.*, 262, 89-97.
- MENDOZA A., COUREAUD G., HUDSON R., 2002. Rapid learning of suckling odors in newborn rabbits: Reinforcers and time course of consolidation. *Dev. Psychobiol.*, 41, 86.
- MONCOMBLE A.S., COUREAUD G., QUENNEDEY B., LANGLOIS D., PERRIER G., BROSSUT R., SCHAAL B., 2005. The mammary pheromone of the rabbit: where does it come from? *Anim. Behav.*, 69, 29-38. 2005.
- PATRIS B., COUREAUD G., SCHAAL B.,. Pheromone-induced odour learning in newborn rabbits: potential impact on social attraction. (en preparation)
- SCHAAL B., 2005. From amnion to colostrum to milk: Odour bridging in early developmental transitions. In B. Hopkins et S. Johnson (Eds.), *Prenatal Development of Postnatal Functions*. pp. 52-102. Praeger, Westport, CT.
- SCHAAL B., COUREAUD G., LANGLOIS D., GINIES C., SÉMON E., PERRIER G., 2003. The mammary pheromone of the rabbit: Chemical and behavioural characterisation. *Nature*, 424, 68-72.
- SCHLEY P., 1976. *Untersuchungen zur künstlichen Aufzucht von Hauskaninchen*. Thèse d'habilitation inédite, University of Giessen.
- SCHLEY P., 1979. Olfaction and suckling behavior in young rabbits. *Proc. World Lago. Conf.*, Guelph, Canada, 291-294.
- STICKROD G., KIMBLE D.P., SMOTHERMAN W.P. 1982. In utero taste/odor aversion conditioning in the rat. *Physiol. Behav.*, 28, 5-7.