

Année 2010



**L'ONTOGENESE CHEZ UNE ESPECE
"NIDICOLE", LE CHIEN, *Canis familiaris***

THESE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le.....

par

Arnaud, Sylvain, Dominique LOUBIERE

Né le 19 octobre 1985 à Clamart (Hauts-de-Seine)

JURY

Président : M.

Professeur à la Faculté de Médecine de CRETEIL

Membres

Directeur : Mr Bertrand Deputte

Professeur d'éthologie à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

Assesseur : Mme Hélène Combrisson

Professeur de physiologie à l'Ecole Nationale vétérinaire d'Alfort

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

Directeur : M. le Professeur MIALOT Jean-Paul

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard

Professeurs honoraires: MM. BRUGERE Henri, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François

LE BARS Henri, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, ROZIER Jacques,

DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)

- **Chef du département : Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences**

<p>- UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur M. DEGUEURCE Christophe, Professeur Mme ROBERT Céline, Maître de conférences M. CHATEAU Henry, Maître de conférences*</p> <p>- UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur M. FREYBURGER Ludovic, Maître de conférences</p> <p>- UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE Mme COMBRISSEON Hélène, Professeur* M. TIRET Laurent, Maître de conférences Mme STORCK-PILOT Fanny, Maître de conférences</p> <p>- UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur M. TISSIER Renaud, Maître de conférences* M. PERROT Sébastien, Maître de conférences</p> <p>- DISCIPLINE : ETHOLOGIE M. DEPUTTE Bertrand, Professeur</p>	<p>- UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur * Mme BERNEX Florence, Maître de conférences Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences M. REYES GOMEZ Edouard, Maître de conférences contractuel</p> <p>- UNITE DE VIROLOGIE M. ELOIT Marc, Professeur * Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences</p> <p>- UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences*</p> <p>- UNITE DE BIOCHIMIE M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences* M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences</p> <p>- DISCIPLINE : ANGLAIS Mme CONAN Muriel, Professeur certifié</p> <p>- DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE M. PHILIPS, Professeur certifié</p>
---	--

DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)

- **Chef du département : M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur**

<p>- UNITE DE MEDECINE M. POUCHELON Jean-Louis, Professeur* Mme CHETBOUL Valérie, Professeur M. BLOT Stéphane, Professeur M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences Mme MAUREY Christelle, Maître de conférences Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel</p> <p>- UNITE DE CLINIQUE EQUINE M. DENOIX Jean-Marie, Professeur M. AUDIGIE Fabrice, Professeur* Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier Mlle CHRISTMANN Undine, Maître de conférences Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel Mme PRADIER Sophie, Maître de conférences contractuel M. CARNICER David, Maître de conférences contractuel</p> <p>- UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, Professeur (rattachée au DPASP) M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences* M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP) M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP) Mme DEGUILLAUME Laure, Maître de conférences contractuel (rattachée au DPASP)</p> <p>- DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS Mme Françoise ROUX, Maître de conférences</p>	<p>- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE M. FAYOLLE Pascal, Professeur * M. MOISSONNIER Pierre, Professeur M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences M. NIEBAUER Gert, Professeur contractuel Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences Mme RAVARY-PLUMIOEN Bérange, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences M. JARDEL Nicolas, Praticien hospitalier</p> <p>- UNITE D'IMAGERIE MEDICALE Mme BEGON Dominique, Professeur* Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier</p> <p>- DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences</p> <p>- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES M. CHERMETTE René, Professeur * M. POLACK Bruno, Maître de conférences M. GUILLOT Jacques, Professeur Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences Mme HALOS Lénéig, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. HUBERT Blaise, Praticien hospitalier</p> <p>- UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel</p> <p>- DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION M. PARAGON Bernard, Professeur</p>
---	--

DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)

- **Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur**

<p>- UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES M. BENET Jean-Jacques, Professeur* Mme HADDAD/ HOANG-XUAN Nadia, Professeur Mme DUFOUR Barbara, Professeur Melle PRAUD Anne, Maître de conférences contractuel</p> <p>- UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE M. BOLNOT François, Maître de conférences * M. CARLIER Vincent, Professeur Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences</p> <p>- DISCIPLINE : BIOSTATISTIQUES M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences contractuel</p>	<p>- UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE M. COURREAU Jean-François, Professeur M. BOSSE Philippe, Professeur Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur Mme LEROY Isabelle, Maître de conférences M. ARNE Pascal, Maître de conférences M. PONTER Andrew, Professeur*</p> <p>- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences Mme BRUGERE-PICOUX Jeanne, Professeur (rattachée au DSBP) M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences M. ADJOU Karim, Maître de conférences * M. BELBIS Guillaume, Maître de conférences contractuel</p>
---	---

* Responsable de l'Unité

REMERCIEMENTS

Au professeur

De la faculté de Médecine de Créteil

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse,
Hommage respectueux.

Au professeur Bertrand Deputte,

De l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,

Pour m'avoir confié ce travail,
Hommage respectueux.

Au professeur Hélène Combrisson,

De l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort,

Pour avoir accepté de participer à notre jury de thèse,
Sincères remerciements.

A mon bien-aimé oncle Jean-Marc, parti trop tôt. J'ai fêté à tes côtés mon entrée dans cette Ecole et je ne peux que te rendre hommage en la quittant.

A mes parents, sans qui je ne serais pas là aujourd'hui. Vous m'avez toujours soutenu quelles que soient les situations. Voyez dans ce travail l'accomplissement d'un rêve d'enfance qui aurait été impossible sans vous. Voyez-y également, l'expression d'une infinie gratitude.

A mes deux frères, Guillaume et Matthieu, avec qui j'ai grandi et vécu tant de choses. Merci pour ce que vous êtes.

A mes grands parents, cousins et tous les autres membres de la famille, avec une mention spéciale pour notre Fafouille nationale.

A ma Pamper, mon Cabri , ma Loute. A toi l'élue de mon cœur, à toi qui partage ma vie. J'inventerai toutes les pitreries du monde pour continuer à te faire rire.

A Jo, Julien, Pierrot et Rodolphe, sans qui la vie ne vaudrait pas la peine d'être vécue. La flamme de la communauté brûlera toujours au fond de moi.

A mes Anciennes et à mes plus chers amis Alforiens : Leo, Emilie, Benoit, Charlotte, Bouby, Stéphanie, Coco, Picsou, Wb, Bérengère, Aurélien, Julien, Marc, Lucie et tous ceux que j'oublie. Ces quelques années n'auraient pas été les mêmes sans vous.

Aux deux plus merveilleuses poulottes que les traditions m'ont offert : Amandine et Fanny. Sachez, chères poulottes, que vous me comblez de fierté et que la porte de votre ancien restera toujours ouverte.

A mes amis Marie-Hélène et Seb, pour tous les moments magiques passés à vos côtés.

Aux docteurs Bernard Jaubertie et Olivier Sicard, ainsi qu'à Christine Fauconnet, qui m'offrent la meilleure entrée en matière dans le monde vétérinaire que j'aurais pu imaginer.

A mon plus fidèle compagnon, Elvis, et son aîné, Lucky.

A tous ceux que je n'ai pu citer...

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES.....	3
LISTE DES TABLEAUX	3
INTRODUCTION.....	5
I) ONTOGENESE NEUROLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE CHEZ LE CHIEN.....	9
A) Chronologie de développement structural du système nerveux central du chien.....	9
B) Chronologie de développement de l'électroencéphalogramme et de la thermorégulation.....	11
C) Chronologie de développement des organes des sens.	13
1) <i>Vision</i>	13
2) <i>Audition</i>	15
4) <i>Olfaction</i>	16
3) <i>Gustation</i>	16
5) <i>Tact, nociception et sensibilité thermique</i>	17
C) Chronologie de développement des capacités locomotrices.	20
E) Comparaison du développement du chien, espèce nidicole, à celui du mouton, une espèce nidifuge.....	23
II) ONTOGENESE COMPORTEMENTALE ET SOCIALE.....	29
A) Ontogénèse comportementale et sociale du chien.....	29
B) Comparaison avec l'agneau.....	31
CONCLUSION.....	35
ANNEXE	37
BIBLIOGRAPHIE.....	39

LISTE DES FIGURES

- Figure 1** : Distinction entre une espèce nidicole et une espèce nidifuge.
- Figure 2** : Mécanismes physiologiques et neurologiques mis en jeu lors de la production d'un comportement.
- Figure 3** : Subdivisions de l'ontogénèse.
- Figure 4** : Evolution de l'électro-encéphalogramme du chiot, au cours de l'ontogénèse.
- Figure 5** : Développement de la vision chez le chiot : Données cliniques, histologiques et fonctionnelles.
- Figure 6** : Développement de l'audition chez le chiot : Données cliniques, anatomiques et fonctionnelles.
- Figure 7** : Sensibilités tactile, nociceptive et thermique du chiot.
- Figure 8** : Chronologie de développement de l'équilibre et des capacités locomotrices chez le chien.
- Figure 9** : Courbes de croissance comparée du chiot et de l'agneau.
- Figure 10** : Evolution qualitative du développement neurologique chez le chiot et l'agneau.
- Figure 11** : Evolution qualitative de la distance mère-jeune au cours du temps.
- Figure 12** : Comparaison de l'ontogénèse du chien et du mouton les 10 premiers mois de vie.

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1** : Chronologie de développement structural de l'encéphale chez le chien, *Canis familiaris*.
- Tableau 2** : Sensibilités tactile, nociceptive et thermique du chiot.
- Tableau 3** : Age d'apparition des capacités sensorielles et locomotrices chez le chiot et l'agneau.

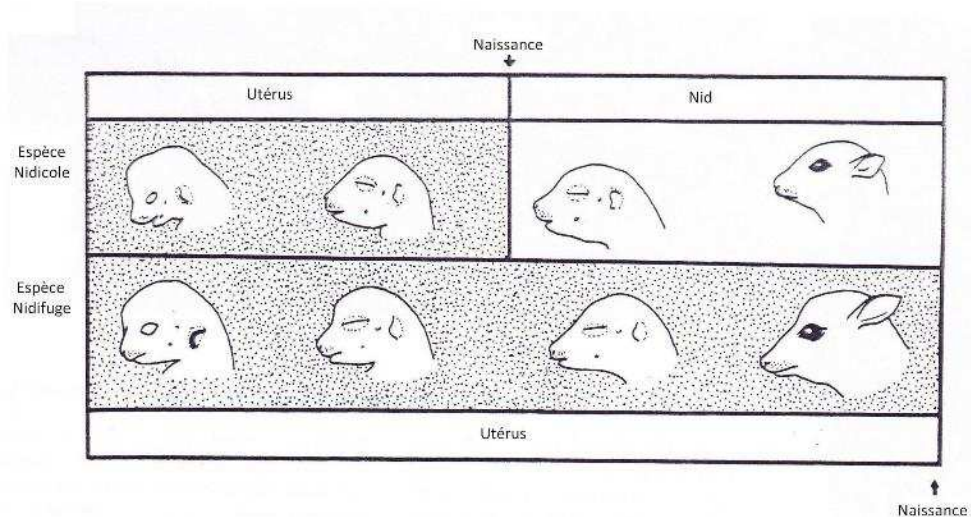
INTRODUCTION

Des travaux en phylogénèse moléculaire ont montré que le chien, *Canis familiaris*, tel que nous le connaissons aujourd'hui, et le loup, *Canis lupus*, auraient un ancêtre commun. Leur divergence a eu lieu vers 135 000 ans BP mais plus probablement vers 16 500 ans (VILA *et al.*, 1997 ; PANG *et al.*, 2009). Le premier chien ne devait probablement pas être très différent d'un loup. Les deux espèces partagent de grandes similitudes morphologiques, comportementales, voire sociales. De plus, dans la mesure où ces deux espèces continuent à s'accoupler entre elles et à être interfécondes, le débat demeure d'en faire une seule espèce (et 2 sous-espèces) ou deux espèces. Le chien et le loup ont en commun de nombreux traits d'histoire de vie, en relation avec le comportement reproducteur, notamment la durée de la gestation (mais il existe des différences dans le nombre annuel d'œstrus) et essentiellement un caractère de "nidicole" ("Altricial" chez les anglo-saxons). Chez les espèces possédant ce trait d'histoire de vie, les nouveau-nés naissent dans un nid (une "tanière" chez les canidés, endroit retiré, caché, voire souterrain ; MECH et BOITANI, 2003). Ils sont donc plusieurs et forment une portée d'un nombre variable allant de 2 à 10, selon les espèces – loup ou chien- et selon les races de chiens. A la naissance, les nouveau-nés sont dans un état quasi-embryonnaire, après une courte gestation (63 jours). Aveugles, sourds et incapables de se mouvoir, en rampant sur plus de quelques mètres, les nouveaux-nés passent leurs premières semaines dans la "tanière", protégés et nourris par leur mère.

Après une gestation de 5 mois, l'agneau, *Ovis aries*, seul, généralement, voire parfois avec un jumeau, peut déjà voir, entendre et se déplacer comme un adulte quelques heures après la mise-bas. Cette différence de maturité a été théorisée par la dichotomie nidicole/nidifuge, " Altricial / Precocial " des anglo-saxons (Fig. 1 ; MARTIN, 1975).

A l'opposé des femelles d'espèces nidicoles, celles des espèces nidifuges, ou " précoces " (" Precocial "), ne construisent pas de nid. Il s'instaure par ailleurs une relation exclusive, qualifiée d' "Attachement" (BOWLBY, 1958 ; HARLOW, 1961), entre le jeune et sa mère (*Annexe*).

Figure 1 : Distinction entre une espèce nidicole et une espèce nidifuge (d'après Martin, 1990).



Cette différence de maturité étant constatée, on peut se demander quand le chiot atteint un stade de développement similaire à celui de l'agneau nouveau-né. Ses premières semaines de vie se déroulent au sein d'une portée. Dans les conditions d'élevage, la réglementation impose un âge minimal de 8 semaines pour l'adoption. Celle-ci constitue un véritable changement, une étape charnière pour le futur chien de compagnie, ce qui nous amène à nous poser de nouvelles questions, auxquelles nous tenterons de répondre dans ce travail. Quel est le degré de développement d'un jeune chiot, mâle ou femelle, à 8 semaines (ou autour de 8 semaines) au moment où il est sorti de son milieu social pour être placé dans un environnement non seulement nouveau mais aussi interspécifique? Est-ce que ce stade de développement est plus précoce ou plus avancé que celui d'un jeune agneau quand il commence à construire, très précocement, sa "figure d'attachement" ? Ce minimum de 8 semaines se justifie-t-il d'un point de vue éthologique ?

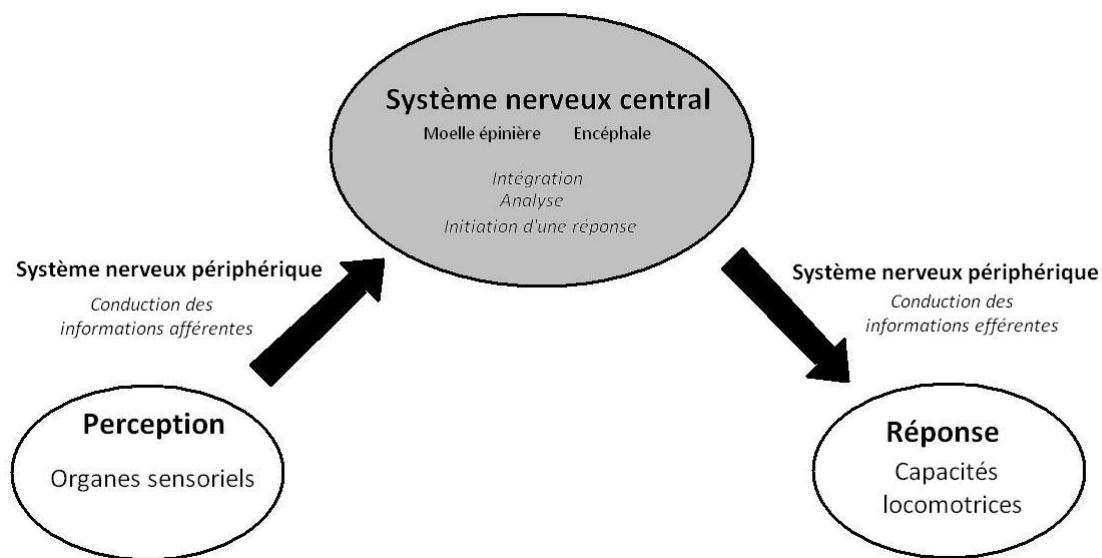
Le mouton, espèce nidifuge, nous permettra la comparaison avec le chien, espèce nidicole. Nous l'avons choisi car c'est une espèce relativement bien documentée dans la littérature. Notre problématique suggère d'envisager le développement du chiot sous de multiples angles. En d'autres termes, nous envisagerons l'ontogénèse du chien, c'est-à-dire la construction d'un organisme de cette espèce. L'ontogénèse, englobant tous les processus de croissance et de développement, peut se décliner sous plusieurs volets : psychologique, cognitif, ou plus globalement comportemental.

Le développement comportemental a alimenté de nombreux débats. Certains considèrent que le comportement est largement déterminé génétiquement (LORENZ, 1965 cité par CAMPAN et SCAPINI, 2002). Comment alors expliquer les variations individuelles ? TNBERGEN (1971) propose, quant à lui, que, au delà des similitudes interindividuelles, dues aux contraintes phylogénétiques, les différences individuelles proviennent des phénomènes d'apprentissage qui ont peu de chances d'être identiques entre 2 individus. Poussant cet argument à l'extrême, SKINNER (cité par McFARLAND, 2009), considère, quant à lui, que tout comportement est le fruit d'apprentissage, en tant qu'adaptation à l'environnement. Cette vision n'explique pas la spécificité propre à une espèce. La théorie la plus recevable reste celle de SCHNEIRLA (cité par LERHMAN, 1970), correspondant, en quelque sorte, à une synthèse des deux extrêmes : il y a interaction entre l'organisme qui se développe et le milieu où il se développe, définissant alors une épigénèse probabiliste laissant toute latitude à une variabilité individuelle dans les limites de ce que permet le génotype (LEHRMAN, 1970).

Le comportement est un phénomène complexe d'interaction entre un organisme et son milieu de vie (CAMPAN et SCAPINI, 2002). Cette interaction nécessite certaines aptitudes sans lesquelles elle n'existerait pas (Fig. 2). L'animal doit être capable de prendre connaissance de son environnement par un équipement sensoriel qui lui est propre. Ces informations sensorielles doivent ensuite pouvoir être conduites, traitées puis analysées par des structures nerveuses. Enfin, la réponse dépendra des facultés, notamment locomotrices, de

l'animal, expression de son héritage phylogénétique et génétique. Le système nerveux occupe une place centrale dans cette séquence. Les informations afférentes y sont intégrées tandis que les efférentes y prennent naissance. La mise en mémoire des interactions permet à l'animal de se constituer une expérience.

Figure 2 : Mécanismes physiologiques et neurologiques mis en jeu lors de la production d'un comportement.

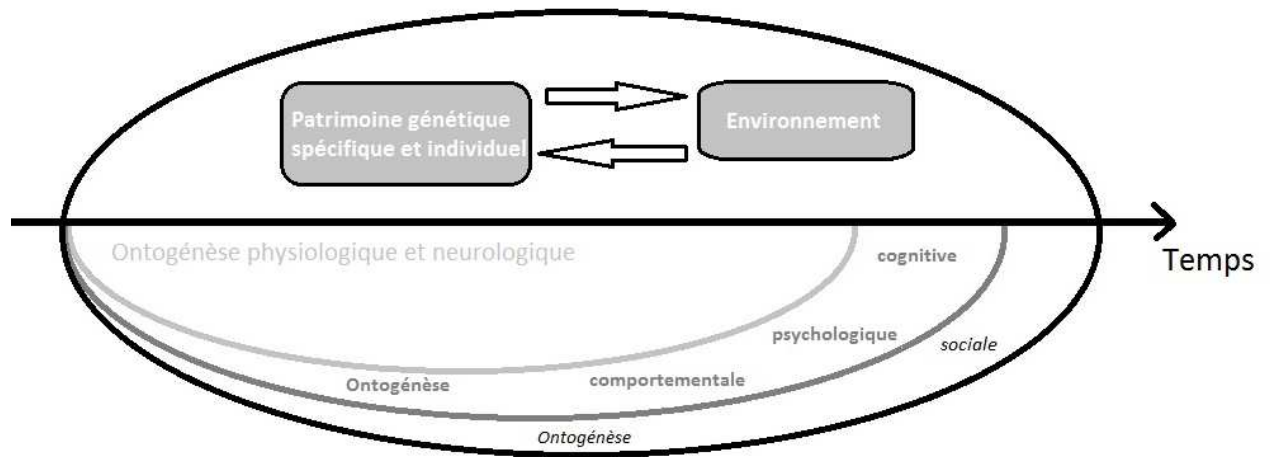


Ainsi, l'expression d'un comportement n'est possible que si ces capacités sous-jacentes (perception, intégration, locomotion,...) sont suffisamment développées. C'est ainsi que BEAVER (1982) affirme que "tout comportement exprimé par le chien dépend de l'état de son système nerveux".

Or, le chiot est immature physiologiquement à la naissance (Fig. 1). L'étude de la chronologie de développement de ces facultés fondamentales s'impose donc comme une étape préalable obligatoire. DEPUTTE (2000) utilise l'image des poupées russes pour illustrer le concept de l'ontogénèse, où chaque volet permet la mise en place du suivant (Fig. 3). L'ontogénèse comportementale ne peut en effet se concevoir qu'en relation avec le développement physiologique et neurologique. Par exemple, un chiot ne peut uriner dans un endroit privilégié que s'il peut se déplacer suffisamment loin de son lieu de repos. L'ontogénèse sociale s'articule de la même façon sur l'ontogénèse comportementale : les chiots interagissent entre eux en exprimant leurs comportements. Nous envisagerons donc

successivement l'ontogénèse neurologique et physiologique, puis l'ontogénèse comportementale et sociale.

Figure 3 : Subdivisions de l'ontogénèse.



Adapté de Deputte (2000)

I) Ontogénèse neurologique et physiologique chez le chien.

A) Chronologie de développement structural du système nerveux central du chien.

Les travaux de références traitant du développement neurologique du chien sont anciens et difficiles à trouver. Les connaissances actuelles seraient bien faibles sans les travaux de FOX (1963-1971). Celui-ci a étudié le développement neurologique du chien en le rapprochant du développement comportemental, plus étudié à l'époque par SCOTT et FULLER (1965).

A la naissance, toutes les parties de l'encéphale sont formées mais dans des proportions différentes de celles d'un adulte (Tab. 1). Le cortex moteur est développé et seuls les nerfs crâniens permettant la tétée, la sensibilité de la face et l'équilibre sont myélinisés (FOX, 1963b, 1971a ; FOX *et al.*, 1966) Rappelons que la myélinisation des nerfs assure une conduction rapide de l'influx. Elle permet donc une meilleure transmission des informations sensibles et motrices garantissant l'efficacité des capacités correspondantes et modulant l'importance des stimulations afférentes.

Si le cerveau du chiot évolue peu durant les quinze premiers jours, des changements spectaculaires ont lieu entre le 16ième et le 28ième jour (FOX, 1963b, 1964a, 1971b ; FOX *et al.*, 1967). Croissance rapide, différenciation des neurones, et myélinisation des axones sont les principaux phénomènes observés. La composition biochimique de l'encéphale change également rapidement : les taux d'acides aminés, de lipides, et d'ADN augmentent (DRAVID *et al.*, 1965 ; HIMWICH et FAZEKAS, 1941 ; MANDEL *et al.*, 1962). Ces données nous permettent de dégager une notion importante : même si la maturation des neurones corticaux est rapide ; MOUSTAFFA (1996) montre que l'organisation histologique du cortex cérébelleux d'un chiot est identique à celle d'un adulte à partir de 45 jours ; la myélinisation du cortex du chien est un phénomène beaucoup plus progressif, puisqu'elle n'est complète qu'à 9 mois (FOX, 1971a, 1971b). Par comparaison, YAKOVLEV et LECOURE (1967) ont montré qu'elle se terminait à 30 ans chez l'homme. La myélinisation de l'encéphale est le phénomène principal ayant lieu à partir du 28ième jour (Tab. 1), sa croissance se faisant plus lentement et progressivement (FOX, 1963b).

Tableau 1 : Chronologie de développement structural de l'encéphale chez le chien, *Canis familiaris*.

Age	0-14 jours	14-21 jours	21-28 jours	28 - 42 jours	> 42 jours
Augmentation du poids de l'encéphale	Lent	Rapide			Lente
Longueur/Largeur	1	1	↑/Rapide	Adulte à 6 semaines	
Pourcentage de matière sèche	10%	12%	14%	18%	20% à 8 semaines Adulte
Anatomie	-Cortex moteur +++ -Lobes occipitaux, frontaux et temporaux peu développés -Circonvolutions présentes	-Creusements des circonvolutions -Différentiation rapide des aires corticales	-Développement rapide des lobes frontaux et occipitaux=> ↑longueur -Développement cortex	idem	Proportion cortex/encéphale adulte à 12 semaines
Développement Neuronal	Différentiation neuronale	-Croissance neuronale rapide -Arborisation dendritique +++ -↑épaisseur -↑densité cellulaire <i>Evolution rapide</i>		-Arrêt croissance neuronale - Maturation terminale -Organisation finale des dendrites Maturité à 6 semaines dans les aires motrices visuelles et auditives <i>Evolution lente</i>	
Myélinisation	-Structures sous corticales -Nerfs facial, trijumeaux et partie vestibulaire du nerf vestibulo-cochléaire myélinisés à la naissance <i>Premier cycle de myélinisation</i>		Détection myéline dans les aires somato-sensorielles	Myélinisation cortex visuel et auditif à 6 semaines	Myéline sur l'ensemble du cortex à 10 semaines mais maturité à 9 mois <i>Second cycle de myélinisation</i>
Biochimie	Augmentation rapide du taux d'ADN et d'ARN				
	Augmentation rapide du taux d'acides aminés et de lipides				
	Métabolisme glucose => Adulte				

Références : **Croissance et anatomie de l'encéphale** : Fox (1963b, 1964b, 1971a, 1971b). **Myélinisation** : Fox (1971a, 1971b), Fox *et al.* (1966). **Développement neuronal** : Fox (1971a, 1971b), Fox *et al.* (1967). **Biochimie** : Dravid *et al.* (1965), Himwich et Fazekas (1941), Mandel *et al.* (1962)

La myélinisation de la moelle épinière a de la même façon lieu progressivement. Elle est plus précoce en région cervicale et dans les racines motrices (FOX *et al.*, 1967). Les faisceaux cortico-spinaux et grâcles assurent une bonne coordination motrice. Ce sont les derniers faisceaux à se myéliniser. Ce phénomène débute à 6 semaines. SWALLOW et GRIFFITH (1977) ont montré que la vitesse de conduction nerveuse au niveau du nerf sciatique n'atteint sa valeur adulte qu'entre 6 mois et 1 an. Cette vitesse est fonction du diamètre et de la myélinisation des fibres. Les auteurs en ont donc conclu que la moelle épinière, comme l'encéphale (Tab. 1), continue sa maturation (croissance et myélinisation) pendant la première année de vie.

Nous pouvons donc conclure de cette étude que le cerveau d'un chiot présente les mêmes caractéristiques structurales qu'un adulte à 6 semaines, bien qu'une maturation discrète plus graduelle, marquée par la myélinisation, ait lieu ultérieurement (Tab. 1). Peut-on en conclure que cette similitude structurale conduit à une similitude fonctionnelle ? L'étude fonctionnelle des capacités neurologiques peuvent seules permettre de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse.

B) Chronologie de développement de l'électroencéphalogramme et de la thermorégulation.

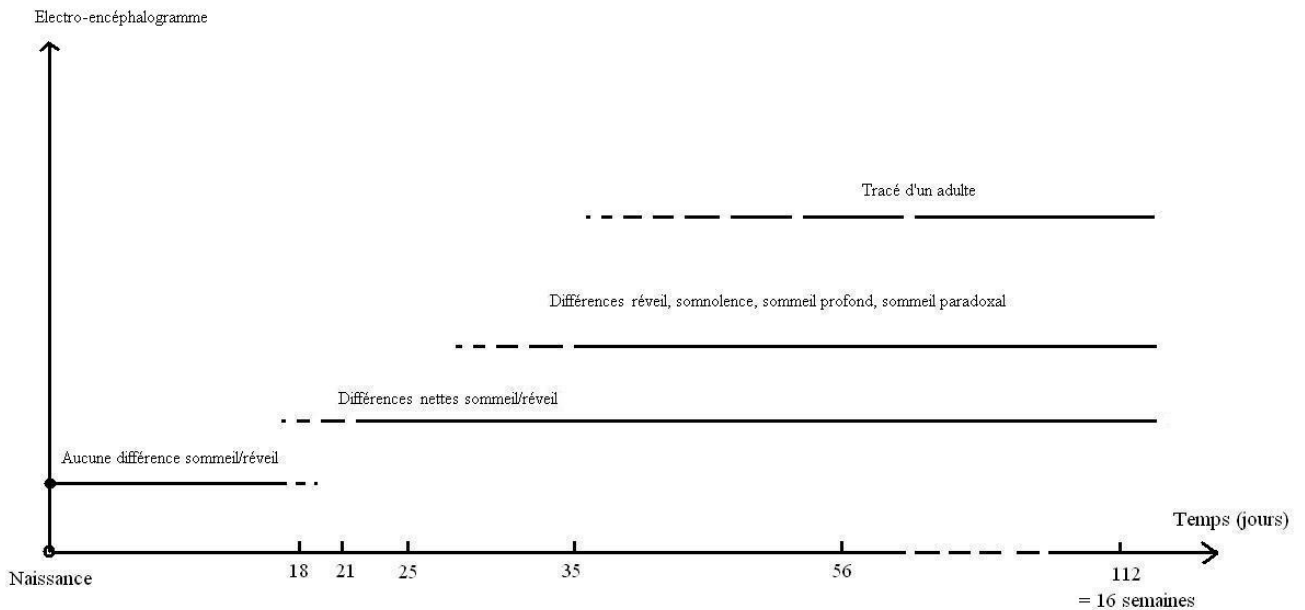
Avant d'envisager les grandes capacités que sont la perception et la locomotion, il est possible de dégager certains éléments de réponse en étudiant l'état de conscience et la thermorégulation.

L'état d'éveil de l'animal peut être abordé par les enregistrements électroencéphalographiques (EEG). Cette technique permet d'enregistrer l'activité électrique du cerveau et de connaître l'état de conscience d'un animal.

FOX (1967b, 1967c) a étudié le développement des tracés EEG chez des chiens à partir de leurs naissances. Jusqu'à 18 jours, l'EEG est monomorphe : les chiots passent brusquement du sommeil (qualifié "d'actif") à l'éveil, et inversement, sans transition (Fig. 4). Les caractéristiques du tracé d'un adulte apparaissent à partir de 5 semaines mais il faut attendre 8 semaines avant de pouvoir considérer l'EEG comme présentant les mêmes caractéristiques que celui d'un sujet adulte.

Un autre aspect important du développement du fonctionnement du système nerveux concerne la proportion de sommeil paradoxal dans le temps de sommeil. Le sommeil paradoxal joue un rôle dans la maturation du cerveau, permettant la mise en place et le développement des circuits nerveux (ROFFWARG *et al.*, 1966).

Figure 4 : Evolution de l'électro-encéphalogramme du chiot, au cours de l'ontogenèse.



Références : Fox (1967b, 1967c), Fox et Stanton (1967). Analyses : Beaver (1998), Breazile (1978).

Des études menées sur le chat et le rat, qui sont également des espèces nidicoles, ont montré que, chez le nouveau-né, le sommeil paradoxal représente 90 à 95 % du temps en sommeil. La proportion de celui-ci atteint sa valeur adulte de 20 % au bout d'1 mois (JOUVET, 1972 cité par SIEGEL, 2002). A l'opposé, chez les espèces nidifuges, comme le mouton, la proportion de sommeil paradoxal est proche de celle d'un adulte dès la naissance.

Ce développement a donc lieu, *in utero* chez le mouton. ROFFWARG *et al.* (1966) ont émis l'hypothèse selon laquelle l'établissement des circuits synaptiques nécessaires aux comportements spécifiques présents dès la naissance a lieu durant le sommeil paradoxal. Nous pouvons supposer que cette maturation des rythmes de sommeil a lieu en partie durant les premières semaines de vie chez le chien, bien que certaines ambiguïtés doivent être signalées. FOX et STANTON (1967) utilisent le terme de sommeil "actif", comme nous l'avons vu plus haut, mais ne parlent pas de sommeil "paradoxal". Il serait donc intéressant d'envisager de déterminer si "sommeil actif" et "sommeil paradoxal" sont bien synonymes.

Le chiot nouveau-né présente une résistance à l'anoxie supérieure à l'adulte (JILEK *et al.*, 1966). Cette résistance s'affaiblit progressivement au cours de l'ontogenèse pour disparaître vers 28 jours, date à laquelle la résistance à l'anoxie du chiot devient identique à celle de l'adulte (JILEK *et al.*, 1966). Le chiot ne devient capable de réguler sa température qu'à l'âge de 3 semaines (CRIGHTON, 1969).

C) Chronologie de développement des organes des sens.

Il ne s'agit pas ici de présenter une étude exhaustive de la maturation des organes des sens mais de connaître le niveau de perception d'un chiot à un instant *t* du développement toujours dans la perspective de la comparaison avec cette chronologie chez une espèce nidifuge.

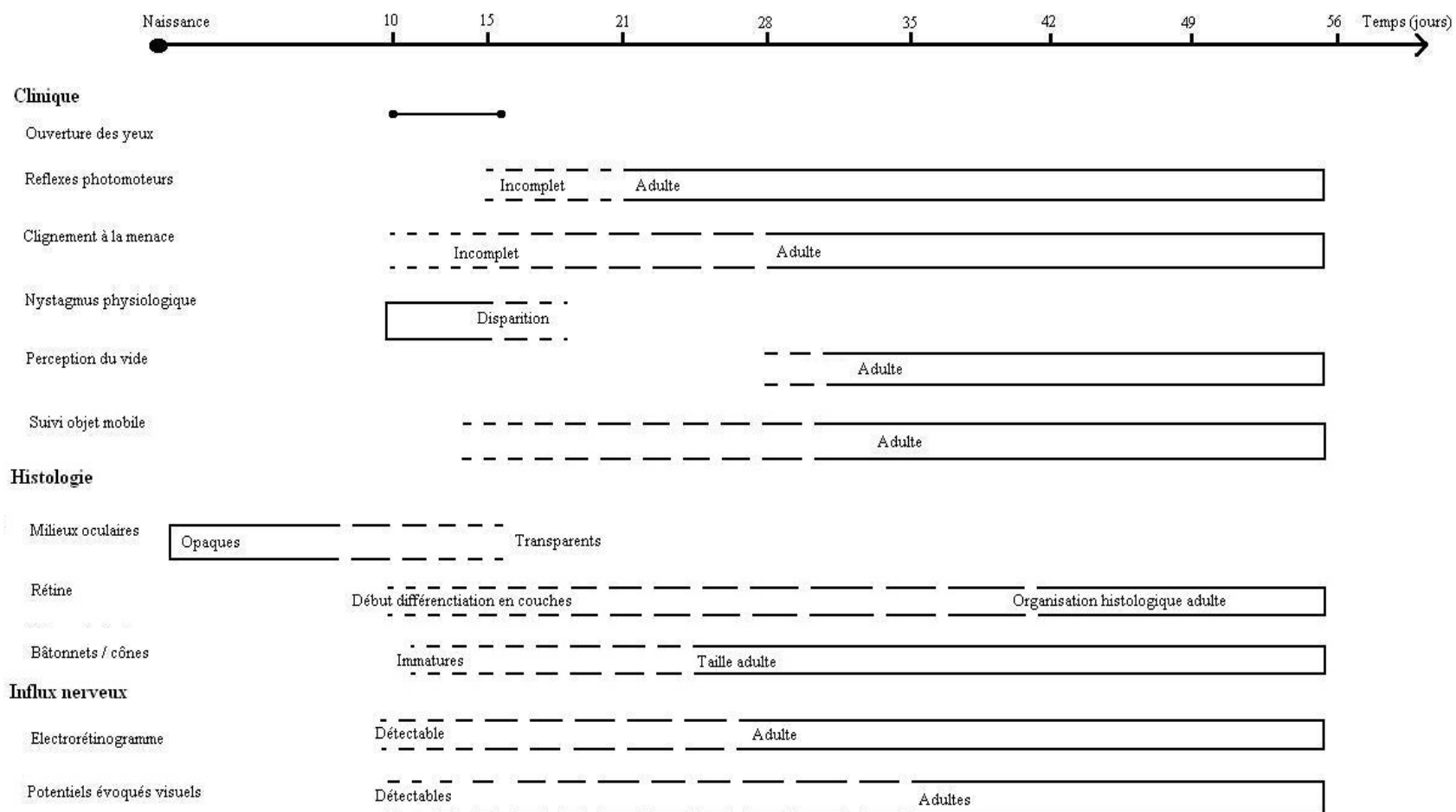
1) Vision.

La vision est le sens le plus étudié de part sa nature, son accessibilité et son importance chez l'adulte (BEAVER, 1998). Le développement de la vision chez le chiot peut être envisagé sous différents angles : cliniques, histologiques et neurologiques (Fig. 5). L'étude de la vision ne peut se limiter à la seule étude des yeux. En effet, la vision n'est possible qu'en présence de centres permettant d'interpréter les informations sensorielles transmises par la rétine puis le nerf optique (FOX, 1968). Le cortex occipital, dont la myélinisation commence à 6 semaines et les colliculi rostraux mésencéphaliques, sont les zones de l'encéphale impliquées dans la vision (FOX, 1971a).

Les yeux s'ouvrent entre 10 et 16 jours (SCOTT et FULLER, 1965). Le chiot voit dès leur ouverture mais sa vision est frustrée. La chambre antérieure, l'humeur aqueuse ainsi que le cristallin ne sont pas, en effet, totalement transparents (FOX, 1963c). La rétine est encore en cours de différenciation (SHYVELY *et al.*, 1971 ; PARRY, 1953). Les indicateurs les plus objectifs des capacités visuelles restent l'enregistrement de l'activité électrique de la rétine (électrorétinogrammes, ERG) et de l'aire visuelle (potentiels évoqués visuels, PEV). L'ERG est identique à celui d'un adulte à 28 jours (KIRK et BOYER, 1973). La rétine peut donc être considérée comme mature fonctionnellement à cette date.

Le nerf optique est myélinisé à 21 jours (FOX, 1971a), alors que les PEV deviennent identiques à ceux d'un adulte à partir de 35 jours (BOYER et KIRK, 1973 ; FOX, 1978). On peut donc considérer que la vision s'approche de celle d'un adulte dès 35 jours. Ceci est confirmée par des observations cliniques : les chiots deviennent ainsi capables de suivre des yeux un objet mobile (FOX, 1964a, 1964b) et perçoivent le vide dans le dispositif de la "Visual Cliff" (GIBSON et WALK, 1960).

Figure 5 : Développement de la vision chez le chiot : Données cliniques, histologiques et fonctionnelles.



Références : **Clinique** : Breazile (1978), Fox (1963c, 1964a, 1964b), Gibson et Walk (1960), Scott et Fuller (1965). **Histologie** : Shyvely *et al.* (1971), Parry (1953). **Influx nerveux** : Boyer et Kirk (1973), Fox (1968), Kirk et Boyer (1973)

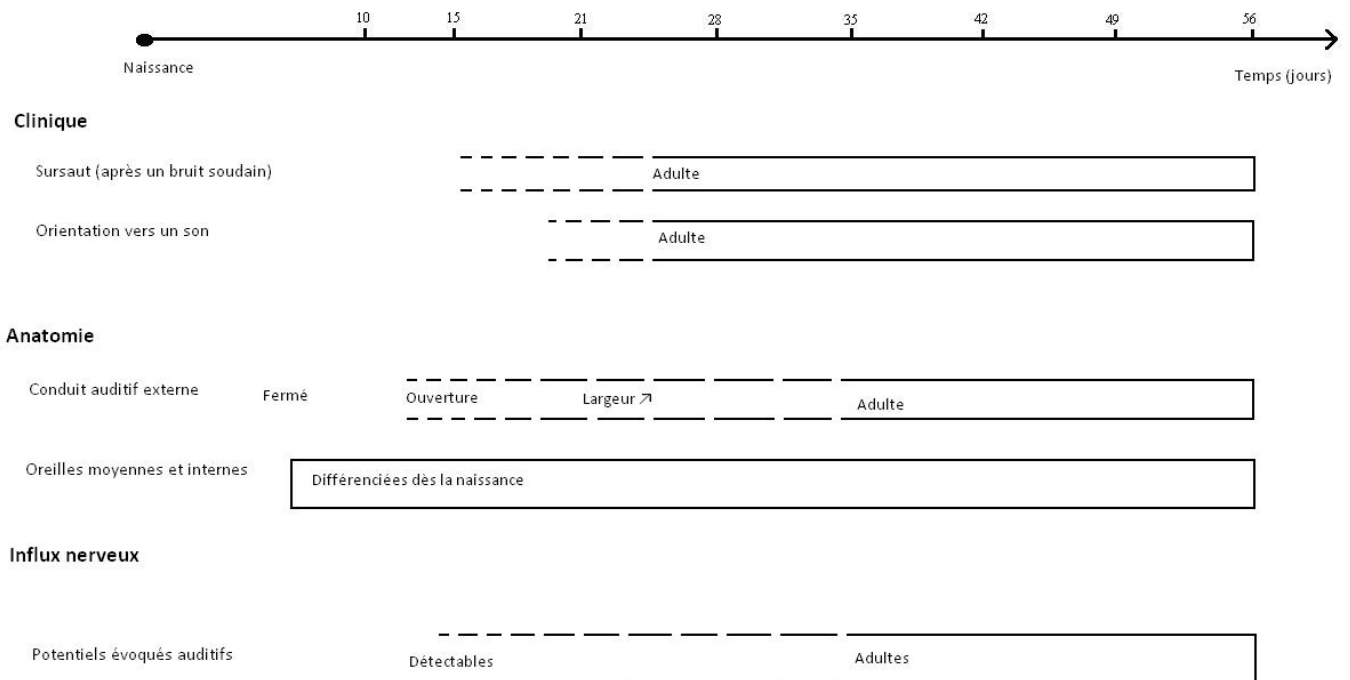
Il est important d'introduire à cette étape une autre notion importante : les âges donnés ne sont pas que des âges "modaux" c'est-à-dire correspondant au mode statistique de la population étudiée. Par exemple, les yeux s'ouvrent entre 10 et 16 jours selon les individus. Cependant, dans son étude de la rétine, PARRY (1953) note que cette variabilité diminue si on utilise la fécondation comme date de référence plutôt que la naissance. Une des premières explications est donc la différence de stade de développement, au moment de la mise bas, entre les chiots. Celui-ci dépend directement de la durée de gestation dont l'établissement diffère selon les auteurs. Pour BILLAUT (2008), la durée réelle de gestation est l'intervalle de temps entre l'ovulation et la mise bas (et non pas l'intervalle de temps entre la saillie et la mise bas). Elle est en moyenne de 63,1 +/- 2,1 jours, et s'étend dans son étude entre 58 et 70 jours. On comprend aisément que les marqueurs de maturité, comme l'ouverture des yeux, puissent survenir à des dates différentes si on se réfère seulement à la parturition. Certains paramètres semblent jouer un rôle dans la durée de la gestation. Une petite taille, une portée nombreuse et un sex-ratio en faveur des mâles la diminuent (BILLAUT, 2008).

Depuis plusieurs millénaires, l'homme a réalisé une sélection artificielle orientée selon ses besoins, ou autres motivations, aboutissant à une grande variété de races. La diversité morphologique de l'espèce *Canis familiaris* est unique dans le règne animal : du Chihuahua de moins d'un kilo au Dogue Allemand dépassant les quatre-vingt kilos. On est alors tenté de se demander s'il existe un effet de la sélection artificielle sur l'ontogénèse. La plupart des expériences traitant du développement comportemental, comme celles de SCOTT et FULLER (1965), ont été faites sur des chiens de gabarits similaires (chiens moyens du type Beagle). Il n'y a jamais eu d'expérience comparant le développement de races naines (Caniche Toy, Yorkshire Terrier, Chihuahua, ...) avec celui de races géantes (Dogue Allemand, Mastiff, Greyhound, etc...). Ainsi, il n'existe pas d'études permettant de déterminer s'il existe des différences interraciales dans l'âge d'apparition de certains paramètres développementaux, comme l'ouverture des yeux par exemple.

2) Audition.

Le chiot est sourd à la naissance, bien que l'oreille moyenne et interne soient différenciées (FOX, 1964a, 1964b). Le conduit auditif externe ne s'ouvre en effet qu'autour de 14 jours, s'accompagnant des premières réactions au bruit (SCOTT et FULLER, 1965 ; Fig. 6). Il faut attendre 35 jours, comme les potentiels évoqués visuels, avant d'obtenir des potentiels évoqués auditifs identiques à ceux d'un adulte, marquant ainsi la maturité fonctionnelle de l'audition (FOX, 1968).

Figure 6 : Développement de l'audition chez le chiot : Données cliniques, anatomiques et fonctionnelles.



Références : **Clinique et Anatomie** : Fox (1964a, 1964b) Scott et Fuller (1965). **Influx nerveux** : Fox (1968)

4) Olfaction.

Ce sens repose sur l'interaction d'une substance chimique avec un chémorécepteur. Dans une étude récente (2005), WELLS et HEPPEL ont donné à 14 mères durant leur gestation un régime enrichi en substance odorante, notamment de l'anis. Ils ont testé les chiots dans les 15 minutes suivant la parturition et ont pu montrer qu'un chiot est capable de préférence olfactive dès la naissance. Ceci leur a permis de conclure que l'olfaction est présente dès la naissance, qu'elle se développe durant la gestation, et qu'un apprentissage *in utero* est possible. Les substances chimiques du liquide amniotique sont des stimuli pour les chémorécepteurs olfactifs et gustatifs des chiots.

3) Gustation.

Les papilles gustatives se forment dès le 47^{ème} jour de gestation (FERRELL, 1984a). Le goût est présent à la naissance et semble être déjà aussi développé que celui d'un adulte (FERRELL, 1984a, 1984b). Cette capacité sensorielle continue néanmoins à se développer après la naissance, enrichie par l'expérience acquise par l'olfaction.

5) Tact, nociception et sensibilité thermique.

Les sensibilités tactiles et nociceptives sont présentes dès la naissance (Tab. 2, Fig. 7 ; FOX, 1964a). La sensibilité tactile peut s'explorer à travers un certain nombre de réflexes (Tab. 2). Par exemple, l'observation d'un clignement après avoir touché la paupière montre que l'information sensitive a bien été reçue par les centres nerveux qui ont initié la réponse. Les réflexes ont une grande importance dans la compréhension du comportement du nouveau-né que nous envisagerons ultérieurement. Certains réflexes (réflexe de succion, réflexe auriculo-naso-céphalique, ...) disparaissent au bout de quelques semaines alors que d'autres (réflexes panniculaires, ...) deviennent plus prononcés et rapides (FOX, 1963a, 1963d, 1963e, 1964a) Cette rapidité est permise par la myélinisation concomitante du système nerveux (Tab. 1 ; Fox ,1971a, 1971b ; Fox *et al.*, 1966).

Enfin il n'est pas étonnant de constater que certains réflexes relatifs à la sensibilité, et à la motricité des muscles de la face soient présents dès la naissance puisque nous avons vu que les nerfs correspondants sont myélinisés (FOX, 1963b, 1971a ; FOX *et al.*, 1966).

Les chiots sont sensibles à la douleur dès la naissance mais il semblerait que leur perception soit légèrement différente de celle d'un adulte (FOX, 1963a). NOONAN *et al.* (1996) ont en effet étudié le comportement des chiots âgés de 3 à 5 jours, lors de l'amputation de la queue. Les chiots émettent d'intenses vocalisations durant la chirurgie sans anesthésie ni générale, ni locale. Ils se rendorment cependant paisiblement en moins de 4 minutes. On pourrait alors supposer que la douleur dure peu dans le temps sans toutefois pouvoir conclure en l'absence d'études supplémentaires. L'immaturation du système nerveux d'un chiot nouveau-né suffit-elle à expliquer ces observations ? Les stimuli nociceptifs "saturent"-ils les centres impliqués ? Le retour en sommeil "actif" (FOX, 1967b) crée -t-il une barrière à ces mêmes signaux ? Ces quelques questions sont autant de pistes pour de futurs travaux de recherche.

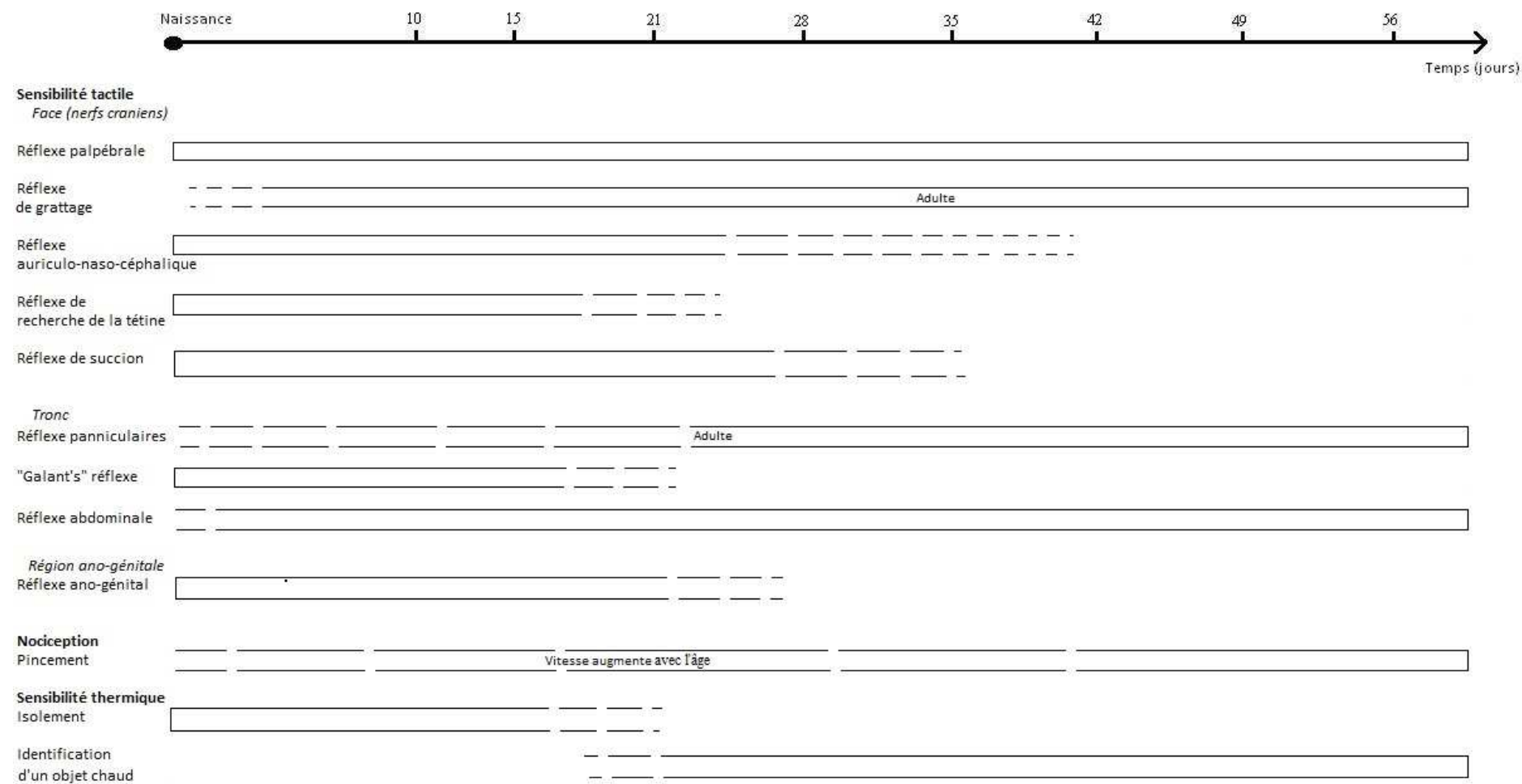
Le chiot n'est capable de faire la différence entre le chaud et le froid qu'à l'âge de 3 semaines (FOX, 1964a ; JEDDI, 1970). Avant cette date, les vocalisations mises en évidence lorsqu'on l'isole sur une surface froide ne sont la réponse qu'à son inconfort lié à une baisse de sa température corporelle au contact de cette surface (FREDERICSON *et al.*, 1956)

Tableau 2 : Sensibilités tactile, nociceptive et thermique du chiot.

		Description
Sensibilité tactile		
<i>Face (nerfs crâniens)</i>		
	Reflexe palpébrale	Clignement des yeux après effleurement de la paupière.
	Reflexe vibrisso-palpébrale	Clignement des yeux après effleurement des vibrisses.
	"Scratch reflex"	Après effleurement de son oreille, le chiot réalise des mouvements du postérieur correspondant.
	Reflexe auriculo-naso-céphalique	Toucher la tête du chiot déclenche une rotation de celle-ci du côté de la stimulation.
	"Rooting reflex"	Lorsque la tête du chiot est en contact avec un objet chaud, il avance encore plus vers celui-ci.
	Reflexe de succion	Le chiot tète lors du contact d'un objet avec ses lèvres.
<i>Tronc</i>		
	Reflexes panniculaires	Pincer la peau en région thoraco-lombaire déclenche un mouvement du muscle peaucier.
	"Galant's reflex"	Lorsqu'on touche le flanc d'un chiot, il tourne sa tête et son tronc du côté de la stimulation.
	"Abdominal reflex"	Toucher l'abdomen du chiot déclenche une contraction des muscles abdominaux.
<i>Région ano-génitale</i>		
	Reflexe ano-génital	La stimulation génitale ou anale déclenche l'élimination.
Nociception		Le pincement d'un doigt provoque le retrait de la patte et des vocalisations.
Sensibilité thermique		Un chiot isolé : en détresse sur un surface froide/endormi sur un surface tiède. Identification d'un objet chaud

Références : **Sensibilité tactile et nociception** : Fox (1963a, 1963d, 1963e, 1964a).
Thermorégulation : Fredericson *et al.* (1956), Jeddi (1970).

Figure 7 : Sensibilités tactile, nociceptive et thermique du chiot.



Références : Sensibilité tactile et nociception : Fox (1963a, 1963d, 1963e, 1964a). Thermorégulation : Fredericson *et al.* (1956), Jeddi (1970).

C) Chronologie de développement des capacités locomotrices.

Le développement des aptitudes motrices conditionne le type de réponse possible que peut produire un organisme, à un instant donné de ce développement. La locomotion, capacité motrice, implique aussi l'intervention des deux derniers systèmes sensitifs : l'équilibre et la proprioception.

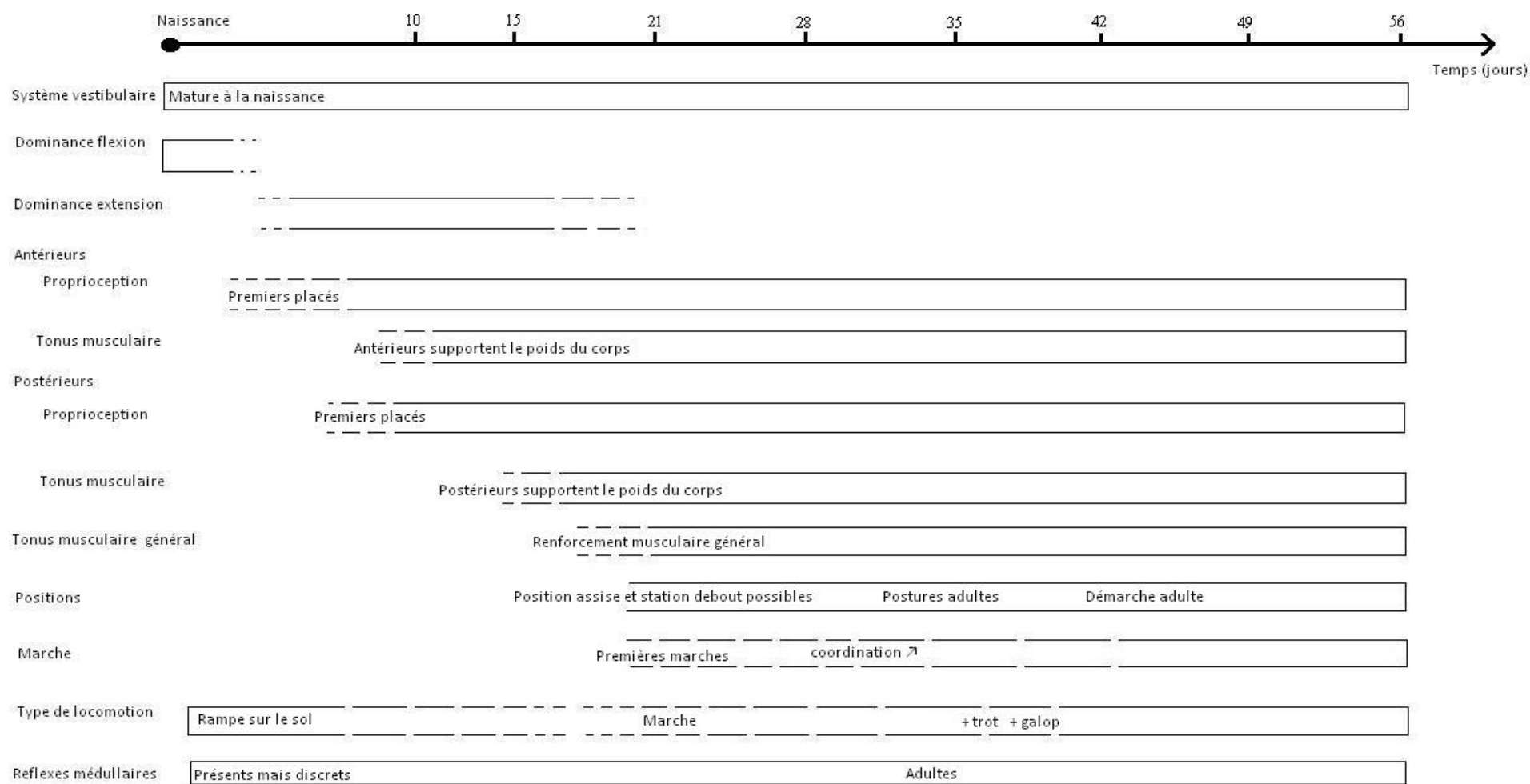
Le système vestibulaire est mature à la naissance (FOX, 1964a, 1963a, 1963d, 1963e). En effet si on place un nouveau-né sur le dos, il se redresse instantanément (Fig. 8). La partie vestibulaire du nerf vestibulo-cochléaire est en effet myélinisé à la naissance (FOX, 1963b, 1971a ; FOX *et al.*, 1966). Ce redressement permet l'équilibration mais celle-ci est desservie par un tonus musculaire général et une coordination insuffisants.

Le chiot nouveau-né n'est capable que de ramper et sur quelques mètres seulement (FOX, 1964a). Lorsqu'on le soulève, on constate que ses membres et son tronc sont majoritairement en flexion, témoignant d'une vie intra-utérine terminée récemment (FOX, 1963d). Cette dominance de la flexion s'inverse vite dès 3-4 jours vers une extension généralisée (FOX, 1963d). Certains réflexes, par exemple le "Galant's reflex" (Tab. 2), sont présents durant ces deux périodes de flexion puis d'extension généralisée, et disparaissent avec elles. Leur présence jusqu'à 15-20 jours illustre l'immaturation des centres nerveux moteurs. Leur vague disparition s'accompagne de nouvelles capacités, témoignant cette fois d'un développement concomitant du système nerveux déjà illustré (Tab.1).

Nous avons vu précédemment que la myélinisation de la moelle épinière commence en région cervicale. Il n'est donc pas étonnant de constater que les membres antérieurs soient les premiers à supporter le poids du chiot, autour de 10 jours, qui redresse ainsi sa tête avec son thorax. Les membres postérieurs ne permettent la levée de l'arrière train qu'à partir du 15ième jour (FOX, 1964a). Associée à un renforcement des muscles du tronc, cette évolution permet au chiot de se tenir en position quadrupède dès 21 jours et de commencer à marcher. La démarche est d'abord ataxique (FOX, 1963d). Le chiot tombe de moins en moins les semaines suivantes jusqu'à 42 jours, où il acquiert un niveau proche de l'adulte (FOX, 1964a). Ceci est permis par la myélinisation des fibres nerveuses (FOX *et al.*, 1967). Les derniers axones se myélinisant sont ceux du faisceau cortico-spinal impliqué dans l'ajustement de la marche (FOX *et al.*, 1967). La croissance musculaire intervient également.

Les muscles de la face sont fonctionnelles dès la naissance (Tab. 2 ; Fig. 7), bien que les réponses obtenues (par exemple le clignement des yeux) soient plus lentes

Figure 8 : Chronologie de développement de l'équilibre et des capacités locomotrices chez le chien.



Références : Fox (1964a, 1963a, 1963d, 1963e)

D) Influence de l'environnement.

Nous venons de voir qu'une partie de l'ontogénèse neurologique du chiot a lieu durant les premières semaines de vie. En prenant comme exemple la vision, il paraît évident que la maturation de certains sens a lieu dans un environnement plus riche en stimuli chez le chiot par rapport à l'agneau, chez qui les sens se mettent en place dans le milieu intra-utérin. Nous avons vu que l'ontogénèse repose sur l'interaction entre un patrimoine génétique et un environnement particulier au cours du temps (Fig. 3 ; DEPUTTE, 2000). Si cet environnement fournit d'avantage de stimuli, il serait logique de supposer que l'ontogénèse s'en trouve modifiée. Peut-on alors préciser le rôle de l'environnement dans l'ontogénèse du chiot par rapport à l'agneau ? Quelles sont les conséquences de cette maturation neurologique *ex-utero* ?

Un certain nombre d'expériences portant sur le chien et d'autres animaux nidicoles (chat et rat essentiellement) ont démontré l'existence d'une telle relation. KLOSOVSKI (1963) a mis en évidence qu'une sollicitation importante du système vestibulaire entraîne une hypertrophie des neurones correspondants des noyaux vestibulaires et fastigiaux ainsi que du lobe floculo-nodulaire du cervelet. FOX et STELZNER (1966) ont soumis des chiots à un ensemble de manipulations quotidiennes de la naissance jusqu'à l'âge de 5 semaines. Celles-ci consistaient à de multiples stimulations visuelles, auditives, tactiles, et vestibulaires. Ils ont montré que la maturation de l'EEG des chiots ayant subi de telles manipulations était plus rapide que celle de chiots témoins. Ces mêmes chiots présentaient également une activité cortico-surrénalienne plus importante, témoignant d'une réponse physiologique différente au stress. Des résultats similaires ont été obtenus chez le rat, associés de surcroît à un gain de poids du cerveau (MORTON, 1968). La sous-alimentation et l'hypothermie diminuent l'activité de l'EEG et la vitesse de myélinisation (BREAZILE, 1978 ; FOX et BEKOFF, 1972 ; SUGITA, 1918).

Les données les plus importantes portent sur la vision. Des expériences ont montré que la myélinisation du cortex n'est pas affectée par la privation expérimentale uni- ou bilatérale de la vision (FOX, 1971a, 1971b). Cette myélinisation ne dépend donc pas des stimuli auxquels est soumis l'individu. En revanche, le développement des neurones et des synapses est, quant à lui, dépendant des stimuli perçus (FOX, 1971a, 1971b). HIRSCH et SPINELLI (1970) ont élevé des chats dès la naissance en contrôlant leur vision : un œil ne voyait que des lignes verticales alors que l'autre œil ne voyait que des lignes horizontales. Les auteurs ont mis en évidence que l'œil ne voyant que les lignes verticales était incapable de percevoir des lignes horizontales et vice-versa. Ils ont pu en conclure que les connections neuronales fonctionnelles peuvent être modifiées de façon sélective par les stimulations environnementales. Le système visuel d'un chien borgne est normal pour la partie monoculaire, mais pas pour sa partie binoculaire (SHERMAN et WILON, 1975).

Ces expériences, et de nombreuses autres, illustrent le concept fondamental de la synaptogénèse : une synapse est renforcée dès son fonctionnement suite à une stimulation environnementale (CHANGEUX et DANCHIN, 1976). Lors du développement du système

nerveux, un neurone possède de multiples connexions avec ses voisins grâce à une arborisation dendritique complexe et dense. Cependant, seules les connexions utilisées survivront (CHANGEUX et DANCHIN, 1976). HOLLOWAY (1966) a observé une arborisation dendritique plus dense dans le cortex visuel d'animaux élevés dans un environnement riche en stimuli. Le concept de la synaptogénèse permet d'interpréter ces résultats. FRASIER et BRUNJES (1988) ont eux noté que la fermeture chirurgicale des narines externes d'un rat entraîne une réduction de 25 % de la taille de son bulbe olfactif.

Les conséquences fonctionnelles de la synaptogénèse sont doubles. Premièrement, elle implique l'existence de périodes pendant lesquelles les stimulations doivent être suffisantes (CHANGEUX et DANCHIN, 1976 ; HIRSCH et SPINELLI, 1970). Un déficit peut entraîner des dysfonctionnements parfois irréversibles (les chats ne voyant que les lignes horizontales ne verront pas les lignes verticales). Deuxièmement, ce phénomène suggère une individualisation des caractéristiques structurales et fonctionnelles du système nerveux. La comparaison anatomique et histologique de l'encéphale de deux chiots du même âge révèle des différences, résultats d'interactions variables avec l'environnement (FOX, 1963b).

Une autre notion importante à prendre en compte est celle du caractère global et intégratif du développement neurologique. Ceci veut dire, par exemple, que la maturation d'un sens ou d'une capacité locomotrice est intimement liée au reste du développement du système nerveux. Certains faits expérimentaux illustrent cette notion : il est possible d'enregistrer des potentiels évoqués au niveau de l'aire visuelle après une stimulation auditive (FOX, 1971b). De plus, il existe une hypertrophie compensatrice des aires auditives et tactiles chez l'animal aveugle (GYLLENSTEIN *et al.*, 1966). Enfin, cette même privation sensorielle peut avoir des conséquences sur d'autres systèmes, par exemple la vigilance (FOX, 1967c).

Toutes ces expériences, bien que trop réductionnistes pour comprendre le déroulement normal du développement neurologique, permettent néanmoins de mettre en évidence les relations complexes qui existent entre l'environnement et le système nerveux lors de sa maturation. De plus, elles soulignent la nécessité de considérer ce développement comme un phénomène global.

E) Comparaison du développement du chien, espèce nidicole, à celui du mouton, une espèce nidifuge.

La littérature concernant le développement de l'agneau aborde d'autres thèmes. Il m'a fallu avoir recours à des données indirectes. Par exemple, il n'existe pas d'étude proprement dite sur la vision du mouton, mais nombreuses sont celles traitant de la reconnaissance mutuelle entre la brebis et l'agneau.

Le développement du système nerveux central de l'agneau est exploré par l'observation des capacités sensorielles et locomotrices. La maturité du système nerveux central est une condition obligatoire au fonctionnement de ces capacités. Comme le suggère

les différences de traits d'histoire de vie entre les espèces nidicoles et nidifuges, les différentes capacités apparaissent à des âges différents entre le chiot et l'agneau (Tab. 3). Ces différences ne s'estompent pas si on prend comme référence la fécondation et non la parturition, Les sens de l'agneau sont tous fonctionnels à la naissance, de telle sorte que celui-ci est capable de reconnaître sa mère en quelques heures voire quelques jours sur le mode visuel (données variables suivant les auteurs : ALEXANDER, 1977 ; ALEXANDER *et al.*, 1977 ; ARNOLD *et al.*, 1975 ; NOWAK *et al.*, 1987 ; SHILLITO, 1975).

Tableau 3 : Age d'apparition des capacités sensorielles et locomotrices chez le chiot et l'agneau.

	Chiot	Agneau
Capacités sensorielles		
Vision		
Ouverture des yeux	10-16 jours	Naissance
Reconnaissance de la mère	35 jours	1 jour-1 semaine*
Audition	15-20 jours	Naissance
Gustation	Naissance	Naissance
Olfaction	Naissance	Naissance
Sensibilité tactile et nociceptive	Naissance	Naissance
Capacités locomotrices		
Premier lever	21 jours	30 minutes
Première marche	21 jours	30 minutes
Marche adulte	6-8 semaines	Quelques heures à quelques jours*

* = Données variables suivant les auteurs.

Références chiot : *cf. supra*. Références agneau : **Capacités locomotrices** : Arnold et Morgan (1975) Gonyou et Stookey (1987), Denis (1990), Fahmy *et al.* (1997), Fraser (1985), Hersher *et al.* (1963). **Capacités sensorielles** : Alexander (1977), Alexander *et al.* (1978), Arnold *et al.* (1975), Griffiths *et al.* (1996), Hinch *et al.* (1987), Nowak *et al.* (1987, 1997), Shillito (1975).

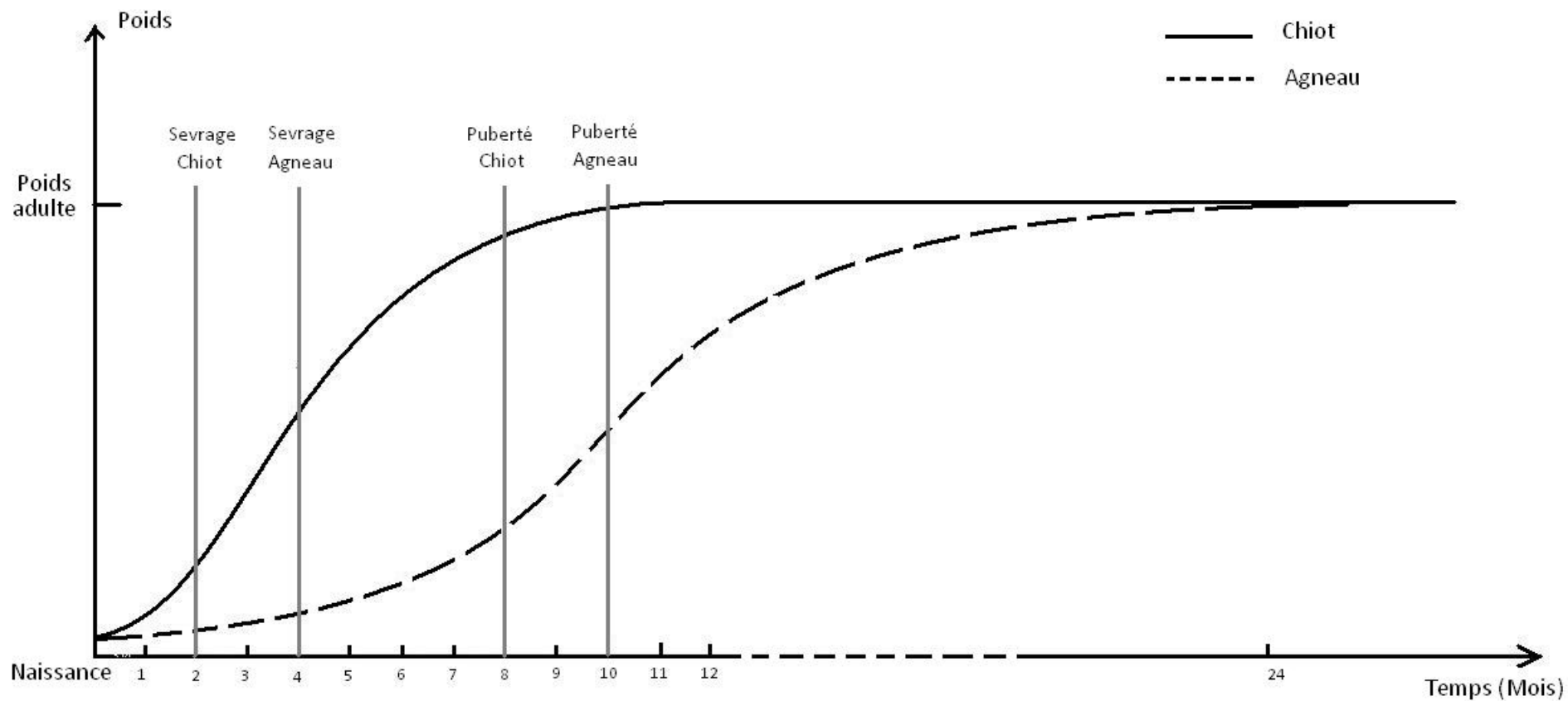
L'agneau se lève et peut marcher de quelques minutes à plusieurs heures après la parturition selon les auteurs (ARNOLD et MORGAN, 1975 ; DENIS, 1990 ; FAHMY *et al.*, 1997 ; FRASER, 1985 ; GONYOU et STOOKEY, 1987 ; HERSHER *et al.*, 1963). On peut donc en conclure que l'agneau nouveau-né est nettement plus avancé sur le plan neurologique que le chiot (FRASER, 1985).

Plusieurs facteurs interviennent dans ces aptitudes spécifiques chez le mouton. La durée de gestation (5 mois) est par exemple plus longue et laisse plus de temps au fœtus, généralement unique, pour se développer. Par ailleurs, certains phénomènes n'existent pas chez le chien : FRASER et TERHUNE (1977) ont mis en évidence, par radiographie, des mouvements complexes du fœtus *in utero*. Ils ont émis l'hypothèse que ces mouvements étaient impliqués dans la maturation de la locomotion, permettant à l'agneau de marcher quelques minutes à quelques heures après la naissance.

Les différences de développement entre ces deux espèces, l'une "nidicole", l'autre "nidifuge" ne cessent d'augmenter après la naissance si on considère leurs vitesses d'évolution. La comparaison des courbes de croissance d'un chiot moyen, type Epagneul Breton, et de l'agneau révèle que la croissance du chiot est nettement plus rapide que celle de l'agneau (Fig. 9). Le poids du chiot lors de sa puberté (à environ 8 mois) représente 90 % du poids adulte (ALLARD *et al.*, 1988) contre 60 % chez l'agneau (BLACK, 1981). Ce dernier n'atteint ce poids qu'à l'âge de deux ans. Par conséquent, non seulement le chiot se développe plus vite, mais les événements comme le sevrage ou la puberté ont lieu à des stades de développement différents suivant l'espèce.

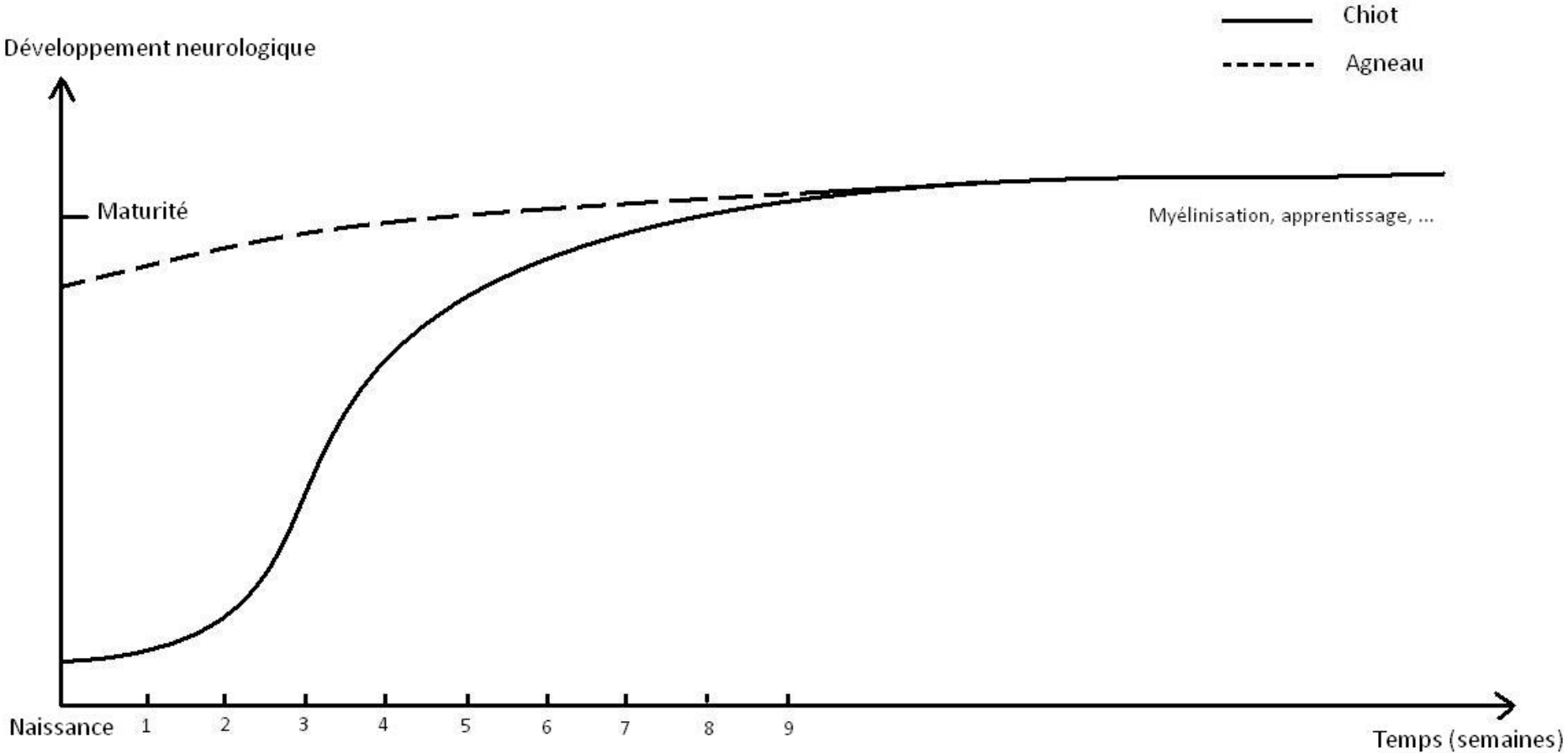
La comparaison du développement neurologique entre le chien et l'agneau, étape préalable à toute étude du développement comportemental, permet d'illustrer les notions les plus importantes (Fig. 10). Le chiot naît dans un état d'immaturité qui persiste les deux premières semaines de vie. Des changements spectaculaires ont lieu les troisième et quatrième semaines. Il passe alors d'un état le protégeant de son environnement à un état extrêmement sensible, et réactif, à celui-ci. Une maturation rapide a lieu les semaines suivantes jusqu'à 6-8 semaines, puis celle-ci devient plus lente. A l'opposé, l'agneau naît dans un état plus avancé, et poursuit son développement de façon moins spectaculaires que le chien les semaines suivantes. Ainsi, il nous est possible d'affirmer qu'un chiot à 8 semaines est dans un stade de développement voisin de celui d'un agneau à la naissance. Les expériences acquises au cours des interactions avec un environnement riche en stimuli, particulièrement sociaux, le placent même à un niveau supérieur de développement comportemental.

Figure 9 : Courbes de croissance comparée du chiot et de l'agneau.



Références : **Chiot** : Allard *et al.*(1988). **Agneau** : Black (1981).

Figure 10 : Evolution qualitative du développement neurologique chez le chiot et l'agneau.



II) Ontogénèse comportementale et sociale.

A) Ontogénèse comportementale et sociale du chien.

Dans le domaine de l'ontogénèse comportementale SCOTT et FULLER (1965) ont réalisé le travail le plus rigoureux et exhaustif en la matière. Il reste inégalé encore à l'heure actuelle (MIKLOSI, 2007). Ces auteurs ont étudié le développement de chiots, 470 chiens sur une dizaine années, de 5 races pures différentes (Basenji, Beagle, Cocker américain, Shetland, et Fox Terrier à poil dur) et des hybrides F1. Le but de leur étude était de documenter la part d'hérédité, ou d'héritabilité, de caractéristiques comportementales qui pourraient alors essentiellement être dues à la sélection artificielle pratiquée par l'homme depuis plusieurs siècles. A la suite de leur étude ils ont proposé de distinguer 4 périodes au cours du déroulement continu de l'ontogénèse du chien .

Le recours à ces périodes répond à un besoin analytique. Envisager ces périodes pourrait laisser penser que le développement est un phénomène présentant des discontinuités. Or le développement est un **phénomène linéaire** (FOX, 1971b ; FOX et BEKOFF, 1972 ; DEPUTTE, 2000). Le chiot ne passe pas brusquement d'une catégorie à une autre, il change au cours du temps, exprimant progressivement son potentiel dans un milieu donné.

Au cours de la "*période néonatale*", la première période proposée par SCOTT et FULLER (1965), l'immaturation physiologique du chiot à la naissance restreint considérablement les schémas comportementaux observés. Ceux-ci se réduisent à la nutrition, l'élimination, la régulation thermique et au sommeil. Les réflexes que nous avons déjà vus dans la première partie (réflexe de succion, "Galant's" réflexe, réflexe auriculo-naso-céphalique, réflexe ano-génital ; Tab. 2) sont impliqués dans le déroulement de ces schémas.

De plus, un chiot isolé loin de sa mère et placé sur un sol froid gémit en rampant et en bougeant la tête. Si la mère ne s'en occupe pas, le chiot continue de ramper, en déambulant de façon inefficace et lente (SCOTT et FULLER, 1965). Il s'agit d'un schéma infantile de comportement exploratoire basé sur le toucher. En effet, s'il entre en contact avec un objet chaud ou ses congénères, les mêmes réflexes mis en jeu lors de l'allaitement lui permettent de s'orienter vers eux. Les gémissements s'arrêtent, notamment au contact de ses congénères. Les chiots de la portée dorment les uns sur les autres grâce à ce mécanisme durant cette période (JAMES, 1952). Un chiot nouveau-né n'est donc pas un organisme indépendant. La présence du nid et de la mère, lui permet de le protéger de l'environnement extérieur, malgré sa propre immaturité physiologique, sensorielle et psychologique.

Certains auteurs ont avancé qu'il n'existait aucune capacité d'apprentissage durant cette période (SCOTT et FULLER, 1965 ; CORNWELL et FULLER, 1961). STANLEY *et al.* (1963) ont néanmoins réussi à obtenir une certaine forme de conditionnement avant deux semaines. Leur étude, portant sur 26 chiots, consistait à mettre un thermomètre dans la bouche des chiots, accompagné, suivant les cas, de lait ou d'une substance astringente. Des réponses significativement différentes (tétée ou évitement du thermomètre) sont apparues en 10 jours.

Un apprentissage semble donc possible si les modalités de conditionnement respectent les capacités du chiot.

SCOTT et FULLER (1965) ont arrêté la période néonatale au moment de l'ouverture des yeux, entre 10 et 15 jours (Fig. 5). Ils ont proposé que commençait alors une "*période de transition*", la fin de cette période étant marquée par le premier sursaut au bruit, aux alentours de 19 jours. Le chiot devient capable de s'orienter beaucoup plus précisément grâce à une vision, encore frustre. Au cours de cette période, de nouvelles séquences comportementales apparaissent, marquant de très profonds changements dans le comportement du chien, préparant le développement spectaculaire des interactions sociales. Cette "période de transition" est donc logiquement suivie par une période que SCOTT et FULLER (1965) ont qualifié de "*socialisation*". Elle est marquée par la part importante prise par les interactions sociales dans le budget-temps des chiots, notamment les interactions entre chiots. Cette période est d'autre part marquée par le sevrage, arrêt progressif de la lactation entre la 7^{ième} et la 10^{ième} semaine.

LUND et VESTERGAARD (1998) ont réalisé une étude complémentaire à celle de SCOTT et FULLER (1965). Ils ont étudié le comportement de quatre portées, de la naissance à 8 semaines, grâce à des observations directes et des enregistrements vidéo. Ils ont divisé les interactions sociales entre les chiots en trois grands types apparaissant, selon eux, successivement : i- l'investigation sociale (flairage, léchage, etc.), ii- le jeu, iii- les interactions avec des éléments agonistiques. Ces différentes interactions apparaissent, selon ces auteurs entre 14 et 21 jours, soit durant la "période de transition" déterminée par SCOTT et FULLER (1965), et continuent ultérieurement. Le développement de ces interactions conduirait à l'apparition, dès 5 semaines, des différences individuelles, notamment en ce qui concerne l'initiation des interactions. Des comportements de coordination d'attaque apparaissent dès 6 à 7 semaines, en relation avec l'apparition de comportements de coordination d'activité.

En relation avec le développement des interactions, celui des capacités d'apprentissage devient prédominant. FOX (1967a) a montré qu'à 12 semaines, les chiots sont capables de mémorisation à court terme et à long terme.

La fin de la période de socialisation est fixée par SCOTT et FULLER (1965) à la première excursion loin du nid, autour de 12 semaines. Toutefois il est paradoxal de donner l'impression que la socialisation s'arrêterait à cet âge alors même que le reste du développement comportemental du chien, comme pour les autres espèces de mammifères, est indissociable de la "socialisation", établissement d'un réseau de relations sociales (DEPUTTE 2000). La période "de socialisation", commençant à partir de 3 semaines, constitue une étape fondamentale dans la formation des relations sociales, de la même façon que la période "de transition" constituait une étape clef dans l'évolution neurologique. SCOTT et FULLER (1965) ont proposé de faire suivre la période de "socialisation" d'une période "*juvénile*", caractérisée, quant à elle, par des changements progressifs, liés à la continuation de la

maturation et particulièrement de la myélinisation. Cette période marque la dernière période d'immaturité, étant bornée par la puberté, vers 6 à 8 mois.

Le but de cette partie n'était pas de faire une étude exhaustive de l'ensemble des comportements du chiot, mais de comprendre qu'à 8 semaines, un chiot a déjà exprimé un grand nombre de séquences proches de celles observées chez l'adulte. Elle permet, enfin, de se rendre compte de la complexification du comportement du chiot lui permettant de s'adapter au nouvel environnement que constitue l'extérieur du nid. Le jeune n'est pas un organisme incompetent mais un être parfaitement adapté à chaque étape (SCOTT et FULLER, 1965).

B) Comparaison avec l'agneau.

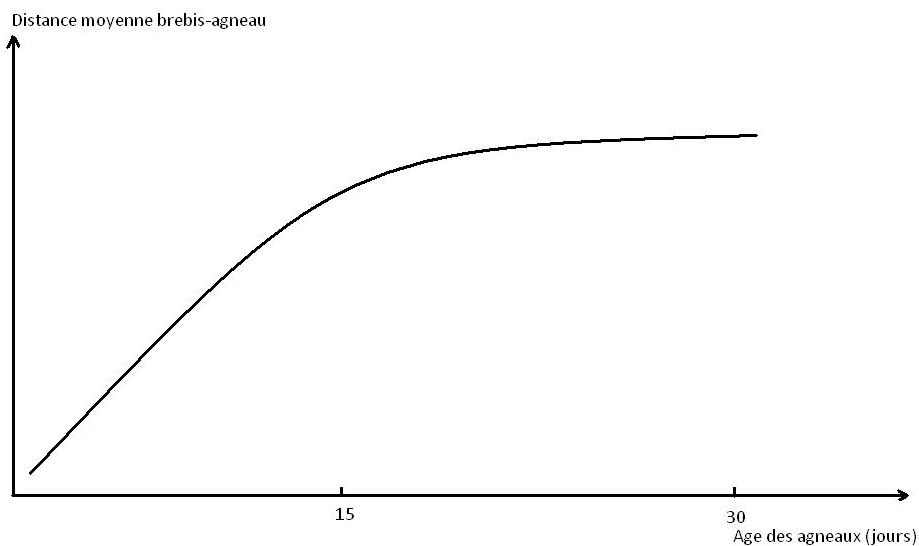
La problématique chez le mouton est complètement différente. L'agneau naît généralement seul ou accompagné d'un jumeau, alors que le chiot naît, dans un "nid", au sein d'une portée. L'agneau naît quasiment mature sur le plan neurologique alors que le chiot, lui, est dans un état quasi embryonnaire. Il est protégé par le nid alors que l'agneau peut vivre ses premiers instants dans n'importe quelles circonstances. Cette stratégie évolutive différente impose des comportements et des relations différents.

L'agneau se lève rapidement après la mise-bas (Tab. 3). Ses premiers comportements sont en relation avec la recherche de la mamelle maternelle. Il est attiré visuellement par sa mère (GONYOU et STOOKEY, 1987). Par une succession d'essais / erreurs mettant en jeu toutes les modalités sensorielles, contrairement au chiot, l'agneau réalise sa première tétée en moyenne une heure après la naissance (HERSHER *et al.*, 1963 ; FRASER, 1980). Celle-ci est interrompue par le léchage de la mère. Les agneaux tètent 30 fois par jour la première semaine (GONYOU et STOKEY, 1987). La fréquence et le temps passé à l'allaitement diminue peu à peu avec l'âge. Placés en pâture, ils commencent à brouter dès 2-3 semaines (DULPHY *et al.*, 1980). Le sevrage naturel s'effectue progressivement et est définitif à 4 mois. Il est donc plus tardif que celui du chien, ce que l'on peut corréliser à une croissance plus lente (Fig. 9). Notons qu'en élevage intensif, le sevrage est précoce à 60 jours. Le léchage de la région ano-génitale par la mère aide l'élimination du méconium. L'agneau est ensuite autonome (HULET *et al.*, 1975).

En ce qui concerne le comportement social, le jeu entre agneaux non affiliés, c'est-à-dire nés de mères différentes, peut s'observer dès la première semaine. Les agneaux courent, sautent, et se donnent des coups de tête. Ils réalisent même des montes et des poussées pelviennes dès deux semaines. Les activités ludiques sont les plus marquées à un mois et ont complètement disparu à 4 mois (FRASER, 1980). LIGOUT *et al.* (2002) ont montré que les agneaux sont capables de reconnaître leur jumeau dès 3 semaines. SHILLITO-WALSER et WILLIAMS (1986) ont constaté qu'un agneau préfère la compagnie de son jumeau à celle d'un agneau étranger.

Malgré la possibilité et l'importance des interactions entre agneaux, l'essentiel des interactions de l'agneau ont lieu avec sa mère qui lui assure protection et nourriture. Les agneaux sont de jeunes nidifuges ("precocial") de type "suiveur" ("followers"), par opposition aux autres espèces nidifuges de types « solitaires » ("hidiers") comme la chèvre (WALTHER, 1972). Les agneaux sont toujours proches de la mère. La distance les séparant est rarement supérieure à quelques mètres le premier mois (MORGAN et ARNOLD, 1974 ; Fig. 11). Lorsque les brebis sont couchées, les agneaux se trouvent à moins d'un mètre dans 93 % des cas. La mère est dans les premiers temps responsables de cette faible distance (HINCH *et al.*, 1987). A partir de 4 semaines, les rôles s'inversent : la brebis ne va plus au contact de son agneau mais s'arrête, bêle et fait demi-tour en direction du troupeau.

Figure 11 : Evolution qualitative de la distance mère-jeune au cours du temps.



D'après Morgan et Arnold (1975)

Cette proximité sélective est rendue possible grâce à un lien fort, qui est qualifié d' "Attachement" (BOWLBY, 1958 ; HARLOW, 1961). Très vite, l'agneau devient capable de reconnaître sa mère de façon spécifique grâce à sa maturité sensorielle. Il peut la reconnaître entre 18 et 24h après sa naissance (ASANTE *et al.*, 1999 ; SHILLITO-WALSER et ALEXANDER, 1975 ; NOWAK *et al.*, 1997). A 8 jours, 90 % des agneaux identifient la brebis de manière bimodale, grâce à la vision et l'audition (ARNOLD *et al.*, 1975). Ce type de reconnaissance implique des facultés de mémorisation et de transfert cognitif (BOVET et DEPUTTE, 2009). La première tétée semble prendre un rôle important dans l'établissement de cet "Attachement", comme renforcement positif, mais pas dans son maintien (NOWAK *et al.*, 1997). Le concept d' "Attachement" inclut l'existence d'une relation exclusive entre le jeune et sa mère, et non de la mère envers l'agneau (constituant le comportement maternel).

La brebis reconnaît son agneau entre 2 et 4h post-partum d'après POINDRON et LE NEINDRE (1980). La vision et l'audition lui servent à localiser son nouveau-né mais l'olfaction se révèle le sens le plus importante dans cette reconnaissance (MORGAN *et al.*, 1975).

CAIRNS (1966) a élevé des agneaux de la naissance jusqu'à 4-8 semaines sans aucune autre brebis. Ils avaient comme seule compagnie le chien qui les gardait. Il les a ensuite testés à 9 semaines en comparant leur choix entre ce chien et une brebis de un an. Les agneaux se sont rapprochés significativement plus souvent du chien que de la brebis. L' "Attachement" n'est donc pas spécifique (au sens "species-specific" des anglo-saxons) : les agneaux développent une préférence pour tout élément présent de façon permanente dans leur environnement dès les premières heures *post-partum*.

La proximité entre une brebis et son agneau diminue progressivement jusqu'au sevrage (4 mois) qui marque la fin de cette période de dépendance (ARNOLD *et al.*, 1979). Cependant, HINCH *et al.* (1990) ont noté que les agneaux restaient préférentiellement à proximité de leur mère même deux ans après la fin de l'allaitement. L' "Attachement" instaurerait donc un lien fort et, dans une certaine mesure, durable.

On remarquera finalement qu'aucun auteur n'a ressenti la nécessité de découper le développement de l'agneau en périodes, comme l'on fait SCOTT et FULLER (1965) pour le chien. L'état de maturité à la naissance (espèce nidifuge), et la rapidité du développement *post-partum* sont probablement responsables de cet état de fait.

CONCLUSION

Un chiot à 8 semaines a-t-il atteint le même degré de développement qu'un agneau nouveau-né suivant sa mère dans ses déplacements? A l'évidence, oui. De plus, du fait de la quantité d'interactions qu'aura réalisé un chiot, notamment avec les autres membres de la portée et la mère, ce dernier a même dépassé ce stade depuis quelques semaines (Fig. 12).

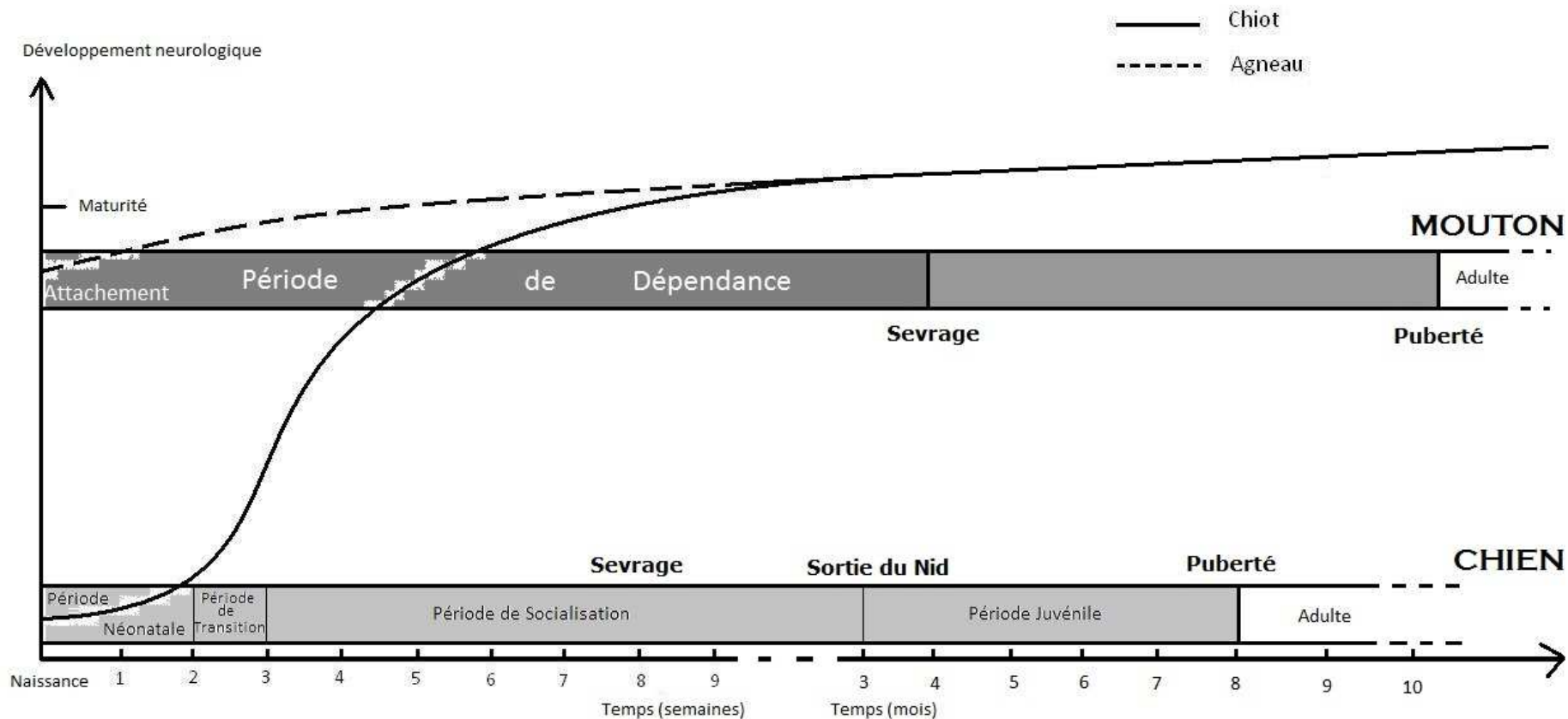
Après deux semaines passées dans un état végétatif, les chiots connaissent un développement remarquablement rapide. Leurs capacités s'accroissent rapidement alors que leurs sens s'ouvrent au monde extérieur, dans l'environnement protégé de la "tanière". Ils y découvrent de nouveaux stimuli inertes ou animés. Certains d'entre eux deviendront ses partenaires privilégiés par les similitudes qu'ils partagent ou la curiosité qu'ils suscitent. Ils connaissent à ce moment-là une formidable attirance pour tout ce qui se présente à eux. Leur expérience et leurs capacités d'apprentissage s'enrichissant, ils développent peu à peu des réactions d'évitement face à un élément étranger (SCOTT et FULLER, 1965). A huit semaines, ils se trouvent précisément à cette étape charnière, et ont déjà exprimé un grand nombre de comportements proches de ceux du répertoire d'un adulte (Fig. 12).

Bien qu'il soit dans un état plus avancé, l'agneau nouveau-né n'est pas comparativement aussi mature qu'un chiot à 8 semaines, sur le plan comportemental (Fig. 12). L'agneau ne possède pas la riche expérience comportementale et sociale que les chiots ont accumulé au cours des interactions au sein de la portée et entre la portée et la mère. Il forme très vite une "figure d'attachement", condition obligatoire à sa survie et donc qui va focaliser une grande partie de son attention et accaparer ses interactions.

Les interactions chiot-chiot dans le "nid" sont fondamentales pour le développement comportemental des chiots. La sortie de la tanière n'est en aucun cas analogue à la parturition d'une femelle d'une espèce nidifuge. L' "Attachement" du mouton et la sortie du "nid" du chien ne sont pas synchrones au niveau de la chronologie de leur développement respectif (Fig. 12). Aucun phénomène analogue à cet "Attachement" ne semble donc exister chez le chien, le "nid" et la présence d'une portée réalisant cette "adaptation" pour protéger les nouveau-nés et leur permettre de réaliser les premières étapes de leur ontogénèse marquée par la dépendance alimentaire de la mère.

L'étude du développement est une chose fascinante. On ne peut que s'émerveiller devant cette construction ontogénique menant à un animal hautement spécialisé et adapté à un milieu donné. C'est également la porte d'entrée à la compréhension de nombreux troubles comportementaux. La connaissance du développement du chien, notamment dans une perspective comparative, est donc obligatoire pour tout praticien désireux d'approfondir ses connaissances en matière de comportement.

Figure 12 : Comparaison de l'ontogénèse du chien et du mouton les 10 premiers mois de vie.



Références : **Chien** : Fox (1963-1971), Scott et Fuller (1965). **Mouton** : Arnold *et al.* (1979), Fraser (1985).

ANNEXE

Caractéristiques des espèces nidicoles et nidifuges (d'après MARTIN, 1975).

Espèces nidicoles	Espèces nidifuges
Taille adulte généralement petite.	Taille adulte généralement grande.
Animaux généralement nocturnes.	Animaux généralement diurnes.
Les adultes construisent un nid, surtout lorsque la progéniture est très jeune.	Les adultes ne construisent pas de nid.
Les nouveau-nés sont nus dans une certaine mesure, et ont des capacités de régulation thermique limitées. Leurs yeux et leurs oreilles sont scellés par des membranes.	Les nouveau-nés sont relativement poilus et régulent correctement leur température. Leurs yeux et leurs oreilles sont ouverts.
Les mâchoires sont peu développées à la naissance tout comme l'oreille moyenne. L'éruption des dents a lieu après la naissance.	Les mâchoires et l'oreille interne sont peu développées à la naissance. L'éruption des dents a lieu très rapidement après la naissance.
Les capacités locomotrices du nouveau-né sont réduites.	Le nouveau-né est mobile dès la naissance.
La durée de gestation est courte relativement à la taille du corps. La taille de la portée est élevée. Les femelles possèdent de nombreuses télines.	La durée de gestation est longue relativement à la taille du corps. Les nouveau-nés sont peu nombreux. Les femelles possèdent peu de télines (une paire).
Le cerveau du nouveau-né est proportionnellement petit et connaît une croissance considérable après la naissance.	Le cerveau du nouveau-né est relativement large et connaît une croissance modérée après la naissance.
La période de lactation est courte. La puberté est précoce. La durée de vie est courte, proportionnellement à la taille.	La période de lactation est longue. La puberté est tardive. La durée de vie est longue proportionnellement à la taille.

BIBLIOGRAPHIE

- ALEXANDER G. (1977) Role of auditory and visual cues in mutual recognition between ewes and lambs in Merino sheep. *Appl. Anim. Ethol.*, **3**, 65-81
- ALEXANDER G, SHILLITO WASSER EE. (1978) Visual discrimination between ewes by lambs. *Appl. Anim. Ethol.*, **4**, 81-85
- ALLARD R, DOUGLASS G, KERR W. (1988) The effects of breed and sex on dog Growth. *Comp. Anim. Pract.*, **2** (10), 15-19
- ARNOLD GW, BOUNDY CAP, MORGAN PD, BARTLE G. (1975) The roles of sight and hearing in the lamb in the location and discrimination between ewes. *Appl. Anim. Ethol.*, **1**, 167-176
- ARNOLD GW, MORGAN PD. (1975) Behaviour of the ewe and lamb at lambing and its relationship to lamb mortality. *Appl. Anim. Ethol.*, **2**, 25-46
- ARNOLD G., WALLACE S.R., HALLER R.A. (1979) Some factors involved in natural weaning processes in sheep. *Appl. Anim. Ethol.*, **5**, 43-50
- ASSANTE YA, OPPONG-ANANE K, AWOTWI EK. (1999) Behavioural relationships between Djallonke and Sahellian ewes and their lambs during the first 24 hours post-partum. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **65**, 53-61
- BEAVER BV. (1982) Somatosensory development in puppies. *Vet. Med. Small. Anim. Clin.*, **77**,39
- BEAVER BV. (1998) *Canine behavior: A Guide for Veterinarians*. Ed : Saunders.
- BILLAULT CM. (2008) *La durée de gestation réelle chez la chienne et les facteurs l'influençant : étude rétrospective effectuée au centre d'étude en reproduction des carnivores entre 2001 et 2006*. Thèse de Méd. Vét., Alfort, n°82
- BLACK JL. (1981) Growth and development of lambs. In : HARESIGN W, editors. *Sheep production*, London. Buttemworths.
- BOVET D, DEPUTTE BL. (2009) Matching vocalizations to faces of familiar conspecifics in grey-cheeked mangabeys (*Lophocebus albigena*). *Folia primatologica*. **80**, 220-232

- BOWLBY J. (1958). The nature of the child's tie to his mother. *Int. J. Psychoanal.* **39**, 350-373
- BOYER SF, KIRK GR. (1973) Maturation of the visual evoked response in the dog. *Experiment. Neurol.*, **38**, 449-473
- BREAZILE JE. (1978) Neurologic and behavioral development in the puppy. *Vet. Clin. North Am.*, **8**, 31
- CAIRNS RB. (1966) Development, maintenance, and extinction of social attachment behavior in sheep. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **62**, 298-306
- CAMPAN R, SCAPINI F. (2002) *Ethologie : approche systématique du comportement*. DeBoeck Université, Bruxelles.
- CHANGEUX JP, DANCHIN A. (1976) The selective stabilization of developing synapses : a plausible mechanism for the specification of neuronal networks. *Nature*, **264**, 702-705
- CORNWELL AC, FULLER JL. (1961) Conditioned responses in young puppies. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **54**, 13-15
- CRIGHTON GW. (1969) Thermal regulation in the newborn dog. *Mod. Vet. Pract.*, **50**, 35
- DENIS L. (1990) *Relations mère-jeune chez les ongulés sauvages et domestiques*. Thèse Méd. Vét., Nantes, n° 59
- DEPUTTE BL. (2000) Primate Socialization Revisited: Theoretical and Practical Issues in Social Ontogeny *In* : SLATTER PJ, ROSENBLATT JS, SNOWDON CT, ROPER TJ, editors. *Advances in the study of behavior*. 29 New York : Academic Press. Pp. 99-157
- DRAVID AR, HIMWICH WA, DAVIS JM. (1965) Some free amino-acids in dog brain during development. *J. Neurochem.*, **12**, 901-906
- DULPHY JP, REMOND B, THERIEZ M. (1980) Ingestive behavior and related activities in ruminants. *In* : RUCKBUCH Y and THIVEND P, editors. *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants*, MTP Press Limited.
- FAHMY MH, ROBERT S, CASTONGUAY F. (1997) Ewe and lamb behavior at parturition in prolific and non-prolific sheep. *Can. J. Anim. Sci.*, **77**, 9-15
- FERREL F. (1984) Tastebud morphology in the fetal and neonatal dog. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **8**, 175

- FERREL F. (1984) Gustatory nerve response to sugars in neonatal puppies. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, **8**, 185
- FOX MW. (1963a) Conditioned reflexes and innate behavior of the neonate dog. *J. Small. Anim. Pract.*, **4**, 85
- FOX MW. (1963b) Gross structure and development of the canine brain. *Amer J Vet Res.*, **24**, 1240-1247
- FOX MW. (1963c) Postnatal ontogenesis of the canine eye. *J. Amer. Vet. Med. Ass.*, 1963, **43**, 968-974
- FOX MW. (1963d) The development and clinical significance of muscle tone and posture in the neonate dog. *Amer. J. Vet. Res.*, **24**, 1232-1238
- FOX MW. (1963e) The development and clinical significance of superficial reflexes in the dog. *Vet Rec.*, **75**, 378
- FOX MW. (1964a) The ontogeny of behavior and neurologic responses in the dog. *Anim Behav.*, **12**, 301
- FOX MW. (1964b) The postnatal growth of the canine brain and correlated anatomical and behavioral changes during neuro-ontogenesis. *Growth.*, **28**, 135
- FOX MW. (1965) Psychological and clinical applications of the critical period hypothesis in the dog. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, **146**, 117
- FOX MW. (1967a) Development of the delayed response in the dog. *Anim. Behav.*, **15**, 162-168
- FOX MW. (1967b) Postnatal development of the EEG in the dog. *J. Small. Anim. Pract.*, **8**, 71-112
- FOX MW. (1967c) The effects of short-term social and sensory isolation upon behavior EEG and averaged evoked potentials in the dog. *Physiol. & Behav.*, **2**, 145-151
- FOX MW. (1968) Neuronal development and ontogeny of evoked potentials in auditory and visual cortex of the dog. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, **24**, 213-226
- FOX M.W. (1971a) *Integrative Development of Brain and Behavior of the Dog*. Chicago : Chicago University Press.

FOX M.W. (1971b) Overview and critique of stages and periods in canine development. *Dev. Psychobiol.*, **4**, 37

FOX MW, BEKOFF (1972) M. Postnatal Neural Ontogeny : environment-dependant and/or environment-expectant? *Dev. Psychobiology.*, **5**, 323-341

FOX MW, INMAN OR, and HIMWHICH WA. (1966) The postnatal development of neocortical neurons in the dog. *J. Comp. Neurol.*, **127**, 199-206

FOX MW, INMAN OR, and HIMWHICH WA. (1967) Postnatal development of the canine spinal cord. *J. Comp. Neurol.*, **130**, 233-240

FOX MW, STANTON G. (1967) A developmental study of sleep and wakefulness in the dog. *J. Small. Anim. Pract.*, **8**, 77

FOX MW, STELZNER D. (1966a) Approach/withdrawal variables in the development of social behavior in the dog. *Anim. Behav.*, **14**, 362-366

FOX MW, STELZNER D. (1966b) Behavioral effects of differential early experience in the dog. *Anim. Behav.*, **14**, 273

FOX MW, STELZNER D. (1967) The effects of early experience on the development of inter and intraspecies social relationships in the dog. *Anim. Behav.*; **15**, 377-386

FRASER AF. (1980) *Farm animals? behavior*. 2nd Edition, London : Baillère-Tindall.

FRASER AF. (1985) *Reproductive and developmental behavior in sheep*. Amsterdam : Elsevier, Science Publishers.

FRASER AF, TERHUNE M. (1977) Radiographic studies of postural behavior in the sheep fetus. *Appl. Anim. Ethol.*, **3**, 221-246

FRASIER LL, BRUNJES PC. (1988) Unilateral odor deprivation: Early postnatal changes in olfactory bulb cell density and number. *J. Comp. Neurol.*, **269**, 355

FREDERICSON E, GURNEY N, DUBOIS E. (1956) The relationship between environmental temperature and behavior in neonatal puppies. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **49**, 278

GIBSON EJ, WALK RD. (1960) The "visual cliff". *Scientific American*, **202**, 67-71

GONYOU HW, STOOKEY JM. (1987) Maternal and neonatal behavior. *Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract.*, **3**, 231-249

- GRIFFITHS SK, PIERSON LL, GERHARDT KJ. (1996) Auditory brainstem response in sheep. Part II : Postnatal development. *Dev. Psychobiol.*, **29**, 53-68
- GYLLENSTEIN L, MALMFORS T, NORRLIN M. (1967) Visual and non visual factors in the centripetal stimulation of postnatal growth of the visual centers in mice. *J. Anat.*, **107**, 421-437
- HARLOW HF. (1961). The development of affectional patterns in infant monkeys. *In* : FOSS, B.M. editor. *Determinants of infant behaviour*. Vol.2 , Methuen, London, . Pp. 3-33
- HERSHER L., RICHMOND J.B., WILSON L.L. (1963) Maternal behavior in sheep and goats. *In*: RHEINGOLD, editor. *Maternal Behaviour in Mammals*. New York : John Wiley.
- HIMWICH HE, FAZEKAS JF. (1941) Comparative studies of the metabolism of the brain of infant and adult dogs. *Am. J. Physiol.*, **132**, 454-459
- HINCH GN, LECRIVAIN E, LYNCH JJ, ELWIN RL. (1987) Changes in maternal-young associations with increasing age of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **17**, 305-318.
- HINCH GN, LYNCH JJ, ELWIN R., GRREN GC. (1990) Long-term association between merino ewes and their offspring. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **27**, 93-103
- HIRSCH V, SPINELLI P. (1970) Visual experience modifies distribution of horizontally and vertically oriented receptive fields in cats. *Science*, **168**, 879-871
- HOLLOWAY RL. (1966) Dendritic branching: Some preliminary results of training and complexity in rat visual cortex. *Brain Res.*, **2**, 393-396
- HULET C.V., ALEXANDER G., HAFEZ E.S.E. (1962) The behaviour of sheep. *In* : HAFEZ, editor. *The behavior of Domestic Animals*. 3rd Edition. London : Baillère-Tindall.
- JAMES WT. (1952) Observations of the behavior of new-born puppies: II. Summary of movements involved in group orientation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **45** 329-335
- JEDDI E. (1970) Contact comfort and behavioral thermoregulation. *Physiol. Behav.*, **5**, 1487
- JILEK L, TROJAN S. (1966) Development of the resistance to general stagnant anoxia (ischemia) in dogs. *Physiol. Bohemoslov.*, **15**, 62-67
- KIRK GR, BOYER SF. (1973) Maturation of the electroretinogram in the dog. *Experiment. Neurol.*, **38**, 252-264
- KLOSOVSKII BN. (1963) *The Development of the Brain and its Disturbance by Harmful Factors*. New York : MacMillan Co.

LEHRMAN DS. (1970) Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. *In* : ARONSON LR, TOBACH E, LEHRMAN D, ROSENBLATT JS, editors. *Development and evolution of behavior. Essays in memory of T.C. Schneirla*. W.H. Freeman and company.

LIGOUT S, PORTER RH, LEVY F. (2002) Reconnaissance du jumeau et concordance de phénotype chez l'agneau. *Physiologie de la reproduction et de Comportements. UMR INRA-CNRS-Univ., 7^{ième} journée « Thésards »*, 18.

LORENZ K. (1965) *Evolution et modification du comportement, l'inné et l'acquis*. Pavot, Paris.

LUND JD, VESTERGAARD KS. (1998) Development of social behaviour in four litters of dog (*Canis familiaris*). *Acta Vet. Scand.*, **39**, 183-193

McFARLAND D. (2009) *Le comportement animal*. DeBoeck Université, Bruxelles.

MANDEL P, REIN H, and HARTH-EDEL. (1962) Distribution and metabolism of ribonucleic acid in the vertebrate CNS. *In* : RICHTER D, editor. *Comparative Neurochemistry*. New York: Pergamon Press.

MARTIN RD. (1975) The bearing of reproductive behavior and ontogeny on strepsirhine phylogeny. *IN* LUCKETT WP and SZALAY FS. (Ed.) *Phylogeny of the primates*. Plenum Press: New York.

MARTIN RD. (1990) *Primates origins and evolution. A phylogenetic reconstruction*. Chapman and Hall. London.

MECH LD, BOITANI L. (2003) *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press., Chicago

MIKLOSI A. (2007) *Dog : behaviour, evolution, and recognition*. Oxford University Press, Oxford.

MORGAN PD, ARNOLD GW. (1974) Behavioural relationship between Merino ewe and lambs during the four weeks after birth. *Anim. Prod.*, **19**, 169-176

MORGAN PD, BOUNFY CAP, ARNOLD GW, LINDSAY DR. (1975) The roles played by the senses of the ewe in the location and recognition of lambs. *Appl. Anim. Ethol.*, **1**, 139-150

MORTON JRC. (1968) Effects of early experience "handling" and "gentling" on laboratory animals. *In*: M.W. FOX, editor. *Abnormal Behavior in Animals*. New York : Wiley.

MOUSTAFA MNK. (1996) Histogenesis of the cerebellar cortex of dog during the prenatal life and suckling period. *Ass. Vet. Med. J.*, **35** (69), 22-41

- NOONAN GJ, RAND JS, BLACKSHAW JK. *et al.* (1996) Behavioural observations of puppies undergoing tail docking. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **49**, 335
- NOWAK R, POINDRON P, LE NEINDRE P., PUTU IG. (1987) Ability of 12-hour-old Merino and Crossbred lamb to recognize their mothers. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **7**, 263-271
- NOWAK R, MURPHY TM, LINDSAY DR, ALSTER P, ANDERSON R, UVNAS-MORBERG K. (1997) Development of a preferential relationship with the mother by the newborn lamb: importance of the sucking activity. *Physiol. Behav.*, **62**, 681-688
- PANG JF, KLUETSCH C, ZOU XJ, ZHANG AB, LUO LY, ANGLEBY J, ARDALAN A, EKSTRÖM C, SKÖLLERMO A, LUNDEBERG J, MATSUMARA S, LEITNER T, ZHANG YP, SAVOLAINEN P. (2009) mtDNA data indicates a single origin for dogs south of Yangtze River, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. *Mol. Biol. Evol.*, **26**, 2849-2864
- PARRY HB. (1953) Degenerations of the dog retina: structure and development of retina of normal dog. *Brit. J. Ophthalmol.*, **37**, 385-404
- POINDRON P, LE NEINDRE P. (1980) Endocrine and sensory regulation of maternal behaviour in the ewe. *Adv. Study Behav.* **11**, 75-119
- ROFFWARG H., MUZIO JN, DEMENT WC. (1966) Ontogenetic Development of Human Sleep-Dream Cycle. *Science*, **152**, 604-619
- SCOTT JP, FULLER JL. (1965) *Genetics and the Social Development of the Dog*. Chicago : University of Chicago Press.
- SHERMAN SM, WILSON JR. (1975) Behavioral and morphological evidence for binocular competition in the postnatal development of the dog's visual system. *J. Comp. Neurol.*, **161**, 183
- SHILLITO E. (1975) A comparison of the role of vision and hearing in lambs findings their own dams. *Appl. Anim. Ethol.*, **1**, 369-377
- SHILLITO-WALSER E, ALEXANDER G. (1975) Mutual recognition amongst ewes and lambs of four breeds of sheep (*Ovis aries*). *Appl. Anim. Ethol.*, **1**, 151-165
- SHILLITO-WALSER E, WILLIAMS T. (1986) Pair associations in twin lambs before and after weaning. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **15**, 241-245
- SHYVELY JN, EPLING GP, JENSEN R. (1971) Fine structure of the postnatal development of the canine retina. *Am. J. Vet. Res.*, **32**, 383-392

- SIEGEL JH. (2002) *The neuronal control of sleep and waking*. New York : Springer.
- STANLEY WC, CORNWELL C, POGGIANI C, TRATTNER A. (1963) Conditioning in the neonatal puppy. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **56**, 211-214
- SUGITA N. (1918) Comparative studies on the growth of the cerebral cortex. VII: On the influence of starvation at an early age upon the development of the cerebral cortex-albino rat. *J. Comp. Neurol.*, **29**, 177-240
- SWALLOW JS, GRIFFITHS IR. (1977) Age related changes in the motor nerve conduction velocity in dogs. *Res. Vet. Sci.*, **23**, 29-32
- VILÀ C, SAVOLAINEN P, MALDONADO J, AMORIM I, RICE J, HONEYCUTT R *et al.* (1997) Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*, **276**, 1687-1689
- WALTHER FR. (1972) Horned ungulates. *In*: GRZIMECK B, editor. *Animal Life Encyclopaedia*. New York : Van Nostrand Reinhold.
- WELLS DL, HEPPER PG. (2006) Prenatal olfactory learning in the domestic dog. *Anim. Behav.*, **72**, 681-686
- YAKOKLEV PI, LECOURS RA. (1967) Myelogenetic cycles of regional maturation of the nervous system. *In* : MINKOWSKI A, editor. *International conference on Regional Maturation of the Nervous System*. London : Blackwell.

L'ONTOGENESE CHEZ UNE ESPECE "NIDICOLE", LE CHIEN, *Canis familiaris*

LOUBIERE Arnaud

Résumé

L'objectif de cette étude est d'évaluer le degré de développement d'un jeune chiot, mâle et femelle à 8 semaines, ou autour de 8 semaines au moment où il est isolé de son milieu social ; et de déterminer si ce stade de développement est plus précoce ou plus avancé que celui d'un jeune d'une espèce nidifuge quand il commence à construire sa "figure d'attachement". L'ontogénèse du chiot est donc envisager successivement sous différents angles : neurologique, comportementale et sociale. Le mouton est utilisé à chaque étape pour la comparaison avec une espèce nidifuge.

Après deux semaines passées dans un état quasi-embryonnaire, le chiot connaît un développement remarquablement rapide. Ses capacités effectuent un bond en avant lui permettant d'exprimer des comportements proches de ceux d'un adulte, d'établir des relations sociales et de se familiariser à l'homme. A huit semaines, sa maturité et son expérience le placent au dessus de l'agneau nouveau-né. Ce dernier construit très précocement sa "figure d'attachement", obligatoire à sa survie.

L' "Attachement" du mouton et la sortie du nid du chien ne sont en définitive pas synchrones au niveau du déroulement de leur développement respectif. Il n'existe pas d'analogie entre ces deux phénomènes.

Mots clés : COMPORTEMENT / COMPORTEMENT SOCIAL / ONTOGENESE / ATTACHEMENT / DEVELOPPEMENT / SYSTEME NERVEUX CENTRAL / ESPECE NIDICOLE / ESPECE NIDIFUGE / CHIEN / CHIOT / MOUTON / AGNEAU

Jury :

Président : Pr.

Directeur : Pr. Bertrand DEPUTTE

Assesseur : Pr. Hélène COMBRISON

Adresse de l'auteur :

M. Arnaud Loubière
5 rue Lamartine
78570 Andrésy

ONTOGENY OF AN "ALTRICIAL" SPECIES, THE DOG, *Canis familiaris*

LOUBIERE Arnaud

Abstract

The aim of this study was to assess the degree of development of a young puppy, whatever its sex at, or around, 8 weeks of age, when young puppies are removed from their social environment. The study attempted to document whether this stage of development is earlier or more advanced than that of a young of a precocial species when he began building his "Attachment figure". The ontogeny of the puppy was considered successively from different viewpoints: neurological, behavioral and social. Sheep is used at each stage for comparison with the precocial species.

After two weeks spent in a quasi-embryonic state, the puppy is developing remarkably quickly. Its skills make a leap forward for him to express behaviors similar to those of an adult, build social relationships and become acquainted with human beings. At 8 weeks, the puppy is more advanced than the newborn lamb, thanks to his maturity and experience. The lamb very early built his "Attachment figure" required for its survival

"Building the Attachment figure" in sheep and "leaving the nest" in dog are not synchronous in the course of their respective development. One cannot draw any analogy between these two phenomena.

Keywords : BEHAVIOUR / SOCIAL BEHAVIOUR / ONTOGENY / ATTACHMENT / DEVELOPMENT / CENTRAL NERVOUS SYSTEM / ALTRICIAL / PRECOICIAL / DOG / PUPPY / SHEEP / LAMB

Jury :

President : Pr.

Director : Pr. DEPUTTE

Assessor : Pr. COMBRISSEON

Author's address:

M. Arnaud Loubière
5 rue Lamartine
78570 Andrésy