

La perte de contrôle II

Prédictibilité et contrôle

Résumé

Dans un précédent article, nous avons abordé la notion de perte de contrôle et son impact sur le stress de nos animaux de compagnie. Dans cette deuxième partie, je vous propose de découvrir la notion de prédictibilité ainsi que son rapport au bien-être de l'animal et au besoin de contrôle. La notion de prédictibilité se base sur la capacité de l'animal à prévoir ce qui va lui arriver que ce soit agréable ou désagréable. Ce sujet est très important pour comprendre pourquoi les animaux peuvent montrer des signes d'anxiété avant même de rentrer dans un cabinet vétérinaire ou pourquoi la pratique du medical training est intéressante dans la gestion du stress lors des soins donnés aux animaux. Cet article est également une première ouverture aux notions de bien-être animal et d'enrichissement de l'environnement que nous aborderons dans le futur.

Introduction

Lors du premier article traitant de la perte de contrôle¹, je vous avais proposé de vous imaginer traverser une voie ferrée une fois à pied et une fois dans une voiture qui calait sur le passage à niveau. Nous avons alors vu que la deuxième situation était bien plus stressante car nous ne pouvions pas nous éloigner comme nous le voulions de cette situation dangereuse. Nous expérimentions alors une sensation dite de perte de contrôle.

Je vais à nouveau vous demander de vous mettre en situation et de vous souvenir de l'époque où vous étiez à l'école ou au collège. Vous rappelez-vous de l'angoisse que vous pouviez avoir à l'approche d'un contrôle de connaissances ? Vous rappelez-vous également de votre réaction lorsqu'un professeur vous annonçait un contrôle surprise ? Si comme moi vous étiez un élève qui attendait le dernier moment pour réviser vous avez pu avoir de vraies réactions de panique. Vous est-il également arrivé à cette même époque d'avoir révisé énormément pour un contrôle et que ce contrôle ait été annulé pour quelque raison que

ce soit ? D'avoir l'impression d'avoir travaillé pour rien ? Toutes ces réactions que vous avez pu vivre à l'époque sont liées à la prédictibilité que vous aviez de ces événements, de votre capacité à les prévoir et à les anticiper.

La prédictibilité est très importante pour les animaux. Elle est quasiment indissociable de la notion de contrôle², et la prédictibilité qu'un animal a sur un événement va influencer sur le comportement qu'aura cet animal vis-à-vis de cet événement³.

Les animaux sont capables naturellement d'estimer l'emplacement et la fréquence de mise à disposition de nourriture⁴. Ils possèdent des horloges internes qui leur permettent de prévoir et d'exploiter une régularité temporelle et/ou spatiale de ressources d'importance^{5,6}. Des prédateurs vont par exemple savoir que telle ou telle plaine est occupée par des proies ; un loup saura grâce aux différents marquages d'une meute que tel territoire est occupé ; un herbivore saura qu'à tel ou tel moment de la journée le point d'eau de la région est occupé par des prédateurs, etc. Cette capacité permet aux animaux d'optimiser leur recherche de nourriture ou d'éviter des menaces sans dépenser trop d'énergie^{7,8}.

Les animaux sont également capables de gérer des situations imprévues, mais celles-ci sont généralement désagréables. Ces situations peuvent diminuer les ressources alimentaires (tempêtes de neiges, maladies, etc.), augmenter les dépenses énergétiques voir générer des blessures (attaque de prédateur, incendies, etc.)⁹.

Les animaux sauvages ont des environnements qui proposent beaucoup de contrôle mais peu de prédictibilité. Ils sont libres d'approcher ou de prendre de la distance avec toutes sortes de menaces (prédateurs, activités humaines...), de rechercher des partenaires sociaux ou de la nourriture. Les animaux captifs, eux, ont des environnements extrêmement prédictifs et où le contrôle est quasiment absent¹⁰. Les nourrissages se font à heure fixe, ils n'ont

qu'une possibilité très limitée voire nulle de s'éloigner d'événements désagréables tels que le nettoyage des cages, les isolements (mise en quarantaine, blessures, travaux à faire dans l'enclos...) ou les manipulations forcées nécessaires pour certains soins...

Dans cet article nous allons voir pourquoi la capacité à prédire des événements est importante pour l'animal et pourquoi l'imprévisibilité est à éviter. Cependant nous verrons également que cette situation est bien plus complexe que l'on pourrait penser de prime-abord. Si un environnement idéal était un environnement où tout est prévisible, nous pourrions envisager de vivre tous en prison, alimentés par des robots. Reconnaissons que ce n'est pas la définition du monde idéal pour beaucoup de monde.

De l'importance des stimuli prédictifs :

En recherche, il existe deux méthodes qui sont principalement utilisées pour mesurer l'impact de la prédictibilité sur le comportement des animaux⁸. Les expérimentateurs peuvent soit travailler sur de la prédictibilité temporelle, soit sur de la prédictibilité signalée. Lors d'expériences de prédictibilité temporelle, l'animal est présenté à un délai fixe ou aléatoire entre les répétitions d'un même événement (Fig 1): nourrissage à heure fixe ou variable, délai entre deux chocs électriques... En ce qui concerne la prédictibilité signalée, un signal prévient l'arrivée d'un événement : une cloche avant l'arrivée de la nourriture, un signal lumineux avant l'arrivée d'un choc électrique. Dans ce cas les variations de prédictibilité dépendent de la fiabilité de ce signal, du ratio selon lequel il prédit avec précision l'arrivée du stimulus⁸.

Les résultats montrent que les animaux préfèrent généralement des situations avec une forte prédictibilité, peu importe qu'ils soient ou non capables d'éviter le choc ou d'accéder plus facilement à la nourriture¹¹⁻¹³. En 1973, une équipe de chercheurs¹⁴ a même pu montrer que des rats préféraient recevoir une stimulation

électrique trois fois plus longue et deux fois plus forte mais signalée plutôt qu'un choc faible mais non signalé. Si ce comportement vous paraît surprenant voire aberrant replongez-vous dans la situation que je vous ai proposée au début. Lors de vos études préférez-vous les contrôles annoncés par le professeur ou les contrôles surprise ? Ces derniers étaient pourtant en règles générales bien plus simples que les premiers non ?

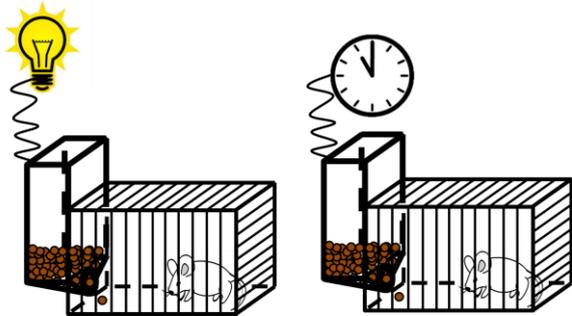


Figure 1 : Prédicibilité signalée (gauche) et prédicibilité temporelle (droite). Dans le cadre d'une expérience à prédicibilité signalée, de la nourriture est donnée à la souris chaque fois que la lumière s'allume. Dans le cadre d'une prédicibilité temporelle, la nourriture arrive à intervalles réguliers.

Cette étude sur les rats a conduit certains scientifiques à penser que lorsqu'un choc est prévu, celui-ci devient moins aversif^{8,15,16}. Ce phénomène est appelé **la réponse préparatoire**¹⁷⁻¹⁹. Les signaux avant-coureurs de l'évènement permettent à l'animal de se préparer, ce qui réduit l'effet négatif de stimulations aversives ou augmente la valeur de quelque chose d'appétitif¹³.

Si les animaux préfèrent spontanément aller vers des situations prédictibles, il est intéressant de voir qu'ils préfèrent également les prédictibilités signalées (situations précédées d'un signal visuel ou sonore clair) aux prédictibilités temporelles (situations arrivant à intervalle fixe). Dans une étude de 1975, des rats étaient soumis à des chocs électriques de façon irrégulière et précédés d'un signal sonore ou à intervalle régulier mais sans être précédé d'un signal sonore.

Lorsqu'on laissait aux rats le choix entre ces deux situations, les rats préféraient se diriger vers la situation signalée²⁰.

Cette seconde préférence pourrait s'expliquer par l'hypothèse du **safety signal** ou signal sécurisant, avancé^{16,21} par Seligman et Meyer en 1968 puis 1970. Cette hypothèse avance que ce n'est pas tant le fait que le signal annonce l'arrivée du choc que les animaux préfèrent mais plutôt que l'absence de signal signifie l'absence de choc. Plus simplement, tant qu'il n'y a pas de signal, cette situation est sécurisante et il est possible de se reposer. Dans une situation non signalée, l'animal serait en stress continu, toujours en attente de l'arrivée du stimulus aversif.

Les risques des stimuli non prédictifs

Si les animaux se dirigent spontanément vers des situations prévisibles, que se passe-t-il lorsqu'ils sont confrontés à des situations qu'ils ne peuvent pas prévoir ?

Comme pour la perte de contrôle, les animaux incapables de prédire leur environnement peuvent être affectés à différents niveaux²² : névroses, troubles obsessionnels compulsifs, stéréotypies... Chez l'ensemble des vertébrés (mammifères, poissons, amphibiens, oiseaux...) on observe lors de situations imprédictibles une augmentation de la sécrétion des corticostéroïdes²³, les fameuses hormones du stress. En cas de stress chronique, régulier, les effets à long terme de ces sécrétions peuvent être désastreux : retards de la puberté, suppression de la croissance chez les jeunes, épuisement, perte de masse musculaire, risques de développer des maladies et mort de neurones dans certaines parties du cerveau.

Lors des stress aigus, c'est-à-dire brefs et peu étendus dans le temps, ces sécrétions vont pouvoir déclencher des phénomènes physiologiques et comportementaux très intéressants. Dans la nature un stress aigu sera par exemple l'arrivée d'un prédateur ou un

manque de nourriture temporaire. Face à ce genre de stress, les animaux vont alors suspendre les comportements non nécessaires à la survie (comportements reproductifs, défense de territoire) et se concentrer sur ceux plus utiles : les comportements exploratoires. Ceci pour trouver une issue et fuir ou trouver une source alimentaire en cas de famine²³. Cette hausse de la cortisone va même permettre chez certaines espèces une amélioration des capacités de mémoire spatiale^{24,25} et donc leur permettre de se rappeler où se trouve la cachette ou la réserve de nourriture la plus proche.

Les animaux sont donc parés aux situations imprédictibles, l'environnement naturel étant par nature imprédictible. A l'état sauvage, un animal a un contrôle sur son environnement et peut s'éloigner d'une menace non prévue ou rechercher plus loin de la nourriture si l'envie lui prend. Cette capacité à gérer la situation va permettre de faire diminuer le stress. En captivité, face à un événement stressant, l'animal qui ne peut pas s'éloigner ne verra pas son stress s'apaiser. Face à une situation appétente, agréable, mais hors de portée, si l'animal ne peut pas obtenir ce qu'il veut, la motivation ne descend pas et se transforme en frustration (le fameux supplice de Tantale). En laboratoire, l'animal qui sait qu'il n'a aucune échappatoire et qui ne peut pas prévoir la prochaine situation aversive sera en permanence en attente de cette situation. Il sera alors plongé dans un état dépressif et névrotique. On appelle cette situation **la perception d'incertitude**⁹.

Certains scientifiques pensent que l'excitation d'un animal dépend de la relation entre ses attentes de recevoir un stimulus et le stimulus qu'il reçoit réellement^{8,26,27}. Le but physiologique initial de la préférence pour la prédictibilité et le contrôle serait pour les animaux de contrôler le degré de stimulation que l'individu va recevoir (voir la question proximale, article sur l'éthologie²⁸, disponible sur le site). Cette hypothèse permettrait

d'expliquer en partie les comportements de chasse, de combat, de fuite, d'alimentation ou de reproduction^{10,29}.

Ainsi, la perte de cette capacité à prédire et contrôler serait à l'origine de nombreux problèmes de bien-être³⁰. Par exemple, le stress physiologique observé dans certaines expériences de laboratoire serait dû à cette perception d'incertitude et à l'incapacité des animaux à la gérer, à gagner du contrôle dessus.

On retrouve ce problème chez de nombreux chiens lorsqu'ils sont en laisse. Beaucoup de chiens montrent une très forte excitation lorsqu'ils partent en promenade dans des zones où ils ne sont jamais allés. S'il s'agit très souvent de curiosité et d'excitation face à la nouveauté, la perception d'incertitude joue très certainement un rôle dans cette situation. Ces chiens sont également souvent ceux qui tirent en laisse alors qu'ils restent à proximité du maître lorsqu'ils sont détachés. La perte de contrôle due à la laisse ainsi que la perception d'incertitude de la promenade augmentent la frustration du chien et donc son excitabilité.

Si la non prédictibilité des événements est stressante, il est encore pire de retirer une prédictibilité acquise^{22,31}. Lors d'une étude menée dans le laboratoire de Pavlov par deux chercheurs de son équipe³² (Shenger et Krestovnika), les chercheurs voulaient connaître la capacité du chien à différencier une forme ronde d'une forme ovale. Lorsque les chiens appuyaient sur une forme ronde, ils obtenaient à manger, lorsqu'ils appuyaient sur une forme ovale, ils n'obtenaient rien. Au fur et à mesure des répétitions les deux formes étaient de plus en plus dures à différencier (Fig 2). Une fois que les chiens n'arrivaient plus à faire la différence, ils commencèrent à avoir des comportements anormaux : couinements, frétilllements, aboiements violents et symptômes de névroses. Une fois les stimuli de nouveaux différenciables, les troubles du comportement disparaissaient. Cette étude, réalisée sur très peu de chiens, permet tout de

même de mettre en évidence les effets d'une perte de contrôle et de prédictibilité. L'animal n'étant plus capable de savoir si son comportement allait être efficace ou non, si ses efforts allaient être récompensés ou non, la frustration et des comportements inadaptés sont arrivés.

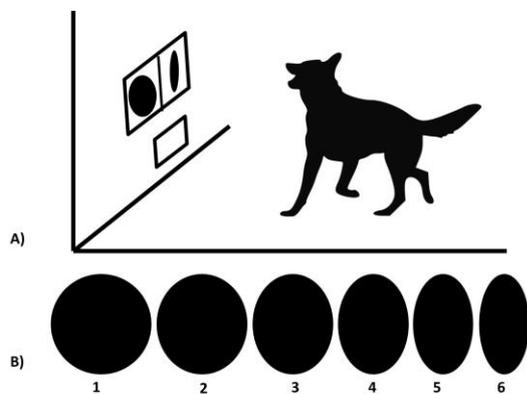


Figure 2 : Illustration de l'expérience de Shenger et Krestovnika³². A) Un chien est placé face à un choix, appuyer sur le cercle donne une récompense, Appuyer sur l'ovale ne donne rien. B) Les formes présentées sont de plus en plus difficiles à différencier. Lorsque la différenciation est impossible, les animaux montrent des signes de stress et d'anxiété.

Les effets de la perte de prédictibilité ont été démontrés chez de nombreuses espèces animales : primates^{8,33,34}, cochons³⁵, veaux³⁶, rats³⁷⁻⁴⁰... En règles générales les observations sont similaires que ce soit sur des phénomènes aversifs (nettoyage des cages chez les primates, évitements chocs électriques chez le rat) ou appétitifs (imprédictibilité ou perte de contrôle sur l'arrivée de nourriture ou de friandises). Les conséquences sur les individus sont : davantage d'ulcères gastriques, augmentation des comportements autocentrés (grattages, léchages, automutilations), plus grande excitabilité. Sur des animaux en groupes on voit davantage de tensions au sein du groupe et davantage d'agressivité.

Imprédictibilité, contingence et contiguïté

Lors de mon deuxième article sur les apprentissages⁴¹, nous avons vu l'importance des phénomènes de contingence et de contiguïté dans les apprentissages. La contingence est la fréquence à laquelle un comportement est suivi de la même conséquence, la contiguïté est le temps qui sépare un comportement et sa conséquence. Ces deux éléments permettent à un individu d'estimer la prédictibilité de certains événements.

Lors du précédent article sur la perte de contrôle¹ nous avons vu qu'un animal ne pouvant échapper à une situation pouvait déclencher un syndrome de résignation acquise, un état de détresse, de névrose, où l'animal pense que quoi qu'il fasse rien n'améliorera sa situation.

Un manque de prédictibilité lié à la contingence ou la contiguïté d'un comportement et de sa conséquence est tout à fait apte à déclencher un syndrome de résignation acquise. Vous avez probablement déjà entendu qu'un chien ne devait pas être puni lorsque l'on trouve des destructions de sa part en rentrant chez soi. Le problème est que, lorsque vous rentrez et le punissez, le chien a fait sa bêtise il y a bien longtemps. L'évènement le plus contigu à sa punition est alors le fait qu'il vous ait dit bonjour. Le chien risque alors d'apprendre que vous dire bonjour déclenche des sanctions. De l'autre côté, vu que lorsque votre chien se comporte bien il n'est pas puni, il perd toute notion de contingence vu qu'il n'est pas toujours puni lorsqu'il vous dit bonjour. Dans cette situation, le manque de prédictibilité que le chien a des punitions qu'il reçoit peuvent déclencher du stress... et donc davantage de destructions en votre absence. Voici une citation de Horace Lytle⁴² qui disait : *un chien qui attend toujours la punition sans jamais être sûr d'où et quand elle va tomber, ce chien on ne pourra pas en faire grand-chose et on ne lui donne pas la possibilité de faire grand-chose.*

Si les problèmes de contingence et d'imprédictibilité peuvent déclencher de la résignation acquise en cas de stimuli aversifs, il existe un autre phénomène appelé la « fainéantise acquise » (learned laziness). Lors d'expériences réalisées en 1975³⁸ et 1977⁴³, des chercheurs ont essayé d'apprendre à des rats à pousser un levier. Un groupe de rats obtenait une récompense dès qu'il poussait le levier (récompense contingente), l'autre groupe pas forcément, les récompenses tombant parfois toutes seules (groupe non contingent). Les résultats ont montré que les rats non contingents mettaient davantage de temps à acquérir le nouveau comportement. Les animaux semblaient agir comme des individus trop gâtés attendant simplement que la nourriture arrive. Même s'il est possible qu'avec l'abondance de nourriture ces rats aient vu leur motivation à travailler diminuer (voir notion de valence du renforçateur dans un précédent article⁴¹), des retards d'apprentissages ont pu être constatés dans d'autres contextes comme l'évitement⁴⁴ où l'animal doit apprendre à exécuter un comportement pour éviter quelque chose de désagréable.

En règles générales, la perte de contrôle et le manque de prédictibilité sur des événements importants pour le chien, qu'ils soient appétitifs ou aversifs, réduit l'initiative du chien à être opérant et retarde ses apprentissages associatifs. C'est particulièrement vrai pour les punitions qui sont parfois tellement imprédictibles et incompréhensibles pour le chien qu'il subira passivement sans pour autant apprendre de ces événements qu'il juge inéluctables⁴⁵.

Une étude de Carlstead en 1986³⁵ a particulièrement bien mis en évidence la relation entre prédictibilité, contingence et troubles du comportement. Dans un élevage de porcs, l'équipe de chercheurs a appris aux animaux que le moment du repas était signalé par un bruit mais qu'il pouvait arriver à n'importe quel moment de la journée. Ils ont

ensuite décidé de, soit retirer le signal complètement, soit de le faire arriver de façon non-contingente (ne signalant pas forcément l'arrivée de nourriture). Dans les deux groupes l'agressivité des animaux a augmenté avec une forte compétition autour de la nourriture. C'était encore pire pour le groupe dont le signal était non contingent, ceux-ci pouvaient se battre même en présence de simples bruits parasites, pensant certainement que ces bruits signifiaient l'arrivée de nourriture. Certains auteurs⁸ pensent que si les animaux étaient calmes dans le cadre de la prédictibilité signalée chez Carlstead, c'est en relation avec l'hypothèse du safety signal. Plus simplement : tant que le signal ne sonne pas, les animaux sont paisibles car ils savent qu'il n'y a pas de risque de compétition pendant ce temps-là.

Cette étude est importante pour toute personne devant gérer une communauté d'animaux dont l'alimentation ne peut se faire à volonté ou génère de la compétition. La solution préconisée est alors de nourrir de façon aléatoire mais en introduisant un unique signal, stable et constant, avant chaque repas.

Mauvais aspects de trop de prédictibilité.

Nous l'avons vu, les animaux ont tendance à choisir des situations prédictibles et les situations imprédictibles déclenchent de nombreuses réactions physiologiques dues au stress : ulcères gastriques, perte de poids, augmentation du cortisol^{16,46,47}. Cependant, et c'est là que cet article se complique, ces réactions de stress physiologique sont souvent plus fortes en situation prédictible qu'en situation imprédictible face à des stimuli aversifs (ex : chocs électriques)... Ceci a pu être démontré sur des expériences de prédictibilité temporelle aussi bien chez le rat⁴⁸⁻⁵¹ que chez le singe écureuil⁵².

Je vous conseille l'excellent article de Bassett et Buchanan-Smith⁸ si vous souhaitez une revue détaillée de ce point mais sachez que ce phénomène intrigue beaucoup les chercheurs.

Les raisons données pour l'observation de ce paradoxe entre choix de l'animal et stress physiologique (donc ressenti) sont de possibles problèmes de méthodologie : mauvaise admission du stimulus ou possibilité de contrôle par l'animal (ex : au signal, l'animal se déplaçait dans une zone où il recevait moins le choc électrique); variabilité dans les mesures physiologiques ou comportementales selon les auteurs ; impact d'un éventuel safety signal hors de portée des expérimentateurs...

Ce phénomène de choisir une situation qui semble davantage stressante au niveau physiologique existe également chez l'humain. Revenons à notre histoire de contrôles des connaissances annoncés ou surprises. Même si nous préférons généralement que le professeur annonce l'arrivée d'un contrôle, le stress que nous ressentions à l'approche de l'examen et même pendant l'examen était bien plus fort que dans le cas du contrôle surprise (vu qu'il était par définition imprévisible).

Lorsque l'on tente une étude exhaustive du phénomène, on se rend compte qu'il existe un véritable « sac de nœuds ». Cependant, même si les résultats montrent souvent une augmentation du stress physiologique dans des situations avec prédiction temporelle, c'est moins vrai dans les cas de prédictions avec un signal précis. Et quelle que soit la situation, les animaux préfèrent une situation prédictible^{3,51,53}. Dans le doute donc, il vaut mieux signaler à un chien qu'une situation aversive arrive et lui donner une part de contrôle dans cette situation.

Trop de prédictibilité peut également créer des problèmes dans le cas de situations pourtant agréables. Nous avons vu que le phénomène de réponse préparatoire pouvait soit diminuer la perception négative de quelque chose de désagréable, soit augmenter la valeur positive de quelque chose d'agréable. Cette réponse préparatoire est à l'origine d'un phénomène appelé **Activité Anticipatoire Alimentaire** ou FAA (Food Anticipatory Activity). Dans cette situation, l'animal est tellement excité qu'il

peut déclencher des comportements anormaux appelées stéréotypies^{5,33,54,55} voire de l'agressivité^{56,57}.

Un **comportement stéréotypique** est un comportement parasite, n'ayant aucune fonction apparente sinon d'occuper l'animal. Ces comportements sont synonymes de stress chez l'individu et on le rencontre particulièrement chez les animaux captifs, les fameux « fauves qui tournent en cage ». Dans le cadre de la FAA, certains d'entre vous ont certainement vu leur chien tourner sur lui-même, se gratter, japper ou encore sauter lorsque vous lui apportez sa gamelle. Un phénomène similaire peut se présenter d'ailleurs en début de promenade ou lors de l'entrée sur un terrain de travail d'obéissance. Si le déclencheur n'est pas l'alimentation dans ces cas, ils démontrent que trop de prédictibilité peut stresser / exciter l'animal.

Concernant l'animal trop excité vis-à-vis de la nourriture, les résultats suggèrent de laisser les animaux se nourrir à volonté hors nécessité de nourrissage fragmenté (problèmes de santé obligeant à rationner ou forte compétition entre individus d'un même groupe). En général les comportements de FAA disparaissent en 3 ou 4 jours le temps que l'animal s'habitue à son nouveau rythme⁵.

Si vous souhaitez faire passer votre chien à une alimentation à volonté je vous conseille de ne pas remplir la gamelle à ras bord dès le début. Les croquettes sont des matériaux déshydratés qui reprennent du volume au contact de l'eau ou de la salive. Certains chiens peuvent avaler très rapidement des kilos de croquettes avant de se sentir repus, la salive et l'eau n'ont alors pas le temps de faire gonfler la nourriture ingérée. Cette prise de volume se produira un peu plus tard et pourrait être dangereuse pour le chien. Si vous souhaitez passer d'une nourriture rationnée à une nourriture à volonté je vous conseille la démarche suivante: restez à proximité de votre chien, donnez-lui une poignée de nourriture, attendez qu'il l'ait finie, puis donnez une seconde poignée, etc.

jusqu'à satiété. Dans le cas d'un chien boulimique, n'oubliez pas de préalablement demander conseil à votre vétérinaire.

Afin d'éviter la prise de poids, il est possible d'utiliser de la nourriture moins calorique ou de rendre son accès moins facile via le travail⁸ ou la manipulation d'objets (Fig. 3).



Figure 3 : Exemple de jouets cognitifs pour chiens. Ces jouets permettent de ralentir considérablement la durée des repas.
A gauche : Pipolino. **Au milieu :** Kong Wobbler. **A droite :** Dog Spinny Nina Ottosson.

Par rapport au chien incontrôlable en début de promenade, il est possible également de le sortir plus souvent afin de diminuer la valeur de cet évènement. Si votre emploi du temps ne le permet pas, je vous conseille alors de casser la prédictibilité du départ en promenade (faire semblant de partir, de prendre la laisse puis retourner s'asseoir) et d'intégrer au début des promenades un signal précis (bruit ou mot) ainsi qu'un élément de contrôle pour votre chien (mise en laisse seulement s'il est assis par exemple).

Aspects positifs d'un manque partiel de prédiction

Si la prédictibilité n'a pas que des bons côtés, il en va de même pour son absence qui n'est pas toujours délétère. Nous l'avons déjà vu plus tôt dans cet article, l'augmentation ponctuelle de cortisone peut, par exemple, permettre d'améliorer la mémoire spatiale, les comportements exploratoires et la mise en place de comportements de survie.

Jusqu'à récemment, on pensait qu'un animal était sûrement mieux en captivité qu'en liberté. Moins de problèmes à gérer, davantage de sécurité, apport régulier en nourriture donc moins de stress. Ces résultats étaient d'ailleurs plutôt confirmés par les études sur la prédictibilité d'évènements aversifs où les animaux préfèrent les situations prévisibles.

Cependant, la vie sauvage est par nature imprévisible et les animaux sont adaptés pour vivre dans un environnement naturel. Si les animaux ont des horloges internes qui leur permettent d'exploiter et de prévoir des régularités temporelles en nourriture, l'environnement naturel est imprévisible par nature. L'attaque d'un prédateur ou une tempête de neige peut perturber les comportements « normaux » pendant quelques heures voire quelques jours en diminuant les ressources alimentaires et en augmentant les dépenses énergétiques⁹.

On constate qu'en captivité, un peu d'imprédictibilité améliore le bien-être des animaux. La plupart du temps cette imprédictibilité est mise en place à travers **l'enrichissement de l'environnement** des animaux. Cet enrichissement est souvent mené en changeant spatialement ou temporairement la disponibilité en nourriture, en plaçant des caches, des jeux, etc. L'ajout de cette imprédictibilité a permis chez de nombreuses espèces une diminution des stéréotypies, a augmenté le temps que les animaux dédiaient chaque jour à l'exploration et augmente la variété de leur répertoire comportemental⁵⁸⁻⁶¹.

Au contraire, avoir une routine d'alimentation trop stricte favorise l'apparition de ces stéréotypies et autres comportements inadaptés⁵. Certains chercheurs³⁶ ont suggéré que dans un environnement trop prédictible, les animaux se bloquent dans des boucles d'anticipations. C'est-à-dire que l'animal passe de l'anticipation de l'arrivée d'un repas à l'anticipation de la période de jeux, à l'anticipation du moment des soins pour passer de nouveau à l'anticipation des repas... Les

animaux à qui l'on propose un peu d'imprédictibilité à travers l'enrichissement de leur environnement passent davantage de temps à explorer, à chercher de la nourriture et à développer leur répertoire comportemental.

Si les animaux sont moins stressés dans un environnement enrichi⁵⁵, c'est parce qu'ils peuvent être actifs, agir en fonction de leurs prédictions. C'est ici qu'on rejoint la notion de contrôle. Sans contrôle, face à un évènement inéluctable, les animaux sont de plus en plus frustrés. En absence de contrôle, la prédictibilité est davantage stressante que l'imprédictibilité^{52,55}.

Relation entre contrôle et prédiction

Contrôlabilité et prédictibilité sont profondément liées. On sait aujourd'hui que la perte de contrôle et de prédictibilité sont additives. C'est-à-dire que si la perte de l'une ou de l'autre est stressante, la perte des deux est encore pire^{62,63}.

On sait également que le contrôle est important car il permet une certaine prédictibilité, notamment par la réduction d'incertitude qu'il donne⁶⁴. Dans une situation contrôlée, un animal ne sait pas forcément quand le contrôle lui sera donné, ce qui est une source d'incertitude. A ce compte, l'arrivée du contrôle est une forme de prédictibilité signalée.

Enfin, la prédictibilité est importante car elle permet un contrôle efficace^{65,66}. Imaginez que vous ayez accès aux commandes de lancement d'un missile pouvant détruire tout astéroïde menaçant la Terre. Ce bouton vous serait totalement inutile si vous ne savez pas quand un astéroïde menacera effectivement notre planète.

Contrôle et prédictibilité sont comme les deux faces d'une même pièce. Dans la nature ils sont intrinsèquement liés et même lors d'expérience scientifiques ils sont difficiles à isoler. Si un évènement peut-être signalé sans que l'on ait de contrôle dessus, l'inverse est

impossible. Pour qu'un animal puisse contrôler une situation, il faut obligatoirement qu'il sache quand elle arrive^{67,68}. On peut ainsi établir une relation entre contrôle, prédictibilité et comportement^{22,45} (Fig 4). Que le stimulus soit aversif ou positif, si l'obtention de la récompense ou l'évitement du stimulus aversif sont prévisibles mais hors de portée de l'animal (incontrôlables), c'est une frustration qui sera ressentie (le fameux supplice de Tantale). Si la situation n'est ni contrôlable, ni prédictible, on obtiendra une névrose de l'animal. Même s'il est par la suite placé dans une situation avec possibilité de contrôle, il est possible qu'il n'agisse pas alors que la solution est pourtant sous son nez (par résignation acquise, voir l'article sur la perte de contrôle¹). Si la situation est sous contrôle mais survient de façon aléatoire (imprévisible), on obtiendra de l'anxiété. Finalement, la seule situation où l'animal se situe en état de bien-être sera celle où il y aura et contrôle et prédictibilité, état vers lequel il essaiera toujours de retourner.

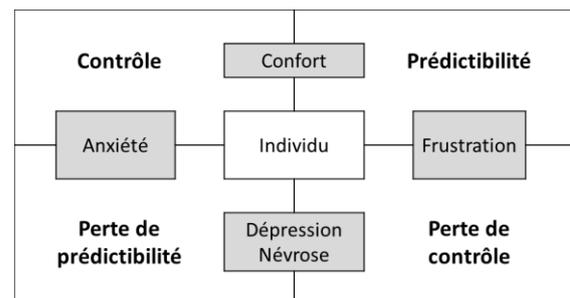


Figure 3 : Schéma récapitulatif des relations entre contrôle, prédictibilité et réponses émotionnelles de l'individu. En gras : Situations dans lesquelles peut être placé l'individu ; Grisé : Etats émotionnels associés à l'interaction de ces situations.

Prenons l'exemple d'un chien qui souffre d'anxiété de séparation ou d'un problème de gestion de la solitude. Lorsque ses maîtres se préparent à partir, il est capable de prédire une situation désagréable imminente par les signaux qu'il capte (les maîtres prennent leurs clés, mettent leurs chaussures, etc.). Toutefois, il ne dispose d'aucun contrôle dessus et rentre

en état de frustration. Le chien peut à ce moment tenter de regagner ce contrôle en attirant l'attention de ses maîtres (s'exciter, se sauver, leur sauter après...). Une fois les maîtres partis, le chien se retrouve sans contrôle et sans prédictibilité sur leur retour. Il se retrouve donc dans un état de névrose, de dépression pouvant mener à de la résignation acquise. Toutefois, avant d'arriver à cet état, le chien essaiera soit de retrouver du contrôle sur son stress (par des destructions, fugues et aboiements), soit d'obtenir une prédictibilité sur le retour de ses maîtres (exploration de l'environnement, recherche d'odeurs, stéréotypies).

Conclusion

La perte de contrôle et l'absence voire la perte de prédictibilité sont extrêmement stressantes. Toutefois leurs interactions sont parfois contre intuitives. En l'absence de contrôle, trop de prédictibilité peut amener à des troubles physiologiques ou de comportement. De l'autre côté, si l'on donne du contrôle, ajouter un peu d'imprédictibilité semble améliorer le bien-être des animaux en captivité.

Autre phénomène intéressant : si on leur donne le choix, les animaux préfèrent des situations prévisibles. Pourtant, les marqueurs physiologiques du stress sont plus hauts chez des individus placés dans des situation prévisibles.

Les recommandations les plus récentes préconisent de rendre prévisibles et contrôlables en particulier les manipulations et événements aversifs⁸. Le mieux étant très certainement d'utiliser des prédictibilités signalées avec un signal sonore ou visuel plutôt que de simplement avoir une régularité temporelle^{3,51,53}.

C'est à ce niveau que l'on voit l'utilité du medical training. Ce type d'entraînement, nous l'avons vu dans un précédent article⁶⁹ se base sur le conditionnement opérant. C'est-à-dire que ces apprentissages sont basés sur des

prises d'initiative, des prises de contrôle de l'animal^{41,70,71}.

Dans des structures n'utilisant pas le medical training, l'animal apprend essentiellement à exécuter des comportements désagréables pour éviter une situation plus désagréable encore. Par exemple, l'animal peut être menacé d'un choc électrique ou d'une capture avec un filet⁷² pour le faire reculer dans une cage de contentions afin d'effectuer des soins ou une prise de sang.

L'intérêt de la prédictibilité dans ces structures est assez limité car la présence du soigneur est associée à des événements désagréables. Pire, la présence de l'équipe soignante peut perdre sa valeur de signal précis et générer de l'incertitude. Les soigneurs étant présents aussi bien pour les événements agréables que les événements aversifs, l'animal oscillera entre des états d'anxiété et de névrose. Il est donc conseillé dans les structures qui n'ont pas la possibilité de mettre en place du medical training d'essayer au moins d'intégrer des signaux cohérents de périodes sûres et de périodes aversives (par exemple un son ou un signal lumineux)⁸. Si un signal n'est pas précis, il devrait être retiré.

Grâce au medical training et au renforcement positif principalement utilisé dans celui-ci, on obtient une coopération volontaire de l'animal. Celui-ci ne travaille alors plus pour éviter quelque chose de désagréable mais pour obtenir une récompense qu'elle soit alimentaire ou sociale (félicitations)⁷³⁻⁷⁵. Même lors de situations désagréables en elles-mêmes (nettoyage de la cage, soins, contentions), ajouter un renforcement positif à ces situations permet de donner un peu de contrôle et de prédictibilité à l'animal. Il est alors possible d'éviter l'utilisation de la force et de la contrainte⁷⁶.

Ces informations sont importantes pour gérer, par exemple, les visites de nos chiens chez le vétérinaire. A moins de régulièrement vous rendre chez votre vétérinaire pour des

événements agréables (dons de friandises, caresses, etc.), l'arrivée à la clinique est clairement un signal précis annonçant une situation aversive. Ceci explique en partie pourquoi la plupart des chiens présentent un stress élevé à l'arrivée chez leur vétérinaire. Certains chiens deviendront alors ingérables voire agressifs et d'autres au contraire seront immédiatement en état de résignation acquise (voir article précédent) donnant l'illusion d'un chien calme et facile à soigner. Ces derniers sont souvent impossibles à soigner de retour au domicile alors que les premiers, pourtant agressifs et incontrôlables face au vétérinaire, seront beaucoup plus calmes. Simplement, placés dans un environnement connu et où ils possèdent un minimum de contrôle et d'expérience avec leur maître, leur niveau d'anxiété a diminué.

Mes recommandations personnelles au vu des différents articles sur cette thématique sont de pratiquer régulièrement le medical training avec son chien, de l'habituer à se laisser manipuler, et même à être actif dans ses soins.

Cet entraînement devrait se faire avec le maître mais également avec d'autres personnes (connues ou non) mais toujours sous la supervision du maître qui doit garder la gestion des différents signaux (exercices à exécuter, clicker, félicitations, friandises...). Les séances de medical training deviennent alors des signaux clairs de situations modérément aversives pouvant se transformer en situations positives sous contrôle de l'animal³.

Cet article me permet également de commencer à vous familiariser à l'enrichissement de l'environnement et à son implication pour le bien-être animal. On peut améliorer ce bien être en ajoutant de l'imprédictibilité dans l'environnement des animaux par la disponibilité en jeux, en activités sociales ou en nourriture (jouets cognitifs, distributeurs alimentaires, etc.). Mais nous en parlerons dans un prochain article.

Article écrit par Maxime Lullier, éducateur canin SIRET n° 751751199-00017. Cet article est libre à la diffusion et à la citation. Si vous souhaitez le partager en partie ou dans sa totalité, merci de citer mon nom ainsi que l'adresse de mon site internet : www.cynoccitan.com

Références bibliographiques

1. Lullier, M. La perte de contrôle I: Contrôle et perte de contrôle. *CynOccitan* (2016). at <<http://www.cynoccitan.com/educateur-canin-montpellier/article/11-la-perde-de-contrôle-i-contrôle-et-perde-de-contrôle>>
2. Mineka, S. & Hendersen, R. W. Controllability and predictability in acquired motivation. *Annu. Rev. Psychol.* **36**, 495–529 (1985).
3. Weinberg, J. & Levine, S. in *Coping and Health* (eds. Levine, S. & Ursin, H.) 39–59 (Plenum Press, 1980).
4. Richelle, M. & Lejeune, H. *Time in Animal Behaviour. Time in Animal Behaviour* (Pergamon Press, 1980). doi:10.1016/B978-0-08-025489-0.50015-6
5. Mistlberger, R. E. Circadian food-anticipatory activity: Formal models and physiological mechanisms. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **18**, 171–195 (1994).

6. Roberts, W. A. *Principles of animal cognition*. Boston, MA: McGraw- Hill. (1998).
7. Taylor, P. E., Haskell, M., Appleby, M. C. & Waran, N. K. Perception of time duration by domestic hens. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **76**, 41–51 (2002).
8. Bassett, L. & Buchanan-Smith, H. M. Effects of predictability on the welfare of captive animals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **102**, 223–245 (2007).
9. Reneerkens, J., Piersma, T. & Ramenofsky, M. An experimental test of the relationship between temporal variability of feeding opportunities and baseline levels of corticosterone in a shorebird. *J. Exp. Zool.* **293**, 81–88 (2002).
10. Carlstead, K. in *Wild Mammals in Captivity : Principles and Techniques* (eds. Kleiman, D. G., Allen, M. E., Thompson, K. V. & Lumpkin, S.) 317–333 (University of Chicago Press, 1996). at <<http://agris.fao.org/agris-search/search/display.do?f=1997/US/US97256.xml;US9635032>>
11. Wyckoff Jr, L. B. The role of observing responses in discrimination learning. Part I. *Psychol. Rev.* **59**, 431–442 (1952).
12. Prokasy, W. F. The acquisition of observing responses in the absence of differential external reinforcement. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **49**, 131–134 (1956).
13. Badia, P., Harsh, J. & Abbott, B. B. Choosing between predictable and unpredictable shock conditions: Data and theory. *Psychol. Bull.* **86**, 1107–1131 (1979).
14. Badia, P., Culbertson, S. & Harsh, J. Choice of longer or stronger signalled shock over shorter or weaker unsignalled shock. *J. Exp. Anal. Behav.* **19**, 25–32 (1973).
15. Davis, H. & Levine, S. Predictability, control, and the pituitary-adrenal response in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **96**, 393–404 (1982).
16. Seligman, M. E. & Meyer, B. Chronic fear and ulcers in rats as a function of the unpredictability of safety. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **73**, 202–7 (1970).
17. Perkins, C. C. The stimulus conditions which follow learned responses. *Psychol. Rev.* **62**, 341–348 (1955).
18. Perkins, C. C. & Perkins Jr., C. C. an Analysis of the Concept of Reinforcement. *Psychol. Rev.* **75**, 155–172 (1968).
19. Lockard, J. Choice of a warning signal or no warning signal in an unavoidable shock situation. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **56**, 526–530 (1963).
20. Badia, P., Harsh, J. & Coker, C. C. Subjects choose fixed time over variable time shock and vice versa: shock distribution and shock-free time as factors. *Learn. Motiv.* 264–272 (1975).
21. Seligman, M. E. P. Chronic Fear Produced By Unpredictable Electric Shock. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **66**, 402–411 (1968).
22. Mineka, S. & Kihlstrom, J. F. Unpredictable and uncontrollable events: a new perspective on experimental neurosis. *J. Abnorm. Psychol.* **87**, 256–271 (1978).
23. Wingfield, J. C. & Ramenofsky, M. in *Stress Physiology in Animals* (ed. Balm, P. H. S.) 1–51 (Sheffield Academic Press, 1999).
24. Luine, V., Martinez, C., Villegas, M., Magariños, A. M. & McEwen, B. S. Restraint stress reversibly enhances spatial memory performance. *Physiol. Behav.* **59**, 27–32 (1996).
25. Saldanha, C. J., Schlinger, B. A. & Clayton, N. S. Rapid Effects of Corticosterone on Cache

- Recovery in Mountain Chickadees (*Parus gambeli*). *Horm. Behav.* **37**, 109–115 (2000).
26. Archer, J. The organization of aggression and fear in vertebrates. *Perspect. Ethol.* 231–298 (1976). doi:10.1007/978-1-4615-7572-6_7
 27. Inglis, I. R. in *Exploration in Animals and humans* (eds. Archer, J. & Birke, L.) 72–116 (Van Nostrand Reinhold, 1983).
 28. Lullier, M. L'éthologie. *CynOccitan* (2014). at <<http://www.cynoccitan.com/educateur-canin-montpellier/article/1-l-ethologie>>
 29. Buchanan-Smith, H. M. in *Marmosets and Tamarins in Biological and Biomedical Research* (eds. Pryce, C., Scott, L. & Schnell, C.) 47–53 (DSSD imagery, 1997).
 30. Hughes, B. O. & Duncan, I. J. H. The notion of ethological 'need', models of motivation and animal welfare. *Anim. Behav.* **36**, 1696–1707 (1988).
 31. Tsuda, A., Tanaka, M. & Nishikawa, T. Effects of unpredictability versus loss of predictability of shock on gastric lesions in rats. *Physiol. Psychol.* **11**, 287–290 (1984).
 32. Pavlov, I. *conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex.* (1927).
 33. Waitt, C. & Buchanan-Smith, H. M. What time is feeding?: How delays and anticipation of feeding schedules affect stump-tailed macaque behavior. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **75**, 75–85 (2001).
 34. Waitt, C., Buchanan-Smith, H. M. & Morris, K. The impact of human activity on laboratory primates. in *Proceedings of the 4th International Conference on Environmental Enrichment* (eds. Hare, V. J., Worley, K. E. & Myers, K.) 121–132 (The shape of Enrichment, Inc, 2001).
 35. Carlstead, K. Predictability of feeding: Its effect on agonistic behaviour and growth in grower pigs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **16**, 25–38 (1986).
 36. Johannesson, T. & Ladewig, J. The effect of irregular feeding times on the behaviour and growth of dairy calves. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **69**, 103–111 (2000).
 37. Hanson, J., Larson, M. & Snowden, C. The Effects of Control over High Intensity Noise on Plasma Cortisol Levels in Rhesus Monkeys. *Behav. Biol.* **16**, 333–340 (1976).
 38. Seligman, M. E. P. Helplessness: On depression, development, and death. *A Ser. books Psychol.* 250-NaN, 250 (1975).
 39. Tsuda, A., Tanaka, M., Nishikawa, T. & Hirai, H. Effects of coping behavior on gastric lesions in rats as a function of the complexity of coping tasks. *Physiol. Behav.* **30**, 805–808 (1983).
 40. Weiss, J. M. Effects of punishing the coping response (conflict) on stress pathology in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **77**, 14–21 (1971).
 41. Lullier, M. Les apprentissages II : Acquisition et extinction de comportements appris. *CynOccitan* (2015). at <<http://www.cynoccitan.com/educateur-canin-montpellier/article/8-les-apprentissages-ii-acquisition-et-extinction-de-comportements-appris>>
 42. Lytle, H. *How to train a bird dog.* (1927).
 43. Wheatley, K. L., Welker, R. L. & Miles, R. C. Acquisition of Barpressing In Rats Following Experience With Response-independent Food. *Anim. Learn. & Behav.* **5**, 236–242 (1977).
 44. Sonoda, A., Okayasu, T. & Hirai, H. Loss of Controllability in Appetitive Situations Interferes

- with Subsequent Learning in Aversive Situations. *Anim. Learn. Behav.* **19**, 270–275 (1991).
45. Lindsay, S. R. *Handbook of applied dog behavior and training volume one: adaptation and learning*. (Blackwell Publishing, 2000).
 46. Gliner, J. A. Predictable vs. unpredictable shock: Preference behavior and stomach ulceration. *Physiol. Behav.* **9**, 693–698 (1972).
 47. Weiss, J. M. Psychological factors in stress and disease. *Sci. Am.* **226** (6), 104–113 (1972).
 48. Hennessy, J. W., King, M. G., McClure, T. a & Levine, S. Uncertainty, as defined by the contingency between environmental events, and the adrenocortical response of the rat to electric shock. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **91**, 1447–1460 (1977).
 49. Miller, R. R., Greco, C., Vigorito, M. & Marlin, N. A. Signaled tailshock is perceived as similar to a stronger unsignaled tailshock: implications for a functional analysis of classical conditioning. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* **9**, 105–131 (1983).
 50. Pitman, D. L. *et al.* Effects of exposure to stressors of varying predictability on adrenal function in rats. *Behav. Neurosci.* **109**, 767–76 (1995).
 51. Arthur, A. Z. Stress of predictable and unpredictable shock. *Psychol. Bull.* **100**, 379–87 (1986).
 52. Jordan, T. C., Coe, C. L., Patterson, J. & Levine, S. Predictability and coping with separation in infant squirrel monkeys. *Behav. Neurosci.* **98**, 556–560 (1984).
 53. Abbott, B. B., Schoen, L. S. & Badia, P. Predictable and unpredictable shock: behavioral measures of aversion and physiological measures of stress. *Psychol. Bull.* **96**, 45–71 (1984).
 54. Carlstead, K. in *Second nature: Environmental enrichment for captive animals* (eds. Shepherdson, D. J., Mellen, D. J. & Hutchins, M.) 172–183 (Smithsonian Institution Press, 1998).
 55. Bloomsmith, M. A. & Lambeth, S. P. Effects of predictable versus unpredictable feeding schedules on chimpanzee behavior. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **44**, 65–74 (1995).
 56. De Waal, F. B. M. & Hoekstra, J. A. Contexts and predictability of aggression in chimpanzees. *Anim. Behav.* **28**, 929–937 (1980).
 57. Wasserman, F. E. & Cruikshank, W. W. The relationship between time of feeding and aggression in a group of captive hamadryas baboons. *Primates* **24**, 432–435 (1983).
 58. Shepherdson, D. J., Carlstead, K., Mellen, J. D. & Seidensticker, J. The influence of food presentation on the behavior of small cats in confined environments. *Zoo Biol.* **12**, 203–216 (1993).
 59. Jenny, S. & Schmid, H. Effect of feeding boxes on th behaviour of stereotyping Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in the Zurich Zoo, Zurich, Switzerland. *Zoo Biol.* **21**, 573–584 (2002).
 60. Tarou, L. R. & Bashaw, M. J. Maximising the effectiveness of environmental enrichment. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **102**, 189–204 (2007).
 61. Lindburg, D. G. in *Second Nature: Environmental Enrichment for Captive Animals* (eds. Shepherdson, D. J., Mellen, J. D. & Hutchins, M.) 262–276 (Smithsonian Institution Press, 1998).
 62. Weiss, J. M. Effects of coping behavior in different warning signal conditions on stress pathology in rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **77**, 1–13 (1971).

63. Overmier, J. B., Patterson, J. & Wielkiewicz, R. M. in *Coping and Health*. Plenum Press (eds. Levine, S. & Ursin, H.) **33**, 1–38 (Plenum Press, 1980).
64. Averill, J. R. Personal Control Over Aversive Stimuli and Its Relationship to Stress. *Psychol. Bull.* **80**, 286–303 (1973).
65. Biederman, G. B. & Furedy, J. J. Preference for signalled shock in rats? Instrumentation and methodological errors in the archival literature. *Psychol. Rec.* **26**, 501–514 (1976).
66. Lykken, D. T. & Tellegen, A. On the Validity of the Preception Hypothesis. *Psychophysiology* **11**, 125–132 (1974).
67. Schulz, R. Effects of control and predictability on the physical and psychological well-being of the institutionalized aged. *J. Pers. Soc. Psychol.* **33**, 563–573 (1976).
68. Nickels, J. B., Cramer, K. M. & Gural, D. M. Toward unconfounding prediction and control: Predictionless control made possible. *Can. J. Behav. Sci. Can. des Sci. du Comport.* **24**, 156–170 (1992).
69. Lullier, M. Le medical training. *CynOccitan* (2015). at <<http://www.cynoccitan.com/educateur-canin-montpellier/article/9-le-medical-training>>
70. Lullier, M. Les apprentissages I : définition et apprentissages associatifs. *CynOccitan* (2015). at <<http://www.cynoccitan.com/educateur-canin-montpellier/article/6-les-apprentissages-i-definition-et-apprentissages-associatifs>>
71. Lullier, M. Les apprentissages III : habituation, sensibilisation, généralisation et discrimination. *CynOccitan* (2015). at <<http://www.cynoccitan.com/educateur-canin-montpellier/article/10-les-apprentissages-iii-habituation-sensibilisation-generalisation-et-discrimination>>
72. Phillippi-Falkenstein, K. & Clarke, M. R. Procedure for training corral-living rhesus monkeys for fecal and blood-sample collection. *Lab Anim Sci* **42**, 83–85 (1992).
73. Laule, G. in *UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory Animals, vol 1: Terrestrial vertebrates*. (ed. Poole, T.) 21–27 (Blackwell Science Ltd, 1999).
74. Scott, L. in *UFAW (Eds.), Animal Training: a Review and Commentary* (ed. UFAW) 121–133 (Universities Federation for Animal Welfare, 1990). at <<http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Training+non-human+primates+meeting+their+behavioural+needs#0>>
75. Laule, G. & Desmond, T. in *Second nature: environmental enrichment for captive animals* (eds. Shepardsen, D., Mellen, J. & Hutchins, M.) 302–313 (Smithsonian Institution Press, 1998).
76. Reinhardt, V. Working with rather than against macaques during blood collection. *J. Appl. Anim. Welf. Sci.* **6**, 189–197 (2003).