

Aspects olfactifs du lien mère-jeune chez les Mammifères

Benoist SCHAAL
Laboratoire de Psychophysiology
Université de Franche-Comté
Route de Gray, La Bouloie
25030 BESANÇON

et

Arnould SCHAAL
Laboratoire de Psychophysiology
Université Louis Pasteur
7, rue de l'Université
67000 STRASBOURG

Résumé. - Cet article a pour but de mettre en évidence le rôle de l'olfaction dans la formation du lien mère-jeune chez les Mammifères. La reconnaissance de l'odeur du jeune par la mère, la nature des réponses du jeune à son environnement olfactif précoce et les fonctions de ce lien olfactif sont abordés à travers des recherches récentes.

Summary. - Evidence and role of olfaction in mammalian postnatal mother-offspring relationships are reviewed. Constancy of neonate responses to their olfactory environment, variability of young recognition by mothers and functional aspects involving olfaction are discussed. Olfaction appears to play an important role in the development and further social life in Mammals.

L'étude des odeurs sociales (1) et de leur rôle dans le comportement des Mammifères devient le thème de nombreuses recherches comme en témoignent de récentes synthèses (8, 11, 54, 7, 2, 55) (2). La plupart de ces travaux ne portent cependant que sur les fonctions régulatrices des odeurs dans les comportements sociaux des Mammifères adultes: marquage territorial, reconnaissance olfactive des groupes, des individus, du statut social et sexuel, etc.

Les effets ontogénétiques des odeurs sociales sont plus rarement abordés. Les stimulations odorantes qui émanent tant du milieu social (congénères) que du milieu physique jouent pourtant un rôle considérable dans le développement du jeune Mammifère. Très vite, dès la vie utérine peut-être, et ensuite au cours de son existence postnatale, l'environnement odorant du jeune acquiert une signification. Les stimulations olfactives sont investies (*sensu* VIDAL, 87) de préférences ou d'aversion qui non seulement orienteront les interactions sociales précoces (avec les parents ou les pairs),

(1) *Odeurs sociales*. Sécrites par les glandes corporelles d'un individu émetteur, les «odeurs sociales» (BROWN, 2) sont des substances qui portent une valeur d'information pour un individu récepteur. Leur grande complexité chimique et la variabilité des réponses comportementales qu'elles induisent chez les Mammifères nous empêchent, pour l'instant, de les ranger parmi les *phéromones*.

(2) Les chiffres entre parenthèses renvoient aux références bibliographiques en fin d'article.

mais contribueront à la construction des caractéristiques physiologiques et psychologiques du futur adulte (7).

Si l'éthologie a rendu caduques les théories teintées d'anthropomorphisme, elle doit encore se débarrasser d'une sorte d'«adultomorphisme» pour envisager l'étude du monde vécu du jeune animal. Cette affirmation est d'autant plus vraie que l'on se rapproche des Primates non humains et de l'homme, dont la sensorialité est traditionnellement admise comme microsmatique (3) à dominante acoustico-visuelle. De ce fait, la tendance est encore très forte dans les milieux qui étudient le développement du jeune (en particulier de l'enfant humain) à considérer l'univers infantile selon les capacités d'appréhension sensorielles de l'adulte. Cette attitude est cependant remise en cause par des études récentes qui suggèrent que certains aspects de l'environnement apparemment sans importance pour l'adulte exercent une grande influence sur le comportement du jeune.

Dans cet article, nous tenterons de montrer comment, durant sa vie précoce et à travers le lien étroit formé avec sa mère, le jeune Mammifère est modelé par une convergence d'influences chimiques — olfactives, mais aussi gustatives — qui parfois exercent leur empreinte jusqu'à l'âge où s'exprimera le comportement adulte.

1 - Reconnaissance olfactive de la mère et du nid par le jeune.

Tout au long de son développement, le jeune Mammifère montre des réponses d'approche dirigées vers des objets présentant des odeurs auxquelles il a été familiarisé: la mère, le nid, les autres membres de la portée, puis du groupe social.

Dans ce qui suit, nous analyserons sommairement quelques travaux qui étudient le développement de l'olfaction chez des animaux appartenant aux grandes divisions de la classe des Mammifères. Nous aborderons les réponses comportementales et physiologiques du jeune lorsqu'il se trouve en présence des odeurs de son environnement naturel.

1.1 - INSECTIVORES

Le jeune du grand murin (*Myotis myotis*) se blottit sous les ailes d'une femelle déposée en léthargie à son côté. Cependant, celui-ci ne prend pas la tétine d'une mère étrangère; il ne se met à téter qu'en présence de l'odeur maternelle (33).

1.2 - RONGEURS

Chez les jeunes rats, dont la vision et l'audition ne sont pas encore fonctionnelles, le comportement de flairage se développe dès le premier jour postnatal (89). A l'âge de 3 jours, ils répondent à l'odeur d'une femelle allaitante ou à celle du nid dont la

(3) *Microsmatique*. Considérant que l'étendue de la muqueuse olfactive est directement liée à la sensibilité olfactive des animaux, on a divisé la Classe des Mammifères en deux catégories: les *macrosmates* chez lesquels l'odorat joue un rôle de premier plan dans le comportement (Insectivores, Rongeurs, Carnivores, Ongulés,...) et les *microsmates* chez lesquels l'olfaction ne jouerait qu'un rôle résiduel (Cétacés, Primates,...). Il est à remarquer que c'est aussi chez ces derniers que l'olfaction a été la moins étudiée.

localisation précise est acquise à 9 jours (58, 73). De même la réaction de jeunes lapins de garenne est plus importante (augmentation du rythme respiratoire et du comportement de reniflage), lorsqu'on les met en présence d'odeurs de la mère par rapport à celles émanant d'une mère, d'un mâle ou d'un jeune étrangers (57).

Des rats placés dans une cage qui, pour moitié, est recouverte de copeaux venant de la cage d'élevage et pour moitié de copeaux propres ou prélevés dans le nid d'une autre femelle, s'orientent et séjournent plus souvent sur la première litière (21, 69). Cette recherche olfactive de la mère et l'attraction vers les odeurs du nid sont particulièrement marquées entre le 14^e (autonomie motrice des jeunes) et le 27^e jour postnatal (sevrage). C'est durant cette période où les petits commencent à sortir du nid, que les odeurs maternelles facilitent la réunion de la portée et de la mère.

A l'origine de ce lien circonscrit dans le temps, se trouve une «phéromone maternelle» (39) (4) qui est assimilée à une substance volatile contenue dans les excréta de la mère (coecotrophes). La production accrue de la phéromone maternelle et son individualisation odorante dépendent de la quantité et de la qualité des aliments ingérés par la mère; cette individualisation permettra aux jeunes de discriminer plus efficacement l'odeur de la mère et celle qu'elle imprègne au nid (40, 41).

La reconnaissance olfactive du nid par le jeune a été mise en évidence chez d'autres espèces de rongeurs: le hamster (10), le lérot (VALENTIN, commun. person.), la gerbille (88)...

D'autres sources odorantes, plus localisées, jouent un rôle fondamental dans la survie du jeune rongeur en permettant le comportement de tétée. Des rats nouveau-nés rendus anosmique (5) ne peuvent développer un attachement normal à une tétine et en conséquence accusent des pertes de poids importantes et une mortalité accrue (25). Le lavage de la fourrure abdominale de la mère a également pour effet de perturber l'efficacité des comportements de localisation et de réduire la prise alimentaire (27, 83). Il apparaît donc que l'initiation puis le maintien d'une tétée normale dépend de substances odorantes présentes sur l'abdomen maternel. Ces substances, à la fois d'origine maternelle (liquide amniotique, résidus de lait, salive déposée lors des toilettes, sécrétions des glandes aréolaires) et infantiles (salive...) sont responsables d'une orientation efficace puis d'un attachement stable au mamelon préférentiel (83, 84).

1. 3 - CARNIVORES

Après la naissance les chatons sucent indifféremment les 3 paires de tétines fonctionnelles de la chatte. La recherche de la tétine semble d'abord être guidée par des stimulations thermiques et tactiles, mais très vite l'olfaction deviendra le moyen de repérage privilégié.

Dès le 2^e et 3^e jour, les chatons limitent leur comportement de succion à un seul mamelon, devenu préférentiel (13). La localisation précise de ce mamelon, consécutive à un trajet exploratoire du museau sur la fourrure abdominale de la mère, semble alors

(4) *Phéromone*. Dégagé à partir de l'étude de la communication chez les insectes le concept de phéromone est défini comme un composé chimique simple excrété par une glande odorante spécialisée, lorsque cette substance est perçue par un congénère, elle déclenche chez celui-ci une réponse comportementale spécifique ou/et une modification physiologique (31) Une phéromone est une *odeur sociale*, mais l'inverse n'est pas toujours vérifié

(5) *Anosmie*: suppression expérimentale de l'odorat par destruction de la muqueuse olfactive ou par lésion des centres nerveux de l'olfaction

basée sur des critères olfactifs. En effet, si on désodorise la tétine préférée, celle-ci est acceptée, pourvu que la trajectoire d'exploration n'ait pas été lavée. Si, par contre, on supprime l'odeur propre à ce trajet et que le chaton «tombe» par hasard sur le mamelon à l'odeur habituelle, il n'hésite pas à le prendre. Si les 2 repères olfactifs sont altérés, le chaton explore longuement la fourrure maternelle et rejette les tétines. Il reviendra cependant à la position préférée au bout d'une journée (69). Dans ce cas, on peut supposer que les informations thermotactiles propres à chaque tétine jouent un rôle tout au long de la période d'allaitement et qu'elles puissent se substituer aux informations olfactives expérimentalement supprimées.

Dès la première semaine postnatale, les jeunes Carnivores utilisent le canal olfactif pour s'orienter vers leur mère ou regagner leur nid, lorsqu'ils s'en trouvent éloignés. Des chatons peuvent alors, s'aidant du gradient olfactif qui existe autour du nid, le rejoindre en rampant (68). Lorsque leur nid est désodorisé par lavage, des chatons ou des chiots domestiques s'en détournent. Si on les déplace dans une cage étrangère, ils émettent des cris de détresse qui cessent brusquement quand ils sont remis dans un environnement olfactif familier (69, 75).

1.4 - ONGULÉS

Le jeune Ongulé est capable de reconnaître sa mère quelques jours après la naissance (74, 60, 38, 79). En situation expérimentale, le jeune mouflon rejoint sa propre mère avec un faible taux d'erreur (86). La part de l'olfaction dans cette reconnaissance multisensorielle n'a cependant pas encore été déterminée avec certitude. A notre connaissance, une seule étude (53) a tenté de la mettre en évidence. Un jeune cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*) élevé en présence d'un mannequin enduit de l'odeur d'un mâle d'une autre espèce (Antilocapre) est imprégné à cette odeur après 15 jours d'exposition. Si environ 2 mois plus tard, on lui présente des femelles de différentes espèces, y compris la sienne propre, il s'associe de préférence avec une femelle d'antilopatre plutôt qu'avec une autre femelle. Cette expérience montre que le jeune cerf à queue noire s'attache plutôt à un objet portant l'odeur à laquelle il a été familiarisé dès sa naissance.

D'une façon générale, il semble cependant que les jeunes Ongulés ne soient pas sélectifs envers les odeurs de leur propre mère pendant les premiers temps de leur vie (3, 12) et qu'ils présentent un comportement «opportuniste» dans leur recherche d'une mère prête à allaiter (38).

1.5 - PRIMATES

Quelques expériences récentes montrent que les jeunes singes et les nourrissons humains sont plus sensibles aux expériences olfactives qu'on ne le pensait jusque là.

KAPLAN et ses collaborateurs (29) ont montré, par exemple, que de jeunes singes écureuils (*Saimiri sciureus*) sont capables de discriminer leur mère d'une autre mère allaitante sur la seule base des odeurs. Ils préfèrent aussi tout objet qui véhicule une odeur familière et peuvent distinguer leur propre odeur par rapport à celle d'un autre congénère (30).

Le nouveau-né humain peut différencier l'odeur maternelle par rapport à celle d'autres mères. Dès le 6^e jour postnatal, il oriente plus fréquemment sa tête vers un tampon imprégné de l'odeur du sein maternel par rapport à un tampon véhiculant l'odeur du sein d'une autre mère allaitante (44). A partir du 3^e jour, lorsque son nez est mis en contact avec des odeurs prélevées sur différentes régions du corps maternel (sein, cou), il répond par une accalmie transitoire de sa motricité (71, 72).

Cette base olfactive de l'attachement entre la mère et son enfant subsiste longtemps après la période néonatale, puisque certains enfants reconnaissent l'odeur maternelle entre 2 et 5 ans (52, BOLZONI *in* 72). A cet âge, l'enfant est d'autre part, sensible aux odeurs qu'il dépose sur des objets familiers: il est commun de le voir rejeter un oreiller ou un objet de peluche après leur lavage.

Chez les jeunes Primates, la superposition d'odeurs synthétiques aux odeurs naturelles peut provoquer des perturbations de certains aspects de la relation jeune-mère. Ainsi, bien qu'élevés dès la période néonatale sur des mannequins recouverts de tissu et parfumés à l'eugénol ou au géraniole, de jeunes *Saimiri* s'attachent plutôt à des mannequins imprégnés de leur propre odeur (28). Si ce marquage est appliqué directement sur leurs mères, il diminue leur attractivité pour les jeunes (67). Ce même rejet des odeurs artificielles est souvent observé chez le nouveau-né humain qui a tendance à refuser le mamelon maternel lorsqu'il a été enduit de crèmes protectrices.

1. 6 - DISCUSSION: CONSTANCE DES RÉPONSES INFANTILES À L'ENVIRONNEMENT OLFACTIF PRÉCOCE

Cette rapide revue montre que l'olfaction constitue d'une façon générale, l'un des mécanismes privilégiés de l'attachement du jeune Mammifère à sa mère.

Dès les premières heures de sa vie extra-utérine, le jeune est soumis à un ensemble de stimulations olfactives nouvelles qui, selon les expériences thermo-tactiles et alimentaires auxquelles elles sont associées, se colorent progressivement de connotations attractives, neutres ou aversives (69). De ce «bruit de fond» olfactif où baigne le nouveau-né, émergeront des sensations olfactives qui porteront pour lui une signification biologique immédiate: «je suis dans mon nid», «ma mère est présente», «c'est mon mamelon préféré»...

Chaque espèce développe différemment ses capacités de reconnaissance olfactive selon le degré d'indépendance motrice et thermorégulatrice des jeunes à la naissance, selon leur vitesse de maturation et le contexte social dans lequel ils évoluent.

Chez les espèces nidicoles⁽⁶⁾ et matricoles⁽⁷⁾, dont les jeunes sont strictement dépendants de leur mère, les interactions jeunes-mère sont essentiellement basées sur des échanges d'information à très faible distance. L'olfaction joue donc un rôle fondamental dans la reconnaissance chez ces espèces.

Le nid constitue, en lui-même, un support d'informations chimiques et peut jouer un rôle important dans la construction de l'attachement chez les nidicoles.

Les jeunes matricoles maintiennent un contact direct et prolongé avec le corps maternel, même lorsque celui-ci se déplace. Ainsi, les jeunes nidicoles et matricoles se développent-ils dans des milieux enrichis en odeurs dont l'efficacité stimulante est exaltée par une ambiance thermique généralement stable. La restitution expérimentale de ces seules stimulations thermotactiles et olfactives peut prévenir l'hyperactivité de détresse du jeune séparé de sa mère et atteste ainsi leur fonction ontogénétique primordiale (voir travaux de HARLOW (23), HOFER (26), entre autres).

Les espèces nidifuges⁽⁸⁾ manifestent peu après la naissance une autonomie motrice et thermique et sont ainsi capables de supporter de brèves séparations d'avec la mère. La

(6) *Nidicoles*: espèces dont les nouveau-nés naissent aveugles, dépourvus de poils, incapables de se déplacer et d'assurer leur équilibre thermique. Ils restent dans un nid pendant plusieurs semaines (Rongeurs, Carnivores, certains Prosimiens,...)

(7) *Matricoles*: espèces dont les petits se développent en contact quasi-permanent avec le corps maternel; ils ont à la fois des caractères de *nidicoles* et de *nidifuges* (Primates).

(8) *Nidifuges*: espèces dont les petits naissent couverts de poils, peuvent se déplacer et s'alimenter seuls après la naissance (Ongulés et quelques Rongeurs).

distance maintenue entre la mère et le jeune pouvant être très variable, des moyens de reconnaissance à distance (visuels, acoustiques) interviennent largement chez ces espèces (77). Des cobayes nouveau-nés peuvent être imprégnés sur des leurrex mobiles et sonores (80), et les jeunes Ongulés sont attirés par des configurations mobiles de taille supérieure à la leur (38). Cependant la part de l'olfaction redevient probablement très importante une fois que le contact étroit avec la mère est rétabli, au moment de la tétée par exemple.

On a pu mettre en évidence, dans le cours normal du développement du jeune, une inversion des préférences olfactives. De jeunes rats de 15 à 20 jours se mettent à la recherche d'odeurs non-familiales, alors qu'auparavant seules les odeurs de la mère et du nid exerçaient une attraction (4). Le moment du passage de cette néophobie olfactive à l'exploration d'un environnement neuf est variable selon les espèces. On peut penser que ce type d'inversion, relativement tardif pour les jeunes nidicoles et matricoles, se fait très tôt dans le développement des jeunes nidifuges.

Les préférences olfactives du jeune ne semblent pas être prédéterminées et une certaine plasticité peut se manifester au cours de leur établissement. L'utilisation de stimulations olfactives expérimentales a permis de montrer que la genèse des préférences olfactives suit un processus modelable par un conditionnement précoce (qui consiste à associer une odeur particulière à l'effet renforçant des premières expériences sociales et alimentaires). Si on familiarise de jeunes animaux à un stimulus odorant synthétique déposé sur les parents (ou sur la litière de la cage d'élevage, ou volatilisé dans l'air ambiant), ceux-ci présentent ultérieurement une orientation préférentielle envers des objets véhiculant cette odeur (46, 47, 48, 15, 5, 6, 9). Certaines espèces de Rongeurs peuvent manifester cette préférence marquée pour une odeur artificielle après seulement 1 heure d'exposition (65).

On a pensé mettre ainsi en évidence chez les Mammifères un phénomène d'« empreinte »⁽⁹⁾ du jeune aux caractéristiques olfactives des parents ou du milieu d'élevage, similaire à l'empreinte de nature acoustique ou visuelle observée chez les oiseaux nidifuges (42, 87).

Cette empreinte olfactive est démontrée avec plus de clarté par des expériences d'adoption croisée: lorsque de jeunes *Peromyscus leucopus* sont adoptés par des parents *Onchomys torridus*, et réciproquement, les petits développent une préférence olfactive pour l'espèce adoptive (43, voir aussi 66); nous avons vu plus haut qu'un faon de cerf à queue noire, élevé avec l'odeur spécifique de l'antilopcapre, préfère ensuite cette dernière odeur à celle de sa propre espèce (54).

Les travaux sur l'empreinte olfactive chez les Mammifères doivent cependant être précisés en considérant de nombreuses variables, comme le comportement spontané du jeune envers les odeurs artificielles utilisées (59). En effet, on peut admettre que les préférences exprimées dans l'environnement postnatal aient un fondement prénatal qui en limite la plasticité.

Comme MISTRETA et BRADLEY (51) l'ont montré pour la gustation, les structures olfactives devraient être capables de fonctionner *in utero*, au moins en fin de gestation. En effet, « il n'y a pas lieu de faire une distinction fondamentale entre l'olfaction en milieu gazeux et en milieu liquide, car la couche de mucus aqueux à la surface de l'épithélium olfactif, dans laquelle les molécules doivent pénétrer avant d'entrer en

(9) L'empreinte est un processus au cours duquel le tout jeune animal fixe de façon plus ou moins irréversible les caractéristiques visuelles, acoustiques et olfactives de l'« objet maternel ». Devenu adulte l'individu préférera s'accoupler avec un « objet » (être vivant ou objet) similaire à celui qui a représenté la figure parentale

contact avec les récepteurs, implique que le stimulus agit finalement toujours en phase liquide» (LE MAGNEN, 35).

Le liquide amniotique contenant une grande variété de molécules dont la concentration est fluctuante, il est possible que certaines de ces molécules puissent stimuler les terminaisons olfactosensibles du fœtus. Des particularités du comportement maternel susceptibles de modifier les qualités olfacto-gustatives du liquide amniotique (ingestion d'aliments riches en molécules odorantes) pourront éventuellement donner lieu à un apprentissage intra-utérin de «l'identité chimique» de la mère (45). On ne peut donc écarter l'hypothèse selon laquelle le nouveau-né préfère goûter et sentir des substances auxquelles il a été familiarisé au cours de la vie fœtale plutôt que d'autres substances qui étaient absentes du milieu utérin.

2 - La reconnaissance de l'odeur du jeune par la mère

Après avoir esquissé le rôle constant de l'olfaction dans l'établissement et la régulation de l'attachement du jeune à sa mère, il reste à examiner comment la mère adopte les caractéristiques olfactives de ses petits. De quelles manières, à quels moments, la mère et le groupe social perçoivent, reconnaissent et s'adaptent à l'odeur nouvelle des jeunes. Comment cette odeur, en combinaison avec d'autres types de stimulations, peut-elle initier, puis maintenir certains aspects du comportement et de la physiologie maternelles ou au contraire les altérer.

2.1 - RONGEURS

La ratte ramène au nid les rats qui en sont éloignés. Si on prend ce comportement comme critère de discrimination, les petits de la propre portée de la mère sont ramenés au nid plus vite que des petits de portées étrangères. L'olfaction joue un rôle important dans cette discrimination (1).

La femelle de lapin de garenne semble aussi reconnaître ses petits après en avoir reniflé les zones du cou et de la tête. Le petit subit des agressions maternelles s'il est enduit de sécrétions prélevées au niveau des glandes inguinales d'une autre femelle (56). De même, une ratte tuera ses petits s'ils lui sont présentés enveloppés dans un film de polyéthylène ou odorisés artificiellement (49). Ces données mettent en évidence une reconnaissance de l'odeur du jeune par la mère. L'altération de cette odeur peut provoquer des perturbations sévères du comportement maternel.

La destruction sélective de l'épithélium olfactif de la mère peut, elle aussi, troubler le cours normal de l'adaptation maternelle à l'odeur du jeune. Chez les souris et des rattes primipares l'anosmie provoque le cannibalisme des petits par la mère (76).

Des expériences intéressantes montrent que l'odeur nouvelle des petits peut être aversive et retarder ainsi l'induction du comportement maternel. Des rattes vierges peuvent, après quelques jours d'exposition continue à des nouveau-nés, se comporter comme des mères: elles construisent un nid, ramènent et lèchent les petits. Si ces rattes vierges sont rendues anosmiques, elles présentent un comportement maternel plus rapidement (au bout de 24 heures) que des rattes vierges normales qui semblent toujours exprimer une première période d'aversion (de 5-6 jours) vis-à-vis des petits (14). Une autre expérience montre qu'une promiscuité forcée, par élevage dans de petites cages, accélère l'adaptation de rattes vierges à l'odeur des petits (85). Ces données suggèrent

que les ratons nouveau-nés présentent des caractères olfactifs étrangers et qu'une ratte vierge, avant l'établissement de conduites maternelles, doit résoudre progressivement un conflit attraction-aversion qui trouve son origine dans la nouveauté de l'odeur des jeunes.

Evidemment, lorsque la ratte met bas, elle n'a pas à surpasser cette inhibition vis-à-vis de l'odeur de ses petits. On peut donc penser que l'équilibre hormonal de la mère parturiente et que la perception d'odeurs similaires durant la gestation, la préparent à cette expérience nouvelle.

2.2 - ONGULÉS

Les femelles d'Ongulés grégaires tant domestiques que sauvages, n'admettent à la tétée que leur propre jeune, tandis qu'elles rejettent en général les jeunes des autres mères (38). Le lien de reconnaissance s'établit au cours d'une période critique de réceptivité maternelle dont la phase optimale se situe juste après la parturition. La durée de cette période critique postpartum est variable selon les espèces, mais reste cependant relativement brève: de quelques minutes à plusieurs heures, pour les Ongulés grégaires (24, 32, 37).

KLOPFER et GAMBLE (32) ont montré que des chèvres rendues anosmiques pendant la parturition et la période critique (estimée à 5 min. d'abord, cette période critique a été étendue à 1 heure [22]) acceptent n'importe quel nouveau-né si celui-ci leur est présenté quelques heures plus tard, alors que les effets de l'anosmie ont disparu. En revanche, des mères rendues anosmiques 2 à 3 heures après la période critique peuvent rejeter leur propre jeune avec lequel elles étaient auparavant en contact étroit. L'information chimique, et en particulier olfactive, n'est donc pas nécessaire à la manifestation du comportement maternel de la chèvre, mais semble être un élément indispensable à la formation d'un lien durable entre la mère et le cabri. L'identification de l'agneau ou du poulain peut se faire par des voies d'information autres que l'olfaction, mais le jeune est rarement accepté sans contrôle olfactif positif (79, 34). La tétée est, en particulier, précédée d'un tel contrôle qui s'exerce surtout au niveau de la région périnéale du jeune (86, 38).

On ne connaît pas exactement le support de l'information chimique intervenant dans l'attachement de la mère au jeune. La relation chimique a lieu dès la parturition par l'intermédiaire des fluides amniotiques (81, 32, 64) ou des placenta (79), ensuite par le léchage du jeune qui pourrait permettre à la mère de reconnaître l'odeur de sa propre salive (20). Il semble que l'attraction vers la région caudale du jeune mouton ne soit pas seulement due à une odeur fécale, mais que d'autres sources odorantes pourraient permettre l'identification (79). De jeunes mouflons dont on a masqué la région anale ne sont pas reconnus par leurs mères, mais celles-ci acceptent des nouveau-nés étrangers s'ils sont préalablement enduits de l'odeur de leur propre jeune (86).

Les informations olfactives émanant du jeune semblent être moins labiles que les autres types d'informations (visuelles, acoustiques, tactiles) qui se transforment à mesure qu'il grandit (64, 63, 78) et leur permanence peut ainsi influencer de manière importante la force du lien mère-jeune.

2.3 - PRIMATES

Chez les Primates, la reconnaissance de l'odeur du petit par la mère n'a pas fait l'objet de recherches approfondies. L'observation de nombreuses espèces de singes de l'Ancien Monde révèle un reniflage fréquent de la région ano-génitale des nouveau-nés par les membres du groupe social (babouins, macaques, langurs, ... 17). Ces reniflages des nouveau-nés sont très fréquents durant les premières semaines postnatales. Chez *Cerco-*

cebus albigena et *Macaca talapoin*, la mère, ainsi que les autres femelles du groupe, lèvent la queue du jeune ou le saisissent par les pattes postérieures de manière à amener ses genitalia au contact de leur nez. Cette recherche olfactive peut permettre l'intégration du jeune au groupe social par l'identification de son odeur individuelle et sexuelle (18). Il est intéressant de noter que ce comportement de reniflage du jeune par la mère se trouve renforcé lorsque celui-ci a été porté par une autre femelle (17). Il semble donc que l'odeur déposée par la mère elle-même sur le corps du jeune puisse jouer un rôle important dans la reconnaissance.

L'étude expérimentale de la discrimination du nouveau-né par la mère a été menée dans l'espèce humaine. Celle-ci montre que la mère reconnaît son enfant sur la seule base des odeurs corporelles véhiculées sur une brassière que ce dernier a porté pendant 24 heures à même le corps. Cette reconnaissance se manifeste de façon significative dès le 3^e jour postnatal (71, 70).

Le niveau de discrimination de l'odeur du nouveau-né par la mère évolue parallèlement au taux de sécrétion des glandes sébacées de l'enfant. Une partie au moins des substances qui permettent l'identification olfactive du nouveau-né par sa mère serait donc contenue dans le sébum.

2.4 - DISCUSSION: VARIABILITÉ DES RÉPONSES DE LA MÈRE AUX ODEURS DU PETIT

Bien que tous les groupes de Mammifères n'aient été abordés dans ce qui précède, on peut avancer que les femelles font largement usage des informations olfactives pour reconnaître leurs petits, puis établir un lien durable avec eux.

L'olfaction représente une source d'information décisive qui semble confirmer les informations perçues à distance par les autres canaux sensoriels (forme, couleur et mouvements du jeune, émissions sonores et ultra-sonores...). Ainsi, à caractéristiques visuelles et acoustiques égales, la modification expérimentale de l'odeur d'un jeune entraîne généralement son rejet par la mère et, dans le cas des Rongeurs, il est souvent tué (cf. 2.1). Le fait de rendre les mères anosmiques perturbe d'autre part la reconnaissance mère-jeune et altère les conduites maternelles. Nous avons vu que des femelles de Rongeurs dévorent leurs petits après lésion des bulbes olfactifs. D'autres expériences montrent que l'anosmie de la brebis avant parturition a pour effet de diminuer les flairages orientés vers l'agneau et de faire disparaître la sélectivité du comportement maternel à son égard (61).

La reconnaissance sélective des jeunes par leur mère constitue un phénomène important car elle conditionne l'accès du petit à la mamelle et le développement biologique qui en dépend. Cette sélectivité est variable selon l'espèce que l'on considère.

On observe par exemple que cette reconnaissance est moins sélective chez les espèces à portée nombreuse (Rongeurs, suidés,...) que chez celles qui élèvent généralement 1 ou 2 petits (Ongulés, Primates,...). Ainsi, bien que la ratte (10 à 12 petits par portée) soit capable de discriminer ses petits par rapport à d'autres jeunes (82, 50), elle les ramène tous au nid (1). Les stimulations émises par n'importe quel jeune suffiraient donc à déclencher le comportement maternel d'une femelle se trouvant dans un état endocrinien adéquat. Chez les femelles d'Ongulés et de Primates, au contraire, la proximité d'un jeune quelconque ne suffit pas, en général, à induire les conduites maternelles; il est, de plus, nécessaire que celui-ci soit son propre jeune.

On observe également des différences entre individus de la même espèce. L'expérience maternelle antérieure de la mère doit être, en particulier, prise en compte: il s'avère que pour reconnaître son jeune, une souris primipare a besoin de tous les types d'informations sensorielles disponibles, alors qu'une mère multipare peut se passer du canal olfactif (76).

3 - Remarques finales

Le jeune Mammifère paraît donc reconnaître très tôt l'odeur individuelle de sa mère et celle qu'elle imprègne au nid. Même si le délai d'établissement de cette discrimination est plus ou moins court selon les espèces, le mécanisme olfactif de l'attachement du jeune à sa mère reste constant. L'odeur liée aux premières expériences sociales acquiert une valeur de survie pour le jeune animal. En effet, la suppression des capacités de perception olfactive du nouveau-né entraîne généralement des perturbations psychophysiologiques graves et durables (25).

Réciproquement, la mère se sert largement de l'odeur corporelle du jeune pour le reconnaître et établir avec lui une relation plus ou moins sélective. Mais, alors que dans certaines espèces l'adoption de l'odeur nouvelle des jeunes suit un processus progressif d'adaptation et d'apprentissage (Primates), dans d'autres, elle intervient « brusquement » au cours d'une période dite d'« empreinte maternelle » ou de « maturation ». Les informations olfactives émises par le jeune jouent donc un rôle très variable selon les espèces dans l'induction des conduites maternelles.

Ce lien olfactif joue un rôle fonctionnel important au niveau du développement individuel du jeune d'une part, à celui de la dynamique reproductive du groupe social d'autre part.

A - Au niveau du développement individuel du jeune:

1 - *Régulation de la prise alimentaire du jeune*: L'apport nourricier lacté constitue la première condition de survie du petit Mammifère. Nous avons vu (cf. 1.2 et 1.3) que la quantité de lait qu'il ingère est dépendante de substances odorantes présentes sur l'abdomen maternel. D'autre part, les qualités olfacto-gustatives du lait imprègnent le petit aux choix de nourriture de la mère et orientent ainsi la sélection alimentaire qu'il fera après le sevrage (16, 36).

2 - *Régulation du cycle de la vigilance du jeune*: Les odeurs que la mère imprègne au nid peuvent être reconnues par le petit comme une indication de la présence maternelle et permettre ainsi une augmentation des possibilités de sommeil. On comprend l'importance ontogénétique des odeurs familières, quand on sait que les phases de sommeil profond permettent la mémorisation des apprentissages accumulés au cours des phases d'éveil.

3 - *Régulation de l'équilibre émotionnel du jeune*: Les odeurs nouvelles constituent généralement pour les nouveau-nés des stimulations qui déclenchent d'importantes réactions de détresse. La différenciation d'un environnement olfactif stable autour d'eux supprime leurs réactions de crainte. La mère, le nid constituent une base de sécurité qui conditionne le développement émotionnel et cognitif « normal » du jeune.

B - Au niveau de la dynamique reproductive du groupe social.

L'imprégnation du jeune à l'odeur de son groupe social (lignée familiale, colonie) représente un autre aspect fonctionnel des perceptions olfactives précoces. Arrivé à l'âge adulte, l'individu fera appel à ses expériences olfactives antérieures pour le choix d'un éventuel partenaire sexuel. On peut s'attendre à ce qu'une femelle choisisse de s'accoupler avec un mâle dont les émissions olfactives diffèrent le plus possible de celles des animaux connus et fréquentés (parents, fratrie) au cours de sa jeunesse. Cette hypothèse est étayée par l'observation suivante: des souris femelles d'une certaine souche préfèrent l'odeur de mâles non apparentés de la même souche, plutôt que l'odeur de mâles de la même famille ou d'une autre souche (19).

Après la naissance, les caractères olfactifs propres aux groupes sociaux peuvent donc

constituer une *barrière éthologique* à la reproduction consanguine et favoriser la diversité spécifique.

La présence et les soins de sa mère assurent au tout jeune Mammifère les conditions nécessaires au développement physique et comportemental dont dépend son futur et celui de son espèce. Au cours de cette première relation, s'organise un échange sensoriel que chaque partie de la dyade utilise de façon dynamique, complémentaire et réciproque. Il apparaît que les communications au sein du couple mère-jeune ne se limitent pas aux stimulations sensorielles faciles à percevoir par un observateur humain, mais que des voies aussi inapparentes que l'olfaction peuvent jouer un rôle inattendu et fondamental.

Bibliographie

1. BEACH F.A., J. JAYNES, 1956. Studies of maternal retrieving in rats: I. Recognition of the young. *J. Mammal.*, 37: 177-180
2. BROWN R.E., 1979. Mammalian social odors: a critical review. *Adv. Study Behav.*, 10: 103-162
3. BUBENIK A.B., 1965. Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh- (*Capreoleus capreoleus*) und Rotwildes (*Cervus elaphus*). *Zeitschr. Säugetierk.*, 30: 65-128.
4. CARR W.J., MARASCO E., LANDAUER M.R., 1979. Responses by rat pups to their own nest versus a strange conspecific nest. *Physiol. Behav.*, 23: 1149-1151.
5. CARTER C.S., 1972. Effects of olfactory experience on the behaviour of the guinea pig (*Cavia porcellus*). *Anim. Behav.*, 20: 54-60.
6. CARTER C.S., MARR J.N., 1970. Olfactory imprinting and age variables in the guinea pig. *Anim. Behav.*, 18: 238-244.
7. CHEAL M., 1975. Social olfaction: a review of the ontogeny of olfactory influences on Vertebrate behavior. *Behav. Biol.*, 15: 1-25.
8. CHEAL M., SPROTTR L., 1971. Social olfaction: a review of the role of olfaction in a variety of animal behaviors. *Psychol. Rep.*, 29: 195-243.
9. CORNWELL C.A., 1975. Golden hamster pups adapt to complex rearing odors. *Behav. Biol.*, 14: 175-188
10. DEVOR M., SCHNEIDER G.E., 1974. Attraction to home cage odor in hamster pups. specificity and changes with age. *Behav. Biol.*, 10: 211-221.
11. DOTY R.L. (éd.), 1976. *Mammalian olfaction, reproductive processes and behavior*. Academic Press, New York.
12. ESPMARK Y., 1971. Mother-young relationship and ontogeny of behaviour in Reindeer. *Zeitschr. Tierpsychol.*, 29: 42-81.
13. EWER R.F., 1959. Sucking behaviour in kittens. *Behav.*, 15: 146-162.
14. FLEMING A.S., ROSENBLATT J.S., 1974. Olfactory regulation of maternal behaviour in rats; II. Effects of peripherally induced anosmia and lesions of the lateral olfactory tract in pup-induced virgins. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 86: 233-246.
15. FOX M.W., HIMWICH W.A., 1965. Olfactory imprinting: a measure of early learning in the neonate dog. *Proc. Fed. Amer. Soc. Exp. Biol.*, 24: 522sq.
16. GALEF B.G., HENDERSON P.W., 1972. Mother's milk: a determinant of feeding preferences of weaning rat pups. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 78: 213-219.
17. GAUTHIER J.P., GAUTHIER A., 1979. Communication in Old World monkeys. in SEBEOK T.E. (éd.), *How animals communicate*, Indiana University press, 890-964.

18. GAUTHIER-HION A., QURIS R., 1976. L'examen visuel et olfactif des génitalia du jeune singe dans un groupe de mangabeys (*Cercocebus albigena*). *Biol. Behav.*, 1: 179-190.
19. GILDER P.M., SLATER P.J., 1978. Interest of mice in conspecific male odors is influenced by degree of kinship. *Nature*, 274: 364-365.
20. GRAU G.A., 1976. Olfaction and reproduction in Ungulates. in DOTY, 1976: 219-242.
21. GREGORY E.H., PFAFF D.W., 1971. Development of olfactory guided behavior in infant rats. *Physiol. Behav.*, 6: 573-576.
22. GUBERNICK D.J., CORBEAU-JONES K., KLOPFER P.H., 1979. Maternal imprinting in goats? *Anim. Behav.*, 27.
23. HARLOW H.F., 1962. The heterosexual affectional system in monkeys. *Amer. Psychol.*, 17: 1-9.
24. HERSHER L., RICHMOND J.B., MOORE A.U., 1963. Maternal behaviour in sheeps and goats. in RHEINGOLD H. (ed.), *Maternal behaviour in Mammals*; Wiley éd., New York: 203-232.
25. HOFER M.A., 1976. Olfactory denervation: its biological and behavioral effects in infant rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 90: 829-838.
26. HOFER M.A., 1978. Hidden regulatory processes in early social relationships. in BATESON P.P.G., HINDE R.A. (éds), *perspectives in ethology*, Vol. 3; Academic press, New York: 135-166.
27. HOFER M.A., SHAIR H., SINGH P., 1976. Evidence that maternal skin substances promote suckling in infant rats. *Physiol. Behav.*, 17: 131-136.
28. KAPLAN J.N., CUBICCIOTTI D.D., REDICAN W.K., 1979. Olfactory and visual differentiation of synthetically scented surrogates by infant squirrel monkeys. *Develop. Psychobiol.*, 12: 1-10.
29. KAPLAN J.N., CUBICCIOTTI D.D., REDICAN W.K., 1977. Olfactory discrimination of squirrel monkey mothers by their infants. *Develop. Psychobiol.*, 10: 447-453.
30. KAPLAN J.N., RUSSEL M.R., 1974. Olfactory recognition in the infant squirrel monkey. *Develop. Psychobiol.*, 7: 15-19.
31. KARLSON P., LÜSCHER N., 1959. «Pheromone»: a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183: 55-56.
32. KLOPFER P.H., GAMBLE J., 1966. Maternal «imprinting» in goats: the role of chemical senses. *Zeitschr. Tierpsychol.* 23: 588-592.
33. KOLB A., 1977. Wie erkennen sich Mutter und Junges des Mausohrs, *Myotis myotis*, bei der Rückkehr vom Jagdflug wieder? *Zeitschr. Tierpsychol.* 44: 423-432.
34. LEBLANC M.A., BOUISSOU M.F., 1981. Mise au point d'une épreuve de reconnaissance du jeune par la mère chez le cheval. *Biol. Behav.*, 6: 283-298.
35. LE MAGNEN J., 1969. Olfaction. in KAYSER C. (éd.), *Traité de physiologie, tome 2, Système nerveux, Muscles*. Flammarion, Paris, 2^e éd.
36. LE MAGNEN J., TALLON S., 1968. Préférences alimentaires du jeune rat induite par l'alimentation maternelle. *C. R. Soc. Biol.*, 162: 387-390.
37. LE NEINDRE P., GAREL J.P., 1976. Existence d'une période sensible pour l'établissement du comportement maternel de la vache après la mise-bas. *Biol. Behav.*, 1: 217-221.
38. LENT P.C., 1974. Mother-infant relationships in Ungulates. in GEIST V., WALTER F. (éds.) *The behaviour of Ungulates and its relation to management*. IUCN Publications, Morges, *Nouv. Serie n° 24*: 14-55.
39. LEON M., 1974. Maternal pheromone. *Physiol. Behav.*, 13: 441-453.
40. LEON M., 1978. Filial responsiveness to olfactory cues in laboratory rat. *Adv. Stud. Behav.*, Vol. 8, Academic press, New York: 117-153.
41. LEON M., 1980. Development of olfactory attraction by young norway rats. in MULLER-SCHWARZE D., SILVERSTEIN R.M., 1980: 193-209.
42. LORENZ K., 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels: Die Artgenossen als auslösender Moment sozialer Verhaltensweisen. *J. Ornith.*, 83: 137-213, 289-413.
43. MAC CARTHY R., SOUTHWICK C.H., 1977. Cross species fostering: effects on the olfactory preferences of *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus*. *Behav. Biol.*, 19: 255-260.
44. MACFARLANE A. 1975. Olfaction in the development of social preferences in the human neonate. *Ciba Found. Symp. n° 33*, Amsterdam: 103-117.
45. MAC LEOD P., 1981. La formation d'une image chimiosensorielle. in HERBINET E., BUSNEL M.C. (éds.), *L'aube des sens; Cah. Nouveau-né*: 345-356.
46. MAINARDI D., MARSAN M., PASQUALI A., 1965. Causation of sexual preferences in the house mouse; the behaviour of mice reared by parents whose odour was artificially altered. *Soc. Ital. Sci. Nat. Museo Civico Storia Nat. Milano*, 104: 825-838.

47. MARR J.N., GARDNER L.E., 1965. Early olfactory experience and later social behaviour in the rat: preference, sexual behaviour and care of young. *J. Genet. Psychol.*, 107: 167-174.
48. MARR J.N., LILLISTON L.G., 1969. Social attachment in rat by odor and age. *Behav.*, 33: 277-282.
49. MEYER J.S., 1964. Stimulus control of mouse-killing rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 50: 112-117.
50. MISANIN J.R., ZAWACKI D.M., KRIEGER W.G., 1977. Differential maternal behavior towards natural and foster rat pups. *Bull. Psychonom. Soc.*, 10: 313-316.
51. MISTRETTEA C., BRADLEY R., 1977. Taste in utero: theoretical considerations in WEIFFENBACH J.M., *Taste and development, the genesis of sweet preference*. N.I.H. publications, Bethesda, MD: 51-69.
52. MONTAGNER H., 1974. Communication non-verbale et discrimination olfactive chez les jeunes enfants. in MORIN E., PIATELLI-PALMARINI M. (éds) *L'unité de l'homme*, Seuil, Paris: 246-270.
53. MULLER-SCHWARZE D., MULLER-SCHWARZE C., 1971. Olfactory imprinting in a precocial mammal. *Nature*, 229: 55-56.
54. MULLER-SCHWARZE D., MOZELL M.M. (éds), 1977. *Chemical signals in Vertebrates*. Plenum, New York.
55. MULLER-SCHWARZE D., SILVERSTEIN R.M. (éds), 1980. *Chemical signals: Vertebrates and aquatic Invertebrates*. Plenum, New York, 445 p.
56. MYKYTOWYCS R., DUDZINSKI M.L., 1972. Aggressive and protective behaviour of adult rabbits towards juveniles. *Behav.*, 43: 97-120.
57. MYKYTOWYCS R., WARD M.M., 1970. Some reactions of nestlings of the wild rabbit when exposed to natural rabbit odors. *Forma Functio*, 4: 137-148.
58. NYAKAS C., ENDROCI E., 1970. Olfaction guided approaching behavior of infantile rats to the mother in maze box. *Acta Physiol. Acad. Scient. Hungaricae*, 38: 59-65.
59. OEDBERG F., 1976. Failure to demonstrate imprinting on an artificial odour in 2 strains of mice. *Biol. Behav.*, 1: 309-327.
60. PFEFFER P., 1967. Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*): position systématique, écologie et éthologie comparées. *Mammalia, suppl.*, 31: 1-262.
61. POINDRON P., 1974. *Contribution à l'étude éthologique de la relation mère-jeune chez les ovins domestiques*. Thèse 3^e cycle, Marseille, 71 pages.
62. POINDRON P., 1976. Mother-young relationships in intact or anosmic ewes at the time of sucking. *Biol. Behav.*, 2: 161-177.
63. POINDRON P., CARRICK M.J., 1976. Hearing recognition of the lamb by its mother. *Anim. Behav.*, 24: 600-602.
64. POINDRON P., LE NEINDRE P., RAKSANYI I., TRILLAT G., ORGEUR P., 1980. Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal behaviour in the sheep. *Reprod., Nutr., Develop.*, 20: 817-826.
65. PORTER R.H., ETSCORN F., 1974. Olfactory imprinting resulting from brief exposure in *Acomys cahirinus*. *Nature*, 250: 732-733.
66. PORTER R., DENI R., DOANE H.M., 1977. Response of *Acomys cahirinus* pups to chemical cues produced by a foster species. *Behav. Biol.*, 20: 244-251.
67. REDICAN W.K., KAPLAN J.N., 1978. Effects of synthetic odors on filial attachment in infant squirrel monkeys. *Physiol. Behav.*, 20: 79-85.
68. ROSENBLATT J.S., 1972. Learning in newborn kittens. *Scient. Am.*, 227: 18-25.
69. ROSENBLATT J.S., 1976. Stages in the early behavioural development of altricial young of selected species of non-primate mammals. in BATESON P.P.G., HINDE R.A. (éds), *Growing points in ethology*; Cambridge university press, London: 345-383.
70. RUSSEL M., MENDELSON T., 1980. Mother's identification of human infants through olfactory cues. *AAAS annual meeting*, San Francisco.
71. SCHAAL B., 1979. *Le rôle des stimulations olfactives dans la genèse de l'attachement mutuel entre la mère et l'enfant. Observations préliminaires*. D.E.A. Biologie du Comportement, Université de Franche-Comté, Besançon.
72. SCHAAL B., MONTAGNER H., HERTLING E., BOLZONI D., MOYSE A., 1980. Les stimulations olfactives dans les relations entre l'enfant et la mère. *Reprod., Nutr., Develop.*, 20: 843-858.
73. SCHAPIRO S., SALAS M., 1970. Behavioral response of infant rats to maternal odor. *Physiol. Behav.*, 5: 815-817.

74. SCHLOETH R., 1958. Über die Mutter-Kind Beziehungen beim halbwilden Camargue-Rind. *Säugetierk. Mitt.*, 6: 815-817.
75. SCOTT J.P., STEWART J.M., De GHETT V.J., 1974. Critical periods in the organization of systems. *Develop. Psychobiol.*, 7: 489-513.
76. SEEGAL R.F., DENENBERG V.H., 1974. Maternal experience prevents pup killing in mice induced by peripheral anosmia. *Physiol. Behav.*, 13: 339-341.
77. SHILLITO E., 1975. A comparison of the role of vision and hearing in lambs finding their own dams. *Appl. Anim. Ethol.*, 1: 369-377.
78. SHILLITO-WALSER E., 1978. A comparison of the role of vision and hearing in ewes finding their own lambs. *Appl. Anim. Ethol.*, 4: 71-79.
79. SHILLITO-WALSER E., ALEXANDER G., 1980. Mutual recognition between ewes and lambs. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 20: 807-816.
80. SLUCKIN W., 1968. Imprinting in guinea pigs. *Nature*, 220: 1148-1150.
81. SMITH F.W., 1965. Instinct and learning in the attachment of lamb and ewe. *Anim. Behav.*, 13: 84-86.
82. SMOTHERMAN W.P., BELL W.P., STARZEC J., ELIAS J.W., ZACHMAN T.A., 1974. Maternal responses to infant vocalizations and olfactory cues in rats and mice. *Behav. Biol.*, 12: 55-56.
83. TEICHER M.H., BLASS E.M., 1976. Suckling in neonatal rats: eliminated by nipple lavage; reinstated by pup saliva. *Science*, 193: 422-424.
84. TEICHER M.H., BLASS E.M., 1977. First suckling response of the albino rat: the roles of olfaction and amniotic fluids. *Science*, 198: 635-636.
85. TERKEL J., ROSENBLATT J.S., 1971. Aspects of non-hormonal behavior in the rat. *Horm. Behav.*, 2: 161-171.
86. TSCHANZ B., 1962. Über die Beziehung zwischen Muttertier und Junges beim Mufflon (*Ovis ammon musimon*). *Experientia*, 18: 187-191.
87. VIDAL J.M., 1976. L'empreinte chez les animaux. *La Recherche*, 7: 24-35.
88. WALLACE P., THIESSEN D.D., ISAACKS N., 1975. Scent marking behavior in the female mongolian gerbil: hormonal control and functional significance. *Winter Conference on Brain Research*, Steamboat Springs, Colorado.
89. WELKER W.R., 1964. Analysis of sniffing of the albino rat. *Behav.*, 22: 223-244.