

SYNTHESE

# Le comportement : un aspect essentiel de la vie foetale<sup>1</sup>

par  
J. REGGERS<sup>2</sup>

**SUMMARY :**  
**Behavior : a necessary aspect of fetal life.**

This writing, compiling work from varied elaborated works on prenatal behavior, is indebted to W. P. SMOTHERMAN & S. R. ROBINSON works. The study of fetal behavior points out the idea of a gradual ontogenesis where actions sequences, more sophisticated than we think, are significative precursors of postnatal life : continuity assumption. The embryo, subject, remarkably adapted to his ecological niche, has learning abilities and a wide adaptability.

**RÉSUMÉ**

Cet écrit, ouvrage de compilation de divers travaux sur l'étude du comportement prénatal, est redevable à l'oeuvre de W. P. SMOTHERMAN et S. R. ROBINSON. L'étude du comportement foetal met en avant l'idée d'une ontogenèse graduelle où des séquences d'actions plus sophistiquées qu'on ne le pense, sont des précurseurs significatifs de la vie postnatale : hypothèse de continuité. Le sujet embryon, remarquablement adapté à sa niche écologique, est capable d'apprentissages et d'adaptations les plus diverses.

---

<sup>1</sup> Manuscrit reçu le 29 août 1994 ; accepté le 15 septembre 1994.  
Séminaire de Questions approfondies de psychologie et éthologie animales  
(Prof. J.C. RUWET, Institut de Zoologie, Université de Liège).

<sup>2</sup> Adresse : rue Auguste Donnay, 53, B-4000 LIEGE, Belgique.

## Introduction

La reconnaissance que les organismes ont une histoire développementale, présente le comportement, exceptionnellement adapté ou contraint par les caractéristiques de son environnement immédiat, et l'adaptation à son nouvel environnement, comme une conception centrale dans la pensée actuelle de la psychologie biologique.

Toutefois, dans le passé ces études ont été réduites aux seules études du comportement postnatal. Une extension récente de ces concepts sur le fœtus, vu comme un organisme actif et interactif qui réside à l'intérieur d'une niche intra-utérine spécialisée, apporte une approche profitable dans la compréhension des origines de l'organisation comportementale durant le développement.

Certaines observations ont été menées sur le poulet (PREYER, OPPENHEIM, Marshall HARTH, DRACHMAN & COULOMBE, HAMBURGER), sur le *Rattus norvegicus* (SMOTHERMAN et ROBINSON) et comparé en ce qui concerne la compétition motrice avec les « gerbilles mongoles » : *Meriones unguicalatus* ; avec des « Cotton rats » : *Sigmodon hispidus* ; et des « Spiny mice » : *Acomys cahirinus*.

Ce travail malgré ses liens étroits avec les hypothèses de continuité et de discontinuité restera loin des débats théoriques (voir à ce sujet : DEVRIES, HOPKINS & VANGEIJN, 1993 ; LECANUET, GRANIER-DEFERRE & SCHAAL, 1993 ; MELLIER, 1993) pour prendre comme postulat, le plus réaliste, celui de la continuité.

Le fœtus existe dans un état de symbiose nécessaire, locataire d'une niche qui l'alimente en stimulation, en nutrition, mais laquelle est variable et occasionnellement sujette au hasard. Le fœtus a en fait une relation complexe avec l'environnement, échangeant des informations grâce à son symbion, simultanément conditionnant et subissant les avatars de son environnement local, le tout, en maintenant une identité homéostatique face aux changements environnementaux : adaptation réciproque.

Dans un premier temps nous envisagerons ses capacités comportementales en terme de motricité, de cyclicité, de synchronisation, dans une perspective de continuité, pour nous intéresser à son répertoire comportemental, à ses capacités d'adaptation, d'apprentissage.

Une partie spéciale sera consacrée à la reconnaissance de la parenté au niveau foetal en deçà de la thèse très riche de l'imprégnation selon LORENZ.

Je voudrais aussi attirer l'attention du lecteur sur le fait que la littérature est vaste et que l'aspect touffu du texte reflète la difficulté de pouvoir cerner un sujet aussi large.

## Aperçu historique

Depuis longtemps, l'homme s'intéresse au monde prénatal le considérant soit comme une entité différente ou comme une préparation au monde postnatal. Le premier à avoir investigué le comportement prénatal fut Wilhelm PREYER en 1885.

Depuis PREYER en 1885, en passant aussi par TRACY en 1930 et de nombreux autres, Viktor HAMBURGER a vérifié la primauté de la motricité (mouvements autogènes donc non réflexes) sur des embryons de poulet.

Les sujets sont des embryons de poulet âgés de 40 heures. Ils subissent une ablation d'une partie dorsale de la moelle épinière qui entraîne une impossibilité de recevoir des informations sensorielles au niveau des pattes. A ce groupe expérimental lésé se substitue un groupe contrôle non lésé. Le but est de mettre en évidence des mouvements des pattes dans le groupe expérimental, qui par sa lésion, ne saurait avoir de rapport avec des stimulations externes. On compare donc le nombre de mouvement de pattes dans les deux groupes.

L'expérience a été reproduite avec succès par OPPENHEIM et Marshall HARTH concernant trois populations différentes : le canard, le pigeon et le poulet.

Le but de la motricité dans ce cas-ci, serait l'entretien des articulations. En effet, l'expérience de DRACHMAN et COULOMBE montre que si on empêche l'embryon de bouger pendant 1 ou 2 jours, après la naissance il a une ankylose grave.

PREYER développa donc une technique d'observation de l'embryon de poulet *in vivo* qui fit des émules (BROWN, 1915 ; SWENSON, 1926 ; AVERY, 1928 ; etc.). Ces recherches étaient motivées par l'intérêt quant à l'ontogenèse des réflexes et du développement neuromusculaire. Ces recherches ont souvent conduit à l'impression selon laquelle le mouvement foetal ne serait en somme qu'un épiphénomène du développement précoce du système nerveux central. Cette perspective continue à être soutenue encore aujourd'hui (HAMBURGER, 1973 ; KUO, 1967 ; BEKOFF, 1981 ; OPPENHEIM, 1981 ; 1982 ; STELZNER, 1986) en se focalisant surtout sur l'étude des modèles « avicoles » (voir plus loin l'expérience de GOTTLIEB *et al.* sur les canards colverts).

Le point de vue selon lequel le foetus est un *passager passif* durant sa résidence *in utero* a une longue et riche histoire.

**Aujourd'hui, ce point de vue devient difficile à défendre** particulièrement depuis les recherches effectuées dans différentes disciplines telles la psychobiologie, l'éthologie, la tératologie et la médecine psychiatrique. Il a été récemment montré la présence de rythmes temporels dans l'activité foetale (ROBERTSON, 1985), l'émergence d'une coordination motrice avant la naissance (BEKOFF & LAU, 1980 ; ROBINSON & SMOTHERMAN, 1987 ; 1988), ainsi que le développement prénatal de patrons d'action spécifiques aux espèces (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1987a). Des études sur la chémosenation prénatale ont été réalisées sur les foetus humains et non humains (PEDERSEN *et al.*, 1986 ; SCHAAL, 1988 ; SMOTHERMAN & ROBINSON, 1990a ; 1990b) ainsi que sur

l'audition *in utero* (BIRNHOLZ & BENECERRAF, 1983 ; FIFER & MOON, 1988 ; GEUBELLE, 1984). L'expérience a montré les capacités du fœtus à répondre aux changements de son environnement intra-utérin (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1986), ses capacités à apprendre par association de stimuli (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1985, 1987b) et à retenir des expériences prénatales dans la vie post-natale (SMOTHERMAN, 1982 ; STICKROD, KIMBLE & SMOTHERMAN, 1988).

## Les méthodes

Psychobiology of fetal experience in the rat : SMOTHERMAN et ROBINSON (1987b).

Dimensions of fetal investigation : SMOTHERMAN et ROBINSON (1988e).

L'observation directe de fœtus animaux extériorisés par voie chirurgicale ou les fœtus humains avortés sont les stratégies les plus courantes dans l'observation, dans l'étude du comportement foetal, mais des difficultés techniques et des considérations éthiques ont depuis peu limité l'utilisation de ces stratégies pour la compréhension du rôle de l'expérience durant la période prénatale. Similairement les percées technologiques de visualisation non invasives de fœtus humain sont seulement apparues depuis peu.

Les recherches tératologiques sont les recherches qui comprennent typiquement un femelle gestante exposée à des conditions expérimentales diverses (drogues, autres stimuli chimiques, stress, etc.) et les effets sur le fœtus sont inférés à partir de conclusions anatomiques ou comportementales, postnatales. Toutefois ce type de recherches, intéressant dans l'exposition chronique et prénatale aux substances tératogènes ou aux drogues, ignore la « **boîte noire** » et son habitant principal : le fœtus *in utero* lequel est altéré par des manipulations indirectes sur la femelle gestante. Méthodologiquement cela est important : non seulement dans la conduite d'expériences individuelles, mais aussi dans la mise au point, tout un tas de questions sont posées sur les biais conséquents qu'entraînent ce type d'épreuves dans le champ de l'étude. En plaçant l'accent sur le développement postnatal, **l'attention est directement placée loin du fœtus en lui-même**. Donc pour construire une compréhension **détaillée** du rôle de l'expérience durant la vie prénatale, il est nécessaire d'appliquer les mêmes techniques que celles utilisées dans les études menées sur le comportement postnatal.

### Première génération : stimulation externe

La première génération de recherche utilisait des stimulations externes. Ces recherches essayaient d'étudier directement la réponse des fœtus à des stimuli nouveaux et conditionnés qui étaient vraiment **très simples** et utilisaient des **méthodes peu sophistiquées** dans la manipulation de l'environnement foetal et dans la mesure de l'activité foetale.

Par exemple, le fœtus humain produisait une réponse d'alerte à un bruit soudain et fort qui est détectable sur la surface externe de l'abdomen maternel. Ce fait a été exploité dans les premières expériences ciblées pour monter la capacité d'apprentissage du fœtus. On a démontré qu'un stimulus vibrotactile peut ne produire aucune réponse foetale si il est appliqué sur l'abdomen de

la mère gestante durant le dernier trimestre de la gestation. Ce stimulus neutre a alors été couplé avec un bruit soudain et fort dans plusieurs séries d'essais. Après la période de conditionnement, le stimulus vibrotactile a été appliqué seul et alors il a provoqué des mouvements d'alerte chez le sujet foetal.

On a montré que les procédures de conditionnement classique pouvaient fonctionner telles l'extinction, l'habituation, le recouvrement spontané et la rétention. Ces découvertes importantes pour l'époque ont été critiquées sur le plan méthodologique, notamment à cause du petit nombre de sujets d'expérience et du manque de rigueur méthodologique.

Maintenant que nous possédons de nouvelles technologies permettant un monitoring complet de l'activité foetale, nous pouvons définir des patrons comportementaux par voies indirectes.

Les applications les plus sophistiquées de manipulation dans l'étude du comportement foetal humain sont représentées par les travaux de DECASPERS *et al.* 1980, 1984, 1986. L'environnement intra-utérin comprend un assortiment riche de stimuli acoustiques originaires de la mère et du monde extérieur. Le foetus est capable d'une perception auditive à la fin du second trimestre de gestation. La technique utilisée par DECASPER montre que le nouveau-né humain peut augmenter son taux de succion non nutritive pour obtenir l'enregistrement de la voix maternelle. La voix de la mère est préférée à la voix d'une autre femme. Ce processus de reconnaissance de voix chez les humains est similaire au développement de la reconnaissance chez les oiseaux (GOTTLIEB, 1965, 1976, 1987).

Les canetons de colvert, élevés dans des couveuses de laboratoire et privés de toute interaction avec leur mère, sont parfaitement capables de reconnaître le cri maternel particulier à leur espèce ; si l'on place ces canetons à proximité de deux haut-parleurs, dont l'un diffuse le cri maternel de l'espèce colvert et l'autre le cri maternel d'une autre espèce, on constate que les canetons se dirigent sans hésiter vers le haut-parleur qui émet le cri caractéristique de leur espèce, et restent près de lui. On pense que l'hypothèse de cette réponse sélective est que certains éléments de leurs propres vocalisations et celles des canetons de la même couvée pourraient jouer un rôle dans la facilitation de la réponse sélective.

La seconde expérience tient compte de cette facilitation en la neutralisant par collage du bec des embryons d'une part et par isolement auditif jusqu'à l'éclosion. Les résultats montrent que seul un retard de 48 heures dans le choix sélectif entre la voix caractéristique de son espèce et une autre est probant.

D'autres expériences du même type, de GOTTLIEB *et al.*, ont montré que les canetons expérimentaux avaient des difficultés de discrimination entre le cri maternel et celui d'autres espèces dont le poulet. Si par contre les canetons peuvent pendant un temps court (18 heures) entendre leurs propres vocalisations, alors la discrimination est parfaite.

Cela montre que l'expérience auditive de l'embryon a bien un rôle de facilitation dans la différenciation du développement perceptif auditif des jeunes canards.

## La seconde génération : les manipulations directes

Les manifestations de l'environnement foetal grâce à des stimulations externes peuvent être précises quand les stimuli acoustiques sont employés, mais manquent de contrôle avec d'autres stimuli qui peuvent être transmis ou transportés au foetus par différentes voies. Cela est particulièrement vrai pour les expériences qui exposent le foetus à des substances chimiques actives ou tératogènes. Pour que ces substances atteignent le foetus, elles doivent être introduites dans la mère, transportées par la circulation maternelle, diffusées à travers le placenta et délivrées au foetus dans des concentrations suffisantes pour altérer la physiologie ou le comportement foetal. Ce modèle manque donc de précision (problématiques de pharmacocinétique essentiellement).

Il est donc nécessaire de prévoir **une approche permettant le contrôle de ces substances, permettant la manipulation directe de l'environnement foetal**. Pour des raisons éthiques, l'humain est un mauvais sujet.

On utilisera des voies directes telle l'injection intra-utérine de substances chimiques. Cette approche de seconde génération dans l'étude de la capacité des foetus pour l'apprentissage a montré de remarquables résultats dans l'établissement d'associations *in utero*, mais est **limitée à la nécessité de maîtriser les effets de l'apprentissage postnatal**.

D'autre part l'intervention directe provoque souvent une immobilisation de la mère sous anesthésie générale, ceci étant une variable non pertinente dans l'observation comportementale.

## La troisième génération : l'observation prénatale

Il est nécessaire de trouver une médiation entre les avantages et les inconvénients des deux « générations précédentes ». On se trouve confronté à l'élaboration d'un éthogramme précis du comportement du foetus extériorisé puis réintégré dans sa niche. Ce type de méthode permet d'obtenir des données de première qualité permettant quantité de manipulations, de comparaisons avec une fiabilité inégalée. Si le terme éthogramme a été utilisé c'est parce qu'il convient d'éviter de caractériser le comportement, comme on l'a fait souvent, en le définissant en terme d'état comportemental (*behavioral state*) corrélé d'une manière « postnatomorphique » avec des variables physiologiques (MOORE & HANSON, 1992). Il s'agit de rester à un stade d'observation. Certaines conclusions, interprétations ont été réalisées après manipulations neurologiques montrant le rapport évident entre les comportements d'origine prénatale et les comportements postnataux tels la motricité, la coordination où une transection spinale a été réalisée. Nous ne nous attarderons pas sur ce type de données, nous contenterons de rapporter les conclusions en terme de capacités foetales.

## Les réponses comportementales observées chez le rat

Catégories individuelles de mouvements	
Tête <i>Head</i>	quelques mouvements de la tête sont discernables, comprenant les flexions et/ou une rotation de la tête ou du cou.
Bouche <i>Mouth</i>	un cycle d'ouverture et de fermeture de la bouche, exclusivement des mouvements de la langue.
Patte avant <i>Forelimb</i>	flexion ou extension d'une ou des deux jambes avant dont l'origine est l'épaule, le coude, le poignet ou les doigts.
Patte arrière <i>Rearlimb</i>	flexion ou extension d'une ou des deux jambes arrière dont l'origine est distale ou pelvienne.
Tronc <i>Trunk</i>	flexion, extension rotation du tronc (importante notamment dans le comportement de redressement ( <i>contact righting</i> )).
Convulsion <i>Twitch</i>	contraction des muscles de la portion latérale et ventrale du tronc momentanée, spasmodique, dans une proximité générale du diaphragme.
Boucle <i>Curl</i>	flexion ventrale ou latérale, ou torsion du tronc entier, poussant l'extrémité postérieure du corps à bouger d'un côté par rapport au plan médian sagittal.
Extension <i>Stretch</i>	extension dorsale du tronc poussant le corps à s'incurver en arrière avec la région pelvienne bougeant au-dessus du plan horizontal du corps.
Catégories récapitulatives de l'activité foetale	
Mouvement complexe	deux ou plusieurs patrons de mouvements individuels qui apparaissent simultanément, par exemple patte avant et bouche.
Activité complète	le nombre total de fois où le foetus est enregistré comme actif. Chaque mouvement complexe est enregistré comme un acte singulier.
Activité complémentaire	le nombre total de mouvements d'une partie du corps. Chaque composant comportemental d'un mouvement complexe est enregistré comme un composant séparé.
Catégories contextuelles additionnelles	
Mère active	n'importe quel mouvement de la partie supérieure du corps ou des pattes avant de la ratte contrainte, qui cause le flottement libre de l'utérus et des foetus pendant l'observation où elle devrait bouger passivement.

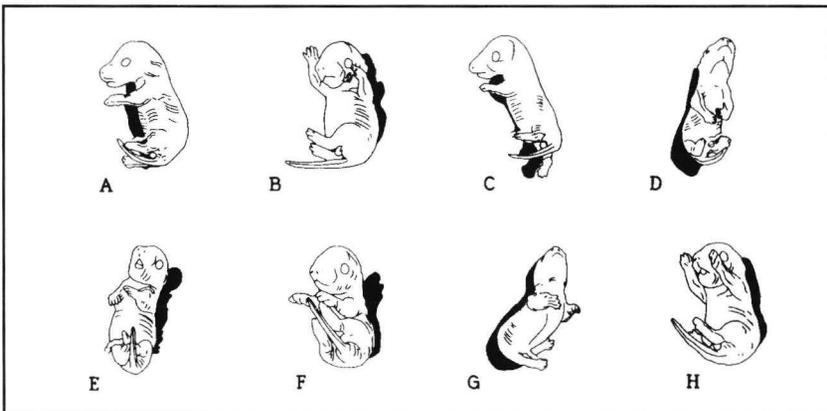


Fig. 1. Les dessins décrivent les patrons typiques des catégories de base du comportement foetal : (A) posture de repos ; (B) patte antérieure ; (C) patte postérieure ; (D) tête ; (E) bouche ; (F) boucle ; (G) mouvement complexe d'extension et de tête ; et (H) bouche et patte antérieure (balayage facial, un autre mouvement complexe) (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1988a, p. 163).

## Techniques de l'observation directe : *in vivo*

Cette technique permet de visualiser le fœtus en observation directe, *in vivo*. On prend une ratte gestante au jour 19, 20 ou 21 ; anesthésiée brièvement à l'éther, elle reçoit 100 ml d'éthanol (procédure de chémomyélotomie de BASMAJIAN & RANNEY, 1961) en injection dans la colonne vertébrale entre la première et la seconde vertèbre lombaire. Cette procédure produit un blocage spinal irréversible au niveau thoracique bas et élimine la sensation dans la moitié inférieure du corps de la ratte. Cela est confirmé par le manque de réponse à un test de sensibilité cutanée avant le test foetal.

La ratte « préparée » est placée dans un transat en plexiglas, immergé dans une solution saline isotonique maintenue à la température corporelle : 37,5 degrés Celsius. Son utérus est externalisé par une laparotomie pour avoir un accès direct au sujet foetus, après une acclimatation au bain de 20 minutes. Chaque sujet foetus est délivré de l'utérus et du sac amniotique dans le bain salin, en faisant attention de maintenir l'intégrité du cordon ombilical et l'attachement placentaire au niveau de l'utérus.

Une autre solution consiste à remplacer la chémomyélectomie par une transection spinale. Les effets sont similaires. Ces deux méthodes entraînent un blocage spinal irréversible mais elles permettent une externalisation chirurgicale sans l'utilisation d'une anesthésie maternelle générale. Dans les deux cas la femelle doit être sacrifiée après l'opération...



**Fig. 2.** Photographie d'un fœtus de rat à travers l'amnios au vingtième jour de gestation. Le fœtus montre un mouvement synchronisé de la patte antérieure et de la bouche (avec une protusion de la langue) (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1987c, p. 172).

Une troisième solution (anesthésique) consiste en une injection de lidocaïne (2 %) en solution contenant de l'épinéphrine (0,001 %). La procédure est identique à celle utilisée avec la chémomyélectomie, sauf que, dans ce cas-ci,

l'utérus est alors replacé à l'intérieur du péritoineum de la mère, l'incision est fermée par des points de suture. A terme, les petits sont délivrés par la voie vaginale normale ou par césarienne et sont adoptés par des mères récemment parturientes. SMOTHERMAN, ROBINSON & MILLER (1986) ont montré que l'opération était bénigne car il n'y a aucune différence entre les petits manipulés et ceux qui ne l'ont pas été.

Toutefois en utilisant cette dernière méthode, les résultats observés ne seront pas identiques à ceux observés à l'aide des deux premières techniques.

### La quatrième génération : l'exposition contrôlée au stimulus

Sur base de la technique exposée *supra*, dans ce type de méthode, on ne se contente plus d'observer, on manipule. Pour étudier la chémosensation, auparavant, on utilisait des injections de substances à l'intérieur du liquide amniotique (type II). Maintenant, on peut directement les mettre dans la bouche du fœtus par exemple et dès lors la répétition de l'expérience peut se faire. On ne tombe pas dans les défauts de la méthode précédente : autorégulation de la quantité de liquide amniotique ingéré, différenciation non nette avec les contrôles, impossibilité de répétition de l'expérience, impossibilité de prévoir quelle quantité ingérée par quel fœtus, etc.

On verra plus loin les réflexes de succion, d'agrippement lors de la présentation d'une canule (ROBINSON *et al.*, 1992).

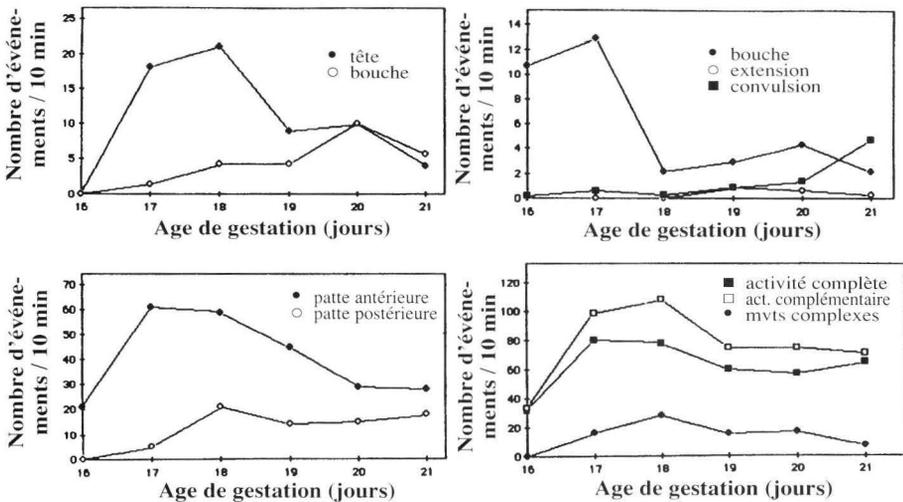


Fig. 3. Fréquence moyenne des sept patrons de base du comportement foetal et des trois catégories majeures durant des périodes de 10 minutes, composées comme une fonction de l'âge de gestation : tête et bouche (en haut à gauche) ; patte antérieure et patte postérieure (en bas à gauche) ; courbe, extension et convulsion (en haut à droite) ; activité complète, activité complémentaire et mouvements complexes (en bas à droite). Les données ont été recueillies sur des fœtus observés *in utero*. Notez que les ordonnées des quatre graphiques utilisent des échelles différentes (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1988a, p. 164).

## Les capacités

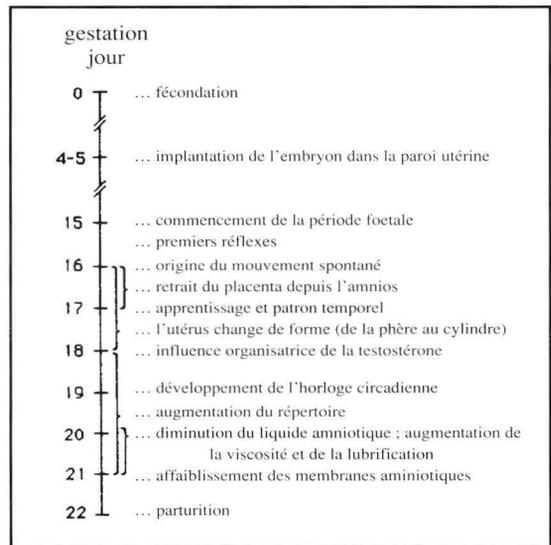
### Patron temporel de l'activité motrice foetale

Un aspect crucial caractérisant objectivement le comportement non évoqué est de le distinguer des patrons temporeux apparents de variations aléatoires dans l'activité foetale. Pour déterminer si les mouvements concurrents résultent du hasard d'association de processus indépendants ou de la coordination centrale, il est nécessaire de comparer l'occurrence du patron à un standard explicite.

#### Organisation motrice cyclique

Une perspective importante de l'organisation du comportement est sa distribution dans le temps. Elle résulte de rythmes naturels des cycles environnementaux tels les cycles solaires, lunaires, saisonniers, ainsi que de rythmes ultradiens. L'organisation cyclique d'une période de quelques minutes a été étudiée chez les humains durant les activités de veille/sommeil (ROBERTSON, 1987). Une application récente des méthodes quantitatives pour démontrer la 'cyclicité' a permis de mettre en évidence une activité motrice cyclique chez un foetus de rat âgé de E20 jours (le terme étant de  $\pm 22$  jours : E22) (SMOTHERMAN *et al.*, 1988a).

**Fig. 4.** Chronologie chez le rat des principaux changements environnementaux à l'intérieur de l'utérus durant la gestation (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1988a, p. 154).



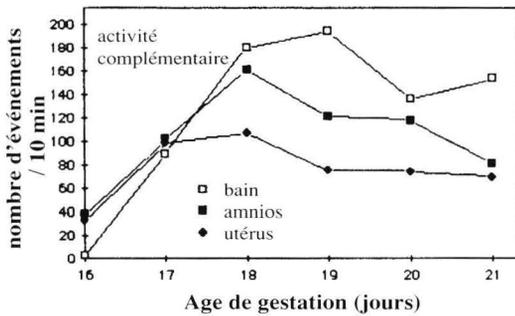
SMOTHERMAN & ROBINSON (1990c), ont démontré que des fragments isolés du SNC foetal peuvent être des supports de l'activité motrice cyclique.

Les foetus de *Rattus norvegicus* ont été observés directement à travers différents micro-environnements (*in utero* et *ex utero*) pendant plusieurs jours de la troisième partie de la gestation. Des mouvements synchrones comprenant deux ou plusieurs régions du corps sont devenus communs au 17<sup>ème</sup> jour et sont particulièrement prévalants *ex utero*.

## Synchronicité motrice

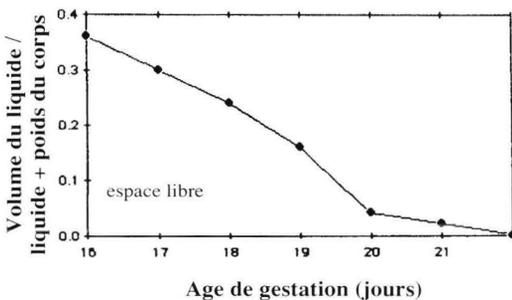
Les premiers mouvements du fœtus impliquent de simples mouvements des parties individuelles du corps telles la tête, les jambes, les bras ou le tronc (NARAYANAN *et al.*, 1971 ; SMOTHERMAN & ROBINSON, 1986). Les fœtus peuvent aussi bouger différentes parties en même temps ; des mouvements concurrents ou simultanés de 2 ou plusieurs parties du corps (synchronisation motrice) sont une des formes les plus précoces de coordination apparaissant durant l'ontogenèse motrice (PROVINE, 1980 ; ROBINSON & SMOTHERMAN, 1987).

De nombreuses études ont mis en évidence cette synchronicité motrice chez le nouveau-né humain ou animal (TILNEY, 1933 ; BOLLES & WOODS, 1964 ; BLANCK *et al.*, 1967 ; GARD *et al.*, 1967 ; ALTMAN & SUDARSHAN, 1975 ; BERKINBLIT *et al.*, 1986 ; ROBINSON, 1989). La tendance des fœtus à exprimer une synchronicité motrice, est sensible aux conditions de l'environnement prénatal : *in utero*, *ex utero* : dans une solution saline, dans une solution saline sur un substrat (condition utilisée dans le cas de l'étude du balayage facial : voir plus loin section 4.2.6.), à travers l'amnios (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1986 ; ROBINSON & SMOTHERMAN, 1987d).



**Fig. 5.** Activité complémentaire totale chez des fœtus de rat observés dans trois conditions : dans l'utérus, dans l'amnios, dans un bain, et ce en fonction de l'âge de gestation. L'activité la plus basse chez les fœtus *in utero* suggère une influence suppressive de la restriction de l'espace foetal sur le comportement foetal à partir du jour E17 (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1988a, p. 178).

Les mouvements concurrents chez le fœtus de rat augmentent durant les premiers jours de l'intéroception du mouvement. La synchronicité motrice augmente jusqu'au terme s'ils sont observés hors de l'utérus et de la membrane embryonnaire (*ex utero*, voir plus haut). Donc les fœtus observés *in utero* à travers la paroi transparente de l'utérus et des membranes embryonnaires, montrent une décroissance importante des mouvements concurrents vers la fin de la gestation.

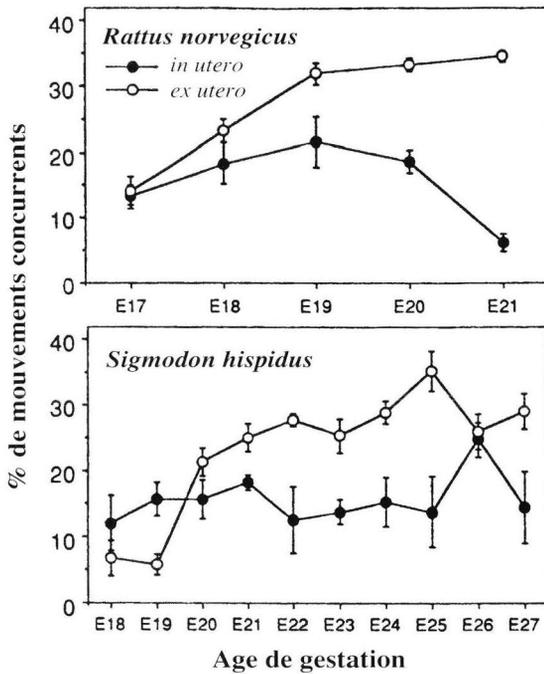


**Fig. 6.** Taux d'espace libre disponible pour le mouvement *in utero* chez des fœtus de rat durant la gestation. L'index d'espace libre est dérivé du rapport entre le volume du liquide amniotique et le volume total à l'intérieur des membranes extra-embryonnaires (estimé par le volume du liquide + la masse du corps du fœtus). La déclinaison de la courbe d'espace libre au jour 20 coïncide avec la courbe de réduction du liquide amniotique et la croissance rapide du fœtus (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1988a, p. 157).

Cette réduction dans la synchronicité motrice coïncide avec la réduction du liquide amniotique. Celle-ci apparaît avant la parturition chez le rat et les autres rongeurs (MARSH *et al.*, 1963). Donc plus le rongeur grandit, plus l'espace diminue, si, en plus, le taux de liquide amniotique diminue, il est logique que l'activité motrice diminue. Dans certaines conditions de croissance physique *in utero*, le comportement moteur complexe disparaît (SMOTHERMAN et ROBINSON, 1988).

L'influence des contraintes environnementales sur la synchronicité motrice est un élément général du comportement prénatal comme l'ont démontré les études comparatives de différentes espèces de rongeurs qui ont un développement différent (ROBINSON, 1989).

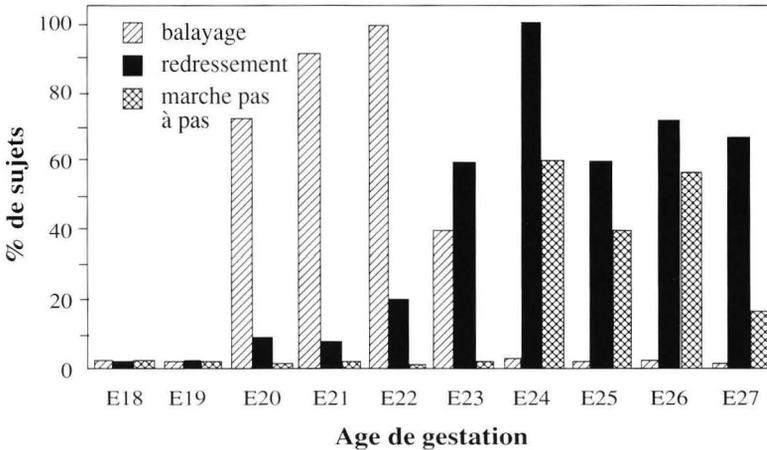
Les foetus de *Cotton rats* (*Sigmodon hispidus*) ont une diminution du volume du liquide amniotique immédiatement avant la parturition. Ils montrent aussi une plus grande incidence de la synchronicité motrice *ex utero* que *in utero*. Mais les différences entre leurs expressions de mouvements concurrents à l'intérieur ou à l'extérieur de l'utérus sont évidentes une semaine avant la naissance. Ces études comparatives suggèrent que le foetus précoce peut exprimer sa réponse face aux conditions environnementales *in utero* avant la disparition du liquide amniotique.



**Fig. 7.** La relative abondance de mouvements concurrents exprimée chez les foetus de rat (au-dessus) et chez les foetus de *Cotton rats* (*Sigmodon hispidus*) (en dessous) a été observée *in utero* et *ex utero*. Le mouvement-concurrent-relation a été calculé comme étant la fréquence des événements comprenant deux ou plusieurs catégories de mouvements divisé par le nombre total d'événements moteurs dans la session d'observation. Les points représentent les moyennes affectées de leur erreur standard de mesure (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992c, p. 1580).

## Les patrons d'action du fœtus

Le développement de l'activité motrice cyclique et de la synchronicité motrice sont juste deux exemples de l'organisation comportementale prénatale. En effet, le comportement foetal a une tendance à apparaître de manière discrète et fragmentée à travers des séquences comportementales prédictibles. Les patrons de base de l'activité motrice foetale semblent être la fondation sur laquelle des patrons plus complexes de comportements sont construits (SMOTHERMAN et ROBINSON, 1988). Cette conception du développement comportemental est partagée par GOTTLIEB et KUO (1965, p. 187) : « l'ontogenèse du comportement est graduelle et continue et les séquences d'actions apparaissant chez l'embryon sont des précurseurs significatifs de la qualité préadaptée des patrons d'action dans la vie postnatale ». En effet, une liste d'actions postnatales en terme de croissance ont été identifiées dans l'activité évoquée ou non-évoquée de fœtus de rongeurs, incluant les composants de contact : redressement, marche pas à pas, pivot, sucement, facilitation du léchage maternel et comportement de toiletteage.



**Fig. 8.** Réponses comportementales des fœtus de *Cotton rats* (*Sigmodon hispidus*) face à une stimulation chémosensorielle. L'expression du balayage facial (Balayage), le retournement en posture de pronation (Redressement) et une performance de marche alternée ou des mouvements de course des pattes (Marche) est montré à partir de l'inception du mouvement jusqu'au terme. Notez que la réponse de balayage n'est pas exprimée chez des fœtus plus âgés (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992c, p. 1588).

### Le redressement

Le reflexe de redressement (*righting*) est un comportement fondamental qui implique un retournement actif du corps en une posture de couché ventral (*prone position*) après déplacement. Cette capacité à réaliser le redressement et le temps de latence à exécuter la posture sont les indices utilisés afin de mettre en évidence la maturité relative du système moteur (ALTMAN & SUDARSHAN, 1975).

Les changements ontogénétiques dans la forme et le contrôle neuronal du redressement suggèrent que le fait de se tourner vers cette posture implique un certain nombre de patrons fondamentaux du comportement moteur (PELIS, PELIS & TEITELBAUM, 1991). La forme la plus précoce de redressement apparaissant durant le développement est le redressement de contact dans lequel le corps est retourné vers une posture de couché ventral lorsqu'il y a un contact avec un substrat. On a pu mettre en évidence les racines de ce comportement dans la période prénatale chez des espèces qui donnent naissance à une progéniture<sup>2</sup> précoce (CARMICHAEL, 1954).

Le composant principal de la réponse de redressement chez les rongeurs nouveau-nés est une torsion du tronc le long de son axe (ALTMAN et SUDARSHAN, 1975 ; PELIS *et al.*, 1991). Des enregistrements vidéo de l'activité foetale ont révélé que les foetus exécutent des flexions, torsions du tronc qui ressemblent aux mouvements impliqués dans le redressement. Les torsions du tronc apparaissent durant l'activité non-évoquée chez le foetus de rat au jour E20. Les observations sur le *Cotton rat* montrent que ce comportement est présent aux jours E22, E24 voire E27 de la gestation.

Ces observations suggèrent l'émergence périnatale de patrons moteurs élémentaires impliqués dans le redressement de contact chez les espèces « nidicoles » et une émergence prénatale chez les espèces précoces.

### La marche

Un autre patron comportemental est le cycle de mouvements de marche pas à pas (*stepping*) impliqués dans la locomotion. La marche mature requiert une coordination des mouvements de marche pas à pas des quatre membres dans un patron caractéristique de contact du pied au sol.

Chez les jeunes animaux, la coordination entre les pattes est d'abord apparente à l'intérieur d'une ceinture (scapulaire ou pelvienne) : les deux pattes opposées bougent en alternance régulière. La patte gauche rentre en contact avec un substrat (*stance phase* : phase de posture) pendant que la patte droite est fléchie et bouge vers l'avant (*swing phase* : phase d'amplitude). Il a été montré que les nouveau-nés chez les mammifères possèdent une circuiterie neuronale suffisante à l'intérieur de laquelle la voie spinale seule peut initier les mouvements de marche et maintenir la coordination entre les pattes d'une manière semblable à celle de la marche (SHIK & ORLOVSKY, 1976 ; GRILLNER, 1981 ; KELLOG & LUNDBORG, 1972 ; BRADLEY & SMITH, 1988).

Les mouvements alternatifs des pattes gauches et droites à l'intérieur d'une ceinture qui caractérise la synergie du cycle de marche, a été objectivement décrite au jour E20 (BEKOFF & LAU, 1980). Ces mouvements alternatifs ne sont pas souvent vus durant une activité non évoquée durant la vie foetale ou chez des nouveau-nés. Toutefois on a pu mettre en évidence la marche automatique (*air stepping*), qui implique une coordination des quatre pattes, juste après la naissance par administration de L-DOPA (VAN HARTESVELDT *et al.*, 1991). Les mouvements de marche et de course ont pu être mis en évidence durant des périodes d'activité non évoquée ou en réponse à une stimulation sensorielle chez des *Cotton rats* durant la dernière semaine de gestation (E24-E27) (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1992c).

<sup>2</sup> On distinguera les espèces précoces (*precocial*), qui sont autonomes dès la naissance, des espèces nidicoles (*altricial*), qui elles ne sont pas encore assez matures et ont besoin d'attentions spéciales de la mère.

## Le pivot

Le pas à pas à quatre pattes associé avec la reptation et la marche n'est pas la forme de locomotion la plus précoce (ALTMAN & SUDERSHAN, 1975). Durant la première semaine suivant la naissance, la plus grande partie de l'activité locomotrice prend la forme d'un pivotement dans lequel la partie arrière du corps du nouveau-né est ancrée au substrat et la partie avant bouge, tourne autour du point de pivotement (EILAM & GOLANI, 1988). Ce type de pivotement implique un patron moteur distinct appelé le pivot (*punting*), qui ne ressemble pas à la coordination motrice évoquée plus haut.

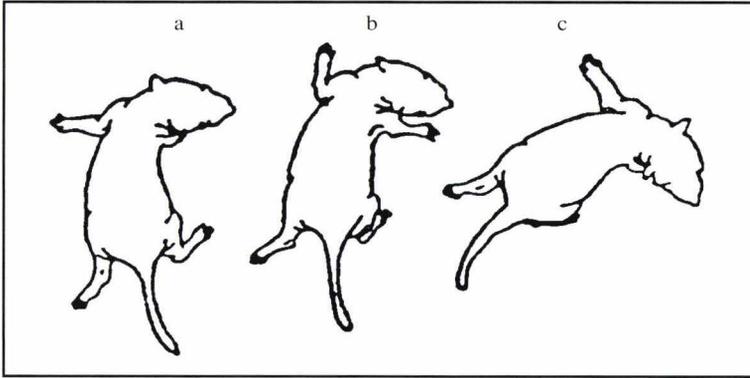


Fig. 9. La locomotion précoce par pivotement peut être séparée en trois unités : (a) la tête tourne vers la droite ; (b) retrait de la patte antérieure droite du dessous de la tête et placement à droite ; (c) avancée de la région scapulaire vers la droite grâce à la patte antérieure gauche (ALTMAN & SUDERSHAN, 1975).

Le pivot est accompli lors d'une séquence reconnaissable de mouvements dans laquelle la tête est tournée et placée vers la patte avant ipsilatérale, dans la direction du pivotement. Cette patte est ensuite ramenée depuis le dessous de la tête et replacée dans la direction du pivot. Pendant que la tête et la partie supérieure du torse continuent à tourner, l'autre patte avant, contralatérale, s'étend et glisse en arrière et sur le côté, poussant le raton dans la direction du pivot (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1990c).

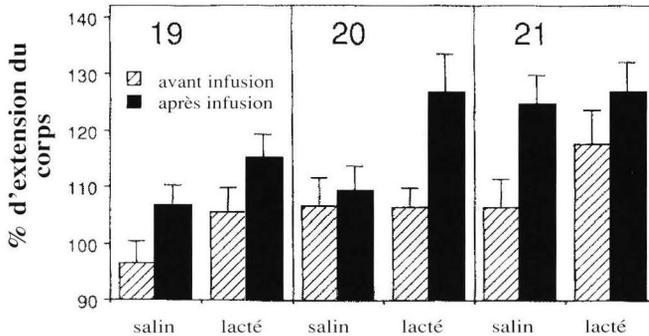
La synergie du membre antérieur et de la tête impliqués dans le pivot est accomplie durant l'activité non évoquée chez les foetus de rats. Aux jours E19-E21, les foetus montrent des fragments d'activité dans laquelle la tête est tournée latéralement vers le membre antérieur ipsilatéral de même que l'autre membre antérieur glisse sur le côté vers l'arrière. Ce patron moteur n'est pas accompli en relation à un substrat quelconque et dès lors ne résulte pas d'un changement de position de la part du foetus.

Ce patron est isomorphe à celui du pivot néonatal. Il est intéressant de noter que ce comportement n'est pas présent chez le *Cotton rat* durant sa gestation. On remarque en outre que le pivot n'est pas présent durant la phase néonatale chez cette espèce. On peut conclure en disant que le pivot peut représenter une adaptation spéciale accommodée aux besoins et aux capacités motrices des jeunes rats et autres rongeurs (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1990 ; EILAM & GOLANI, 1988).

## Réponse d'étirement et comportement associé à l'allaitement

Après la naissance, le nouveau-né entreprend une séquence d'activité dont le but est l'ingestion de lait maternel (BLASS & TEICHER, 1980). Cette séquence commence par une orientation vers la surface ventrale de la femelle nourricière avec des mouvements de la tête de recherche en balancier — rotation (*rooting*) —, et l'attachement à la tétine. Une période de comportements organisés, rythmiques typiques de l'allaitement sont associés à d'autres comportements de nouveau-nés comme le piétinement. Cette suite de comportements déclenche chez la femelle la réponse d'écoulement du lait. Durant l'écoulement, le lait est éjecté de la tétine dans le pharynx du raton et est ingurgité. Les ratons montrent un comportement typique de réponse à cette ingestion de lait, au niveau de la bouche, de la locomotion. En fait, le niveau général d'activité augmente.

Une réponse particulière est l'étirement de la jambe (HALL, 1979 ; LAU & HENNING, 1985). Durant l'étirement le raton étire tout le membre. La partie postérieure devient rigide et la mâchoire s'ouvre. La réponse d'étirement est suivie par un bref désengagement de la tétine.



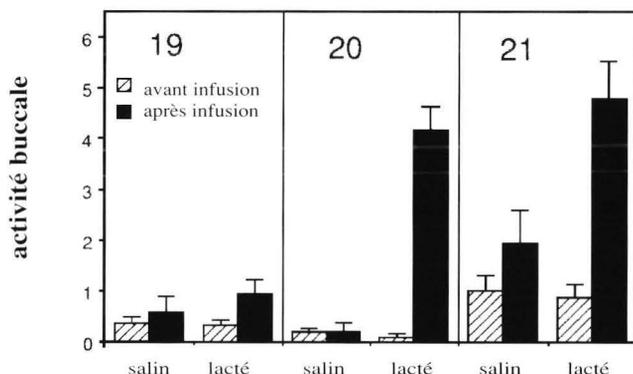
**Fig. 10.** Effets d'infusion intra-orale d'une solution saline ou lactée sur l'extension relative du corps, exprimée comme un pourcentage des sujets ayant reçu une injection de solution saline avant infusion. (Le graphique montre les moyennes relatives d'extension du corps, affectées de leur erreur standard de mesure) (ANDERSEN, ROBINSON & SMOTHERMAN, 1993, p. 374).

La première fois qu'ils produisent cette réponse lors de leur premier allaitement indique que les mécanismes gouvernant ce comportement sont intacts au moment de la naissance.

Si, maintenant, on donne une simple infusion de lait dans la bouche d'un foetus au jour E20, on observe une augmentation légère de l'activité totale. Un composant important de la réponse foetale à la présentation de lait est l'expression du patron spécifique apparaissant chez le nouveau-né : la réponse d'étirement qui apparaît 2-3 min suivant l'infusion de lait au jour E20 (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992a).

En plus de cette réponse d'étirement, les foetus de rat montrent d'autres patrons comportementaux associés avec l'allaitement durant la période néonatale. Des mouvements de rotation (voir page 15) latéral de la tête et de la patte

antérieure ressemblant au piétinement sont occasionnellement vus durant une activité non évoquée ou bien après une infusion lactée. Par contre des comportements buccaux (*mouthing*) sont fréquents comme le montre le graphique suivant.



**Fig. 11.** Fréquence des mouvements buccaux des foetus pendant une période d'une minute avant et après infusion intra-orale d'une solution saline ou lactée à différents âges (ANDERSIN, ROBINSON & SMOTHERMAN, 1933, p. 274).

L'activité de rotation est relativement commune durant la dernière partie de la gestation chez les foetus d'espèces précoces comme le *Cotton rat*.

L'identification d'une variété de composants du comportement néonatal d'allaitement durant la période prénatale est un bon exemple du développement du comportement anticipatoire dans son expression, dans un contexte fonctionnel.

### Réponse d'extension de la jambe à une stimulation anogénitale

Les interactions mère-enfant dans les laboratoires sont symbiotiques et impliquent un échange bidirectionnel au niveau de la chémosensation, du toucher et des informations thermiques ainsi que des ressources matérielles comme le fluide corporel (ALBERTS & CRAMER, 1988). La plupart des échanges matériels ou informationnels prennent place durant le léchage maternel. Durant le léchage direct de la partie anogénitale, le rat montre une réponse d'extension de la jambe (*leg extension response* : LER) qui implique une élévation du quart postérieur du corps et un redressement des membres arrières (MOORE & CHADWICK-DIAS, 1986). La fonction du LER est probablement de faciliter l'accès à la mère au périnée, nécessité pour stimuler la micturition et la défécation chez le nouveau-né.

Chez les foetus de rat âgés de E20 ou E21, la LER peut être montrée en stimulant la région anogénitale par une brosse douce en poil de chameau (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1988b).

Cette réponse étudiée à travers des manipulations de section neuronale appartient entièrement au circuit du cordon spinal caudal. De même que le comportement associé à l'allaitement, la LER est aussi un bon exemple du développement comportemental prénatal anticipatoire d'une fonction néonatale.

## Balayage facial et autre comportement de toilette

Les mouvements associés au comportement de toilette sont communs chez tous les mammifères. Les marsupiaux, les insectivores, les rongeurs, les lagomorphes et les carnivores, tous emploient les membres antérieurs dans des mouvements de toilette (*grooming*) directement vers la tête et la face (EISENBERG, 1981). Chez la plupart des espèces, la patte antérieure commence à balayer le haut de la tête et rentre en contact avec les oreilles et les côtés du visage. De plus petits mouvements des pattes antérieures amènent ces dernières au léchage de la patte avant. Ces mouvements des membres antérieurs sont intégrés avec les autres comportements de toilette comme le grignotement (*nibbling*), le mordillement (*biting*), ou le léchage (*licking*) de la fourrure et le grattage de la tête ou du tronc avec la patte postérieure, dans des séquences comportementales stéréotypées (FENTRESS, 1988).

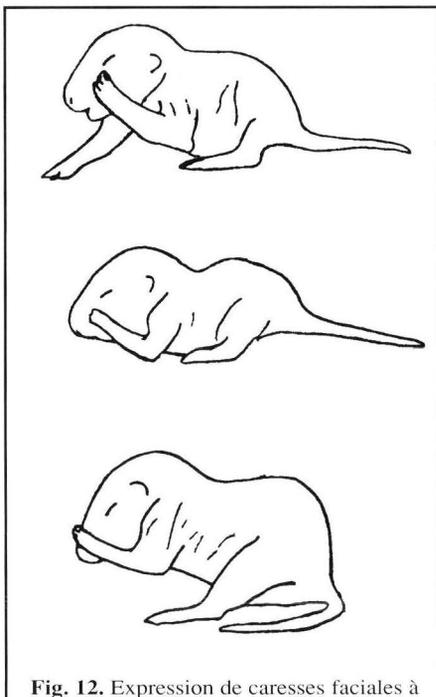
Les composants du toilettage adulte et les séquences d'aversion ont été identifiés chez les foetus de rongeurs. La réponse de balayage facial est une réponse à une stimulation sensorielle aversive autant chez le foetus de rat que chez l'adulte.

Le balayage facial est donc un patron d'action spécifique qui implique des mouvements des membres antérieurs qui ressemblent aux caresses du dessus de la tête chez les rats adultes pendant leur toilettage.

La forme du balayage facial implique le placement simultané des deux membres antérieurs en contact avec les côtés de la tête et le glissement des membres vers le nez en contact avec le visage (SMOTHERMAN et ROBINSON, 1987a).

Le balayage facial peut être mis en évidence chez des foetus de rat au jour E20 et E21 de la gestation par une infusion d'un petit volume d'une solution chémosensorielle, par exemple de l'extrait de citron, dans la bouche du foetus. On remarque les mouvements de balayage quelques secondes après l'infusion. Son amplitude est de 5-15 fois.

La réponse de balayage facial chez le foetus de rat est un exemple clair de la coordination de mouvements présente chez le foetus. Elle implique aussi un certain nombre d'autres activités motrices. L'initiation du balayage facial apparaît comme n'étant ni le commencement, ni la fin de changements organisationnels dans le comportement foetal évoqué par une infusion chémosensorielle (voir plus bas).



**Fig. 12.** Expression de caresses faciales à l'aide de la patte antérieure chez des ratons non sevrés âgés de P7-P9. Ces postures provisoires sont utilisées pour permettre le support de la partie antérieure du corps soit par un seul élément antérieur (au-dessus), soit par un appui sur les deux coudes (milieu), libérant donc une ou deux pattes pour les caresses faciales. A l'occasion, les deux pattes antérieures sont libres lorsqu'une posture de redressement est tentée par un appui de soutien du corps à l'aide d'une surface verticale (bas) (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992c, p. 1590).

On a montré que les rats nouveau-nés peuvent réaliser des mouvements de grattage avec la patte postérieure suite à une stimulation tactile sur le tronc. Il a été en outre montré chez le mouton à un âge de gestation de E70 (sur E150) un grattage de la patte arrière suite à une stimulation (BARCROFT & BARRON, 1939).

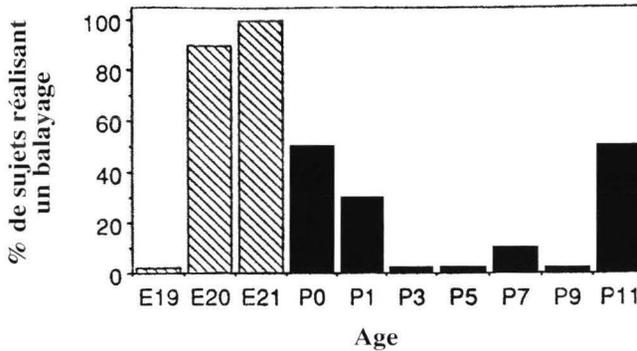


Fig. 13. Expression de la réponse de balayage facial en réponse à une stimulation chémosensorielle durant la période périnatale chez le rat de laboratoire (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992c, p. 1585).

On a pu le remarquer aussi durant l'activité motrice non évoquée chez des foetus précoces de *Cotton rats*. On y a vu aussi des mouvements de léchage de pattes.

### Déterminants du balayage facial : un acte disparaissant

L'expression de la réponse de balayage, de même que le réflexe de marche pas à pas chez le nouveau-né humain, est discontinuée durant le développement postnatal. Le balayage facial étant rarement exprimé par les foetus, elle est mise en évidence par stimulation chémosensorielle. Elle dépend en outre des conditions dans lesquelles elle est testée.

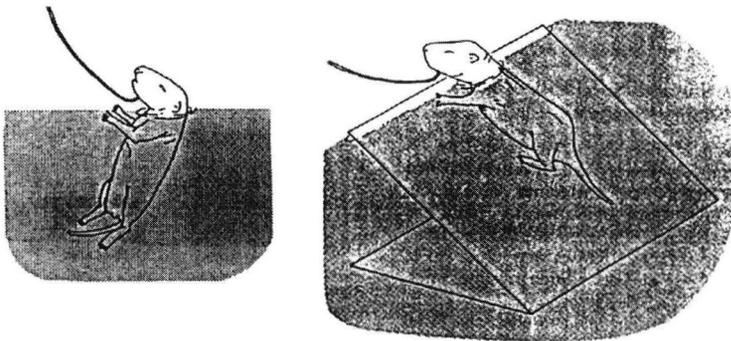
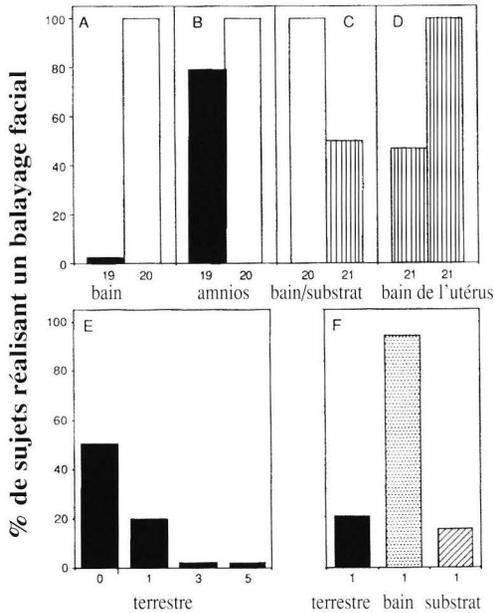


Fig. 14. Ce schéma montre les différents environnements testés chez des ratons, soit suspendus dans un bain composé d'une solution saline (à gauche) ou positionnés sur un substrat immergé à l'intérieur du bain (à droite) (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1989, p. 248).



**Fig. 15.** Expression du balayage facial chez des foetus de rats et des ratons nouveau-nés en réponse à une infusion intra-orale de citron à travers différents contextes environnementaux. (A) Le balayage facial émerge abruptement entre les âges E19 et E20 quand les infusions sont administrées aux foetus suspendus dans une solution de liquide physiologique. (B) L'infusion provoque le balayage facial au jour E19 quand les foetus sont testés dans le sac amniotique. (C) Les foetus sont premièrement sensibles à la présence d'un substrat solide au jour E21. (D) La contrainte physique augmentant dans l'utérus supprime l'expression du balayage facial jusqu'au terme. (E) Après la naissance, le balayage facial disparaît lorsque les ratons reçoivent l'infusion dans un environnement terrestre. (F) L'immersion de ratons dans un liquide leur permettant moyennement de flotter, réinstalle le balayage facial au jour P1, mais si les tests se réalisent en plaçant les ratons sur un substrat solide immergé dans ce liquide alors le balayage facial est inhibé (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1990c, p. 100).

### Comparaison entre espèces précoces et nidicoles

Nous avons évoqué plusieurs fois les différences qui ont été faites entre les espèces précoces et « nidicoles ». Ces différences sont essentielles pour montrer la continuité, car si, chez des espèces dont le développement est « accompli » à la naissance, certains attributs comportementaux peuvent être montrés, en pré- et postnatal, l'intérêt va grandissant si on arrive à le montrer de la même manière chez des espèces dont le développement est encore moins accompli. C'est ce qui est décrit plus bas.

Envisageant le balayage facial comme une réponse aversive typique du foetus — identique à celle des rats adultes (JOHANSON & SHAPIRO, 1986) —, ancêtre du toilettage, ROBINSON et SMOTHERMAN (1992) ont comparé 4 espèces de rongeurs : deux « nidicoles » : *Rattus norvegicus* et gerbilles mongoliennes (*Meriones unguiculatus*) et deux « précoces » : le *Cotton rat* (*Sigmodon hispidus*) et le *Spiny mice* (*Acomys cahirinus*).

Pour rappel, l'extrait de citron est injecté directement dans la bouche d'un foetus externalisé (étude de type IV).

Deux hypothèses ont été testées :

- 1° seules les caractéristiques contextuelles de l'environnement postnatal contraignent l'expression du balayage facial. Par exemple, les expériences sur le raton nouveau-né supportant une grande masse corporelle sur les membres, s'il n'est pas supporté par le liquide, montreront une limitation de son activité motrice. En effet, le nouveau-né est perpétuellement en contact avec un substrat dur qui n'a pas de contrepartie dans l'utérus. Les effets de la gravité et du substrat dur pourraient limiter l'expression du comportement moteur.

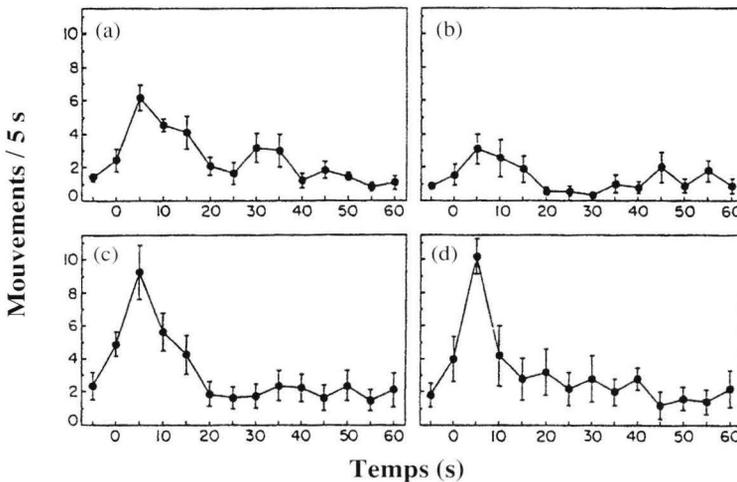
2° la seconde hypothèse est dérivée de l'observation du fait que les rats nouveau-nés montrent une grande variété de comportements moteurs après infusion. A différents moments de son développement, la réponse du fœtus et du nouveau-né ne sera pas identique. Mais, on peut penser qu'elle consistera en de multiples patrons de comportements qui sont simultanément ou séquentiellement activés. Parce que différents patrons comportementaux peuvent impliquer des mouvements des membres, qui ne peuvent être physiquement exprimés en même temps, **on s'attendra à ce que différentes réponses motrices rentrent en compétition.**

La conséquence de cette compétition motrice peut être l'interruption de patrons comportementaux, comme le balayage facial, qui requiert la coordination de nombreuses parties du corps et n'apparaît seulement en association temporelle qu'avec le moment de présentation du stimulus. L'apparition d'un conflit entre des processus comportementaux incompatibles est un concept qui a la vie dure en éthologie (TINBERGEN, 1951 ; HINDE, 1970). **Mais l'importance potentielle de la compétition motrice comme un déterminant d'un patron dans le développement comportemental a reçu une attention insuffisante** (KRUJIT, 1964 ; GROOTHUIS, 1989).

## Résultats :

### Activité foetale après infusion :

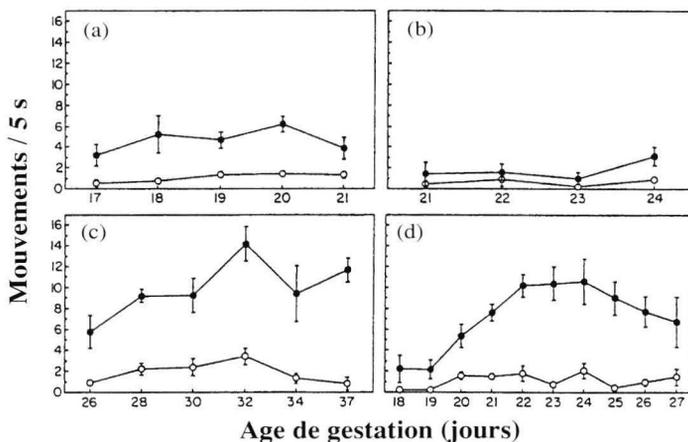
Augmentation de toutes les activités motrices après infusion. Augmentation rapide les 15 premières secondes, diminution les 15 suivantes.



**Fig. 16.** Changements temporaux dans l'activité foetale complète sur une période de 60 secondes après l'infusion de citron. Un graphique typique décrivant la réponse foetale à chaque âge est présenté pour chacune des quatre espèces : (a) *Rattus norvegicus*, jour 20 ; (b) *Meriones unguiculatus*, jour 24 ; (c) *Acomys cahirinus*, jour 30 ; (d) *Sigmodon hispidus*, jour 22. Les quatre graphiques sont regroupés afin de mettre en évidence les différences développementales (nidicoles a, b ; précoces c, d) et la lignée taxonomique (murine a, c ; cricétine b, d). Les points représentent les moyennes affectées de leur erreur standard, nombre de mouvements foetaux par intervalle de 5 secondes (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992b, p. 95).

Les comparaisons entre l'activité foetale avant et après infusion est significative chez toutes les espèces, aux cinq âges considérés. L'activité décroît en fonction de l'âge considéré de manière décroissante.

Les foetus de *Meriones unguiculatus*, à cause de leur petite taille n'ont été testés qu'aux jours 21-24 de la gestation. L'activité foetale de base ne varie pas significativement à travers les âges considérés.



**Fig. 17.** Activité motrice foetale durant une période de ligne de base (pré-infusion) (○) et le pic de réponse foetale à l'infusion de citron (●) pour chacune des quatre espèces : (a) *Rattus norvegicus* ; (b) *Meriones unguiculatus* ; (c) *Acomys cahirinus* ; (d) *Sigmodon hispidus*. Le graphique de chaque espèce résume les changements dans les réponses foetales à l'infusion à travers une série d'âges de gestation. Les points représentent la moyenne d'activité affectée de son erreur standard (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992b, p. 95).

Les foetus d'*Acomys cahirinus* répondent très tôt à l'infusion, l'activité motrice augmente brutalement après l'infusion à tous les âges considérés.

Les foetus de *Sigmodon hispidus* répondent de la même manière que les *Acomys cahirinus*.

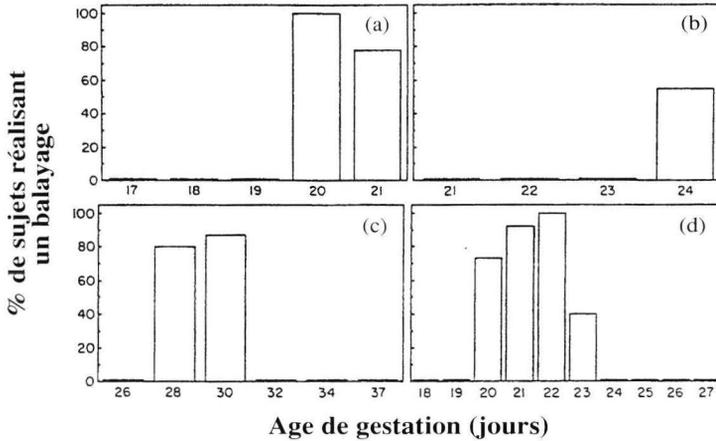
### Balayage facial :

Cette réponse est un patron régulier chez les quatre espèces.

Chez le *Rattus norvegicus* le balayage n'apparaît que les deux derniers jours de la gestation.

Chez le *Meriones unguiculatus* le balayage n'apparaît qu'au jour 24.

Par contre chez l'*Acomys cahirinus* le balayage s'exprime à un âge plus précoce. Il n'apparaît librement qu'aux jours 32-37, mais s'il est évoqué par l'infusion de citron, il apparaît à E28.



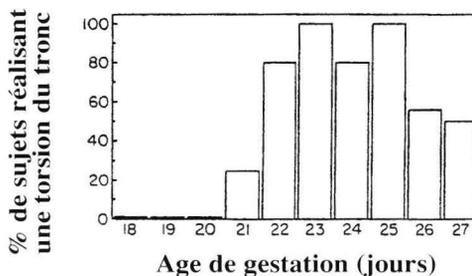
**Fig. 18.** Pourcentage total des sujets foetus qui montrent un balayage facial en réponse à une infusion de citron à différents moments de la gestation chez les quatre espèces : (a) *Rattus norvegicus* ; (b) *Meriones unguiculatus* ; (c) *Acomys cahirinus* ; (d) *Sigmodon hispidus* (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992b, p. 96).

Le patron de réponse du *Sigmodon hispidus* est relativement identique à celui de l'*Acomys cahirinus*.

### Autres réponses après infusion :

Des réponses autres que le balayage sont absentes chez les *Rattus norvegicus* et les *Meriones unguiculatus*.

Chez l'*Acomys cahirinus*, principalement chez les foetus âgés, il a été observé une réponse de redressement et de locomotion précédant le balayage (voir plus tard pour interprétation). Pour tester l'idée selon laquelle, quand elles sont exprimées, les positions de couché ventral semblent être maintenues plus longtemps au fur et à mesure que l'âge augmente, on a mesuré ce temps.



**Fig. 19.** Pourcentage total des sujets foetus montrant une torsion du tronc, un composant du comportement de redressement en réponse à une infusion de citron chez le *Sigmodon hispidus* (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1992b, p. 97).

Chez les foetus d'*Acomys cahirinus* la tendance apparente de coucher ventral n'est pas significative, par contre une réponse de locomotion l'est.

Chez les foetus de *Sigmodon hispidus*, comme attendu, on trouve des torsions du tronc, des positions de couché ventral, et une activité locomotrice.

### Conclusions :

Les quatre espèces observées ont montré une augmentation de l'activité et une réponse de balayage facial abrupte après l'infusion de citron. A l'âge le plus précoce cette réponse a été observée chez toutes les espèces. Ceci confirme ce qui a été le propos tenu depuis le début de ce travail : la continuité.

A l'hypothèse de contrainte environnementale, présumant que la disparition développementale du patron moteur est la conséquence passive de la relation de changement physique entre le jeune animal et son environnement, une hypothèse alternative consisterait à analyser la disparition comme résultat d'un choix actif (dans un sens cybernétique) parmi les options comportementales en compétition.

Un de ces choix de réponse face à une stimulation chémosensorielle pourrait être le balayage facial, lequel inclut des mouvements des membres antérieurs à travers une trajectoire orientée.

Une autre option est la nécessité de maintenir une posture d'appui chez de jeunes animaux peu développés physiquement qui ont besoin de leurs quatre membres comme appui selon le substrat (ALTMAN & SUDARSHAN, 1975). Les membres antérieurs employés dans le maintien de la posture ne sont plus disponibles pour le balayage facial, et vice versa. Cela suggère qu'une hiérarchie des priorités comportementales se reflète à travers un système de contrôle sous-jacent (FENTRESS, 1984).

Il est montré que chez les espèces précoces la réponse à l'infusion de citron n'est pas unitaire. A différents âges, un ou plusieurs patrons comportementaux tels le balayage facial, le redressement, la locomotion sont mis en avant par la stimulation due à l'infusion. Cette découverte est cohérente par rapport aux études menées chez les espèces « nidicoles » (SMOTHERMAN et ROBINSON, 1989).

La réponse de balayage disparaît au moment où la torsion du tronc et des redressements réussis en position de couché ventral se développent : aux jours E23-24 pour le *Sigmodon hispidus* ; aux jours E30-32 chez l'*Acomys cahirinus*.

La disparition de la réponse de balayage au stade prénatal est incohérente avec une hypothèse de mécanisme de contraintes, ce dernier n'étant pertinent qu'en environnement terrestre. Mais cette disparition est compatible avec l'hypothèse de compétition motrice parmi des processus comportementaux incompatibles et activés simultanément.

Donc les exceptions à cette hypothèse pourraient confirmer la règle : aux jours E21-23 certains foetus de *Sigmodon hispidus* montrent en même temps un comportement de redressement et de balayage. Ceci confirme l'hypothèse du modèle de compétition comportementale.

Au jour E24, les foetus de *Sigmodon hispidus* sont incapables de maintenir une position de couché ventral au-delà de 15 secondes en moyenne. La latence entre infusion et le balayage est plus longue aux jours E21-23 qu'au jour E20, de même chez les foetus de *Rattus norvegicus* ou de *Meriones unguiculatus*. On a remarqué aussi que le balayage apparaissait toujours après le redressement : le foetus doit être en position de couché ventral, latéral ou dorsal. On présume que la commande de contrôle qui permet de réaliser le balayage facial ne sera présente que lorsque la position de couché ventral a été abandonnée.

Bien que l'organisation comportementale soit reconnaissable à travers les réponses des foetus suite à l'infusion intra-orale, le conflit parmi les différents patrons de comportement activés simultanément est aussi évident. Une des marques de contrôle du comportement adulte est l'activation simultanée de patrons physiquement incompatibles et elle n'apparaît que rarement. Toutefois, cette apparition est d'un grand intérêt dans l'étude de la motivation animale. Si la réponse foetale à l'infusion de citron sert d'indicateur général, alors la capacité des foetus à inhiber non toutes mais une seule réponse se trouvera être peu développée chez les espèces « nidicoles » et pas du tout chez les espèces précoces et ce jusque tard dans la gestation.

## Les adaptations, les apprentissages

Nous avons mis en évidence dans la partie précédente un certain nombre d'attributs comportementaux antécédents et préparatoires aux comportements postnataux dans un contexte fonctionnel :

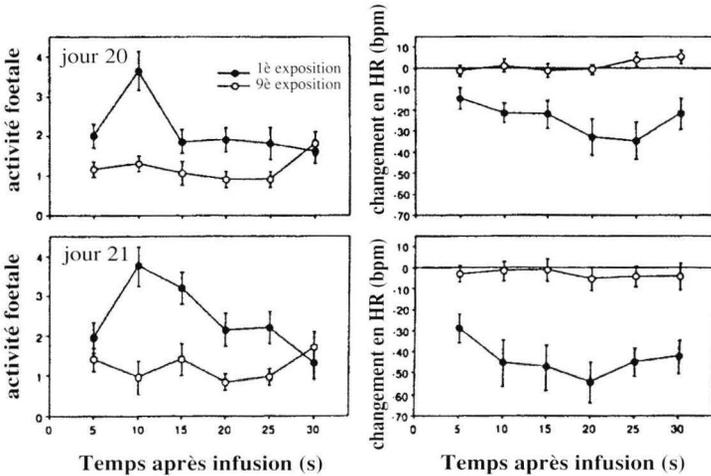
1. le modèle d'activité dans des éléments temporels objectivement définis ;
2. la production de mouvements synchrones et coordonnés ;
3. l'organisation séquentielle du comportement moteur ;
4. la réponse activante à une stimulation sensorielle,
5. l'expression de patrons d'action typiques qui ressemblent aux patrons postnataux :
  - le balayage facial et le léchage de la patte semblent annoncer le comportement de toilettage ;
  - la réponse d'étirement face au lait ressemble au comportement de nouveau-nés face à la tétine ;
  - la réponse d'extension de la jambe apparaît comme identique au comportement néonatal durant les épisodes de léchage maternel ;
  - le redressement (*contact righting*) anticipe les patrons néonataux des postures dynamiques ;
  - la synergie de la coordination des membres ressemble au comportement de pivot chez les jeunes rongeurs, ainsi qu'à la marche pas à pas des quatre membres.

Maintenant nous allons envisager quelles sont les capacités d'adaptation du foetus, sa capacité d'apprentissage. La définition de l'apprentissage est la suivante : une modification à long terme du comportement en réponse à une stimulation sensorielle. Nous envisagerons l'habituation, l'association, la discrimination, le conditionnement classique.

Ce type d'apprentissage foetal implique que la modification comportementale apparaisse seulement suite à la présentation d'une seule sorte de stimulus, en présentation simple ou répétée. Mais en aucun cas il ne requiert de couplage avec un stimulus clef vers un ou d'autres stimuli.

### L'habituatation

Le meilleur exemple c'est l'habituatation : forme fondamentale d'apprentissage qui impose une diminution de la réponse, qui n'est pas attribuable à la fatigue, après des présentations répétées à un stimulus donné (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1992). C'est le cas par exemple des foetus de rats soumis à l'extrait de citron.



**Fig. 20.** L'activité motrice foetale (graphiques de gauche) et le changement HR (réponse cardiaque, graphiques de droite) au jour 20 (graphiques supérieurs) et au jour 21 (graphiques inférieurs) en réponse à une infusion de citron dans l'expérience 1. L'activité motrice est exprimée comme étant le nombre de mouvements foetaux par 5 secondes d'intervalle. La réponse foetale à la première exposition au citron et à la neuvième est affichée. Les points représentent les moyennes affectées de leur erreur standard de mesure (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1992, p. 221).

Les foetus de rat ont des réponses motrices (voir plus haut) et cardiaques (H. R. *Heartrate Recording*) à des stimulations chémosensorielles aux jours E20 et E21 de la gestation.

Une première expérience démontre que les foetus ont une activité motrice générale augmentée et une décroissance du rythme cardiaque en réponse à une infusion orale initiale d'une solution au citron. Cependant, après une série de 9 expositions, on n'observe plus de réponses motrices ou cardiaques à l'infusion du citron, ce qui suggère l'existence d'un mécanisme similaire à l'habituatation. La réactivité se renouvelle spontanément après une période de 3 à 9 minutes sans stimulation.

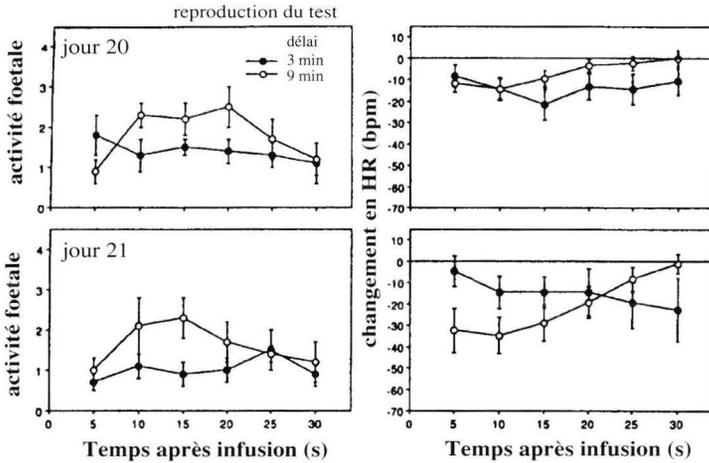


Fig. 21. L'activité motrice foetale (graphiques de gauche) et le changement HR au jour 20 et 21 en réponse à une infusion de citron (même test) dans l'expérience 1. Les réponses foetales lors de la reproduction du test sont présentées après un délai de 3 minutes ou 9 minutes (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1992, p. 222).

Dans une seconde expérience, une procédure de désensibilisation a été utilisée afin de différencier l'habituation, qui est une diminution de la réponse d'origine centrale, de la fatigue des effecteurs, de l'adaptation sensorielle, et d'autres mécanismes périphériques pouvant provoquer une réactivité diminuée. Une seule infusion de menthe, consécutive à une série de 9 infusions de citron, suffit à provoquer à nouveau les réponses motrices foetales en réaction au citron aux jours E20 et E21 de la gestation. Mais cette infusion de menthe ne ré-induit les réponses cardiaques qu'au jour E21. Les foetus s'habituent donc bien à une stimulation chimico-sensorielle répétée, ce qui souligne l'utilité du paradigme d'habituation pour la mesure du développement du SNC pendant la période périnatale.

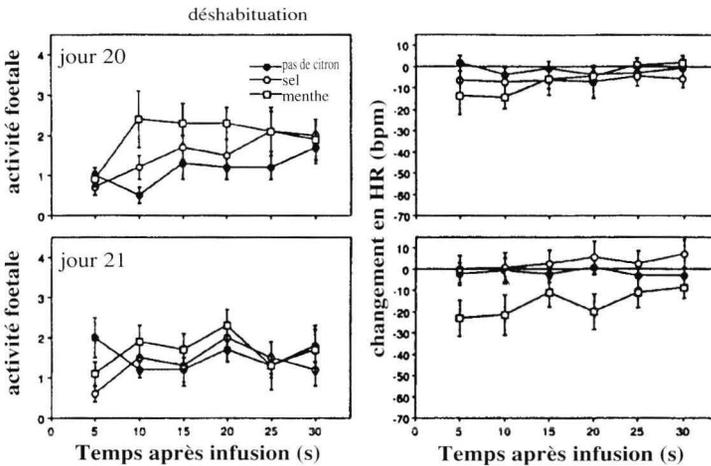
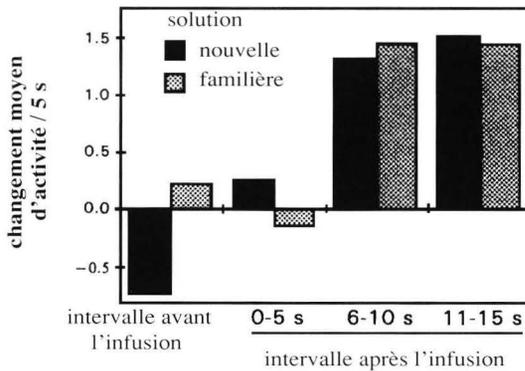


Fig. 22. L'activité motrice foetale et le changement HR au jour 20 et 21 en réponse aux traitements de dés habituation dans l'expérience 2 (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1992, p. 225).

Les foetus de rat peuvent donc altérer leurs réponses à des stimuli sensoriels et ce changement dans le type de réponse est sous-tendu par les processus centraux d'habituation. Ceci montre clairement que les foetus sont suffisamment développés pour pouvoir apprendre.

## La discrimination

La discrimination est aussi présente chez les foetus de rats. Les foetus peuvent discriminer une odeur familière d'une nouvelle. Dans ce cas l'expérience porte sur une injection de solution de menthe dans le liquide amniotique au jour E17 de la gestation (méthode de type III). Un groupe expérimental reçoit de la menthe pendant deux jours jusqu'à habitude. Le groupe contrôle reçoit une solution saline au jour E17. Lors de l'injection d'une solution d'une menthe différente, le groupe expérimental et le groupe contrôle voient leur activité s'élever pendant 6-10 secondes après l'infusion. Alors que si on leur donne un indicateur familier il y a décélération cardiaque.



**Fig. 23.** Réponse différentielle chez des foetus de rat à des infusions orales (20  $\mu$ l) d'une solution mentholée nouvelle ou familière. Les réponses sont construites autour de la ligne de base de l'activité relative, laquelle est la moyenne du nombre de composants rentrant en action durant un intervalle d'une minute précédant l'infusion. Les scores de réponse reflètent le changement moyen à partir de la ligne de base en terme d'activité de composants durant des intervalles de quatre fois 5 secondes après l'infusion. On remarquera que les deux solutions mentholées ont un net effet sur le comportement d'activation, la nouvelle solution mentholée supprimant l'activité au moment de l'infusion (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1988a, p. 182).

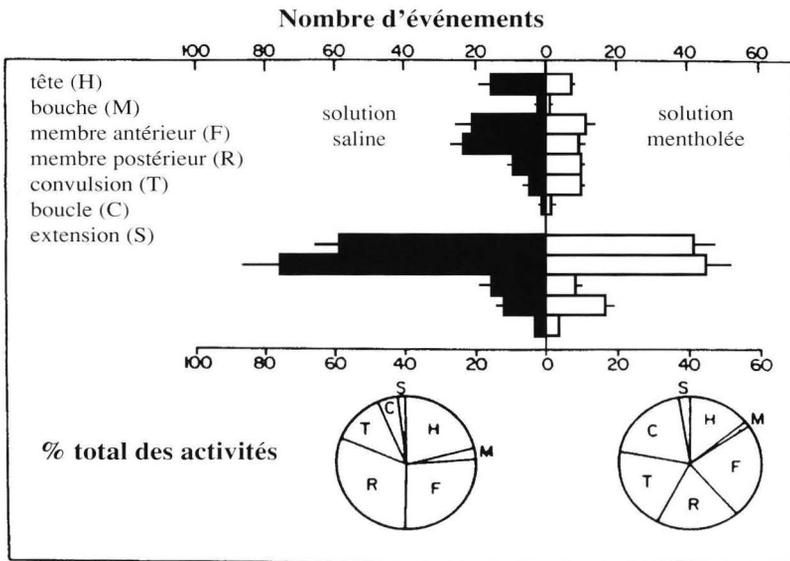
## La préférence

Les effets de l'apprentissage à l'exposition prénatale sont retenus après la naissance. On peut voir ce type de résultat chez des rats soumis à des indicateurs chimiques : dans ce cas du jus de pomme. Celui-ci est introduit dans le liquide amniotique au jour E20. Dans un test de préférence, les rats adultes préfèrent le jus de pomme à l'eau. Il est évident que les rats n'ont eu aucune expérience avec le jus de pomme après la naissance jusqu'à l'âge adulte.

On peut montrer la même chose avec l'odorat. Des rats soumis à de l'essence d'orange aux jours E16, E18 ou E20 de la gestation en injection intra-amniotique, préfèrent au jour P12 après la naissance, des repas contenant l'odeur d'orange à des repas contenant leur eau propre ou ayant une odeur de cerise.

### Le conditionnement classique

Le paradigme du conditionnement aversif. Un stimulus inconditionnel (SI) aversif (chlorure de lithium -LiCl- par voie intra-péritonéale, méthode de type II) provoquant une réponse aversive (arrêt du comportement à l'exception de petites flexions latérales du tronc : les boucles), a été couplé à un stimulus neutre (SN) (une odeur de menthe). Les foetus de rats sont exposés à la suite SI + SN au jour E17, au jour E19 le stimulus conditionnel (SC) (la menthe) provoque la même réponse aversive que celle obtenue avec le SI, p. ex. les boucles.



**Fig. 24.** Réponse des foetus à un stimulus conditionné de menthe au jour E19. Les foetus sont exposés à l'un et l'autre stimulus : solution saline ou mentholée, puis injectés avec du LiCl au jour 17 et sont réexposés à la menthe avant observation au jour 19. Le graphique montre les moyennes en terme de fréquence affectées de leur erreur standard de mesure. Les parties de chaque cercle montre le pourcentage d'activité totale associée avec les 7 patrons de mouvements de base (voir tableau p. 475).

Ce paradigme fonctionne aussi bien au-delà de la naissance.

Dans ce cas, le SC était du jus de pomme, le SI toujours du chlorure de lithium, et la RC est, avant sevrage, le fait de marquer un temps de latence plus important que les contrôles, avant de sucer une aiguille trempée dans du jus de pomme. Il a été montré que le temps de latence était plus important chez les sujets expérimentaux que chez les sujets contrôles.

La relation de l'apprentissage associatif prénatal, au développement comportemental est, par nécessité, plus spéculative que l'apprentissage par exposition. La principale difficulté conceptuelle se trouve dans la compréhension du mécanisme de couplage des phénomènes sensoriels prenant place à l'intérieur de l'environnement protégé de l'utérus.

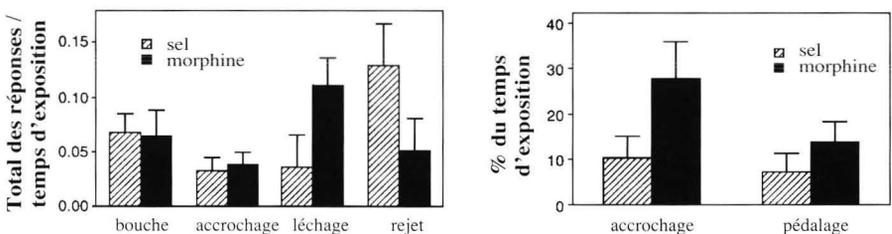
## Capture orale et agrippement d'une tétine artificielle

Comme nous le verrons dans la section consacrée aux indices de la reconnaissance de la parenté, les rats nouveau-nés ont une remarquable capacité à reconnaître et à accéder à la tétine de leur mère. Il est aussi connu que le rat nouveau-né ne s'attachera pas à une tétine artificielle.

Dans cette étude (ROBINSON *et al.*, 1992), il a été montré que les foetus au jour E17-E21, à la présentation d'une tétine artificielle en vinyl dans la région péri-orale, produisent des mouvements de rotation de la tête résultant de la capture orale de la tétine au jour E18. Au jour E19 ils attrapent la tétine — agrippement (*grasping*) —. Une analyse plus fine sur vidéo montre que le contact avec la tétine artificielle entraîne une réaction de mouvements buccaux (*mouthing*), de léchage (*licking*) direct à la tétine, de pédalage (*treadling*) des membres antérieurs (voir plus haut la section concernant la réponse d'étirement et comportement associé avec l'allaitement) et d'agrippement à la tétine que l'on considérera comme des comportements d'acceptation de la tétine artificielle.

Certains composants d'un comportement aversif sont vus : balayage facial, détournement de la tête qui termine le contact oral avec la tétine. Les auteurs ont trouvé que ces réponses de rejet apparaissaient de manière typique lorsque le foetus a attrapé la tétine et qu'elles seraient le signe de la fin de contact avec la tétine.

Un prétraitement à la morphine réduit l'expression des réponses aversives et entraîne des réponses d'acceptation (agrippement, léchage, mouvements buccaux, pédalage).



**Fig. 25.** *Figure de gauche* : Réponses foetales à la tétine artificielle pour 4 catégories de comportements foetaux chez des sujets traités avec une solution saline ou à la morphine : accrochage (*grasping*), léchage (*licking*), bouche (*mouthing*) et pédalage (*treadling*). Les barres sont les moyennes de réponses (exprimées comme le nombre de réponses divisé par le temps total de l'exposition à la tétine) ; les lignes verticales montrent les erreurs standards.

*Figure de droite* : Réponses d'accrochage (*grasping*) foetal et de pédalage (*treadling*) chez des sujets traités avec une solution saline ou à la morphine. Les barres montrent le pourcentage de temps d'exposition à la tétine, consacré à chaque catégorie de réponse foetale : les lignes verticales montrent les erreurs standards. (ROBINSON & *al.*, 1992, pp. 550-551.

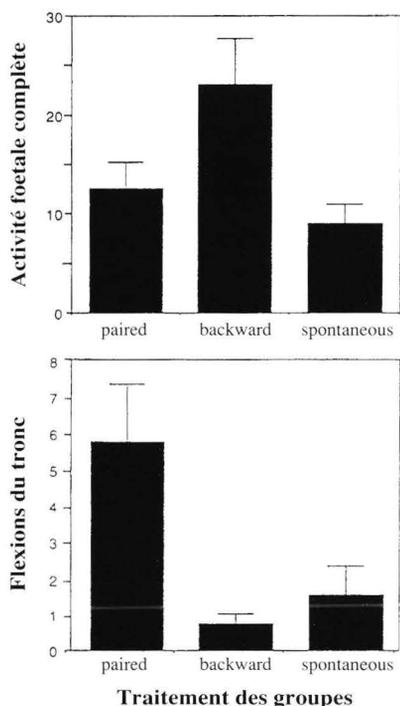
La figure de gauche montre 4 catégories de réponses foetales à la présentation de la tétine entre un groupe expérimental préparé avec de la morphine et un groupe contrôle NaCl. La figure de droite montre le même effet de la morphine sur un comportement supplémentaire, le pédalage.

On en conclura que le rôle joué par les opioïdes endogènes dans le premier épisode d'allaitement du rat nouveau-né est important.

## Réponse à une occlusion du cordon ombilical

Une des raisons pour lesquelles les adaptations comportementales foetales ont reçu de l'attention est, sans nul doute, celle qui montre les relations du foetus à son environnement. Le foetus a, comme le rat adulte, des besoins à satisfaire. Ceux-ci sont liés au cordon ombilical et au placenta. Ce système de maintenance est crucial pour la survie et la croissance du foetus. Dès lors les études sur les incidences de l'occlusion du cordon ombilical entraînant une hypoxie aiguë sont importantes (MANN, 1986 ; ITSKOVITS, LAGAMMA & RUDOLPH, 1987).

L'expérience suivante (SMOTHERMAN & ROBINSON, 1987c, 1988c) montre une réponse physiologique et un comportement stéréotypé chez des foetus de rats sous hypoxie (expérience de type IV). Cette hypoxie est provoquée par une occlusion du cordon ombilical. La première réponse est une courte suppression de l'activité couplée d'une bradycardie prononcée. Après 30 secondes la suppression comportementale donne suite à une hyperactivité.



**Fig. 26.** Activité foetale complète (en haut) et flexions du tronc (en bas) dans les groupes où les infusions de sucrose précèdent l'application de la pince à occlusion ombilicale (*paired group*) ou bien suivent le retrait de la pince à occlusion de l'ombilic (*backward group*). Les niveaux spontanés de l'activité complète et les torsions du tronc sont représentés pour la comparaison. Les barres représentent les niveaux moyens de l'activité et les lignes verticales les erreurs standards de mesure (ROBINSON & SMOTHERMAN, 1991c, p. 324).

Une troisième phase de réponse consiste en une suppression comportementale qui apparaît de 90-120 secondes après l'occlusion ombilicale. Si l'occlusion est levée à ce moment aucun effet physiologique ni comportemental n'est noté.

L'occlusion ombilicale sera choisie comme stimulus inconditionnel parce qu'elle provoque des réponses comportementales et physiologiques dramatiques et que ses effets sont réversibles. Pour l'apprentissage, on a utilisé comme SC de la saccharose pendant 4 injections successives. L'occlusion ombilicale a suivi juste après pendant deux minutes. Pendant la période de récupération on a redonné le SC entraînant une RC = suppression de l'activité. Toutefois les foetus des groupes contrôles (brève hypoxie sans SC ou SC seul) montrent des caractéristiques faibles de RI.

ROBINSON & SMOTHERMAN (1991b) interprètent cela comme l'évidence que les épisodes d'hypoxie transitoire peuvent produire des aversions à des indicateurs chimiques présents *in utero*. Un groupe contrôle additionnel dans l'expérience décrite ci-dessus suggère que le même SI peut supporter une activation conditionnée d'un comportement foetal aussi. Dans ce groupe, les 4 infusions de saccharose SC ont été délivrées immédiatement après l'occlusion ombilicale. L'exposition chémosensorielle a été associée avec la période de récupération plutôt qu'avec celle de la période d'hypoxie. A la réexposition au SC, ce groupe montre une augmentation de l'activité motrice, mais très peu de mouvements de moue (*curls*).

Cette expérience (non publiée en détail) montre le rôle potentiel de l'hypoxie transitoire comme un agent dans l'apprentissage foetal.

Au cours du développement prénatal, les foetus sont exposés à un large assortiment d'indicateurs chimiques dérivés de l'alimentation maternelle et de ses pairs. Ces indicateurs peuvent être présents par coïncidence lors d'un épisode d'hypoxie transitoire résultant d'une occlusion ombilicale accidentelle. Selon l'expérience présentée, les foetus montrent une aversion conditionnée à ces indicateurs chimiques qui seront retenus après la naissance et influenceront les préférences.

## La reconnaissance de la parenté

Dans leur article concernant la reconnaissance de la parenté chez les rats, ROBINSON & SMOTHERMAN (1991c) envisagent l'hypothèse selon laquelle l'expérience prénatale des états qui se produisent avant la naissance, influence ou dirige la distribution différentielle du comportement postnatal au niveau de la reconnaissance de la parenté ou de la non-parenté. Pour ce faire ils envisagent les stimuli tactiles, visuels, acoustiques et chimiques. Seuls les stimuli chimiques et acoustiques semblent pertinents selon les trois critères choisis :

- *la présence potentielle d'indices sensoriels capables de fournir des informations au foetus sur sa parenté ;*
- *la présence d'une fonction foetale suffisante et assez développée pour détecter ces indices ;*
- *des événements sensoriels prénataux affectant les phénomènes eux-mêmes, et dont les effets de l'expérience sensorielle in utero peuvent être retenus par le foetus et exprimés à long terme.*

Le conditionnement réciproque de la mère à l'enfant et de l'enfant à la mère concernant les rythmes nyctéméraux par l'intermédiaire du *nucleus suprachiasmaticus* de l'hypothalamus antérieur, à travers les concentrations de mélatonine notamment, est bien connu (REPPERT & WEAVER, 1988). La tendance à la masculinisation des foetus femelles par les foetus mâles adjacents dans une même portée souligne l'importance à accorder aux variables d'origine hormonale (BABINE & SMOTHERMAN, 1984 ; RICHMOND & SACHS, 1984).

Pour la chémosensation, il est mis en évidence que les indices chimiques contenus dans la nourriture maternelle sont des indicateurs d'une préférence postnatale au niveau du goût. Ce sont les expériences traitant de substances comme les oignons, l'ail ou de certains tératogènes souvent contenus dans certaines formes de nourriture (HEPPER, 1988, 1990). En effet, une qualité essentielle dans l'étude de la chémoréception est le fait que le taux de diffusion transplacentaire est inversement proportionnel au poids de la molécule, ce qui implique que de petites molécules ont une probabilité plus grande d'atteindre le foetus en haute concentration. Ces processus dynamiques, ce « turnover » confère au liquide amniotique des qualités évidentes dans l'étude de la chémosensation (BEACONSFIELD *et al.*, 1980).

Dans leur analyse des capacités de la sensibilité du foetus, ils notent au niveau de la chémoréception trois modalités principales : le goût, l'olfaction principale, l'olfaction voméronasale et dans une moindre mesure un troisième système olfactif (TEICHER *et al.* 1980) lié à une région intérieure du bulbe olfactif : le complexe glomérulaire modifié (MGC). Grâce notamment à la technique *in vivo* décrite ci-dessus et par des procédures additionnelles telles que la canulation intra-orale du foetus, ils ont pu affiner leur découverte.

L'infusion intra-orale de solutions chimiques provoque, selon les substances utilisées, une augmentation ou une diminution de l'activité comportementale, ou bien comme décrites plus haut des réponses typiques.

Par exemple, le patron temporel de changement dans l'activité, montre qu'il y a une augmentation significative de l'activité immédiatement après l'infusion d'une substance d'origine végétale comme l'extrait de citron (voir balayage), de menthe ou d'orange.

Il a été démontré que le goût est un sens fonctionnel, *in utero*, chez les mammifères précoces et chez presque tous les « nidicoles » (MISRETTA & BRADLEY, 1986).

Les foetus de rats possèdent un sens olfactif fonctionnel *in utero* (SMOTHERMAN, 1982a ; 1982b).

Leur troisième critère qui était la nécessité de l'existence dans l'expérience foetale de phénomènes capables d'exercer une influence sur une reconnaissance postnatale, si et seulement si ces événements sensoriels pouvaient être retenus et comportementalement exprimés plus tard dans la vie, a été montré plus haut dans la section consacrée aux capacités d'apprentissage du foetus.

Dès lors nous pouvons admettre que les préconditions existent en ce qui concerne les possibilités que l'expérience prénatale puisse jouer un rôle dans le développement des réponses post-natales à des stimuli environnementaux et « sociaux ».

- 1° Les foetus sont exposés *in utero* à un assortiment d'indices sensoriels dont certains contiennent des informations quant à la parenté.
- 2° Même chez les espèces « nidicoles » de mammifères (dont nous faisons aussi partie), le développement sensoriel est suffisamment mature pour permettre la perception — et l'émission de réponses à — des stimuli tactiles et chimiques ; chez les espèces « précoces », cela est vrai aussi quant aux stimuli auditifs.
- 3° Une simple exposition à certains de ces stimuli avant la naissance, ou une association de ces stimuli avec un événement supprimeur du comportement (voir la section traitant de la réponse à une occlusion du cordon ombilical), ou un événement activateur du comportement, cette simple exposition peut impliquer un apprentissage foetal qui peut être retenu de manière à influencer la qualité de la réponse postnatale.

Ces préalables remplis, voyons ce qu'il en est de la reconnaissance de la parenté.

Deux modes peuvent décrire le rôle potentiel de l'expérience prénatale dans le développement du comportement postnatal : un mode direct et un mode indirect.

Dans le premier, **le mode direct**, l'expérience prénatale détermine les préférences postnatales. C'est le cas pour les études portant sur la chémosensation en général : olfaction, goût, etc., ainsi que pour l'audition (FIFER & MOON, 1988).

Le second mode, **le mode indirect**, décrit l'expérience prénatale comme une *chaîne d'événements ontogénétiques qui conduisent à l'émergence de préférences postnatales*.

L'exemple le plus élégant est l'attachement à la tétine (non pas l'expérience rapportée plus haut). Le raton nouveau-né recherche, trouve et s'agrippe à la tétine de la femelle allaitante, objet indispensable à sa survie.

Quels sont les indices qui permettent au nouveau-né de reconnaître la tétine ?

- De nombreuses études ont démontré qu'une chaîne d'événements apparaissant durant la période prénatale et postnatale était à l'origine de cette performance : conditionnement à l'odeur de la tétine, du ventre etc. (ALBERTS, 1976 ; HOFER *et al.*, 1976 ; TEICHER & BLASS, 1976 ; BLASS & TEICHER, 1980).
- Une analyse des composants de la salive de raton a identifié un certain composant, le diméthyl disulphide (DMDS) qui serait responsable de l'attraction du raton pour la tétine. Une application de DMDS à des tétines nettoyées est suffisant pour amener le raton à s'attacher à la tétine (PEDERSEN & BLASS, 1981).

Toutefois on peut se demander si cette salive est suffisante.

- L'observation comportementale montre que, lors de la parturition, la mère marque ses tétines avec un indice odorant agréable.

- On a en outre montré le rôle du liquide amniotique comme favorisant la préférence du raton par rapport à des tétines lavées (TEICHER & BLASS, 1977).
- Les manipulations des caractéristiques olfactives du liquide amniotique peuvent influencer l'attachement à la tétine. Les expériences ont été réalisées en prénatal et postnatal. Elles ont montré qu'une combinaison d'exposition pré- et postnatale à un stimulus odorant artificiel est nécessaire pour diriger le premier attachement du raton à sa tétine (PEDERSEN & BLASS, 1982). Dès lors on conclura que le liquide amniotique devra contenir un indice comme ce DMDS par exemple (HUDSON, 1985).

Si on s'attache aux indices capables d'influencer la reconnaissance de la parenté, on a montré le rôle important du liquide amniotique. Maintenant, voyons le rôle des indices chémosensoriels durant l'allaitement.

On a montré que les ratons et les *Acomys cahirinus* sont préférentiellement attirés par une femelle allaitante ayant subi le même régime alimentaire que leur mère (LEON, 1975 ; PORTER & DOANE, 1977). Plus fort encore, on a montré chez des frères *Acomys cahirinus*, séparés de leur mère à la naissance, allaités par deux nourrices alimentées de manière différentes dont l'une de la même manière que la mère, ces *Acomys cahirinus* dans la condition nourrice alimentée de la même manière, se regroupaient (PORTER *et al.*, 1981).

A ce stade deux hypothèses permettraient de rendre compte de la reconnaissance basée sur une seule femelle allaitante :

- les indices produits par la femelle allaitante sont transférés au raton, marquant ce dernier avec le label maternel (GUBERNICK, 1981) ;
- les caractéristiques intrinsèques de l'odeur du raton, comme les constituants de la salive, sont transférés sur la tétine, permettant une communication par le relais de la mère entre les différents ratons.

Une corrélation a été trouvée entre des observations concernant des stimuli chémosensoriels oestraux entraînant un changement comportemental et le patron ontogénétique de la fonction voméronasale. Chez les rats deux périodes sont caractérisées par une haute activité du bulbe olfactif accessoire (AOB) : en période périnatale, et durant l'installation de la sexualité à l'âge adulte (SHEPHERD *et al.*, 1987).

Si la reconnaissance d'indices est sous-tendue par l'AOB, les ratons sont en conséquence plus sensibles aux odeurs très précocement, donc à celles qui apparaissent durant la première partie du fonctionnement de l'AOB. L'AOB est le principal composant de l'olfaction chez le fœtus de rat *in utero* (PEDERSEN *et al.*, 1986).

Ces principales recherches montrent que certains indices touchant à la qualité chémosensorielle du liquide amniotique, au développement et à la sensibilité de l'odorat par l'intermédiaire du développement de l'AOB, ainsi que les capacités sensorielles et d'apprentissage sont présents. Ces indices prêchent indubitablement pour une théorie de la continuité, mais en plus sont des facteurs contributifs à l'ontogenèse de la reconnaissance de la parenté.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTS J. R. (1976). — Olfactory contributions to behavioral development in rodents. 67-94 in : Doty R. L., ed. : *Mammalian Olfaction : Reproductive Processes and Behavior*. Academic Press, New York.
- ALBERTS J. R. & CRAMER C. P. (1988). — Ecology and experience : Source of means and meaning of developmental change. 1-39 in : Blass E. M., ed. : *Handbook of Behavioral Neurobiology, vol. 9 : Developmental Psychobiology and Behavioral Ecology*. Plenum Press, New York.
- ALTMAN J. & SUDARSHAN K. (1975). — Postnatal development of locomotion in the laboratory rat. *Animal behavior*, **23** : 896-920.
- ANDERSEN S. L., ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1993). — Ontogeny of the stretch response in the rat fetus : Kappa opioid involvement. *Behavioral Neuroscience*, **107**, **2** : 370-376.
- AVERY G. T. (1928). — Responses of foetal guinea pigs prematurely delivered. *General Psychology Monographs*, **3** : 245-331.
- BABINE A. M. & SMOTHERMAN W. P. (1984). — Uterine position and conditioned taste aversion. *Behavioral Neuroscience*, **98** : 461-466.
- BARCROFT J. & BARRON D. H. (1939). — The development of behavior in foetal sheep. *Journal of Comparative Neurology*, **70** : 477-502.
- BEACONSFIELD P., BIRDWOOD G. & BEACONSFIELD R. (1980). — The placenta. *Sci. Am.*, **243** : 80-89.
- BEKOFF A. (1981). — Embryonic development of the neural circuitry underlying motor coordination. 134-170 in : Cowan W. M., ed. : *Studies in Developmental Neurobiology : Essays in Honor of Viktor Hamburger*. Oxford University Press, New York.
- BEKOFF A. & LAU B. (1980). — Interlimb coordination in 20-day-old rat fetuses. *Journal of Experimental Zoology*, **214** : 173-175.
- BERKINBLIT M. B., FELDMAN, A. G. & FUKSON O. I. (1986). — Adaptability of innate motor patterns and motor control mechanisms. *Behavioral Brain Science*, **9** : 585-638.
- BIRNHOLZ J. C. & BENECERRAF B. R. (1983). — The development of human fetal hearing. *Science*, **222** : 516-518.
- BLANCK A., HARD A. & LARSSON K. (1967). — Ontogenetic development of orienting behavior in the rat. *Journal of Comparative Physiology Psychology*, **63** : 327-328.
- BLASS E. M. & TEICHER M. H. (1980). — Suckling. *Science*, **210** : 15-22.
- BOLLES R. C. & WOODS P. J. (1964). — The ontogeny of behavior in the albino rat. *Animal Behavior*, **12** : 427-441.
- BRADLEY N. S. & SMITH J. L. (1988). — Neuromuscular patterns of stereoscopic hindlimb behaviors in the first two postnatal months. II. Stepping in spinal kittens. *Developmental Brain Research*, **38** : 53-67.
- BROWN T. G. (1915). — On the activities of the central nervous system of the unborn foetus of the cat ; with a discussion of the question whether progression (walking etc.) is a « learnt » complex. *Journal of Physiology* (London), **49** : 208-215.
- CARMICHAEL L. (1954). — The onset and early development of behavior. 60-185 in : Carmichael L., ed. : *Manual of Child Psychology, 2nd ed.* John Wiley, New York.
- DECASPER A. J. & FIFER W. P. (1980). — Of human bonding : newborns prefer their mothers' voices. *Science*, **208** : 1174-1176.
- DECASPER A. J. & PRESCOTT P. A. (1984). — Human, newborns' perception of male voices : preference, discrimination and reinforcing value. *Developmental Psychobiology*, **17** : 481-491.
- DEVRIES J. I. P., HOPKINS B. & VANGEIJN H. P. (1993). — La construction prénatale du développement postnatal. 13-32 in : Pouthas V. & Jouen F. : *les comportements du bébé : expression de son savoir ?* Mardaga, Liège.

- EILAM D. & GOLANI I. (1988). — The ontogeny of exploratory behavior in the house rat (*Rattus Rattus*) : the mobility gradient. *Developmental Psychobiology*, **21** : 679-710.
- EISENBERG J. F. (1981). — *The Mammalian Radiations : An Analysis of Trends in Evolution, Adaptation, and Behavior*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- FENTRESS J. C. (1984). — The development of coordination. *Journal of Motor Behavior*, **16** : 99-134.
- FENTRESS J. C. (1988). — Expressive contexts, fine structure, and central mediation of rodent grooming. *Ann. NY Academical Science*, **525** : 18-26.
- FENTRESS J. C. & MCLEOD P. J. (1986). — Motor patterns in development. 35-97 in : Blass E. M., ed. : *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 8 : *Developmental Psychobiology and Developmental Neurobiology*. Plenum, New York.
- FIFER W. P. & MOON C. (1988). — Auditory experience in the fetus. 175-190 in : Smotherman W. P. & Robinson S. R., ed. : *Behavior of the Fetus*. Telford Press, Caldwell, NJ.
- GARD C., HARD E., LARSON K. & PETERSSON V. A. (1967). — The relationship between sensory stimulation and gross motor behavior during the postnatal development in the rat. *Animal Behavior*, **15** : 563-567.
- GEUBELLE F. (1984). — Perception of environmental conditions by the fetus *in utero*. 110-119 in : Hubinont P. O., ed. : *Progress in Reproductive Biology and Medecine*, vol. 11. S. Karger, Basel.
- GOTTLIEB G. (1976). — Le comportement de l'embryon. *La Recherche*, **7** (71) : 833-841.
- GOTTLIEB G. (1987). — Behavioral embryology : prenatal sensory and motor function. In : G. Adelman ed. : *Encyclopedia of Neuroscience*, vol. 1. Birkhäuser, Boston.
- GOTTLIEB G. & KUO Z. -Y. (1965). — Development of behavior in the duck embryo. *Journal of Comparative Physiology Psychology*, **59** : 183-188.
- GRILLNER S. (1981). — Control of locomotion in bipeds, tetrapods and fish. *Handbook of Physiology*, Section 1, *The nervous system*, Vol. II, *Motor Control*, part 2, pp. 1179-1236.
- GROOTHUIS T. (1989). — On the ontogeny of display behavior in the black-headed gull : II. Causal links between the development of aggression, fear and display behavior : emancipation reconsidered. *Behavior*, **110** : 161-204.
- GUBERNICK D. J. (1981). — Mechanisms of maternal 'labelling' in goats. *Animal Behavior*, **29** : 305-306.
- HALL W. G. (1979). — The ontogeny of feeding in rats : I. Ingestive and behavioral responses to oral infusions. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, **93** : 977-1000.
- HAMBURGER V. (1973). — Anatomical and physiological basis of embryonic motility in birds and mammals. 51-76 in : Gottlieb G., ed. : *Behavioral Embryology*. Academic Press, New York.
- HEPPER P. G. (1988). — Adaptive fetal learning : prenatal exposure to garlic affects postnatal preferences. *Animal Behavior*, **36** : 935-936.
- HEPPER P. G. (1990). — Prenatal exposure learning in the rat. *Quarterly Journal of Experimental Psychology. B*. In Press.
- HEPPER P. G. (1992). — Fetal Psychology : an embryonic science. 127-154 in : Jan G. Nijhuis, chapter 11 : *Fetal Behavior, Developmental and Perinatal Aspects*. Oxford University Press.
- HINDE R. A. (1970). — *Animal Behavior : a Synthesis of Ethology and Comparative Psychology*. McGraw-Hill, New York.
- HOFER M. A., SHAIR H. & SINGH P. (1976). — Evidence that maternal ventral skin substances promote suckling in infant rats. *Physiology and Behavior*, **17** : 131-136.
- HUDSON R., 1985, Do newborn rabbits learn the odor stimuli releasing nipple-search behavior ? *Developmental Psychobiology*, **18** : 575-585.
- ITSKOVITS J., LAGAMMA E. F. & RUDOLPH A. M. (1987). — Effects of cord compression on fetal blood flow distribution and O<sub>2</sub> delivery. *American Journal of Physiology*, **252** : H100-H109.

- JOHANSON I. B. & SHAPIRO E. G. (1986). — Intake and behavioral responsiveness to taste stimuli in infant rats from 1 to 15 days of age. *Developmental Psychobiology*, **19** : 427-438.
- KENNEDY H. & DEHAY C. (1993). — Le développement du cortex cérébral. *La Recherche*, **251** : 132-141.
- KELLOG C. & LUNDBORG P. (1972). — Ontogenic variations in responses to L-DOPA and monoamine receptor-stimulating agents. *Psychopharmacology*, **23** : 187-200.
- KRUIJT J. P. (1964). — Ontogeny of social behavior in Burmese red Junglefowl (*Gallus gallus spadiceus*) Bonnaterra. *Behavior Supplement*, **12** : 1-201.
- KUO Z.-Y. (1967). — *The dynamics of behavior development : an epigenic view*. Random House, New York.
- LAU C. & HENNINGS S. J. (1985). — Investigation of the nature of the « stretch response » in suckling rats. *Physiology and Behavior*, **34** : 649-651.
- LECANUET J. -P., GRANIER-DEFERRE C. & SCHAAL B. (1993). — Continuité sensorielle transnatale. 33-51 in : Pouthas V. & Jouen F. : *Les comportements du bébé : expression de son savoir ?* Mardaga, Liège.
- LEON M. (1975). — Dietary control of maternal pheromone in the lacting rat. *Physiology and Behavior*, **14** : 311-319.
- MANN L. I. (1986). — Pregnancy events and brain damage. *American Journal of Obstetrical Gynecology*, **155** : 6-9.
- MARSH R. H., KING J. E. & BECKER R. F. (1963). — Volume and viscosity of amniotic fluid in rat and guinea pig fetuses near term. *American Journal of Obstetrical Gynecology*, **85** : 487-492.
- MELLIER D. (1993). — Continuité ou discontinuité ? 53-58 in : Pouthas V. & Jouen F. : *les comportements du bébé : expression de son savoir ?* Mardaga, Liège.
- MIRMIRAN M. & SWAAB D. F., 1992, Effects of Perinatal Medication on the Developing Brain. 112-125 in : Jan G. Nijhuis ed., chapter 10 : *Fetal Behavior, Developmental and Perinatal Aspects*. Oxford University Press.
- MISRETTA C. M. & BADLEY R. M. (1986). — Development of the sense of taste. 205-236 in : Blass E. M., ed. : *Handbook of Behavioral Neurobiology, vol. 8, Developmental Psychobiology and Developmental Neurobiology*. Plenum, New York.
- MOORE C. L. & CHADWICK-DIAS A. M. (1986). — Behavioral responses of infant rats to maternal licking : Variations with age and sex. *Developmental Psychobiology*, **19** 427-438.
- MOORE P. J. & HANSON M. A. (1992). — Animal Investigations. 100-111 in : Jan G. Nijhuis ed., 1992, chapter 9 : *Fetal Behavior, Developmental and Perinatal Aspects*. Oxford University Press.
- NARAYANAN C. H., FOX M. W. & HAMBURGER V. (1971). — Prenatal development of spontaneous and evoked activity in the rat. *Behavior*, **40** : 100-134.
- OPPENHEIM W. R. (1981). — Ontogenetic adaptations and retrogressive processes in the development of the nervous system and behavior : a neuroembryological perspective. 73-109 in : Connolly K. J. & Prechtl H. F. R., ed. : *Maturation and development : biological and physiological perspectives*. Lippincott, Philadelphia.
- OPPENHEIM W. R. (1982). — The neuroembryological study of behavior : progress, problems and perspectives. 257-309 in : Hunt R. K., ed. : *Current Topics in developmental Biology, vol. 17, Neural development*, part 3. Academic Press, New York.
- OPPENHEIM W. R. (1984). — Ontogenetic adaptations in neural and behavioral development : toward a more « ecological » developmental Psychobiology, Continuity of neural functions from prenatal to postnatal life. 16-30 in : Prechtl H. F. R., ed. : *Clinics in Developmental Medicine*, n° 94. Lippincott, New York.
- PEDERSEN P. E. & BLASS E. M. (1981). — Olfactory control over suckling in albino rats. 359-381 in : Aslin R. N., Alberts J. R. & Petersen M. R., ed. : *Development of Perception : Psychobiological Perspectives, vol. 1*. Academic Press, New York.

- PEDERSEN P. E. & BLASS E. M. (1982). — Prenatal and postnatal determinants of the first suckling episode in albino rats. *Developmental Psychobiology*, **15** : 349-355.
- PEDERSEN P. E., GREER C. A. & SHEPHERD G. M. (1986). — Early development of olfactory function. 163-203 in : Blass E. M., ed. : *Handbook of Behavioral Neurobiology*, vol. 8 : *Developmental Psychobiology and Developmental Neurobiology*. Plenum Press, New York.
- PELIS V. C., PELIS S. M. & TEITELBAUM P. (1991). — A descriptive analysis of the postnatal development of contact righting in rats (*Rattus Norvegicus*). *Developmental Psychobiology*, **24** : 237-263.
- PORTER R. H. & DOANE H. M. (1977). — Dietary-dependant cross-species similarities in maternal chemical cues. *Physiology and Behavior*, **19** : 129-131.
- PORTER R. H., TEPPER V. J. & WHITE D. M. (1981). — Experiential influences on the development of huddling preferences and 'sibling' recognition in spiny mice. *Developmental Psychobiology*, **14** : 375-382.
- PREYER W. (1885). — *Spezielle Physiologie des Embryo. Untersuchungen über die Lebenserscheinungen vor der Geburt*. Grieben, Leipzig.
- PROVINE R. R. (1980). — Development between-limb movement synchronisation in the chick embryo. *Developmental Psychobiology*, **13** : 151-163.
- REPPERT S. M. & WEAVER D. R. (1988). — Maternal transduction of light-dark information for the fetus. 119-139 in : Smotherman W. P. & Robinson S. R., ed. : *Behavior of the Fetus*. Telford Press, Caldwell, NJ.
- RICHMOND G. & SACHS B. D. (1984). — Further evidence for masculinization of female by males located caudally in utero. *Hormones and Behavior*, **18** : 484-490.
- ROBERTSON S. S., 1985, Cyclic motor activity in the human fetus after midgestation. *Developmental Psychobiology*, **18** : 411-419.
- ROBERTSON S. S. (1987). — Human cyclic motility : fetal-newborn continuities and newborn state differences. *Developmental Psychobiology*, **20** : 425-442.
- ROBINSON S. R. (1989). — A comparative study of prenatal behavioral ontogeny in altricial and precocial murid rodents. Unpublished doctoral dissertation, Oregon State University.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1987). — Environmental determinants of behavior in the rat fetus. II. The emergence of synchronous movement. *Animal Behavior*, **35** : 1652-1662.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1988). — Chance and chunks in the ontogeny of fetal behavior. 95-115 in : Smotherman W. P. & Robinson S. R., ed. : *Behavior of the fetus*. Telford Press, Caldwell, NJ.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1990). — The prenatal expression of punting locomotor behavior in altricial and precocial fetuses. Paper presented at the annual meeting of the International Society for Development Psychobiology, Cambridge, UK.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1991a). — The amniotic sac as scaffolding : Prenatal ontogeny of an action pattern. *Developmental Psychobiology*, **24** : 463-485.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1991b). — Behavioral response of altricial and precocial rodent fetuses to acute umbilical cord compression. *Behavioral, Neural Biology*, **57** : 93-102.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1991c). — Fetal learning : implications for the development of kin recognition. 308-334 in : Hepper P. G., eds. : *Kin Recognition*. Cambridge University Press, Cambridge.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1992a). — Organization of the stretch response to milk in the rat fetus. *Developmental Psychobiology*, **25** : 33-49.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1992b). — Motor competition in the prenatal ontogeny of species-typical behavior. *Animal Behavior*, **44** : 89-99.
- ROBINSON S. R. & SMOTHERMAN W. P. (1992c). — Fundamental motor patterns of the mammalian fetus. *Journal of Neurobiology*, **23** (10) : 1574-1600.

- ROBINSON S. R., HOELTZEL T. C. M., COOKE K. M., UMPHRESS S. M., SMOTHERMAN W. P. & MURRISH D. E. (1992). — Oral capture and grasping of an artificial nipple by rat fetuses. *Developmental Psychobiology*, **25** (8) : 543-555.
- SCHAAL B. (1988). — Olfaction in infants and children : developmental and functional perspectives. *Chem. Senses*, **13** : 145-190.
- SHEPHERD G. M., PEDERSEN P. E. & GREER C. A. (1987). — Development of olfactory specificity in the albino rat : a model system. 129-144 in : Krasnegor N. A., Blass E. M., Hofer M. A. & Smotherman W. P., eds. : *Perinatal Development : A Psychobiological Perspective*. Academic Press, Orlando.
- SHIK M. L. & ORLOVSKY G. N. (1976). — Neurophysiology of locomotor automatism. *Physiological Revue*, **56** : 465-501.
- SMOTHERMAN W. P. (1982a). — *in utero* chemosensory experience alters taste preferences and corticosterone responsiveness. *Behavioral Neural Biology*, **36** : 61-68.
- SMOTHERMAN W. P. (1982b). — Odor aversion learning by the rat fetus. *Physiology and Behavior*, **29** : 506-515.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1985). — The rat fetus in its environment : behavioral adjustments to novel, familiar, aversive and conditioned stimuli presented *in utero*. *Behavioral Neuroscience*, **99** : 521-530.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1986). — Environmental determinants of behavior in the rat fetus, part 1. *Animal Behavior*, **34** : 1859-1873.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1987a). — Prenatal expression of species-typical action patterns in the rat fetus (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **101** (2) : 190-196.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1987b). — Psychobiology of Fetal Experience in the Rats. 39-60 in Krasnegor N. A., Blass E. M., Hofer M. A. & Smotherman W. P., eds.: *Perinatal and Development : A Psychobiological Perspective*. Academic Press, Orlando.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1987c). — Prenatal influences on development : behavior is not a trivial aspect of fetal life. *Journal of Developmental and Behavioral Pediatrics*, **8** (3) : 171-176.
- Smotherman W. P. & Robinson S. R. (1987d). — Environmental determinants of behavior in the rat fetus, part 2 : The emergence of synchronous movement. *Animal Behavior*, **35** : 1652-1662.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1988a). — The uterus as environment : The ecology of fetal experience. 149-196 in : Blass E. M., ed. : *Handbook of behavioral neurobiology*, vol. 9 : *Developmental Psychobiology and Behavioral Ecology*. Plenum Press, New York.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1988b). — Cyclic motor activity in the fetal rat (*Rattus Norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **102** (1) : 78-82.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1988c). — Response of the rat fetus to acute umbilical cord occlusion : an ontogenic adaptation ? *Physiology and Behavior*, **44** : 131-135.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1988d). — *Behavior of the fetus*. Smotherman W. P. & Robinson S. R., eds. Telford Press, Caldwell, NJ.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1988e). — Dimension of fetal investigation. 19-34 in : Smotherman W. P. & Robinson S. R., eds. : *Behavior of the fetus*. Telford Press, Caldwell, NJ.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1989). — Cryptopsychobiology : the appearance, disappearance, and reappearance of a species-typical action pattern during early development. *Behavioral Neuroscience*, **103** (2) : 246-253.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1990a). — Rat fetuses respond to chemical stimuli in gas phase. *Physiology and Behavior*, **47** : 863-868.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1990b). — Olfactory bulb transection alters fetal behavior after chemosensory but not tactile stimulation. *Developmental Brain Research*, **57** : 175-180.

- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1990c). — The prenatal origins of behavioral organization. *Psychological Science*, **1** : 97-106.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1991). — Accessibility of the Rat fetus for Psychobiological Investigation. 148-164 in : Shaire H., Barr G. A., & Hofer M. A., Eds. : *Developmental Psychology : New Methods and Changing Concepts*, Oxford University Press, Cambridge.
- SMOTHERMAN W. P. & ROBINSON S. R. (1992). — Habituation in the rat fetus. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **44b** (3/4) : 215-230.
- SMOTHERMAN W. P., ROBINSON S. R. & ANDERSEN S. L. (1993). — Ontogeny of the Stretch Response in the Rat Fetus : Kappa Opioid Involvement. *Behavioral Neuroscience*, **107** (2) : 370-376.
- SMOTHERMAN W. P., ROBINSON S. R. & MILLER B. J. (1986). — A reversible preparation for observing the behavior of fetal rats *in utero* : spinal anesthesia with lidocaïne. *Physiology and Behavior*, **37** : 57-60.
- SMOTHERMAN W. P., ROBINSON S. R. & ROBERTSON S. S. (1988). — Cyclic motor activity in the fetal rat (*Rattus Norvegicus*). *Journal of comparative Psychology*, **102** : 78-82.
- SMOTHERMAN W. P., SIMONIK D. K., ANDERSEN S. L. & ROBINSON S. R. (1993). — Mu and Kappa Opioid systems modulate responses to cutaneous perioral stimulation in the fetal rat. *Physiology and Behavior*, **53** : 751-756.
- STELZNER D. J. (1986). — Ontogeny of the encephalization process. 241-270 in : Greenough W. T. & Juraska J. M., eds. : *Developmental Neuropsychobiology*. Academic Press, Orlando.
- STICKROD G., KIMBLE D. P. & SMOTHERMAN W. P. (1988). — *in utero* taste/odor aversion conditioning in the rat. *Physiology and Behavior*, **27** : 557-558.
- SWENSON E. A. (1926). — The development of Movement of the Albino Rat before Birth. Unpublished Doctoral Dissertation, University of Kansas.
- TEICHER M. H. & BLASS E. M. (1976). — Suckling in newborn rats : eliminated by nipple lavage, reinstated by pup saliva. *Science*, **193** : 422-425.
- TEICHER M. H. & BLASS E. M. (1977). — First suckling response of the newborn albino rat : the role of olfaction and amniotic fluid. *Science*, **198** : 635-636.
- TEICHER M. H., STEWART W. B., KAUER J. S. & SHEPHERD G. M. (1980). — Suckling pheromone stimulation of a modified glomerular region in the developing rat olfactory bulb revealed by the 2-deoxyglucose method. *Brain Research*, **194** : 530-535.
- THELEN E. & FISHER D. M. (1982). — Newborn stepping : an explanation for a « disappearing reflex ». *Developmental Psychology*, **18** : 760-775.
- THELEN E., FISHER D. M. & RIDLEY-JOHNSON R. (1984). — The relationship between physical growth and a newborn reflex. *Infant Behavior and Development*, **7** : 479-493.
- TINBERGEN N. (1951). — *The study of instinct*. Oxford : Clarendon Press.
- Tilney F. (1933). — Behavior in its relation to the development of the brain. Part II. *Bulletin of the Neurological Institute of New York*, **3** : 252-358.
- VAN HARTESVELDT C., SICKLES A. E., PORTER J. D. & STEHOUWER D. J. (1991). — L-DOPA-induced air-stepping in developing rats. *Developmental Brain Research*, **38** : 53-67.