

UNIVERSITÉ DE LIÈGE

INSTITUT DE PSYCHOLOGIE ET DES SCIENCES DE L'ÉDUCATION

**Étude expérimentale de l'amassage de
nourriture chez les Rongeurs**

Lien du comportement avec l'hibernation
et sa rythmicité circadienne et circannienne
chez un Sciuridé

Tamias striatus quebecensis

Thèse présentée
pour l'obtention du grade de
Docteur en Psychologie

par

J. GODEFROID

Licencié en Psychologie

—

Année académique **1978-1979**

REMERCIEMENTS

Tout au long des années qu'a duré cette recherche, nombreux sont ceux qui nous ont apporté leur concours ou leur soutien et à qui nous tenons à exprimer ici notre reconnaissance.

Qu'il nous soit permis, tout d'abord, de remercier nos deux directeurs de thèse. Monsieur le Professeur M. Richelle, directeur du Service de Psychologie expérimentale de l'Université de Liège, n'a jamais cessé de manifester son intérêt pour notre travail et de nous procurer les encouragements et l'aide nécessaires afin qu'il soit mené à bien. Quant à Monsieur le Professeur J-C. Ruwet, directeur du Service d'Ethologie, il nous a toujours réservé un accueil chaleureux lors de nos brefs retours en Europe. Le fait de savoir qu'après tant d'années, ceux auxquels nous devons notre formation et notre orientation scientifique demeuraient disponibles, malgré l'éloignement, et ne cessaient de nous accorder leur confiance, nous a largement aidé à aller au bout de notre entreprise.

Nous exprimons également notre gratitude à Monsieur le Professeur J. Bovet, directeur du Service d'Ethologie de l'Université Laval à Québec, qui nous a fourni le programme informatique permettant la constitution des périodogrammes nécessaires à l'analyse de nos données, et dont les conseils pour leur interprétation nous ont été des plus précieux, ainsi qu'à Monsieur le Professeur G. Baron qui nous a ouvert les portes du Service d'Ethologie qu'il dirige à l'Université de Montréal, mais également celles de la Station de Biologie de cette institution, dans les Laurentides.

Un merci spécial va à Viviane Gagnon pour l'aide qu'elle nous a apportée dans la constitution de notre bibliographie relative aux Sciuridés.

Le support technique de notre recherche a été assuré, depuis 1971, par notre appariteur et ami, Michel Bisson, dont les compétences nous ont été du plus grand secours. Qu'il en soit remercié.

Nos remerciements vont aussi aux responsables des divers services du Collège du Nord-Ouest, desquels nous avons reçu une aide précieuse et spécialement à R. Aubry, du service Audio-visuel, à qui nous devons les photos accompagnant ce travail, à P. Bibeau, du service de l'Informatique, pour la diligence apportée au traitement des périodogrammes, à A. Béland qui a permis la mise à jour de notre bibliographie, par le canal de l'ordinateur de la Bibliothèque, ainsi qu'à R. Ducheneau, du Service de l'Équipement, pour le soutien logistique et les conseils reçus lors de la construction du terrarium.

Nous ne voulons pas oublier, dans ces remerciements, nos étudiants du Collège du Nord-Ouest et de l'Université du Québec à Rouyn qui ont contribué, au long des années et à des degrés divers, à la bonne marche de nos expériences.

Notre gratitude va particulièrement à ceux qui nous ont apporté leur appui lors de la

réalisation de cette thèse, et surtout à Jeanine Descy qui s'est chargée de la disposition et de la copie des tableaux, ainsi qu'à Betty Godefroid, pour tout le temps et la minutie qu'elle a accordés à la reproduction des figures illustrant ce travail.

Nous profitons également de l'occasion pour manifester notre reconnaissance à nos autres sœurs, Marie-Thérèse, Suzanne et Ninette dont le soutien et l'aide efficace ne nous ont jamais été ménagés, ainsi surtout qu'à notre mère, dont le dévouement de toute une vie a notamment permis que nous puissions écrire ces pages, un jour.

À Nadine, enfin, nous voulons dire combien nous sommes sensibles à la manière dont elle a toujours su être présente, principalement au cours des mois pendant lesquels s'est effectuée la rédaction du manuscrit, dont elle a assuré, avec le plus grand soin, la mise en page et la transcription.

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES ILLUSTRATIONS	10
FIGURES	10
TABLEAUX	12
INTRODUCTION GÉNÉRALE	13
1. RECHERCHES ANTÉRIEURES SUR L'AMASSAGE	17
1.0 INTRODUCTION	18
1.1 L'AMASSAGE CHEZ LES ANIMAUX DE LABORATOIRE	20
1.1.1 Historique	20
1.1.2 Les diverses approches explicatives du comportement	20
1.1.3 Études expérimentales du rôle des variables externes et internes	22
1.1.3.1 Eclaircissement	23
1.1.3.2 Température.....	23
1.1.3.3 Familiarité avec la cage et l'allée.....	24
1.1.3.4 Longueur des trajets	25
1.1.3.5 Type de matériau employé	25
1.1.3.6 Privation de nourriture	26
1.1.3.7 Régime alimentaire et déficits du métabolisme	27
1.1.3.8 Expérience antérieure	28
1.1.3.9 Frustration	29
1.1.3.10 Privation dans le jeune âge	29
1.1.3.11 Sexe des sujets	30
1.1.3.12 Âge des sujets	31
1.1.3.13 Activité	31
1.1.3.14 Rythmes circadiens	32
1.1.3.15 Facteurs sociaux.....	32
1.1.3.16 Emotivité	34
1.1.3.17 Facteurs corticaux.....	34
1.1.4 Conclusion	36
1.2 L'AMASSAGE EN MILIEU NATUREL	39
1.2.1 Présence du comportement dans le règne animal	39

1.2.2 Recherches de laboratoire sur des espèces sauvages.	42
1.2.2.1 Les Cricéidés	44
a. <i>Mesocricetus auratus</i> (Hamster doré)	
b. <i>Peromyscus spp.</i> (Souris d'Amérique)	
1.2.2.2 Les Hétéromyidés	46
1.2.2.3 Les Sciuridés	46
a. <i>Glaucomys volans</i> (Polatouche)	
b. <i>Eutamias ruficaudus</i> (Tamia à queue rousse)	
c. <i>Tamias striatus</i> (Suisse)	
d. <i>Eutamias amoenus</i> (Tamia amène)	
1.2.2.4 Discussion	48
2. AMASSAGE ET HIBERNATION	53
2.0 INTRODUCTION	54
2.1 AMASSAGE ET HIBERNATION CHEZ LES SCIURIDÉS	54
2.1.1 Amassage de nourriture	54
2.1.2 Hibernation	57
2.1.2.1 Caractéristiques sur le plan physiologique	57
2.1.2.2 Rôle de certains facteurs dans l'entrée, le maintien et la sortie de la léthargie. 59	
a. l'entrée en léthargie	
1) Thermorégulation	
2) Activité corticale	
b) au cours de l'hibernation	
c) la sortie de la léthargie	
2.1.2.3 Etudes expérimentales sur le rôle des facteurs externes.....	62
1) Photopériode	
2) Température	
3) Présence et absence de nourriture	
2.1.2.4 Rythme annuel.....	63
2.1.2.5 Conclusion.....	64
2.2 CARACTÉRISTIQUES DU SUISE (<i>T. STRIATUS</i>)	65
2.2.1 Systématique et distribution de l'espèce	65
2.2.2 Description et mœurs	66
2.2.3 Cycle annuel	69
2.2.4 Amassage chez <i>T. striatus</i>	70

2.2.5 Engraissement pré-hivernal	72
2.2.6 Hibernation chez <i>T. striatus</i>	73
2.2.6.1 Physiologie	73
1) Variations de la glycémie	
2) Consommation d'oxygène	
3) Rôle de la graisse brune	
4) Relation entre température corporelle et ambiante	
5) Période de torpeur	
6) Vitesse d'éveil	
2.2.6.2 Rôle des facteurs externes.....	75
1) Photopériode	
2) Température	
3) Hypoxie et anoxie	
4) Présence de nourriture avant l'entrée en léthargie	
2.2.7 Conclusion	77
3. MÉTHODE ET MATÉRIEL	79
3.1 MÉTHODE	80
3.1.1 Utilisation de la méthode de conditionnement opérant	80
3.1.2 Procédure	83
3.1.2.1 Manipulation des sujets.....	83
3.1.2.2 Façonnement de la réponse opérante.....	83
3.1.2.3 Relevé des données	83
3.2 MATÉRIEL	84
3.2.1 Sujets	84
3.2.2 Matériel proprement dit	85
3.2.2.1 Cages	85
3.2.2.2 Terrarium	85
a) conception	
b) éclairage d'appoint	
c) relevé des températures	
3.2.2.3 Distributeurs de nourriture	90
a) les distributeurs de pastilles	
b) les distributeurs de graines	
3.2.2.4 Méthodes d'enregistrement	89
a) les compteurs	
b) l'enregistreur polygrahe	
3.2.2.5 Méthodes d'analyse	90
a) les histogrammes	

- b) les actogrammes
- c) les périodogrammes

4. ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'AMASSAGE CHEZ <i>T. STRIATUS</i>	90
4.0 INTRODUCTION	91
4.1 PLACE DE L'AMASSAGE DANS LE CYCLE ANNUEL	91
4.1.1 Profil général de l'activité d'amassage	92
4.1.2 L'activité automnale et l'entrée en hibernation	95
4.1.2.1 Début de l'activité.....	95
4.1.2.2 Fin de l'activité	96
4.1.2.3 Discussion	97
4.1.3 L'activité au cours des mois d'hiver	98
4.1.4 La sortie de la léthargie	98
4.1.4.1 Analyse des facteurs déclencheurs	98
4.1.4.2 Discussion	102
4.2 AMASSAGE ET TYPE DE NOURRITURE	104
4.2.1 Amassage de pastilles (Expérience I)	104
4.2.2 Amassage selon le type de nourriture (Expérience II)	106
4.2.3 Amassage selon le type de nourriture chez un même sujet (Expérience III)	111
4.2.4 Conclusion	114
4.3 MOTIVATION À L'AMASSAGE	115
4.3.1 Objet de l'amassage	115
4.3.1.1 Vidage des réserves au printemps (Expérience IV).....	116
4.3.1.1 Transfert de l'animal en été.....	118
4.3.1.1 Vidage des réserves en automne et en hiver (Expérience V)	120
4.3.2 Force de la motivation	122
4.3.2.1 Empêchement de l'accès au distributeur.....	123
4.3.2.2 Variations dans les exigences.....	123
a) Expérience VI	
b) Expérience VII	
4.3.3 Conclusion	126

4.4 AMASSAGE ET RYTHME CIRCADIEN	127
4.4.1 Le rythme circadien chez le hamster (<i>M. auratus</i>)	127
4.4.2 Distribution temporelle de l'activité chez <i>T. striatus</i>	129
4.4.3 Caractéristiques de l'oscillation circadienne et du Zeitgeber chez les Rongeurs.....	133
4.4.4 Rythme circadien et photopériode chez <i>T. striatus</i>	134
4.4.5 Rythme circadien et cycle de température	142
4.5 CONCLUSION	144
4.5.1 Apports de la recherche.....	144
4.5.2 Cycle annuel de <i>Tamias striatus</i> en relation avec l'amassage.....	146
5. VALEUR ADAPTATIVE DE L'AMASSAGE	151
CONCLUSION GÉNÉRALE	155
ANNEXE 1	159
ANNEXE 2	168
BIBLIOGRAPHIE	187

TABLE DES ILLUSTRATIONS

FIGURES

1. Théorie des 3 facteurs de l'hibernation (Strumwasser, 1959).....	60
2. Le suisse (<i>Tamias striatus</i>)	65
3. Répartition de <i>Tamias striatus</i>	66
4. Thermorégulation chez <i>Tamias striatus</i>	75
5. Cage d'habitat, cage de distribution et roue à activité.....	85
6. Plan du terrarium.....	86
7. Terrarium, cage de distribution et roue à activité.....	87
8. Terrarium de TM13 et de TF14.....	87
9. Histogrammes de l'activité d'amassage chez TF10 (1973-1974).....	92
10. Histogrammes de l'activité d'amassage chez TF14 (1973-1975).....	93
11. Histogrammes de l'activité d'amassage chez TM13 (1974-1975).	94
12. Sortie printanière de <i>T. striatus</i> dans différents endroits de l'aire de distribution..	101
13. Variations dans l'épaisseur du manteau nival dans la région de Rouyn-Noranda (1973-1978).....	103
14. Histogramme de l'activité d'amassage chez TM3 (1971-1972).....	105
15. Histogramme de l'activité d'amassage chez TM9 (1972-1973).....	107
16. Histogramme de l'activité d'amassage chez TF12 (1973).....	107
17. Histogramme de l'activité d'amassage chez TM10 (1972-1973).....	109
18. Histogramme de l'activité d'amassage chez TF14 (1972-1973).....	109
19. Histogramme de l'activité d'amassage chez TM11 (1973-1974).....	109
20. Réserves accumulées dans la cage de TF10 (1974) (avant le vidage	110
21. Histogramme de l'activité d'amassage et activité locomotrice chez TM15 en fonction du type de nourriture offerte.....	112
22. Histogramme de l'activité d'amassage chez TF 10 et TF14 avant et après le vidage de la cage (mai 1973).....	117
23. Histogramme de l'activité d'amassage chez TF 10 et TF14 avant et après le vidage de la cage (avril 1974).....	118
24. Activité d'amassage chez TM13 (en haut) et TF14 (en bas) avant et après le transfert de la cage dans le terrarium (1974).....	119
25. Histogramme de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez TM16 en relation avec le vidage de la cage avant et après le pic d'activité.....	120
26. Histogramme de l'activité d'amassage chez TF14 en fonction du programme en vigueur et le moment de l'année où il est imposé.....	124
27. Histogramme de l'activité d'amassage chez TM13 en fonction du programme en vigueur et le moment de l'année où il est imposé.....	124
28. Distribution temporelle de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez le hamster doré (<i>M. auratus</i>) (LD 12:12).....	128
29. Distribution temporelle de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez le hamster doré (<i>M.auratus</i>) (DD).....	129
30. Actogramme de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez TF14 (automne 1974).....	130
31. Actogramme de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez TM13 (automne1974).....	131

32 . Actogrammes de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez TM13 (automne 1975).....	131
33. Actogrammes de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez TM13 (automne 1976).....	132
34. Actogramme de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez TF14 (automne 1975).....	133
35. Périodogrammes de l'activité chez TM13 (septembre 1974).....	136
36. Périodogramme de l'activité chez TM13 (septembre 1975).....	137
37. Périodogramme de l'activité chez TF14 (début septembre 1974).....	138
38. Périodogramme de l'activité chez TF14 (fin septembre 1974).....	139
39. Périodogramme de l'activité chez TF14 (septembre 1975).....	140
40. Relation entre les variations quotidiennes de la température ambiante et de la distribution temporelle de l'activité chez TM 13 (automne 1974).....	141
41. Relation entre les variations horaires de la température ambiante et les périodes d'amassage et d'activité locomotrice chez TM13 en septembre 1974.....	143
42. Histogrammes schématisés récapitulant l'activité des sujets (1973-1978).....	145

TABLEAUX

Dans le texte

I. Présence de l'amassage et de l'engraissement pré-hivernal dans l'ordre des Rongeurs.....	41
II. Hibernation, amassage et engraissement pré-hivernal chez les Rongeurs européens.....	43
III. Hibernation, amassage et engraissement pré-hivernal chez les Sciuridés holoarctiques.....	56
IV. Répartition des sujets selon le type d'habitat et de nourriture offerte.....	84
V. Ecart de température par rapport à la normale mensuelle des degrés-jours, sur une base de 5°C et de 18°C, dans le Nord-Ouest québécois (1974-1978)....	96
VI. Dates des réveils de TM13 et de TF1H (1975 à 1978).....	99
VII. Date de sortie printanière de 2, striatus dans différents endroits de l'aire de distribution (selon différents auteurs).....	100
VIII. Période circadienne de l'activité locomotrice chez certains Rongeurs diurnes et nocturnes en lumière et obscurité constantes (selon différents auteurs).....	134

Annexe 1	159
A. Composition et équivalence en nombre et en Kcal d'i dl et de 100 gr de différents types de nourriture	160
B. Exemples de relevés de données et de leur traitement.....	161
1. Série temporelle de l'activité d'amassage et locomotrice.....	161
2. Amplitudes relatives de l'activité d'amassage selon les périodes interrogées.....	162
3. Amplitudes relatives de l'activité locomotrice selon les périodes interrogées.....	163
4. Amplitudes relatives des deux activités réunies selon les périodes interrogées..	164
5. Relevé de lecture sous forme d'actogrammes effectué par l'ordinateur	165

Annexe 2	166
1. Moyennes du nombre de réponses en rapport avec la photopériode et la température ambiante chez TF10 (1972-1974).....	167
2. Moyennes du nombre de réponses en rapport avec la photopériode et la température ambiante chez TF14 (1972-1974). ;.....	170
3. Moyennes du nombre de réponses en rapport avec la photopériode et la température ambiante chez TM13 (1974-1977).....	175
4. Moyennes des réponses chez TM3 (1971-1972).....	178
5. Moyennes des réponses chez TM9 (1972-1973).....	179
6. Moyennes des réponses chez TF12 (1973).....	179
7. Moyenne des réponses chez TM 11 (1973-1974).....	180
8. Activité d'amassage et activité locomotrice chez TM15 (en relation avec le type de nourriture proposée).....	181
9. Activité d'amassage et activité locomotrice chez TF16 avant et après le pic d'activité (1977).....	184

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Traditionnellement, la prévoyance est symbolisée par l'écureuil, l'abeille ou la fourmi, espèces chez lesquelles l'amassage de nourriture constitue une activité importante, à l'approche des grands froids. Et si, dans notre monde sophistiqué, très peu d'humains sont encore capables de vivre au rythme des saisons, il demeure cependant, en chacun de nous, à l'approche de l'hiver, une part de l'angoisse ancestrale que le folklore tentait autrefois d'exorciser, avant d'être remplacé par le supermarché, et le chariot hebdomadaire poussé dans une ambiance climatisée.

La fascination qu'exerce, sur nombre d'entre nous, la fébrilité des espèces se constituant des réserves, à ce moment de l'année, n'est en effet pas le fruit de la curiosité seulement. Elle rejoint une part de nous-mêmes qui plonge ses racines dans les origines de l'humanité et qui est à la base même de sa survie et de son épanouissement.

Ce qui différencie cependant les membres de l'espèce *Homo sapiens* des autres espèces amasseuses, consiste dans le fait que, chez l'homme, le stockage de nourriture constitue un comportement intelligent, né au moment où a pu être dépassée la simple économie de subsistance. L'utilisation des ressources engrangées a, dès le début, été conçue de façon rationnelle. Et si la société de consommation qui est la sienne, à l'époque actuelle, l'amène parfois à se comporter de façon différente, c'est encore sur son intelligence qu'il doit compter pour retrouver l'équilibre qui pourrait être rompu¹.

Rien de semblable, du moins en apparence, chez l'écureuil ou le hamster. Une chose en effet, frappe chez la plupart des espèces se livrant à l'accumulation de réserves : les quantités amassées dépassent souvent, sinon toujours, les besoins, même si ceux-ci concernent de longues périodes. Plusieurs kilos sont récoltés là où quelques centaines de grammes suffiraient à assurer, pendant des mois, la survie de l'animal.

Un record est certainement établi par le rat kangourou géant (*Dipodomys ingens*) dans le terrier duquel Shaw (1934) a découvert près de 33 litres de graines. Mais il est courant de trouver, chez le hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*), de 10 à 15 kilos² de froment, entassé dans ses galeries (Saint Girons *et al*, 1968). Quant aux écureuils, arboricoles ou terrestres, c'est également plusieurs kilos de fruits à coque que l'on trouve amassés au creux des nids ou des caches aménagées spécialement à cet effet.

Quel sens faut-il attribuer à de tels excès ? Y a-t-il un effet d'entraînement qui joue et qui fait que l'animal, une fois engagé dans l'activité, peut difficilement y mettre fin ?

Faudrait-il alors admettre que l'amassage de nourriture constitue, à un moment précis

¹ Lorsque ce fait apparaît chez l'homme, c'est, de toute façon, toujours sur le plan individuel ou culturel. Il ne constitue pas une caractéristique de l'espèce.

² 12 à 18 litres

du cycle saisonnier, un supra-stimulus suffisant pour entretenir l'activité, peu importe l'état de motivation ?

Ou, au contraire, existe-t-il un centre sous-cortical responsable du système motivationnel à la base du comportement, dont l'excitation, dans des conditions précises, déclencherait l'activité qui se déchargerait alors en bloc, peu importe les quantités amassées ?

Les deux hypothèses sont-elles complémentaires, ou l'une exclut-elle l'autre ? Et, de toute façon, quels sont les facteurs qui jouent le rôle de déclencheur ou de modulateur ou encore d'inhibiteur ?

Ce sont ces questions qui constituent la base de notre recherche depuis plus de dix ans. Les études sur le sujet, relatées dans les publications scientifiques, ne nous ont que rarement éclairé et toujours faiblement, lorsque c'était le cas.

Ce manque de données solidement établies est, croyons-nous, lié à la difficulté que présente une observation du comportement sur le terrain.

Par ailleurs, celui-ci se prête difficilement à une approche, en laboratoire, à partir des situations artificielles qu'on y rencontre et des procédés rudimentaires qui sont utilisés pour le mesurer. Les études expérimentales menées jusqu'à présent font état de quantités amassées en laboratoire qui sont de l'ordre de quelques graines. Nous sommes loin des réserves de plusieurs kilos constituées dans le milieu naturel. Il est difficile, dans ces conditions, de rendre compte de la force de la motivation, à la base de l'activité.

Notre intérêt pour le sujet remonte à 1967, époque à laquelle nous avons pris connaissance d'une expérience exploratoire menée par une équipe d'étudiants dirigée par Marc Richelle (1967), qui indiquait la possibilité de «conditionner une réponse chez le hamster syrien en le renforçant par la mise à disposition de l'animal de la nourriture à amasser».

Nous étions alors en quête d'un sujet l'étude qui nous aurait permis d'effectuer une quantification de la motivation à la base d'un comportement animal. Nous désirions utiliser, à cette fin, la méthode de conditionnement opérant et la possibilité qu'elle offre d'évaluer la force d'un *drive*, par le biais du nombre de réponses qu'un animal est prêt à fournir en vue de l'obtention d'un renforcement.

Le comportement d'amassage chez le hamster paraissait tout indiqué pour tester les possibilités de la méthode. Nous avons donc soumis nos sujets à des expériences à court et à moyen terme (Godefroid, 1968).

Celles-ci, dont les principales sont présentées en appendice, nous ont notamment permis d'analyser l'effet de la privation de nourriture, du rythme nyctéméral, et de la reproduction sur la constitution de réserves de graines par l'animal.

Après trois ans passés à l'étude de l'amassage chez le hamster syrien, il nous a paru important d'utiliser la méthode pour des études à long terme et, cette fois, sur une espèce sauvage se livrant à un comportement similaire, dans son milieu naturel. Nous

avons fait la rencontre, dans la forêt québécoise, d'un animal fouisseur dont le comportement se rapprochait, à de nombreux points de vue, de celui du hamster. Il s'agit du tamia rayé, ou suisse (*Tamias striatus*), qui est, lui aussi, un amasseur de nourriture, nanti d'abajoues, et qui hiberne pendant la mauvaise saison, sans engraissement préalable important, dans un terrier où sont entassées ses réserves.

Depuis 1970, nous avons cherché à cerner les diverses caractéristiques du comportement, à partir d'une vingtaine de sujets amenés au laboratoire (sans compter ceux dont l'observation en forêt nous a éclairé sur de nombreux points). Durant quatre ans, nous avons notamment relevé quotidiennement les données fournies par deux sujets établis dans des terrariums reconstituant au mieux l'environnement naturel de l'animal. Ces renseignements ont été décodés régulièrement et l'analyse de leur distribution dans le temps, effectuée à quelques minutes près, nous a permis de construire des actogrammes portant sur plusieurs années.

Nous avons ainsi pu mettre en lumière l'existence d'un rythme circadien propre à l'amassage et indépendant de ceux régissant l'activité générale. Nous avons également observé que ce comportement s'inscrivait de façon très précise dans le cycle annuel de l'animal et que le fait de l'étudier hors contexte ne pouvait que déboucher sur des approximations n'ayant que peu de rapport avec la réalité.

Notre étude demeure cependant en grande partie, exploratoire.

Notre but, en la présentant, consiste surtout à mettre nos résultats en parallèle avec ceux obtenus jusqu'à présent, dans les diverses recherches portant sur le sujet.

Ce travail se veut donc critique. Il vise à faire, en toute objectivité, le point sur les connaissances actuelles, à propos de l'amassage et à apporter les conclusions qui sont le fruit, et de nos observations et de notre réflexion depuis plusieurs années, tant sur le phénomène de l'amassage que sur les méthodes employées pour l'étude de ses mécanismes.

Nous avons fouillé dans toutes les directions afin de mieux cerner la place occupée par le comportement d'amassage dans le répertoire d'une espèce et le rôle joué par lui pour la survie de celle-ci. Nous avons ainsi été amenés à nous intéresser à la physiologie de l'hibernation, à la chronobiologie, au rôle de l'hypothalamus, à la bioénergétique et à l'évolution des Sciuridés depuis leur ancêtre paramyide.

Nous n'avons cependant fait qu'approcher ces divers domaines, le temps que se confirme dans notre esprit la nécessité d'une approche pluridisciplinaire.

Le présent travail se divise en cinq parties.

La première traite du comportement d'amassage proprement dit, des études dont il a fait l'objet sur des espèces de laboratoire, de sa place dans le monde animal, ainsi que des recherches de laboratoire effectuées sur des espèces sauvages.

La deuxième partie tend plus particulièrement à l'envisager dans les rapports qu'il entretient avec l'hibernation chez de nombreuses espèces, et plus particulièrement celles de la famille des Sciuridés à laquelle appartient *Tamias striatus*, sujet de la présente étude. Un chapitre lui est d'ailleurs consacré afin de le situer en tant qu'écureuil, amasseur et hibernant.

La troisième partie traitera des avantages de la méthode de conditionnement opérant, utilisée par nous dans l'étude de la motivation. Nous y décrivons également le matériel et les méthodes d'analyses employés.

La quatrième partie consiste dans l'exposé de nos résultats en ce qui touche au type de nourriture amassée par l'animal, au but poursuivi par le comportement d'amassage, à la place de cette activité dans le cycle annuel, au rythme circadien qui la sous-tend, ainsi qu'au rôle de synchroniseur joué par la photopériode et le cycle de température.

La cinquième et dernière partie est réservée à une discussion générale sur notre façon d'approcher le phénomène, d'une part, mais également sur la valeur adaptative du comportement d'amassage et de la place qu'il occupe, à notre avis, tant sur le plan phylogénétique que sur le plan écologique.

1. RECHERCHES ANTÉRIEURES SUR L'AMASSAGE

1.0 INTRODUCTION

Le comportement d'amassage de nourriture, bien qu'il fasse partie du répertoire d'un nombre important d'espèces, est l'un de ceux qui ont été le moins étudié de façon approfondie.

Bien sûr, des naturalistes font état dans de courtes notes, à partir d'observations plus ou moins empiriques réalisées sur le terrain. Mais, peu d'études systématiques ont été entreprises qui incluent ce comportement en tant que tel, dans l'éthogramme des espèces étudiées. La plupart du temps, on le trouve associé au comportement de nourrissage, comme s'il en constituait une excroissance quelque peu anormale.

Les études de laboratoire portant sur des espèces sauvages, sont quasiment inexistantes. La littérature sur le sujet se réduirait d'ailleurs à quelques pages, si ce n'était un vague d'intérêt soulevé chez les psychologues, dans les années 1940 et 1950. Elle reposait sur la découverte et l'étude d'un amassage de nourriture chez le rat albinos³. Nous y reviendrons, dans le prochain chapitre.

En ce qui concerne les écologistes, Morris (1962) puis Ewer (1965) sont parmi les rares à s'être intéressés à l'approche théorique du phénomène tel qu'il apparaît chez les espèces « sauvages ». Ewer (1968) est par ailleurs l'un des rares auteurs, à notre connaissance, à avoir consacré, dans un ouvrage général sur l'éthologie des mammifères, un chapitre qui tente de synthétiser les données sur le sujet, à partir d'observations de terrain.

Les hypothèses émises le plus généralement pour tenter d'expliquer l'amassage, sont les suivantes:

1° la nourriture est ramenée au nid afin qu'elle puisse être consommée dans un endroit sécurisant (Bindra, 1948).

Mais c'est là, cependant, un fait courant chez la plupart des animaux, même non-amasseurs.

2° l'amassage permet à l'animal, une fois rassasié, d'empêcher l'accaparement du surplus de nourriture par les congénères qui la convoitent.

Il s'agit là de l'hypothèse de la *food survey* émise par Ewer (1968).

3° la nourriture est mise en réserve en prévision des jours de disette. C'est la raison qui paraît la plus simple et qui est invoquée le plus souvent.

Nous verrons plus loin que cette simplicité n'est pourtant qu'apparente.

Morris (1962), à la suite de ses observations sur l'acouchi (*Myopractus pratti*), a déterminé deux types d'amassage : l'amassage centralisé (*larder hoarding*) qui consiste en une accumulation de la nourriture en un même endroit (en général le nid ou le terrier) et l'amassage dispersé (*setter holding*) qui s'effectue dans une série de petites caches réparties en divers endroits, parfois relativement éloignés du nid.

³ Cofer et Appley (1964) ont réservé à celle-ci, dans leur ouvrage-synthèse, un paragraphe portant sur les théories de la motivation

Ferron (1971) a décrit, chez l'écureuil roux d'Amérique (*Tamiasciurus hudsonicus*), un type d'amassage qualifié d'amassage semi-centralisé, rendant ainsi compte du fait que l'amasement de nourriture est effectué dans plusieurs caches de taille relativement importante, constituées à l'extérieur du nid.

L'amassage centralisé possède des caractéristiques relativement précises qui permettent de l'envisager comme un comportement évolué dont la fonction est évidente. Par ailleurs, il est clair, pour Ewer, que «le comportement complexe d'amassage a dû acquérir au cours de son évolution une motivation indépendante et cesser de faire partie du comportement de nourrissage». Ce sont également les conclusions auxquelles nous arrivons, et qui seront débattues dans la dernière partie de ce travail. Ce n'est cependant pas nécessairement là l'avis de tous les chercheurs qui se sont intéressés au problème (notamment, celui de certains psychologues qui se sont penchés sur le comportement d'amassage chez le rat).

La fonction de l'amassage dispersé semble plus difficile à définir.

Morris (1962) lui attribue une valeur de survie.

Selon lui, ce type d'amassage :

- constituerait une protection contre le chapardage et les accidents naturels (plusieurs caches valant mieux qu'une), et
- permettrait de changer l'emplacement du terrier sans avoir à déménager les réserves de nourriture.

Ewer (1965), pour sa part, ajoute que l'amassage dispersé

- permettrait, à cause de l'éloignement des réserves, d'éviter que l'animal ne soit tenté de les manger avant le temps ; mais surtout,
- équivaldrait à un ensemencement involontaire par l'animal de sa nourriture préférée, dans les cas où la cache n'est pas redécouverte.

Les techniques d'amassage, de transport ou d'enfouissement ont été décrites pour quelques espèces. Nous ne pouvons cependant pas nous attarder sur cet aspect, dans le cadre de cette étude. Il suffit de noter qu'il s'agit le plus souvent de séquences de mouvements stéréotypés. Ceci renforce l'idée que l'amassage constitue un élément bien particulier du répertoire de ces espèces⁴.

L'étude des facteurs intervenant dans le déclenchement et le maintien du comportement, a surtout été le fait des psychologues expérimentalistes. Ceux-ci se sont cependant limités, comme nous allons le voir, à l'étude à court terme de l'activité.

Dans les pages qui vont suivre, nous nous livrerons à une revue de littérature rendant compte de ces expériences portant sur des animaux de laboratoire.

Nous ferons ensuite le tour des espèces sauvages chez lesquelles le comportement d'amassage se rencontre, avant d'établir le bilan des expériences entreprises sur certaines d'entre elles.

⁴ Gagnon (1978), après avoir observé de façon systématique ces séquences chez *Tamias striatus*, les a insérées dans une analyse comparative portant sur la famille des Sciuridés.

1.1 L'AMASSAGE CHEZ LES ANIMAUX DE LABORATOIRE (rat, souris et hamster)

1.1.1 HISTORIQUE

On peut distinguer trois époques dans les recherches qui ont été entreprises sur les animaux de laboratoire :

- une première allant de 1939 à 1957, qui est de loin la plus riche en expériences relatées dans les publications scientifiques.
- une deuxième, de 1958 à 1965, au cours de laquelle le sujet semble être complètement tombé dans l'oubli.
- une troisième, enfin, de 1966 à aujourd'hui, qui se caractérise par un regain d'intérêt de la part de psychophysiologistes se penchant sur l'étude des structures cérébrales impliquées dans ce comportement.

Comme nous l'avons indiqué dans l'introduction, nous avons commencé à nous intéresser au sujet en 1967, en prenant le hamster comme sujet d'étude.

La méthode utilisée par nous est essentiellement différente de celle utilisée par les autres chercheurs. Ces derniers se servent, en effet, d'un appareillage, conçu par Wolfe (1939), qui consiste en une cage d'habitat à laquelle est adjointe une allée d'une longueur d'un mètre environ, accessible pendant les 20 ou 30 minutes que dure l'essai quotidien. Au bout de l'allée, on place un récipient contenant des pastilles de nourriture pour rats (*pellets*) d'un poids variant de 7 à 12 g, et l'expérimentateur compte, après chaque essai, le nombre de pastilles transportées par l'animal.

En ce qui concerne nos propres expériences, la cage d'habitat est, au contraire, reliée 24 h sur 24 à la cage d'amassage, dans laquelle se trouve le levier-réponse que l'animal peut actionner à volonté et dont la pression entraîne l'obtention, dans une cupule, de deux graines de froment, qui constitue la nourriture préférée du hamster. Le nombre de pressions sur le levier est comptabilisé automatiquement à l'aide d'un compteur électromécanique, et le rythme de travail des sujets est enregistré à l'aide d'un enregistreur à plumes.

Nous reviendrons, dans la troisième partie, sur le détail de la méthode et sur l'analyse de sa validité pour la mesure d'un état motivationnel.

A travers le présent chapitre, nous nous contenterons de faire part des conclusions auxquelles nous sommes arrivés chez le hamster, en ce qui concerne diverses variables.

1.1.2 LES DIVERSES APPROCHES EXPLICATIVES DU COMPORTEMENT D'AMASSAGE

On distingue dès le début, chez les psychologues, deux grands courants explicatifs de l'amassage. Ceux-ci se sont surtout dessinés au cours des années 1950, époque à laquelle la querelle, entre « instinctivités » et tenants de la théorie de l'apprentissage, était à son apogée.

Il est donc normal que les deux types d'hypothèses proposées, représentatifs chacun d'une de ces écoles, s'opposent sur la façon de concevoir l'origine de l'élaboration du comportement chez l'animal.

Entre les deux, on rencontre un troisième courant qui tente d'aborder et d'interpréter l'activité d'amassage par le biais de l'analyse des facteurs « environnementaux » capables de déclencher le comportement.

Les conclusions sur lesquelles débouchent les tenants de ces diverses approches sont les suivantes:

a. L'amassage en tant que comportement instinctif

Selon ces auteurs qui proposent cette hypothèse (Stellar, 1943 ; Miller, 1945 ; Morgan, 1947), l'amassage est un comportement qui ne nécessite pas d'apprentissage préalable. Son origine est phylogénétique, et les premières hésitations de l'animal mis en cage ne sont que le fait d'une adaptation émotionnelle.

Il s'exprime pleinement lorsque certaines conditions, telles que la privation de nourriture et/ou des basses températures sont présentes. Les autres facteurs (privation dans l'enfance, frustration, conditions déplaisantes, etc.) ne sont que des variables modulant l'activité.

Cependant, pour Miller (1945), le but du comportement ne consiste pas en l'accumulation de nourriture dans la cage (et ne repose donc pas sur l'anticipation d'une faim future), mais est constitué par l'activité d'amassage en elle-même.

b. L'amassage en tant que comportement appris

Les défenseurs de cette conception (Hunt, 1941 ; Marx, 1950, 1951, 1952) s'opposent à la théorie « innéiste ». Selon eux, tout rat qui amasse ne le fait qu'à la suite d'une expérience préalable des pastilles et de leur manipulation.

Ils proposent donc une interprétation de la mise en place du comportement, basée sur la théorie du conditionnement, selon laquelle ce serait par l'intégration de séquences S-R successives, dans une chaîne transformée en habitude par la répétition, que se développerait le comportement.

c. L'amassage en tant que réponse au stress engendré par certains facteurs environnementaux

Les tenants de cette hypothèse (Bindra, 1948b ; Ross et Smith, 1953) ont particulièrement tenté de mettre en lumière l'effet de facteurs tels que la privation de nourriture, le type de cage ou d'allée utilisée, la présence de congénères, etc.

Ils arrivent à la conclusion que le facteur essentiel à la base de l'amassage est le besoin de sécurité, lié à la consommation de nourriture.

Selon Bindra (1948c), on peut dire qu'un rat transportera un matériel particulier à sa cage :

1. si le matériel a de la valeur pour lui, et
2. s'il existe une différence optimale entre la sécurité offerte par la cage et celle offerte par l'endroit où se trouve la réserve de nourriture.

Ces théories ont été élaborées à partir d'études que nous allons relater.

Nous avons en effet préféré les présenter en premier lieu afin que l'idée directrice poussant les chercheurs à investiguer dans telle ou telle voie, reste présente à l'esprit du

lecteur lorsque nous présenterons nos propres résultats.

Avec le recul, il paraît évident que ces approches sont loin de s'exclure, comme les auteurs le prétendaient à l'époque, mais que, au contraire, elles sont en grande partie complémentaires.

Il semble acquis de nos jours, comme nous le verrons à propos des études sur les animaux sauvages, que, si les origines phylogénétiques d'un comportement tel que celui d'amassage ne font plus de doute, sa mise en forme repose, elle, sur une série de séquences dont l'intégration s'effectue, grâce à l'expérience, au cours de l'ontogenèse.

Quant à ses modalités d'apparition, elles sont étroitement liées à des conditions environnementales bien déterminées.

1.1.3 ÉTUDE EXPERIMENTALE DU RÔLE DES VARIABLES EXTERNES ET INTERNES

Les observations, portant sur l'amassage effectué par des animaux de laboratoire, n'ont été «codifiées» que relativement tard par Ross et Smith. Ce n'est effectivement qu'en 1953 qu'une définition opérationnelle a été formulée par ces auteurs.

Selon eux, on entend par amassage « *tout transport d'objets (normalement des pastilles calibrées) par un organisme (habituellement le rat) d'un point éloigné de la cage d'habitat (en général 36 pouces ou 90 cm environ). La quantité de matériel transporté doit excéder les besoins de l'animal (ordinairement 5 pastilles ou plus) pour que le comportement puisse être considéré comme étant de l'amassage* ».

Nous ne nous attarderons pas sur cette formulation, bien dans le style de l'époque, qui montre combien l'étude du comportement était restreinte à un seul type de sujet et à un cadre bien précis. C'est pourtant encore à elle que se réfèrent actuellement plusieurs chercheurs (Wallace et Tigner, 1972 ; Rook, 1974 ; etc.).

Les variables étudiées sont nombreuses. Les chercheurs se sont, en effet, attachés à cerner aussi bien le rôle de variables externes, telles que l'éclairage, la température, le degré de familiarisation avec la cage ou le type de matériaux transportés, que celui de variables internes aussi diverses que la privation de nourriture, les déficits du métabolisme, l'expérience antérieure, la frustration, le sexe et l'âge des sujets, ou encore que l'activité, le rythme circadien, les facteurs sociaux ou émotionnels et plus récemment, celui des facteurs cérébraux.

La présente revue de littérature se veut exhaustive.

Nous passerons donc en revue toutes les expériences cherchant à analyser l'impact de chacune de ces variables. Le but poursuivi est tout d'abord de montrer l'importante somme de recherches effectuées, à ce sujet, sur les animaux de laboratoire, mais surtout de tirer les conclusions qui s'imposent à partir des analyses effectuées par les chercheurs. Nous nous attacherons principalement à mettre en évidence, dans de courtes discussions, les failles qu'avec le recul nous avons pu déceler dans telle ou telle approche, notamment à partir de données fournies par les physiologistes et les

éthologistes, et auxquelles les auteurs ne semblent pas s'être référés dans leurs interprétations.

1.1.3.1 ECLAIREMENT

a. chez le rat

Wolfe (1939) obtient une augmentation significative des quantités amassées par les rats lorsqu'il éclaire l'allée.

Stellar (cité par Morgan, 1947) obtient un résultat inverse en éclairant la cage d'habitat.

b. chez le hamster

Waddell (1951) soumet quotidiennement des hamsters à deux séances d'amassage d'1/2 heure (une vers midi et l'autre vers minuit). Les résultats indiquent un amassage 5,7 fois plus important la nuit que le jour⁵.

Il illumine alors la réserve de pastilles, au bout de l'allée, et constate que, si le nombre de pastilles, amassées durant la nuit, double par rapport à la première partie de l'expérience, les quantités stockées pendant la séance de jour sont 6 fois plus importantes que précédemment.

Nous avons, quant à nous (Godefroid, 1968), soumis des hamsters à des conditions constantes d'obscurité ou d'éclairage, durant des périodes de plusieurs semaines, sans toutefois avoir obtenu de différence significative dans les quantités amassées, selon l'une ou l'autre condition.

Discussion

Waddell avance l'hypothèse selon laquelle l'éclairage de l'assiette en accentue le côté insécurisant, et pousse l'animal à ramener plus de nourriture à la cage (voir la théorie «environnementaliste»).

Nous croyons plutôt que cet éclairage augmente encore la valeur de supra-stimulus du tas de nourriture, tant pour le rat que pour le hamster⁶.

Quant aux observations de Stellar, il est compréhensible que la cage d'un rat, éclairée violemment nuit et jour, ne constitue plus un habitat sécurisant pour ce Rongeur dont l'ancêtre vivait dans un terrier.

1.1.3.2 TEMPÉRATURE

a. chez le rat

McCleary et Morgan (1946) ont montré que, à peu exceptions près, les quantités amassées augmentent quand la température ambiante tombe à 13°C et qu'elles diminuent fortement lorsqu'elle s'élève à 43°C.

⁵ Rook (1974) reproduit l'expérience mais avec deux essais quotidiens de 20 minutes seulement et n'obtient pas de différence significative dans le poids moyen des pastilles amassées.

⁶ Il faut remarquer que les conclusions de Waddell sont relativement biaisées par le fait que la moyenne obtenue pour les 10 essais diurnes repose sur 3 essais seulement au cours desquels les quantités amassées sont nettement supérieures à celles recueillies au cours des 7 autres (qui sont, par contre, elles, très inférieures).

b. chez la souris

Ross et Smith rapportent que les 2/3 des pastilles amassées par un groupe de 20 souris l'ont été lorsque la température ambiante était supérieure à 15°C.

Discussion

Il peut difficilement en être autrement lorsque l'on sait qu'en dessous de 15°C, le rat doit s'activer pour préserver son homéothermie, que la souris devient hypothermique lorsqu'elle séjourne sous une température inférieure à 19°C (Aszodi, 1951) et qu'il n'existe probablement aucune espèce de Rongeur capable de s'activer dans une température ambiante supérieure à 42°C.

Il semble donc que ce ne soit pas tant l'amassage qui soit mis en cause, dans ces expériences, que l'activité générale de l'individu⁷.

Une observation, dans des conditions de température variant de 8°C à 34°C, a cependant permis à McCleary et Morgan (1946) d'établir une relation entre les températures et les quantités amassées.

1.1.3.3 FAMILIARITÉ AVEC LA CAGE ET L'ALLÉE

Stellar et Morgan (1943) observent un amassage plus important chez les rats ayant préalablement été familiarisés avec la cage et l'allée.

Viek et Miller (1944) montrent que des rats amassent de plus grandes quantités lorsqu'ils vivent dans leur cage habituelle que lorsqu'ils sont placés dans une cage « étrangère », mais que le niveau de quantités ramenées à la cage demeure le même lorsque l'odeur de celle-ci est « transportée » avec les copeaux, dans une autre cage.

Ils tirent donc la conclusion que les stimulations olfactives jouent un plus grand rôle que les stimulations visuelles dans la sécurisation de l'animal, ces dernières étant surtout nécessaires pour que le comportement puisse s'exprimer.

Bindra (1948b) regroupe des rats n'amassant habituellement pas en allée « fermée » (un tunnel), et remarque qu'ils le font lorsque l'allée au bout de laquelle se trouve la réserve est « ouverte » (une simple passerelle) ou surélevée.

Discussion

Bindra explique cette modification de comportement par le fait que, dans le cas de l'allée fermée, celle-ci représente un endroit aussi sécurisant que la cage elle-même, alors que cela ne serait pas le cas avec les allées ouvertes.

Nous pouvons ajouter qu'une allée fermée ne constitue, au fond, que le prolongement du « terrier » (du type galerie), alors qu'une allée ouverte représente, forcément, un élément extérieur à celui-ci.

Quant aux observations de Miller et Viek, elles rencontrent tout à fait ce que l'on sait du rôle de l'olfaction dans le comportement des petits mammifères.

⁷ Browman (1943), cité par Mackels (1969), a d'ailleurs montré que l'activité générale du rat albinos est plus élevée à basses températures (16°C) qu'à hautes températures (27°C).

On se demande d'ailleurs comment, après des conclusions de ce type, il existe encore autant de recherches dans lesquelles des manipulations sont effectuées, sans précaution, dans la cage de l'animal, (retrait des réserves à l'aide de la main, inspection du nid, etc.).

1.1.3.4 LONGUEUR DES TRAJETS RÉSERVE – CAGE D'HABITAT

Il semble, selon certaines études, que, plus courte est l'allée et plus est élevée la quantité de nourriture amassée, ce qui s'expliquerait par une éventuelle loi du «moindre effort».

Cependant, Miller et Viek (1950) montrent que, si des rats sont placés en situation telle que les réserves de nourriture sont réparties à diverses distances de la cage, ils ne semblent pas marquer de préférence, et se rendent aussi bien à l'une qu'à l'autre.

Ceci concorde parfaitement avec ce que l'on sait du comportement exploratoire du rat. Pour peu que celui-ci se sente en sécurité, il n'y a aucune raison pour qu'il privilégie telle réserve plutôt que telle autre, uniquement parce que l'une est plus rapprochée que l'autre.

1.1.3.5 TYPE DE MATÉRIAUX EMPLOYÉS

Wolfe (1939) trouve que des rats élevés avec une nourriture en poudre amassent moins, une fois arrivés à maturité, que des rats nourris avec des pastilles. La différence s'estompe cependant après 3 ou 4 jours.

Rosenblatt (1950) remarque que, si des rats sont élevés avec un régime liquide, ils amassent des quantités semblables à ceux élevés avec un régime solide. Les pastilles qu'ils stockent restent cependant éparpillées contrairement aux autres qui les entassent. Miller et Viek (1944) mélangent aux pastilles, des morceaux de bois de forme identique et de couleur très proche, et notent que, lors des premiers essais, le nombre de pastilles amassées diminue. Mais cet effet disparaît, lui aussi, après quelques jours et les morceaux de bois continuent à être ignorés.

Tigner et Wallace (1972) arrivent cependant à des résultats différents en comparant le stockage chez trois groupes de rats, les uns étant rendus aveugles, les autres, anosmiques, et les derniers, ayant subi une opération sans lésion, constituant le groupe contrôle.

Le matériel à amasser consiste en pastilles et en bloc de bois.

Les résultats montrent que la plupart des rats manifestent une préférence pour les blocs de bois (mais surtout lorsqu'ils sont nourris à satiété, en ce qui concerne les rats aveugles et ceux du groupe contrôle, et principalement lorsqu'ils sont affamés pour ce qui est des rats anosmiques).

Licklider et Licklider (1950) mélangent des pastilles recouvertes de papier aluminium à des pastilles normales, et notent que 4 rats sur 6 préfèrent ces dernières lorsqu'ils sont rassasiés. Il en va de même lorsque l'on présente aux sujets, des arachides non écalées, des pastilles de menthe, etc.

Discussion

Malgré les apparentes contradictions, il faut noter que, dans l'expérience de Tigner et Wallace, les rats affamés et pourvus de l'odorat, qu'ils soient aveugles ou non, préfèrent les pastilles aux morceaux de bois. Il faut donc ici souligner le rôle de la faim et celui de l'olfaction.

L'hypothèse d'un besoin de grignotage, avancée par la seconde équipe de chercheurs, pour expliquer l'amassage de morceaux de bois, est plausible chez des rats en captivité, surtout s'ils sont rassasiés et privés d'odorat.

Quant à la préférence marquée par les rats, dans l'expérience de Licklider et Licklider, pour des aliments emballés ou non écalés, elle répond, selon nous, au besoin de décortiquer, propre à l'espèce, qui permet un meilleur contrôle de la qualité de la nourriture. Ceci concorde d'ailleurs avec ce qui est observé sur le terrain (Pisano et Storer, 1948).

1.1.3.6 PRIVATION DE NOURRITURE

a. chez le rat

Après avoir comparé l'amassage de pastilles par des groupes de rats privés de nourriture, pendant des périodes allant de 12 à 48 heures, Morgan *et al.* (1943) concluent qu'il n'existe pas de différence dans le niveau des quantités amassées par chacun d'eux.

Ils notent que les femelles sont plus nombreuses à stocker après un jeûne.

Ils observent également que les rats amassent plus lorsqu'ils sont rassasiés pendant la 1/2 heure qui succède à 23 heures de jeûne que ceux qui ne l'ont pas été.

Selon ces auteurs, il semble donc que la privation de nourriture entraîne un déficit, mais que ce dernier n'est pas directement associé à la faim.

Il apparaît, de plus, que si, pendant la séance, on ôte à intervalles réguliers les pastilles amassées, ceci n'entraîne pas d'augmentation dans les quantités ramenées à la cage.

Miller (1945) arrive à la même conclusion, en retirant les pastilles à la fin de la séance seulement.

Ces résultats amènent Miller à envisager « le but de l'amassage comme étant l'activité d'amassage en soi, plus que les résultats de cette activité ».

Cette façon de voir est cependant contestée par Marx (1951) qui, après avoir retiré systématiquement chaque pastille ramenée par le rat affamé, avant qu'il n'ait le temps de la consommer, observe que le rat tente dès lors de manger dans l'allée ou pendant qu'il se déplace.

Ceci montre, selon cet auteur, que la consommation par l'animal constitue une nécessité et doit être considérée comme «un facteur d'intégration de la prise de la pastille et du retour à la cage».

b. chez la souris

Smith et Ross (1953) ont établi que le niveau d'amassage diminue sensiblement lorsque la ration quotidienne de nourriture des souris est brusquement réduite.

c. chez le hamster

Nous avons pu démontrer chez le hamster (Godefroid, 1968) qu'une privation de nourriture, durant une période de 48 heures, entraîne un amassage significativement plus important au cours des 24 heures qui suivent, mais que cette augmentation est suivie par un retour à un amassage normal dès le surlendemain.

Cependant, une privation de nourriture de plus de 90 heures provoque une augmentation de l'amassage pendant une période de 5 jours.

Il est à noter qu'une privation de la possibilité d'amassage seulement (les réserves étant présentes) pendant une durée de 48 heures ou de 90 heures entraîne, par la suite, un amassage significativement plus important que pendant les 24 premières heures, et chez certains sujets seulement.

Discussion

Il semble, comme le note Marx, que la motivation de faim intervient pour une part dans le déclenchement du comportement d'amassage chez le rat. Elle en est donc une condition suffisante. Mais les expériences portant sur des animaux rassasiés indiquent cependant qu'elle ne constitue pas, pour autant, une condition nécessaire.

Ce fait semble aller dans le sens de l'hypothèse émise par Miller. Nos observations sur le hamster aboutissent d'ailleurs aux mêmes conclusions.

Il est de plus important de noter que l'effet de la privation diffère selon les espèces.

1.1.3.7 RÉGIME ALIMENTAIRE ET DÉFICITS DU MÉTABOLISME

Bindra (1948) montre que des rats amassent des capsules de pâte sucrée, même s'ils ne sont pas privés préalablement de nourriture.

Wolfe (1939) avait cependant montré que les quantités de pastilles amassées diminuaient, lorsque le régime alimentaire des rats était « amélioré » par des suppléments de nourriture tels que de la laitue et de l'huile d'olive.

Ross et Smith (1953) arrivent à la même conclusion chez la souris.

Bindra (1947) se livre, lui, à une expérience dans laquelle des boules de coton gorgées d'eau sont présentées au rat. Il note que les rats qui amassent le plus de boules sont ceux qui amassent le plus de pastilles. Mais, il remarque surtout que les rats, face à un choix à effectuer, amassent des pastilles ou de l'eau selon qu'ils sont respectivement affamés ou assoiffés.

Les expériences de Stellar (1943, 1951), analysant l'influence d'un déficit provoqué par une injection d'insuline ou de thyroxine, ainsi que celle de Bindra (1948) portant sur l'influence de la carence de certains composants du régime alimentaire (protéines, vitamines, etc.), ne révèlent aucune différence au niveau des choix effectués par le rat, à la suite de ces interventions.

Ceci amène Stellar (1951) à conclure que « les changements du métabolisme ne constituent pas la base du comportement d'amassage du rat de laboratoire ».

D'autres cependant (Gross et Cohen, 1954) établissent un lien entre la carence en vitamine B et le type de nourriture amassée.

Discussion

Ces résultats confirment le fait que la faim ou la soif (ou, en tout cas, l'appétence pour certains aliments), jouent un rôle modulateur dans l'activité d'amassage chez le rat. Cette activité ne semble cependant pas avoir généralement une fonction compensatrice, face à des déficits spécifiques de l'organisme.

1.1.3.8 EXPÉRIENCE ANTÉRIEURE

a. chez le rat

Wolfe (1939) a montré que les rats nourris avec de la nourriture en poudre amassaient beaucoup moins que ceux nourris à l'aide de pastilles.

Stellar et Morgan (1943) arrivent à la conclusion que l'expérience antérieure constitue un facteur déclenchant de l'amassage beaucoup moins important que la privation de nourriture.

Holland (1954) observe que les rats ayant eu préalablement une expérience d'amassage à partir d'une réserve pleine de pastilles, amassent plus, lors du test final, que d'autres placés dans les mêmes conditions, mais n'ayant pas eu d'expérience préalable, (réserve vide pendant la phase d'habituation). Il conclut donc au rôle prépondérant de l'apprentissage.

b. chez la souris

Smith et Ross (1953) ne trouvent aucune différence entre des souris n'ayant jamais eu l'expérience de la nourriture et d'autres l'ayant eue depuis le sevrage.

c. chez le hamster

Bevan et Grodsky (1958) comparent les résultats de sujets ayant eu des expériences préalables différentes, (nourriture solide ou liquide ainsi que la possibilité ou non de manipuler des pastilles). Ils notent que les hamsters ayant eu l'expérience de la nourriture solide et de la manipulation ont des résultats supérieurs à ceux des autres groupes.

Ceci montre, selon eux, que l'apprentissage joue un rôle important dans l'élaboration du comportement d'amassage.

Discussion

Il semble que ces chercheurs aient tendance à nier tout rôle à la maturation d'un comportement.

L'interprétation qui est donnée des résultats s'insère dans le cadre de la querelle de l'inné et de l'acquis des années 1950.

Le fait qu'un animal, ayant eu la possibilité de se livrer préalablement à l'amassage, ramène de plus grandes quantités et plus vite, au moment du test final, qu'un autre qui n'en a jamais eu l'occasion, est aussitôt interprété par les tenants de la «*learning theory*», comme une preuve supplémentaire de l'inexistence de patrons innés, et donc de la prééminence de l'apprentissage dans la mise en place d'un comportement.

Sans raviver la querelle qui semble apaisée de nos jours, on pourrait tout aussi bien

arguer que le fait d'avoir bloqué l'expression de l'activité spécifique, chez certains sujets, depuis la naissance ait entraîné son «atrophie» et l'empêche de s'extérioriser adéquatement au cours des premiers jours où la possibilité lui en est donnée. C'est malheureusement après ce court laps de temps qu'en général l'expérience de laboratoire prend fin et que les conclusions sont tirées, alors que seule une étude à long terme aurait pu déterminer jusqu'à quel point le retard était irréversible ou non.

Il est à noter enfin que les différences interspécifiques, soulignées par certains chercheurs, confirment l'idée de l'existence d'un patron inné, propre à certaines espèces.

1.1.3.9 FRUSTRATION

Hunt et Willoughby (1939) n'obtiennent aucune différence entre les quantités amassées par des rats chez lesquels on retire la ration supplémentaire préalablement attribuée, et celles recueillies par ceux n'ayant eu que la ration normale prévue par le programme de privation.

McCord (1941) ayant permis à des rats affamés de voir et de sentir des pastilles placées derrière un grillage empêchant leur consommation, observe un amassage supérieur de 25% à celui pratiqué par des rats simplement affamés. Cette différence ne se manifeste cependant qu'après 11 jours.

Discussion

Il paraît évident que la conception de la frustration que se font les auteurs, est largement teintée d'anthropomorphisme. En effet, les premiers semblent oublier que la plupart des animaux ne considèrent comme leur appartenant, que ce qu'ils ont acquis par leur action ou ce à quoi ils sont habitués depuis un certain temps. Quant aux seconds, le temps écoulé avant que ne se déclenche le comportement prouve assez que d'autres facteurs que la frustration entrent en jeu dans l'augmentation des quantités ramenées à la cage.

1.1.3.10 PRIVATION DANS LE JEUNE ÂGE

Hunt (1941), ayant privé de nourriture des rats âgés respectivement de 24 jours et de 32 jours, observe un amassage plus important chez les rats du premier groupe lorsqu'il place les deux groupes expérimentaux, ainsi qu'un groupe contrôle, 5 mois plus tard, dans la même situation d'amassage, après privation de nourriture.

Pour Hunt, l'amassage consisterait en un comportement appris qui serait provoqué par la privation et accentué par une frustration précoce.

Il ajoute que ces conclusions vont dans le sens du principe psychanalytique affirmant que les expériences vécues pendant l'enfance déterminent en grande partie le comportement adulte.

Si ses résultats sont confirmés par une expérience ultérieure de Hunt *et al.* (1947), ainsi que par Albino et Long (1951), ils sont remis en question par ceux de Mc Kelvey et Marx (1951). Ces derniers ne trouvent pas d'effet significatif de la privation dans l'enfance, sur l'amassage chez l'adulte.

Marx (1952) tente d'expliquer les résultats obtenus par les autres chercheurs par le fait

que des rats privés dans l'enfance mangent plus vite à l'âge adulte et donc possèdent plus de temps pour amasser, avant la fin de l'essai.

Discussion

L'explication de Marx ne permet cependant pas de comprendre pourquoi l'effet de la privation ne joue pas chez les rats pour lesquels la variable a été introduite à l'âge de 32 jours.

Le rôle de la maturation (et des périodes sensibles) semble, ici encore, évident. Qu'il suffise de rappeler que le sevrage, chez le rat, s'effectue aux environs du 21^e jour. Le comportement exploratoire peut alors remplir pleinement sa fonction principale, à savoir de permettre le nourrissage de l'animal de façon autonome. Une absence de nourriture, à ce moment, risque donc d'avoir un retentissement plus marqué que si celle-ci apparaît 10 jours plus tard, lorsque l'animal a déjà développé des schèmes bien précis.

1.1.3.11 SEXE DES SUJETS

a. chez le rat et la souris

Wolfe (1939) note que les femelles amassent deux fois plus, à la minute, que les mâles. Morgan *et al.* (1943) rapportent les mêmes observations. Quant à Smith et Ross (1950, 1953), ils trouvent des résultats semblables chez les souris et les hamsters.

Pour Wolfe, cette différence pourrait d'expliquer par la malnutrition des femelles au cours d'un allaitement antérieur. Cependant, il est noté que la plupart des femelles de l'échantillon n'ont jamais été mères.

Ross *et al.* (1955) croient, eux, que les différences qui ont pu apparaître sont probablement attribuables à des erreurs d'échantillonnage provenant de l'utilisation d'un nombre trop restreint de sujets. Nous ajouterons qu'elles peuvent être également imputées au fait que les expériences en question se déroulent sur de courtes périodes, lors d'essais quotidiens d'une demi-heure, ce qui rend impossible la prédiction à long terme chez les individus des deux sexes.

Une autre hypothèse a toutefois été avancée, suggérant que, chez le rat, les plus grandes fréquences d'amassage par les femelles correspondraient au cycle œstrien.

Après traitement de rats adultes des deux sexes au méthylthiomacil, un anti-thyroïdien, Lapetite et Soulairac (1951) notent chez les mâles comme chez les femelles, une diminution notable de l'ingestion de nourriture, sans qu'il n'y ait toutefois de perte de poids.

Mais, alors que le comportement d'amassage des mâles diminue considérablement, celui des femelles, au contraire, augmente à partir du 15^e jour, correspondant à l'apparition de l'ancœstrus permanent provoqué par le traitement.

Pour ces auteurs, l'amassage chez les rats mâles aurait donc les mêmes bases physiologiques que la faim alors que, chez les femelles, il en serait relativement indépendant et serait plutôt lié au cycle sexuel.

Marx (1951) trouve cependant que le nombre d'amasseurs est même dans chaque sexe. Mais, selon lui, les rats mâles amassent plus quand le test ne dure que 30 minutes, alors que les femelles se montrent supérieures lorsqu'il dure 24 h.

Hunt *et al.* (1947) et Stellar (1951) arrivent, pour leur part, à la conclusion que, s'il y a intervention de la variable sexuelle, celle-ci ne contribue que faiblement aux différences apparaissant dans les résultats fournis par les sujets.

b. chez le hamster

Nous n'avons pas trouvé de différence significative entre mâles et femelles sur le plan des quantités amassées, quand l'accès à la cage d'amassage est possible 24 h sur 24 (Godefroid, 1968 ; 1971).

Les résultats indiquent cependant que les femelles développent une activité plus constante au cours de la nuit, alors que l'activité des mâles est caractérisée par des pics (notamment au début et à la fin de la nuit).

De plus, les femelles se livrent une activité beaucoup plus importante que les mâles, au cours des premières heures qui suivent un événement perturbateur (une privation de nourriture ou de la possibilité d'amasser, ou encore l'introduction d'un partenaire dans la cage, etc.).

Discussion

Comme Ross *et al.* (1955), nous croyons que la seule position raisonnable est d'admettre que les différences qui ont pu apparaître sont probablement attribuables à des erreurs d'échantillonnage provenant de l'utilisation d'un nombre trop restreint de sujets.

Nous ajouterons qu'elles peuvent être également imputées au fait que les expériences en question se déroulent sur de courtes périodes, lors d'essais quotidiens d'une demi-heure. Ceci rend impossible la prédiction du comportement à long-terme chez les individus des deux sexes.

1.1.3.12 ÂGE DES SUJETS

Porter *et al.* (1951) ont testé des groupes de rats à différents stades de croissance. Ils arrivent à la conclusion que les quantités amassées augmentent proportionnellement avec l'âge des sujets.

Discussion

Selon nous, plus que l'âge, ce sont des facteurs qui lui sont étroitement liés, tels le poids ou la quantité de nourriture ingérée quotidiennement qui semblent intervenir ici. Ceci renforce donc l'idée que la motivation à la base de l'amassage chez le rat, se situe dans le cadre d'un système motivationnel proche de celui de la faim.

1.1.3.13 ACTIVITÉ

a. chez le rat

Certains auteurs (Miller et Postman, 1946 ; McCleary et Morgan, 1946 ; Miller, 1950) concluent, à la suite de leurs observations, que le but de l'amassage ne consiste pas dans le fait d'accumuler de la nourriture, mais plutôt dans celui de se livrer à l'activité pour elle-même.

b. chez la souris

Smith et Ross (1953a) notent que le comportement d'amassage chez la souris s'accompagne d'un niveau élevé d'activité, (creusement, tassement, etc.) Ces auteurs avancent l'hypothèse que la comparaison entre le taux l'activité d'amassage et celui d'activité générale devrait indiquer une relation positive

c. chez le hamster

Nous avons déjà établi (Godefroid, 1968 ; Mackels, 1969), à cette occasion, que la possibilité d'utiliser la roue à activité ne modifie en rien le niveau d'activité d'amassage chez le hamster.

De plus, il n'existe pas de relation entre les modifications du taux d'activité générale (dans la roue d'activité) et celles du taux d'amassage.

Des observations en terrarium ont d'ailleurs confirmé ces données.

Discussion

Bien que nous fassions nôtre l'hypothèse de Miller *et al*, nous croyons qu'elle demande à être adaptée, selon les espèces.

Il semble que, chez la souris, l'activité d'amassage est liée à l'activité générale (au point éventuellement, de n'en constituer qu'un élément).

Chez le rat, par contre, elle représente une activité en soi, et relativement limitée, s'insérant dans le cadre de l'activité générale, au sens large.

Chez le hamster, elle est complètement indépendante et se libère selon des modalités qui lui sont propres.

1.1.3.14 RYTHME CIRCADIEN

Nous avons pu montrer que chez le hamster, le comportement d'amassage est régi par une horloge interne (Godefroid, 1968).

En condition d'accès constant au distributeur de graines, l'animal se montre essentiellement crépusculaire et nocturne.

En libre cours, l'activité d'amassage suit la règle cartésienne, à savoir que, chez cet animal nocturne, la période est allongée en condition d'éclairage constant et est raccourcie en condition d'obscurité constante.

Ces résultats ont été confirmés par Mackels (1969).

Discussion

Cette observation remet en question certains résultats obtenus par les chercheurs qui, à partir de séances quotidiennes d'une demi-heure, pendant quelques jours, tentent d'extrapoler sur la façon dont le comportement s'inscrit dans le répertoire de l'espèce.

Nous reviendrons sur ce point à la fin de la présente partie.

1.1.3.15 FACTEURS SOCIAUX

a. chez le rat

Miller et Postman (1945) ont été les premiers à analyser le rôle des facteurs sociaux par rapport au comportement d'amassage.

À partir d'une expérience dans laquelle des cages individuelles étaient groupées

circulairement autour d'une réserve centrale de pastilles, ces chercheurs ont pu déterminer deux types d'amasseurs, chez les rats, à savoir ceux marquant une préférence pour la nourriture du centre et ceux amassant à partir de la cage de leurs congénères.

Ils observent cependant que, une fois les animaux regroupés selon leur tendance (amasseurs centraux d'un côté et amasseurs inter-cages de l'autre), certains amasseurs centraux deviennent «inter-cages» et vice-versa. Mais, une fois les conditions initiales rétablies, chacun revenant à son rôle premier.

Les auteurs concluent que le regroupement des rats n'a que peu d'effet sur leur comportement (mise à part une augmentation de l'exploration qu'ils attribuent à la nouveauté des appareillages, pour les sujets).

Ils notent également l'absence de coopération active et d'interaction entre les animaux.

Pour eux, l'apparition d'un amassage inter-cages, et l'absence de résistance de la part des rats dépossédés de ce qu'ils ont amassés, vont, une fois de plus, dans le sens de leur hypothèse selon laquelle « le but du comportement d'amassage est l'activité d'amassage elle-même plutôt que les résultats d'une telle activité ».

Ross *et al.* (1956) ont étudié l'effet d'une situation de groupe sur le niveau d'amassage.

Il semble, selon ces auteurs, que le degré de dominance est déterminé par le nombre de pastilles enlevées de la réserve de ses congénères, par un sujet donné. Une relation dominant-dominé s'établit, telle que le rat le plus soumis amasse moins dans des conditions de groupe que lorsqu'il est isolé, alors que le rat le plus dominant amasse le plus. Ces résultats ont été confirmés par Weiniger (1953).

Denenberg (1952) note, après avoir étudié le comportement d'amassage chez des rats isolés, puis en situation de groupe, que, dans ce dernier cas, les sujets passent plus de temps à manger et moins de temps à amasser, en dépit du fait que ces sujets amassent de façon considérable lorsqu'ils sont isolés.

Selon lui, ces résultats appuient l'hypothèse selon laquelle l'amassage chez le rat entre en compétition avec le nourrissage.

b. chez le hamster

Lors d'une expérience dans laquelle trois hamsters mâles, vivant chacun en cages individuelles, n'avaient accès qu'à un seul et même distributeur de graines, nous avons pu observer une agressivité telle, de la part des sujets vis-à-vis les uns des autres, que l'un d'eux a d'ailleurs été tué lors des combats et à moitié dévoré par ses partenaires (Godefroid, 1968).

Discussion

Les différences fondamentales entre les deux espèces, révélées par ces expériences, montrent jusqu'à quel point l'activité d'amassage fait partie des répertoires spécifiques.

Chez le rat, elle s'intègre dans un contexte social. Nous verrons d'ailleurs qu'il en va de même chez le rat sauvage.

Chez le hamster, par contre, elle est le propre de l'individu isolé et territorial en ce qui touche son terrier (ou à ce qui en fait office).

1.1.3.16 ÉMOTIVITÉ

Bindra (1948) avait émis l'hypothèse que l'amassage chez le rat dépendrait de son degré de timidité (*shyness*), et donc que plus l'animal est farouche, plus il aurait tendance à amasser.

Hess (1953) arrive à la conclusion que les rats farouches amassent davantage dans les allées en forme de couloir, alors que les moins farouches amassent plus dans les allées ouvertes ou surélevées.

Une analyse de l'émotivité et de l'amassage chez différentes souches de rats (Stamm, 1954b), ainsi que chez différentes souches de souris (Smith et Powell, 1955), ont permis à ces chercheurs d'établir un lien entre ces deux facteurs, dont la base serait génétique.

D'un autre côté, les expériences de Torres (1964), tentant d'étudier l'effet de drogues sédatives et de tranquillisants sur les rats farouches, n'ont pas débouché sur des résultats concluants.

Discussion

Il est certain que l'amassage (ou, en tout cas, le fait de ramener la nourriture au terrier) a une valeur de survie pour l'animal vivant dans la nature. Nous verrons plus loin qu'il s'agit effectivement là d'un comportement généralisé chez le rat sauvage.

En ce sens, c'est donc plutôt les effets de la domestication du rat albinos, et la sécurisation qu'elle entraîne chez certaines souches d'animaux, qu'il faut analyser, que l'extériorisation, chez certains sujets, d'une méfiance héritée de leur ancêtre.

1.1.3.17 FACTEURS CEREBRAUX

a. chez le rat

1. Effet des stimulations cérébrales

Blundell et Herberg (1967, 1970) ont montré le rôle de l'hypothalamus latéral dans la régulation du poids ainsi que son implication dans le système régulateur des comportements de nourrissage et d'amassage.

Dans une recherche ultérieure (1972), ces chercheurs notent que la stimulation électrique de certains sites spécifiques de l'hypothalamus latéral (*feedings centers*), est capable d'assurer, non seulement le maintien, mais également le déclenchement de l'amassage de nourriture chez des rats rassasiés (préalablement sélectionnés pour la réponse de nourrissage qu'ils émettaient suite au même type de stimulation).

Par contre, la stimulation des mêmes sites (ou d'autres de l'hypothalamus latéral) chez des rats ne fournissant pas au préalable de réponse de nourrissage, à la suite de la stimulation, n'entraîne pas chez ceux-ci le déclenchement de l'amassage.

Les auteurs notent d'autre part que, même chez les rats du premier groupe, une privation de nourriture d'une durée de 16 heures est plus efficace que la stimulation électrique.

2. Effet des lésions

Zubeck (1951) montre que des rats, ayant subi des lésions néocorticales (de l'ordre de 6

% à 27 %) amassent plus que des rats non-lésés.

Ceci permet à l'auteur de conclure que « l'amassage est une réponse relativement primitive intégrée au niveau sous-cortical » et que « l'augmentation de l'activité d'amassage est due au fait que certaines structures sous-corticales sont soustraites (à la suite de ces lésions) à l'influence inhibitrice du cortex ».

Stamm (1953, 1954a, 1955) trouve par contre, que des lésions plus importantes du cortex (de l'ordre de 23 à 50%), notamment au niveau du cingulum, entraînent une diminution de l'activité d'amassage.

Vanderwolf (1967) observe des conséquences semblables, à la suite de lésions pratiquées dans la région antérieure du thalamus.

Wishart *et al.* (1972) trouvent, quant à eux, que les rats n'ayant subi qu'une lésion restreinte au niveau dorsal de l'hippocampe, mangent et amassent plus que ceux du groupe contrôle.

Wallace et Tigner (1972) obtiennent des résultats qui confirment ceux de Zubeck mais contredisent ceux de Stamm. Ils montrent que, à la suite de lésions dorsolatérales du néocortex, on note une activité d'amassage plus importante chez les rats (qu'ils soient préalablement privés de nourriture ou non), par rapport au groupe contrôle.

Cependant, si la lésion est pratiquée au niveau de l'hippocampe, on n'observe pas de différence significative, ce qui va à l'encontre des observations de Wishart *et al.*

Wallace et Tigner expliquent la contradiction existant entre leurs résultats et ceux de Stamm par le fait que celui-ci utilisait des rats préalablement sélectionnés pour leur grande propension à l'amassage, et donc chez lesquels il était difficile de voir apparaître une augmentation considérable, après opération (sans que cela explique la raison de la diminution).

b. chez le hamster

1. Effet des stimulations cérébrales

Malan [cité par Canguilhem *et al.*, 1972 (p. 1071)] observe que le hamster d'Europe (*Cricetus cricetus*) est incité à introduire de la nourriture dans ses abajoues, à la suite d'une stimulation au niveau de la région des corps mamillaires, et à les vider dès que la stimulation cesse.

2. Effet des lésions

Rook (1974) arrive à la conclusion que la destruction totale de l'aire septale entraîne une diminution significative de l'amassage chez les hamsters lésés par rapport aux sujets non-lésés, ou opérés sans qu'une lésion ne soit pratiquée, ou lésés partiellement au niveau de cette aire.

Ils trouvent également que les sujets lésés au niveau des noyaux médian et dorsal amassent significativement moins que ceux lésés au niveau d'autres noyaux de cette même aire septale.

Canguilhem *et al.* (1977) pratiquent sur le hamster d'Europe (*C. Cricetus*), des lésions du faisceau noradrénergique ascendant ventral (localisées de part et d'autre de la partie ventrale, à hauteur du noyau dorsal du raphé).

Ils observent, chez les sujets dont les lésions sont les plus ventrales et les plus postérieures, un curieux phénomène qu'ils dénomment « engrangement ».

Celui-ci est caractérisé par le fait que « les animaux remplissent leurs abajoues avec tout

ce dont ils disposent dans leur cage : paille, tourbe, crottes». Le remplissage ne cesse que lorsque les abajoues sont remplies, les quantités variant de 60g à 110 g. Ces sujets, ne vidant jamais leurs abajoues spontanément, sont de ce fait incapables de s'alimenter.

De plus, l'engrangement reprend aussitôt que les expérimentateurs vident les abajoues des animaux.

Ce comportement devient cependant plus sélectif (pastilles uniquement) au bout de 10 à 15 jours après l'opération, pour revenir à un amassage normal au bout de 3 semaines. Les auteurs remarquent également que ce phénomène est suivi d'hyperphagie et d'obésité, mais uniquement lorsque les lésions sont pratiquées aux époques où les sujets témoins engraisent (notamment au printemps).

Ces chercheurs émettent l'hypothèse de l'existence d'un lien entre le phénomène d'engrangement et la chute du taux de noradrénaline provoquée par la détérioration de fibres du faisceau noradrénergique ventral, provoquée par les lésions.

Discussion

La différence existant entre l'amassage observé chez le rat et celui observé chez le hamster apparaît plus clairement, nous semble-t-il, à la suite de ces diverses conclusions.

Il semble que les lésions ou les stimulations effectuées sur le rat et mettant en lumière le rôle inhibiteur du cortex et celui, facilitateur, de l'hypothalamus latéral et de l'hippocampe, montrent toutes l'existence d'un lien, plus ou moins étroit, entre le comportement d'amassage et celui de nourrissage.

Par contre, celles effectuées sur le hamster, même si les régions impliquées diffèrent sensiblement, entraînent toutes des conséquences ayant un rapport direct avec le comportement d'amassage lui-même.

Il est bien entendu cependant que tant que les interventions n'auront pas été pratiquées dans les mêmes structures chez les deux espèces, il sera impossible de tirer des conclusions définitives.

1.1.4 CONCLUSION

Nous avons cherché à ce que cette revue de littérature soit la plus complète possible afin de mettre en évidence le nombre de voies dont l'exploration été tentée, l'ingéniosité des chercheurs, mais également les faiblesses de certains schèmes expérimentaux ou l'aspect abusif de certaines interprétations.

Les résultats de beaucoup de ces expériences portant sur le rat, auraient pu rester enfouis dans les archives de la psychologie pour n'en être ressortis qu'à titre anecdotique. En effet, les contradictions existant entre beaucoup d'entre eux, qui sont, selon nous, inhérentes à la méthode employée, demandaient un éclairage nouveau, que les chercheurs des années 1960 n'ont pas voulu ou n'ont pas pu apporter.

Or, voici qu'au cours des dernières années, le sujet soulève un regain d'intérêt, principalement de la part des psychophysiologistes.

Ces derniers reprennent le même rat de laboratoire et, en asseyant leurs bases sur les premières études à peine dépoussiérées, repartent à la recherche de facteurs

(cérébraux, cette fois) qui pourraient expliquer ce comportement d'amassage.

Il semble cependant, comme nous avons pu le voir dans les dernières pages, que pour ceux-ci, l'activité, consistant chez le rat albinos à ramener quelques pastilles dans sa cage soit vue, ainsi qu'il y a quarante ans, comme un comportement en soi, pouvant être étudié comme tel, et dont la généralisation des modalités d'apparition aux autres espèces amasseuses ne semble pas faire de doute. Or qu'en est-il ?

Tout d'abord, comme nous avons pu le remarquer, parler d'un comportement d'amassage sans l'envisager dans le cadre de l'économie d'une espèce est un non-sens. Un rat n'est pas une souris et encore moins un hamster. Vouloir amalgamer, dans un même champ d'exploration, l'activité de l'un ou l'autre, pour la simple raison qu'il s'agit chez chacun d'eux d'un transport de matériel à la cage, relève d'une vision quelque peu simpliste.

Mais, que sait-on de ces espèces ou, en tout cas, de leurs ancêtres vivant à l'état sauvage ? Rien, semble-t-il, si on examine la bibliographie de la plupart des auteurs, ou en tout cas rien qui semble valoir la peine d'être relevé. Les chercheurs se contentent de se citer l'un l'autre, sans jamais aller fouiller du côté des rapports de naturalistes afin de voir si, par hasard, une observation n'aurait pas été faite sur le terrain.

Et pourtant ces données existent, depuis 1932, pour le hamster doré (Aharoni, 1932 ; Ben Menaheim, 1934 ; Adler, 1948), et au moins depuis 1948, en ce qui concerne le rat sauvage (Pisano et Storer, 1948 ; Steiniger, 1951).

Elles permettent notamment de distinguer, de façon nette, le comportement d'un Cricétidé tel que le hamster, un hibernant nanti d'abajoues et dont l'amassage est, avec la reproduction, l'activité essentielle du cycle annuel⁸, de celui des Muridés, tels la souris et le rat.

En ce qui concerne la première (*Mus musculus*), on connaît peu de choses, mais aucune observation n'a été faite, sur le terrain, à notre connaissance, qui fasse état d'un quelconque amassage chez cette espèce.

Les deux espèces de rats, le rat noir (*Rattus rattus*) et le surmulot, ou rat brun (*R. norvegicus*), elles ont par contre fait l'objet de recherches plus systématiques. Steiniger (1950) a notamment montré que l'on rencontre trois espèces de terriers chez *R. norvegicus*, lorsqu'il vit en colonie. Un premier type est constitué par un réseau «résidentiel», relativement étendu et qui appartient à la colonie. On trouve, en second lieu, une série d'autres petits terriers-refuges qui sont utilisés comme retraites temporaires en cas de danger. Quant au troisième type, il consiste en un terrier servant de réservoir à nourriture pour la colonie et est creusé, le plus souvent, près de la zone principale de nourrissage. De la nourriture est parfois emportée par un individu, à partir de cette réserve, afin d'être consommée dans le terrier individuel.

Pisano et Storer (1948) ont décrit, de façon très précise le terrier individuel de *R. norvegicus*, ainsi que ses habitudes alimentaires et de nourrissage. Ils font d'abord remarquer que, dans chacun des 34 terriers explorés, ils n'ont pas trouvé trace de

⁸ Les paysans syriens rapportent qu'il n'est pas rare de trouver dans le terrier du hamster doré (*Mesocricetus auratus*) des quantités de froment pouvant remplir un sac (*a sack*). [Murphy, 1951 (cité par Lanier *et al*, 1974)].

stockage de nourriture.

Par contre, à quelques centimètres de l'entrée du terrier, ou plus rarement dans une excavation proche de l'entrée, on trouve des stations de décortilage (*shucking stations*) dans de petites dépressions environnées de végétation. Ces dernières correspondent à des espèces de poubelles (*kitchen midden*) dans lesquelles s'entassent les reliefs des différents repas (barbes d'orge, épis de froment dépouillés de leurs graines, etc.). Pisano et Storer notent à ce sujet qu'après s'être rempli la gueule de grains ou avoir cueilli un épi bien chargé, le rat retourne à sa station de décortilage, afin d'y consommer son butin en toute sécurité⁹. Tout en guettant les alentours, il s'assied sur son arrière-train, agrippe la tige avec les pattes antérieures, et consomme les graines après avoir décortiqué l'épi de façon systématique. De ces nourrissages répétés à la station de décortilage, résulte ainsi un tas de débris s'étendant sur une superficie de 4 à 7 dm².

Ewer (1968) note que, chez *R. rattus*, observé en Afrique, le comportement de transport au terrier dépend de la taille des aliments disponibles. S'il s'agit de graines (de maïs par exemple) ou d'aliments de petite dimension, les plus hardis les consomment sur place, alors que les plus farouches se réfugient sous les branches de l'arbre le plus proche. Mais, dès qu'il s'agit d'aliments plus importants (morceaux de manioc, etc.), même les animaux les plus audacieux retournent à l'aire du toit sous lequel le nid est situé.

Ces quelques données nous permettent de mieux comprendre les contradictions relevées entre les résultats des chercheurs, à propos des animaux de laboratoire.

Elles nous font tout d'abord voir l'énorme différence existant entre le comportement d'amassage du hamster (et de la plupart des espèces amasseuses) et celui du rat.

Il est normal que le hamster amasse en toute occasion, si les séances lui sont « comptées », ou selon un rythme circadien, si l'accès aux réserves est constant.

Nous comprenons mieux également l'agressivité extériorisée par nos hamsters, animaux essentiellement individualistes, lorsqu'ils se sont retrouvés à plusieurs pour un seul distributeur.

Il en va tout autrement du rat. Pour ce dernier, en effet, le fait de ramener la nourriture à l'entrée du terrier (ou de la cage) ne débouche aucunement sur un stockage à plus ou moins long terme. Il s'agit plutôt, soit de la possibilité de consommer la nourriture en plus grande sécurité (ce qui rejoint l'hypothèse de Bindra, 1948), soit de la stocker dans un terrier communautaire. Ceci explique donc l'apparente indifférence des rats amasseurs-centraux vis-à-vis du « pillage » de leurs réserves par les rats amasseurs inter-cages [voir Miller et Postman (1946) dans § 1.1. 3.15].

Pour Ewer (1968), le comportement du rat en cage ne constituerait qu'un aspect tronqué de celui rencontré chez le rat sauvage, vivant en colonie. L'amassage de nourriture que le rat de laboratoire effectue de l'assiette à sa cage correspond plus, selon elle, à celui

⁹ Burton (1976) rapporte que le surmulot emporte la nourriture, en la traînant ou en la tenant entre ses pattes de devant. Il ajoute qu'il lui a été rapporté que deux rats pouvaient joindre leurs efforts pour transporter un œuf, sans toutefois qu'il existe de preuve scientifique à ce sujet.

D'un autre côté, Steiniger (1950) note que *R. norvegicus* ramène au terrier quatre fois plus de nourriture qu'il ne peut en manger, lorsque celle-ci est abondante, mais que, par contre, il peut rester plusieurs jours au terrier, sans sortir, au moment des gelées.

effectué du terrier-réservoir au terrier individuel. Il ne s'agit pas là réellement d'amassage, à proprement parler, puisque dans la nature, celui-ci est constitué uniquement par le transport de nourriture de l'aire de nourrissage au terrier de stockage de la colonie.

Il semblerait donc que l'amassage chez le rat de laboratoire soit un comportement bâtard, dans lequel se trouve une combinaison de deux composantes. Ceci rend la situation des plus confuses et fait de cet animal un sujet peu adéquat pour tenter d'isoler les facteurs qui interviennent dans le déclenchement et/ou la modulation du comportement d'amassage.

Il est d'ailleurs étonnant qu'une note de Myers (1960), n'ait pas retenu l'attention des chercheurs, à l'époque. Ce dernier faisait état de l'amassage de nourriture, par des rats placés dans une situation de conditionnement opérant dans laquelle la cage expérimentale, avec levier, était reliée à la cage d'habitat.

Soumis à diverses périodes de privation (24, 48, 72 h.) et différents programmes de renforcement (CRF, VI, FI et FR), un certain nombre de rats (M sur 8), commençaient à stocker des pastilles (91 mg), après en avoir consommé quelques-unes auprès de la cupule. Myers notait cependant que le débit de réponses diminuait fortement pour cesser totalement, lorsque une certaine quantité de pastilles avaient été consommées, dès le retour de l'animal dans sa cage.

Cette observation confirme bien le fait que l'amasement de pastilles, effectué par le rat, n'en est qu'un à court terme.

Nous ne nous attarderons donc plus sur les liens existant (ou non) chez le rat entre la motivation de faim et celle à la base de l'amassage.

Il nous semble que la plupart des expériences pratiquées sur cet animal, (principalement celles portant sur la privation et celles axées sur l'étude de facteurs corticaux) ont montré combien la motivation à l'amassage constituait, chez cette espèce, par rapport à celles qui sont véritablement amasseuses, un prolongement de celle de la faim, pour ne pas dire qu'il s'agit d'un seul et même système motivationnel.

Les remarques qui viennent d'être formulées nous renforcent dans cette idée et nous amènent à mettre en garde ceux qui voudraient envisager l'activité d'amassage, telle qu'elle se présente chez le rat, comme un modèle dont les caractéristiques pourraient être facilement transposées aux autres espèces.

1.2 L'AMASSAGE EN MILIEU NATUREL

1.2.1 PRÉSENCE DU COMPORTEMENT DANS LE RÈGNE ANIMAL

On a souvent tendance à associer le comportement d'amassage, uniquement à l'ordre des Rongeurs. Or, de nombreuses observations de terrain rendent compte du fait qu'il s'agit là d'une activité relativement répandue dans le monde animal¹⁰.

¹⁰ Nous n'aborderons cependant pas ici le cas des Invertébrés, et notamment celui des Insectes sociaux.

Il semble même qu'on la rencontre chez certains oiseaux. Les pics de Californie (*Melanerpes formicivorus*), emmagasinent des glands dans des trous qu'ils creusent dans les arbres (Stone, 1951), alors que d'autres accumuleraient des graines dans des hampes d'agaves qui ont fleuri (Joubin et Robin, 1923).

Des observations semblables ont été faites sur des espèces originaires d'Océanie.

Ces cas d'oiseaux amasseurs sont cependant beaucoup moins courants que ceux rencontrés chez les Mammifères. Chez ces derniers, nombreux sont les Ordres au sein desquels des espèces ont inscrit le comportement à leur répertoire.

Chez les Carnivores, l'amassage dispersé semble être le propre de la plupart des espèces de Canidés. L'enfouissement par le loup (Crisler, 1959) ou par le fennec (Gauthier-Pilters, 1962) du surplus de nourriture provenant de proies tuées en excès, en sont des exemples. D'un autre côté, une observation faite par Tinbergen (1965) sur le renard (*Vulpes vulpes*) enfouissant dans le sable des œufs de mouettes prêts à éclore, qu'il ne déterrera qu'à la mauvaise saison, avait déjà été effectuée sur le coyote à propos des œufs de canards (Sooter, 1946).

Chez les Insectivores, on le rencontre entre autres chez la taupe (*Talpa europea*) qui amasse des vers de terre dont elle a préalablement sectionné une des extrémités afin d'en assurer la conservation (Godfrey et Crowford, 1960). Quant à la grande musaraigne (*Blarina brevicauda talpoides*), elle stocke principalement des escargots et des scarabées (Ingram, 1942).

On connaît même une espèce amasseuse chez les Lagomorphes. Il s'agit d'un membre de la famille des Ochotonidés, le pica (*Ochotona pricei*) qui, de la même façon que certains Rongeurs, emmagasine du foin qu'il a préalablement fait sécher, selon une technique élaborée (Formazov, 1966).

Mais c'est effectivement chez les Rongeurs que l'amassage est, sans contredit, le plus répandu et le plus diversifié, comme un survol du tableau I permet de s'en rendre compte.

Sur 32 familles représentées actuellement dans le monde, 11 comptent, en leur sein, des espèces principalement amasseuses de nourriture et 2 autres, des espèces qui engraisent à l'automne, mais se livrent parfois au stockage de graines ou d'herbes¹¹.

Les familles dans lesquelles l'amassage de nourriture s'est le plus développé sont

- celle des **Cricétiés**, dont le hamster est l'exemple le plus célèbre, mais dans laquelle on rencontre également les souris nord-américaines (*Peromyscus spp.*) bien connues pour les réserves qu'elles constituent,
- celle des **Hétéromyidés**, qui est une famille essentiellement nord-américaine dont la quasi totalité des représentants sont des amasseurs de premier plan (*Dipodomys ingens*, cité dans l'introduction, appartient à ce groupe),

¹¹ On ne sait pratiquement rien d'une bonne dizaine de familles (notamment originaires d'Afrique et d'Amérique du Sud).

TABLEAU I

Présence de l'amassage (__) et/ou de l'engraissement pré-hivernal (++) dans les familles et sous-familles de l'ordre des Rongeurs.

ORDRE des RONGEURS [selon <i>Mammal Species of the World</i> (MSW) 2005]							
SOUS-ORDRE	SUPER-FAMILLE	FAMILLE	S/FAMILLE	GENRE	NOM VERNA-CULAIRE	DISTRIBU-TION	R é f
CASTORIMORPHA		<u>Castoridae</u> <u>Geomyidae</u> <u>Heteromyidae</u>		Castor Geomys Dipodomys	Castor Gaufre Rat- kangourou	Amér. N	5 1 4
		Bathyergidae Caviidae Chinchillidae Agoutidae Erethizontidae <u>Hystricidae</u> Mycastoridae <u>Octodontidae</u>		Chinchilla Erethizon Hystrix Mycastor Octodon	Rat taupe Cobaye Chinchilla Agoutis Porc-épic Porc-épic Ragondin Octodon	Eur. Afrique Amér. S Amér. S Amérique N. monde A. monde Amér. S Amér. S	1
MYOMORPHA	DIPODIDEA	Dipodidae	Allactaginae Sicistinae	Sicista	Gerboise Siciste	Hémisph. N	
	MUROIDEA	<u>Cricetidae</u>	<u>Cricetinae</u>	Cricetus Mesocricetus	Hamster	Europe	1
		<u>Muridae</u>	<u>Gerbillinae</u>	Gerbillus Meriones Micromys	Gerbille	Proche- Orient	4
			<u>Murinae</u>	Mus Rattus Spalax	Rat des moissons Souris Rat Rat taupe	Eurasie Ancien monde E. Méditer.	5 5
		<u>Spalacidae</u>	<u>Spalacinae</u>				
SCIUROMORPHA		Aplodontidae		Aplodontia	Castor des montagnes	Amér. N	
		<u>Gliridae ++</u>	<u>Glirinae ++</u>	Glis Eliomys Muscardinus	Loir Lérot Muscardin	Eurasie	
		<u>Sciuridae ++</u>	<u>Sciurinae ++</u>	Sciurus Tamiasciurus Glaucomys Pteromys	<i>Ecureuils arboricoles</i> <i>Ecureuils volants</i> <i>Ecureuils asiatiques élégants</i>	Europe Amér.N Amér. N Hémisph. N Asie	4
			<u>Callosciurinae</u>		<i>Ecureuil géant</i> <i>Ecureuils terrestres</i> Marmotte Spermophile	Malaisie Amér. N Am. N- Asie Hémisph. N Amér. N Afrique	
			<u>Ratufinae</u> <u>Xerinae ++</u>	Ratufa Tamias Eutamias Marmota Spermophilus Xerus			

[Références : 1. Ewer (1968) 2. Eibl-Eibesfeld (1963) 3. Morris (1962) 4. Cade (1963) 5. Burton (1976) 6. Clark & Gay (1976) 7. Flemming & Bown (1975)].

- celle des **Sciuridés**, sur laquelle nous reviendrons dans la deuxième partie, et qui est sans doute celle chez laquelle le comportement s'est le plus diversifié.

Les membres de ces trois familles hibernent pour la plupart, pendant les grands froids, même si certaines espèces amasseuses passent cependant la mauvaise saison sans entrer en léthargie, comme c'est le cas du castor des montagnes (*Aplodontia rufa*), de

nombreuses espèces de campagnols, membres de la famille des Microtidés, et du castor (*Castor fiber*) qui empile des tas de branches sous l'eau, près de l'entrée de sa hutte, avant la mauvaise saison.

D'autres enfin, tels les Graphiurinéés, sous-famille africaine appartenant à la famille des **Gliridés** (dont les cousins nordiques engraisent à l'automne), certains **Sciuridés africains** (*Xerus spp.*), certains **Hétéromyidés** d'Amérique centrale, ainsi que le porc-épic africain (*Atherurus africanus*), ou encore l'agouti sud-américain, semblent avoir développé, de leur côté, un comportement d'amassage en rapport, dans ce cas, avec la production saisonnière de graines.

On remarque donc que la plupart des espèces vivant dans les zones où les saisons sont bien marquées (régions tempérées froides, régions arctiques et déserts) ont adopté ce comportement. Nous reviendrons, dans la dernière partie de cette étude, sur la valeur adaptative de l'amassage en relation avec le climat.

A titre indicatif, il est cependant intéressant de noter (voir le tableau II) jusqu'à quel point cela se vérifie parmi les espèces européennes de Rongeurs, dont la quasi-totalité d'entre elles amassent d'une façon ou d'une autre (graisse ou nourriture).

De nombreux points obscurs subsistent en ce qui a trait au comportement de plusieurs espèces nord-américaines et asiatiques. Il semble cependant que la tendance qui se dégage des observations effectuées jusqu'à présent, va dans le sens d'une généralisation de l'amassage chez un grand nombre d'espèces.

1.2.2 RECHERCHES DE LABORATOIRE SUR DES ESPÈCES SAUVAGES

Très peu de recherches ont été entreprises en laboratoire par des biologistes, qui aient un rapport direct avec le comportement d'amassage.

En effet, autant les psychologues semblent ignorer le rapport existant entre cette activité et certains événements du cycle saisonnier (notamment l'hibernation) et l'étudient hors contexte, autant les biologistes se spécialisant dans l'étude de l'hibernation semblent nier la finalité de l'activité de stockage de nourriture, chez les espèces qui s'y livrent dans la nature. Celle-ci est rarement vue en tant que facteur, sinon déclenchant, du moins modulateur de l'entrée en léthargie.

Cela tient probablement au fait que les premiers hibernants qui ont été étudiés en laboratoire (la marmotte par Dubois, en 1896, et les spermophiles ainsi que le loir et le lérot par Kayser, en 1939), appartenaient à des espèces engraisant considérablement à l'automne au lieu de constituer des réserves. On se contentait donc de leur fournir de la nourriture à satiété dans la cage en attendant qu'ils hibernent en chambre froide ou ailleurs. Il semble que cette habitude se soit maintenue lorsque des espèces telles que le hamster ou le suisse ont été étudiées à leur tour.

Les données sur l'amassage, en rapport avec l'hibernation, sont donc très rares. Nous n'avons relevé dans la littérature que 8 études analysant le phénomène chez des espèces sauvages (dont 2 études portant sur des espèces non hibernantes).

TABLEAU II

Présence de l'hibernation, de l'amassage et/ou de l'engraissement pré-hivernal chez les Rongeurs européens.

FAMILLE	ESPÈCE	NOM VERNACULAIRE	HABITAT	Hibernation	Engrais. pré-hivernal	Transp. de nourrit.	Amassage	R é f
CRICETIDÉS	<i>Arvicola terrestris</i>	Rat taupier	Terrier			X		1
	<i>A. amphibius</i>	Campagnol d'eau	Terrier			X	X herbe	3
	<i>A. sapidus</i>	Rat d'eau	Terrier			X		1
	<i>Clethrionomis rutilus</i>	Campagnol boréal	Terrier			X	X ?	3
	<i>C. glareolus</i>	C. roussâtre	Terrier			X	X ?	3
	<i>C. rufocanus</i>	C. gris-roux	Terrier			X	X ?	3
	<i>Cricetus cricetus</i>	Hamster d'Europe	Terrier	X	X	X	X	1
	<i>Cricetulus migratorius</i>	Hamster migrateur	Terrier	X	X	X	X	3
	<i>Dierostonyx torquatus</i>	Lemming arctique	?			?		
	<i>Dolomys milleri</i>	Campagnol de Nehring	Terrier			X	X herbe	3
	<i>Lemmus lemmus</i>	Lemming des toundras	Terrier			?		
	<i>Microtus agrestis</i>	Campagnol agreste	Terrier			X	X	3
	<i>M. arvalis</i>	C. des champs	Terrier			X	X	3
	<i>M. guentheri</i>	C. méditerranéen	Terrier			X	X	3
	<i>M. nivalis</i>	C. des neiges	Terrier			X	X	3
	<i>M. ratticeps</i>	C. économe	Terrier			X	X	3
	<i>M. nivalis</i>	C. des neiges	Terrier			X	X	3
	<i>M. ratticeps</i>	C. économe	Terrier			X	X	3
	<i>Myopus schisticoler</i>	Lemming des forêts	Terrier					
	<i>Pitymys subterraneus</i>	Campagnol souterrain	Terrier			X	X	3
<i>P. savii</i>	C. de Savi	Terrier			X	X	3	
<i>P. duodecimcostatus</i>	C. provençal	Terrier			X	?		
GLIRIDES	<i>Dryomys nitedula</i>	Lérotin	Dans arbres	X	X	X	X ?	3
	<i>Eliomys quercinus</i>	Lérot	Trou entre les racines	X	X	X	X	1
	<i>Glis glis</i>	Loir gris	Dans arbres	X	X	X	X	1
SCIURIDES	<i>Muscardinus avellanarius</i>	Muscardin	Dans tronc pourri	X	X	X		2
	<i>Marmota marmota</i>	Marmotte	Terrier	X	X			4
	<i>Pteromys volans</i>	Polatouche	Dans arbres	X		X	X	3
	<i>Sciurus vulgaris</i>	Ecureuil d'Europe	Dans arbres			X	X	6
	<i>Spermophilus citellus</i>	Spermophile d'Europe	Terrier	X	X	X	X	3
	<i>Spermophilus suslicus</i>	Spermophile tacheté	Terrier	X	X	?	?	

CASTORIDES	<i>Castor fiber</i>	Castor	Terrier			X	X bran- chage	3
DIPODIDES	<i>Sicista betulina</i>	Siciste des bouleaux		X	X ?	X ?	X ?	
	<i>S. subtilis</i>	S. des steppes		X	X ?	X	X	3
MURIDES	<i>Apodemus sylvaticus</i>	Mulot sylvestre	Terrier			X		
	<i>A. flavicollis</i>	Mulot sylvestre				X		
	<i>A. agrarius</i>	M. rayé	Terrier			X ?		
	<i>Micromys minutus</i>	Rat des moissons	Terrier			X	X	3
	<i>Mus musculus</i>	Souris domestique				X ?		
	<i>Rattus rattus</i>	Rat noir	Terrier			X		3
	<i>R. norvegicus</i>	Surmulot	Terrier			X	Xcom mun.	5
	<i>Spalax leucodon</i>	Spalax de Hongrie				X	X	3
	<i>Spalax microphthalmus</i>	Spalax zemni				X	X	3
HYSTRICIDES	<i>Hystrix cristata</i>	Porc-épic à crête						

[Références : 1. Ewer (1968) ; 2. Eibl-Eibesfeld (1963) ; 3. Morris (1962) ; 4. Cade (1963) ; 5. Burton (1976) ; 6. Clark & Gay (1976)].

Dans les lignes qui suivent, nous passerons ces recherches en revue, en les regroupant selon les familles étudiées.

1.2.2.1 LES CRICÉTIDÉS

a. *Mesocricetus auratus* (Hamster doré)

Une des rares équipes de chercheurs à s'être penchées sur les relations existant entre l'hibernation et l'amassage chez le hamster, est celle de Lyman et ses collaborateurs (de 1948 à 1955).

Celui-ci a notamment tenté de comparer l'entrée en léthargie de cette espèce amasseuse de nourriture avec celle d'un Sciuridé, *Spermophilus tridecemlineatus*, engraisant à l'automne (Lyman, 1954).

Il note que le spermophile hiberne après un séjour de 24 h dans une chambre froide (5°C) pour des durées allant de 60 à 120 jours. Il ne mange quasiment rien au cours de ses réveils périodiques, l'énergie étant prise à même les réserves de graisse.

Quant au hamster, Lyman constate que l'entrée en léthargie est considérablement retardée, en chambre froide, si l'animal se trouve dans l'impossibilité d'amasser (pour 6 sujets dans ce cas, la durée moyenne de l'exposition au froid, avant qu'ils ne tombent en hibernation, est de 97 jours, alors qu'elle n'est que de 56 jours pour le groupe contrôle).

D'un autre côté, la possibilité laissée au hamster d'utiliser une roue à activité, en chambre froide, a pour effet, non seulement de retarder, mais même d'inhiber l'entrée

en hibernation (1 sujet seulement sur 9, placés dans ces conditions, entre en léthargie, après 1 an d'exposition au froid).

Lyman conclut que cette difficulté à hiberner, lorsqu'il n'y a pas eu stockage préalable de nourriture, prémunit le hamster contre le danger de mort qui consisterait, chez cet animal qui n'engraisse pas, à affronter la période de léthargie, sans possibilité de se nourrir au cours des réveils périodiques.

Nous ajouterons que, selon nous, le rôle inhibiteur de l'activité dépensée dans la roue peut s'expliquer par le besoin existant chez l'animal amasseur, de développer une activité exploratoire intense débouchant sur l'accumulation de réserves. Elle se trouverait, ici, tronquée dans sa finalité. Nous reviendrons sur cette interprétation lorsque nous analyserons nos propres résultats.

b. *Peromyscus spp.*

Lynch *et al.* (1973) ont exposé, pendant 6 semaines, 4 groupes de souris à pattes blanches (*P. leucopus*) à des conditions différentes d'éclairage [LD (*Light/Darkness*) 16:8] et (LD 9:15) et de température (26°C et 5°C) pour chacun d'eux. Ils permettent ensuite à leurs sujets d'amasser pendant 3 jours consécutifs, à partir d'une provision de 40 grammes de graines de soja éparpillées quotidiennement dans la cage. Les quantités restantes sont pesées chaque jour afin d'établir le niveau d'accumulation de chacun des groupes.

Les chercheurs arrivent à la conclusion que les souris exposées à de courtes photopériodes accumulent de plus grandes quantités de graines (22 g contre 5 g) et consomment moins de nourriture.

Celles qui sont exposées au froid, n'accumulent, par contre, pas plus que celles acclimatées au chaud, mais consomment plus de nourriture.

Il semblerait donc que ce soit le raccourcissement de la photopériode qui ait une influence sur le comportement d'accumulation, chez cette espèce,

Barry (1976) étudie, dans un appareillage à allée (voir Wolfe, 1939), les différences existant entre deux sous-espèces, l'une nordique et l'autre vivant dans le sud, de chacune des deux espèces *P. leucopus* et *P. maniculatus*.

Il trouve que les sous-espèces originaires du nord accumulent plus (4 pastilles contre 2 pastilles) lorsqu'elles sont exposées au froid (7°C) ainsi qu'à une courte photopériode (LD 9:15) qu'au chaud (27°C) et à une longue photopériode (LD 15:9).

Il semble cependant que la température exerce une plus grande influence que la photopériode sur la sous-espèce nordique de *P. leucopus*, alors que l'inverse se produit chez celle de *P. maniculatus*.

Ceci entre cependant partiellement en contradiction avec les résultats obtenus par Lynch *et al.*, dans l'expérience relatée précédemment.

Entretemps, Lanier *et al.* (1974) ont tenté de comparer l'accumulation chez 7 espèces de Cricétidés (*Mesocricetus auratus*, *Peromyscus spp.*, *Meriones unguiculatus*, *Signodon hispidus* et *Oryzomys palustris*), ainsi que chez 3 espèces de Microtidés (*Microtus spp.*). Ils ont également utilisé l'appareillage de Wolfe (1939) et ont soumis leurs sujets à une séance quotidienne d'une heure pendant 16 jours.

Les résultats sont relativement peu convaincants. En effet, alors que 7 de ces espèces sont connues comme étant accumuleuses de nourriture, dans leur milieu naturel (2 autres

n'ayant fait l'objet d'aucun rapport), les auteurs n'obtiennent des résultats significatifs que pour 2 espèces de *Microtus* et, bien entendu, pour le hamster. Même *Peromyscus leucopus*, ayant pourtant fourni des données dans ce sens, dans les deux expériences relatées ci-dessus, ne fait preuve d'aucun amassage dans l'étude de Lanier *et al.*

1.2.2.2 LES HÉTÉROMYIDÉS

On ne sait pratiquement rien sur les membres de cette famille américaine, en ce qui a trait à leurs modalités d'hibernation (ou d'estivation) et surtout d'amassage. Pourtant, les quelques observations qui ont été effectuées (Scheffer, 1958 ; Bartholomew et Cade, 1957 ; Tucker, 1962) semblent indiquer qu'il s'agit là d'espèces ayant particulièrement développé l'activité de stockage de nourriture et qui entrent en léthargie dès que la température ambiante devient trop basse.

Liomys salvini et *Heteromys desmaretianus* sont les seules espèces, à notre connaissance, dont le comportement d'amassage proprement dit ait été étudié en laboratoire.

Il s'agit là de 2 espèces habitant les régions arides et semi-arides d'Amérique centrale.

Fleming et Brown (1957) ont testé les sujets de chacune des espèces en les plaçant, pendant 5 jours, dans une cage de 1 m² de superficie dans le coin de laquelle a été déposée une assiette remplie de graines de tournesol.

Les auteurs arrivent à la conclusion que l'amassage est très développé chez l'une comme chez l'autre espèce et qu'il n'y a pas de différence dans les quantités amassées par *L. salvini*, originaire d'un milieu à production saisonnière de graines, et celles stockées par *H. desmaretianus*, vivant dans un milieu dont la production de graines s'étend sur presque toute l'année.

1.2.2.3 LES SCIURIDÉS

a. *Glaucomys volans* (Polatouche ou écureuil volant)

Muul (1970) a étudié les modalités d'amassage chez cette espèce non hibernante, dont les membres se regroupent parfois à plus de vingt dans la même niche, durant les mois d'hiver, après avoir constitué des réserves considérables de fruits à coques.

Il place 4 groupes de sujets, dans des cages, dans le coin desquelles il dépose un tas de noix et soumet pendant plusieurs mois chacun de ces groupes à des températures et des photopériodes différentes. Chaque jour, il enlève les noix amassées la veille, pour fin de comptage.

Il arrive à la conclusion que la photopériode constitue le facteur dont dépendrait le déclenchement de l'activité de stockage de noix, chez le polatouche. Ce facteur assurerait la synchronisation de la recherche active de ces fruits avec l'arrivée de ceux-ci à maturité.

b. *Eutamias ruficaudus* (Tamia à queue rousse)

Quatre de ces animaux sont testés par Lockner (1972). L'habituation à la cage dure 7 jours. Lockner observe alors pendant 5 séances le temps mis par les sujets pour ramener des pastilles de l'assiette à la cage (distancées de 0,5 m), selon qu'ils sont

rassasiés ou affamés. Chaque séance se termine lorsque les 20 pastilles constituant la réserve sont ramenées à la cage d'habitat.

L'auteur conclut que le temps mis pour compléter un parcours est significativement réduit après 23 heures de privation de nourriture.

c. *Tamias striatus* (Tamia rayé ou Suisse)

Brenner et Lyle (1975) sont les seuls auteurs à avoir relaté une étude expérimentale de l'amassage chez le suisse.

Leurs 32 sujets, répartis en 4 groupes, sont placés dans des cages individuelles de quelques dm², les graines étant éparpillées sur le sol.

Leur étude porte sur les rapports existant entre l'amassage et une exposition préalable à une photopériode différente pour chaque groupe (naturelle, LD 12:12, LD 8:16, LD 16:8) pendant un an, à une température constante de 22°C. Pendant la deuxième année, les sujets sont soumis à la photopériode et à la température naturelles. Le contrôle des quantités amassées est alors effectué par pesées hebdomadaires.

Les auteurs notent que la quantité de nourriture amassée est influencée par le conditionnement photopériodique préalable. Ainsi, les animaux ayant été exposés à une période diurne de 8 h amassent significativement plus que ceux exposés à une période de 16 h. Quant à ceux ayant été exposés à une photopériode naturelle, ils amassent plus que ceux exposés à 12 h ou 16 h de lumière.

De plus, le pic d'amassage apparaît en décembre pour les suisses exposés à 8 et 16 h de lumière, en octobre et février pour ceux exposés à une photopériode naturelle, et en novembre pour ceux exposés à 12 h de lumière.

Ils notent également que les quantités présentes dans le nid des femelles, lors des pics, sont significativement plus importantes que chez les mâles (50 à 60 g contre 30 à 40 g). Ils observent aussi que les suisses qui n'hibernent pas, amassent plus que ceux qui hibernent, et que le pic d'activité apparaît plus tard (janvier) chez les premiers que chez les seconds (décembre).

Il faut remarquer que, seulement, deux de ces différences sont statistiquement significatives. D'un autre côté, on demeure perplexe devant le sens à attribuer à un tel schéma expérimental et aux résultats qui en découlent. Quant aux quantités amassées (de 30 à 85 g au moment des pics d'activité), elles reflètent peu la réalité. Nous reviendrons ultérieurement sur cette discussion (voir § 2.2.4)¹².

d. *Eutamias amoenus* (Tamia amène)

Stebbins et Orich (1977) utilisent des cages extérieures, prolongées par un couloir en Y, dont une des branches débouche sur une roue à activité, et l'autre sur une réserve de nourriture (graines de tournesol).

Le nombre de passages dans l'une ou l'autre branche est mesuré à l'aide de cellules photo-électriques.

Les résultats indiquent que le nombre de passages liés à l'activité d'amassage, ainsi que celui de ceux effectués pour se rendre à la roue à activité, atteignent leur maximum durant la période qui s'étend de la seconde semaine d'août au début novembre. Il

¹² Les auteurs ayant également les effets de ces conditions sur l'hibernation, nous reviendrons sur cette partie de l'expérience lorsque nous traiterons du sujet (2.2.6.2).

diminue alors considérablement pour s'annuler au cours des mois d'hiver.

Ce n'est qu'au mois d'avril que l'activité dans la roue redevient semblable à celle déployée en automne. Quant à l'activité d'amassage, elle connaît une recrudescence au mois d'avril, puis s'estompe pour faire place à du simple nourrissage, au cours des mois suivants.

Nous verrons que les histogrammes traduisant l'activité de nos *Tamias striatus* révèlent les mêmes variations saisonnières, aussi bien en ce qui concerne l'amassage que l'activité dans la roue.

Une autre expérience, menée en laboratoire et dans des cages, cette fois, avec l'utilisation de pastilles en guise de nourriture, montre que l'ingestion de celles-ci est significativement plus élevée en août et en septembre qu'au cours de la période allant de novembre à février. Cependant, le poids de l'animal est significativement plus élevé au cours des mois de septembre et novembre qu'au cours du mois d'août.

Il y aurait donc un décalage d'un mois entre le moment de l'ingestion de nourriture et celui de l'augmentation de poids. Nous montrerons plus loin, à partir de nos propres expériences, pourquoi, selon nous, il en va toujours de même dans les expériences faisant intervenir une diète riche en hydrates de carbone [voir notamment 2.2.5 (Panuska, 1959)].

En ce qui concerne, par contre, l'ingestion de celle riche en graisse (graines de tournesol ou autre nourriture proche de celle récoltée par l'animal dans son milieu naturel), l'augmentation de poids n'est pratiquement pas perceptible et, si elle l'est, c'est immédiatement après ingestion (voir Brenner et Lyle, 1975).

1.2.2.4 DISCUSSION

Ce tour horizon des recherches, portant sur l'étude expérimentale d'amassage chez des espèces « sauvages » se livrant à cette activité dans leur milieu naturel, ne permet pas d'émettre de conclusions définitives quant à la nature des facteurs déclencheurs de l'activité d'amassage.

Il semble que, dans certains cas, la photopériode joue un rôle important, mais que celui-ci est plus ou moins modulé par le facteur température, qui peut même parfois devenir prépondérant.

Les résultats sont, en effet, très parcellaires et souvent contradictoires, même en ce qui concerne les études effectuées au sein d'une même famille.

Cette remarque soulève plusieurs questions, notamment en ce qui concerne la validité de telles expériences.

La première critique, qui peut être adressée à la majorité d'entre elles, porte sur la longueur des périodes d'observation. Lynch *et al.* (1973) fondent en effet leurs conclusions sur des résultats obtenus en 3 jours. Barry (1973) y arrive après 7 jours et Lanier *et al.*, après 16 séances d'une heure, alors que Fleming et Brown (1975) concluent après 5 jours, et Lockner (1972) après 7 essais, au cours desquels le sujet peut amasser un maximum de 20 pastilles.

On est en droit, nous semble-t-il, de suspecter le bien-fondé d'une généralisation de ces résultats pour expliquer l'activité telle qu'elle s'extériorise dans la nature, surtout si les résultats obtenus en si peu de temps proviennent, en plus, d'observations faites dans des conditions relativement éloignées de la réalité. Mais c'est en général loin d'être le

cas.

Notre critique à ce sujet porte principalement sur trois aspects :

1. Le type d'appareillage utilisé

Lorsque ce n'est pas une cage de quelques dm² qui est utilisée, c'est le type d'appareillage imaginé par Wolfe (1939) et déjà décrit, à propos des expériences sur le rat et la souris.

Le principe est toujours le même. Une assiette, remplie de nourriture, est placée dans un coin de la cage (ou au bout de l'allée), et l'on calcule chaque jour la quantité qui en a été prélevée par le sujet. Le résultat de ce comptage tient lieu de mesure de la motivation à amasser. Mais est-ce bien sûr ?

Peut-être cette méthode permet-elle de distinguer une espèce amasseuse d'une autre qui ne l'est pas, même si cela n'est pas toujours évident, comme nous l'avons vu avec le rat, ni concluant [voir plus haut Lanier *et al*, 1974]. Mais, en imaginant même que cela le soit, peut-on aller jusqu'à parler de quantification d'une motivation propre à l'espèce, lorsque celle-ci est mesurée chez un animal qui est sorti de son milieu naturel à un certain moment du cycle saisonnier, laissant derrière lui un domaine vital dont il connaît les ressources, et un terrier ou un nid contenant ou non des réserves de nourriture, et qui, après une habituation de quelques jours au laboratoire (rarement plus), est placé dans une cage expérimentale, dans laquelle la seule stimulation est constituée par un tas de nourriture.

Il est d'abord vraisemblable que les conditions de captivité amènent certains individus, ou certaines espèces, plus farouches que d'autres, à se laisser dépérir et donc, *a fortiori*, à ne pas amasser.

Mais en imaginant même que l'animal ait surmonté relativement rapidement sa crainte et semble s'acclimater, deux possibilités existent :

- ou bien la réserve de nourriture est considérée comme faisant partie du « terrier-cage » et n'est donc pas ramenée ;
- ou bien elle est considérée comme extérieure à celui-ci, auquel cas sa valeur de supra-stimulus ne peut-être niée, et l'activité de l'animal n'a que très peu de rapport avec l'état de motivation à l'amassage proprement dit¹³.

Il existe, en effet, très peu d'espèces dont les membres soient capables de demeurer insensibles (même rassasiés) à la possibilité de faire des provisions si aucun effort de recherche préalable ne se révèle nécessaire.

Lorsque l'occasion en est offerte, les non-amasseurs se gaveront jusqu'à satiété, surtout si, comme dans les expériences dont il est question, ils sont sortis de leur contexte habituel pour quelques jours.

Les autres (du chien à l'homme en passant bien entendu par les Rongeurs) en emporteront le plus possible afin de la mettre en sécurité.

Mais un stockage de nourriture effectué dans ces conditions n'a plus beaucoup de rapport avec celui pratiqué par un individu vivant dans des conditions naturelles, dans lesquelles les graines, le plus souvent dispersées sur le territoire, nécessitent un effort

¹³ Il suffit d'ailleurs de déposer, même en été, un tas de graines (arachides ou tournesol), en forêt, pour qu'en l'espace de quelques minutes, il soit emporté, le plus souvent, dans le terrier d'un seul et même animal.

pour être découvertes.

En plaçant le sujet dans un contexte aussi artificiel, on le prive (et on se prive par la même occasion) de l'expression d'un comportement appétitif qui, seul, constitue la preuve de l'existence d'une motivation sous-jacente.

2. Les manipulations

La situation se complique par le fait que, dans la plupart des cas, l'animal est pesé, avant et après l'essai, que la réserve de nourriture est remplacée, et que le nid est souvent fouillé afin de retirer, pour comptage, les provisions qui ont été accumulées. Toutes ces manipulations sont, bien entendu, motivées par le besoin de contrôler les effets des variables impliquées. Il est clair toutefois, que peu d'individus, dans des conditions naturelles, supporteraient ces intrusions continues.

Que penser alors de l'activité de sujets qui ne peuvent y échapper ? La seule méthode qui ait été utilisée pour éviter en partie ces manipulations, et permettre une récolte à long terme de résultats, est celle de Stebbin et Orich (1977), consistant à enregistrer les allées et venues de l'animal à l'aide d'une cellule photo-électrique. Mais, en limitant la mesure à ce type de comptage, les auteurs se privent de tous les renseignements relatifs aux quantités amassées. (1.2.2.3d)

3. Le type de nourriture utilisée

Dans les expériences effectuées sur le rat de laboratoire, comme dans celles portant sur des espèces sauvages, la nourriture est en général constituée de pastilles calibrées (*pellets*) de taille et de poids variés (de 3 g à 12 g). Les raisons pour de l'utilisation d'un tel matériel sont multiples :

a) Il s'agit là d'une nourriture employée pour le nourrissage des animaux.

La force de l'habitude, développée à la suite des premières expériences sur le rat, a amené les chercheurs à continuer à les utiliser pour l'étude de l'amassage.

b) Ces pastilles constituent, selon certains auteurs (et selon les fabricants), une nourriture équilibrée, et donc recherchée par les sujets. Ceci peut être vrai, pour ce qui est du nourrissage.

Pourtant Wolfe (1939), et plus tard Morgan (1943), notaient, en ce qui concerne l'amassage, une baisse dans les quantités amassées par le rat, lorsqu'un supplément constitué d'huile d'olive, par exemple, était ajouté à la ration quotidienne.

c) Pour d'autres chercheurs (Barry, 1976) l'usage de pastilles permet d'éviter l'introduction de la variable constituée par la préférence alimentaire.

Nous croyons cependant que l'utilisation des pastilles fait, au contraire, intervenir cette variable. Certaines espèces dont la diète hivernale est riche en hydrates de carbone consommeront, ou amasseront, plus de pastilles (67% d'hydrates de carbone contre 13% de graisse) que celle dont la diète est riche en graisses¹⁴.

¹⁴ Hanson (1972) note que, chez les petits Rongeurs, herbivores et homéothermes, la diète varie en fonction de la saison et serait riche en protéines en été, et riche en hydrates de carbone en hiver. D'un autre côté, Ashby (1972) indique que, dans la nature, *Apodemus spp.* et *Peromyscus spp.* ont une diète extrêmement riche en protéines et en graisse.

La situation est d'autant moins contrôlée, dans certaines expériences que, de l'avis même de certains chercheurs (Wallace et Tigner, 1972 ; Mull, 1970), les graines amassées sont récupérées par eux dans les nids des animaux, pour être replacées dans l'assiette de départ. Or, Mull (1970) s'est aperçu que lorsqu'il remettait dans le circuit, les noix amassées une première fois par ses écureuils volants, parmi la même proportion de noix non encore utilisées, l'animal stockait presque uniquement ces dernières, qui finissaient par constituer 5/6 des nouvelles réserves de l'animal. La fonction inhibitrice du marquage des aliments amassés nous semble clairement démontrée par cette observation, et nous amène à suspecter les schèmes expérimentaux qui n'en tiennent pas compte.

Ces quelques remarques feront l'objet d'une analyse plus fouillée lorsque nous discuterons et comparerons nos résultats, dans la quatrième partie de ce travail.

Cette revue de littérature avait pour but essentiel de cerner les difficultés qu'entraîne l'étude expérimentale d'un comportement tel que l'amassage.

Les écueils sont en effet nombreux car, selon que l'on situe ses bases dans le même système motivationnel que la faim, ou qu'on le considère comme ayant sa motivation propre ; qu'on l'étudie pour lui-même ou qu'on l'aborde en tant que phénomène connexe de l'hibernation ou de l'estivation ; qu'on l'envisage comme un phénomène global commun à plusieurs espèces ou, au contraire, comme s'exprimant selon des modalités différant d'une espèce à l'autre, l'approche qui en est faite va varier et débouche sur des conclusions forcément opposées.

Comme beaucoup de chercheurs, nous croyons que seule la connaissance approfondie des comportements d'une espèce dans son milieu naturel peut permettre l'élaboration de schèmes expérimentaux capables de cerner et d'éclairer ce qui ne peut l'être par des observations sur le terrain. Si ceci est vrai pour la plupart des activités du cycle annuel de l'animal, ce l'est plus encore en ce qui concerne un comportement aussi complexe que celui d'amassage. Le fait que les circonstances dans lesquelles il s'exprime, ainsi que les motivations qui en constituent le moteur, suscite tant d'interprétations contradictoires, indique combien il est important de l'étudier en rapport avec l'activité globale d'une espèce donnée, surtout en ce qui a trait au moment de l'année au cours duquel il s'extériorise.

Il est capital que la méthode utilisée pour cerner les facteurs externes et internes, qui en sont les déclencheurs ou les modulateurs, utilise les mécanismes mis en branle par l'animal dans son milieu, plutôt que des techniques relativement éloignées de la réalité.

Nous consacrerons donc la deuxième partie de ce travail à une synthèse des connaissances relatives à l'amassage en milieu naturel et aux liens que ce phénomène entretient avec l'hibernation, principalement en ce qui concerne les Sciuridés. Nous aborderons dans cette optique, et de façon plus précise, les données existantes sur l'animal qui fait l'objet de cette étude : le suisse ou *Tamias striatus*.

La troisième partie sera, elle, réservée à la présentation de la méthode utilisée par nous

afin d'explorer les caractéristiques et les modalités de déclenchement du comportement d'amassage chez cette espèce.

2. AMASSAGE ET HIBERNATION

2.0 INTRODUCTION

Une activité qui consiste à amasser des quantités importantes de nourriture peut être envisagée comme une fin en soi, le moment de l'année au cours duquel elle s'exprime avec le plus de force, et qui varie selon les espèces ou selon les latitudes, nous indique clairement qu'elle s'intègre dans le cycle des saisons auquel l'animal participe.

Dans les régions arides, elle coïncide le plus souvent avec l'arrivée des grandes sécheresses et dans les régions tropicales, avec la période précédant la saison des pluies torrentielles. Pour certaines espèces, elle correspond à l'augmentation de température annonçant la période des grandes chaleurs. Pour d'autres, plus nordiques, elle précède l'arrivée des grands froids.

Dans tous les cas, il semble qu'elle constitue une préparation, une mise en condition, permettant à l'organisme d'affronter une pénurie de nourriture apparaissant de façon cyclique, ou un séjour prolongé sous la terre, provoqué par l'incapacité de supporter soit des chaleurs trop fortes (estivation), soit des températures trop basses, et pouvant constituer un danger de mort pour l'animal dépourvu de réserves.

Dans ce dernier cas, ces dernières peuvent être constituées, selon les espèces, soit de graisse accumulée par l'organisme, suite à une ingestion «forcée» de nourriture, soit de provisions stockées dans le nid ou dans des caches.

Chez certaines espèces, la retraite à l'arrivée des grands froids s'accompagne de phénomènes physiologiques particuliers dont notamment une baisse de la température corporelle; l'animal entre alors en hibernation.

A ce propos, Pearson (1960) distingue trois types de réactions.

Tout d'abord, il y a, selon lui, les espèces qui affrontent la saison froide en demeurant actives d'un bout à l'autre, afin de maintenir une température corporelle élevée : ce sont les *homéothermes «obligés»*.

Il distingue ensuite les espèces qui maintiennent une température élevée et ne deviennent hypothermes qu'en cas de froid excessif : ce sont les *homéothermes «tenaces» (stubborn)*.

La troisième catégorie est constituée par les espèces qui tombent en léthargie dès les premières baisses de température : ce sont les *homéothermes «indifférents»*.

La famille des Sciuridés possède des représentants des trois catégories.

Nous tenterons donc, dans les pages qui vont suivre, de faire le tour des stratégies d'amassage utilisées par les membres de cette famille, ainsi que la façon dont ceux-ci utilisent leurs réserves (de nourriture ou de graisse) au cours de la mauvaise saison, en rapport surtout avec le mode d'hibernation qui leur est propre.

2.1 AMASSAGE ET HIBERNATION CHEZ LES SCIURIDÉS

2.1.1 L'AMASSAGE DE NOURRITURE

La famille des Sciuridés est, sans conteste, celle comprenant la proportion la plus

importante d'amasseurs. C'est de plus, en son sein, que l'on rencontre la plus grande diversité dans la manière dont le comportement d'amassage s'exprime. Celui-ci a été développé dans toutes les directions, et le tableau III traduit bien cette réalité¹⁵.

Certaines espèces sont amasseuses de nourriture uniquement, telles que celles des genres *Sciurus*, *Tamiasciurus*, *Pteromys*, *Glaucomys*, *Tamias*, ainsi que certains *Eutamias*, et si d'autres constituent seulement des réserves de graisse (*Marmota*, certains *Spermophilus* et *Cynomys*), quelques espèces d'*Eutamias* et de *Spermophilus* font les deux.

Quelques-unes sont nanties d'abajoues bien développées (*Tamias*, *Eutamias*, *Ammospermophilus* et certains *Spermophilus*). Chez d'autres, celles-ci sont de dimension moyenne (certains *Eutamias*), ou réduites (*Marmota*, *Cynomys*) ou sont complètement absentes (*Sciurus*, *Tamiasciurus*, *Glaucomys*, *Pteromys*).

Les uns cachent la nourriture dans les arbres, d'autres dans leur terrier. Certains l'enfouissent au pied d'un arbre et d'autres la dispersent dans différents endroits du tapis forestier. Quelques-uns même utilisent toutes ces méthodes.

La nourriture amassée consiste le plus souvent en fruits à coque, mais on rencontre certaines espèces amassant en plus des champignons (*Tamiasciurus*), ou des graines (certains *Spermophilus*), ou ne stockant que de l'herbe (*Marmota olympus*).

Si l'on applique enfin la classification de Pearson (1960) aux Sciuridés, on arrive à la répartition suivante:

- les homéothermes obligés : *Sciurus*, *Tamiasciurus* et *Glaucomys*,
- les homéothermes tenaces : *Tamias*, *Eutamias* et *Pteromys*¹⁶,
- les homéothermes indifférents : *Marmota*, *Spermophilus* et *Cynomys*.

Lorsque l'on tente de recouper toutes ces informations, on constate que, en ce qui concerne des espèces hibernantes, une observation mérite d'être faite: les homéothermes tenaces sont pour la plupart des espèces amasseuses de nourriture, alors que les homéothermes indifférents constituent toujours des réserves de graisse auxquelles s'ajoute parfois un stockage peu important de nourriture.

Bien que des exceptions puissent exister à propos du lien entre ces deux catégories et le mode de constitution de réserves, aucune, à notre connaissance, n'a cependant été, jusqu'à présent, signalée dans la littérature.

Nous reviendrons sur cette distinction lorsque, dans la dernière partie, nous envisagerons le comportement d'amassage dans une optique évolutive.

Il est cependant important de souligner cette distinction dès maintenant, car elle permet de mieux éclairer, croyons-nous, la signification du comportement d'amassage de nourriture chez les espèces qui s'y livrent. Celui-ci permettrait notamment à l'animal de rester actif le plus longtemps possible, tant au niveau du sol pendant l'arrière saison, qu'en dessous, alors qu'il peut d'activer autour des réserves constituées. Cette activité

¹⁵ Notre analyse portera uniquement sur les espèces holoarctiques, celles du reste du monde ayant été trop peu étudiées.

¹⁶ Muul et Alley (1963) notent cependant que certains polatouches (*Glaucomys*) peuvent entrer en léthargie plus ou moins complète.

TABLEAU III

Hibernation, amassage de nourriture et engraissement pré-hivernal en relation avec la présence d'abajoues et le type de nourriture recueillie, chez les Sciuridés holoarctiques.

GENRE	NOM VERNACULAIRE	Présence abajoues	Hibernation	Engraissement	Amassage (1)		Nourriture recueillie			Réf.
					C	D	fr. à c. (2)	cér. (3)	Champ (4)	
Sciurus	Ecureuil roux d'Eurasie					X	X			1
Tamiasciurus	Ecureuil roux d'Amérique								X	2, 3
Glaucomys Pteromys	Ecureuils volants		? *		X	X	X			4
Marmota M. olympus	Marmotte	rudiment.	X X	X X				X X		5
Cynomys	Chien de prairie	petite	X ds le nord	X				X		6
Spermophilus	Spermophiles									
s/g Xerospermophilus		petite	X	X				X		7, 8
s/g Ictidomys		moyenne	X	X	X			X		9, 10
s/g Spermophilus		moyenne	X	X	X			X		11
s/g Callospermophilus		bien dével.	X	X	X	X				12 13
s/g Poliocitellus		bien dével.	X	X						14
s/g Otospermophilus		bien dével.	facult.	X	X	X	X			15 16
Eutamias	Tamias	bien dével.	X *	X ?	X	X	X			17
Tamias	Suisse	bien dével.	X *	?	X	X	X			18

*n'hibernent que lorsque les conditions climatiques deviennent défavorables

(1) amassage centralisé (C) ou dispersé (D) ; (2) fruits à coque, noyaux, pépins, etc. ; (3) céréales, parties végétales des plantes, etc. ; (4) champignons

[Références : 1. Eibl-Eibesfeldt (1967) ; 2. Ferron (1974) ; 3. Muul (1970) ; 4. Burton (1976) ; 5. Beltz & Booth (1952) ; 6. Smith (1967) ; 7. Pengelley (1967) ; 8. Hudson (1964) ; 9. Criddle (1939) ; 10. Mrosovsky (1971) ; 11. Shaw (1926) ; 12. Mullaly (1953) ; 13. Heller & Poulson (1970) ; 14. Wade (1930) ; 15. Lindsale (1946) ; 16. Pengelley & Kelly (1966) ; 17. Gordon (1943) ; 18. Gagnon (1978)].

se prolongerait jusqu'à ce que des températures trop basses rendent impossible le maintien de la normothermie (parce que trop coûteux, énergiquement parlant).

Avant de pousser plus avant l'analyse des liens existant entre amassage et hibernation, il nous paraît important de tenter d'effectuer une courte synthèse des données relatives à la léthargie des divers hibernants. Les modifications physiologiques qu'elle entraîne, ou dont elle est la conséquence, ainsi que les modifications comportementales qui y sont liées, seront principalement envisagées à partir des diverses espèces de la famille des Sciuridés.

Ceci permettra de mieux comprendre combien certaines caractéristiques de la léthargie dépendent étroitement de la façon dont la mise en condition s'est effectuée, notamment en ce qui concerne l'amassage.

Il nous sera plus également aisé, par la suite, de situer *Tamias striatus* en tant qu'amasseur hibernant, et de mettre en évidence ce qui le distingue à ce sujet des autres membres de la famille.

2.1.2 L'HIBERNATION

La complexité de ce phénomène est telle que l'accord est encore loin d'être fait sur les mécanismes qui le régissent. Cela est principalement dû au fait qu'une généralisation des données d'une espèce à l'autre semble impossible, chacune d'elles, quand ce n'est pas chaque individu, semblant avoir ses modes propres de réaction.

Un des spécialistes de l'hibernation, Kayser, a longuement étudié (de 1939 à 1974) les modifications physiologiques apparaissant chez l'hibernant. Nous dégagerons ici une synthèse des données accumulées notamment par cet auteur, ainsi que par d'autres¹⁷.

2.1. 2.1 CARACTÉRISTIQUES SUR LE PLAN PHYSIOLOGIQUE

La léthargie consiste en une mise au ralenti des fonctions vitales. Elle constitue même, chez certaines espèces, telle que la marmotte, par exemple, une «véritable régulation à un minimum».

La caractéristique essentielle consiste en une baisse importante de la **température corporelle**, pouvant amener cette dernière jusqu'à un niveau proche de 0°C.

À ce seuil, il existe toutefois, chez l'hibernant en sommeil profond, un mécanisme de «réveil par le froid», régi par «une thermorégulation chimique permettant à l'animal d'augmenter ses échanges (notamment en ce qui a trait à la consommation d'oxygène), lorsque la température du milieu approche de 0°C» (Kayser, 1953). Ce réveil n'est cependant pas automatique, et s'il est le fait de nombre d'entre eux, bien des hibernants meurent, lorsque la température ambiante descend sous 0°C.

Les modifications du **métabolisme des lipides** est surtout le propre des animaux engraisant à l'automne. Il a été noté, par exemple, que la teneur en acides gras du foie

¹⁷ On doit effectivement signaler des chercheurs tels que Suomalainen, Lyman, Strumwasser, Kristofferson, Pengelley, Ficher, Mrosovsky et d'autres, dont les apports à la compréhension du phénomène sont loin d'être négligeables.

de la marmotte à cette époque de l'année, est de l'ordre de 36 % (contre 11,5 % au printemps) [Mayer et Schaeffer, cités par Kayser (1953)].

Le **métabolisme des glucides** est caractérisé, chez les hibernants, par un taux élevé de glycogène dans le foie, ce qui les différencie des homéothermes. Chez ces derniers, le refroidissement provoque une décharge d'adrénaline qui, tout en déclenchant le frisson, augmente la glycémie et diminue en conséquence, les réserves de glycogène du foie. Chez les hétérothermes, au contraire, le refroidissement n'entraîne pas de frisson, et les réserves de glycogène, demeurant de ce fait intactes, ne seront utilisées que pour le frisson important accompagnant les réveils. Le rôle important joué par la médulosurrénale, lors de la sortie de léthargie, est d'ailleurs bien connu [Britton, 1930, cité par Kayser (1972); Legait *et al.*, 1970].

La **fréquence cardiaque** passe de 80 battements/minute, chez la marmotte à l'état de veille, à 2 ou 3 battements/minute minimum chez l'animal en léthargie. Il en va généralement de même pour les autres hibernants¹⁸.

Il faut noter, par ailleurs, que, si le cœur d'un homéotherme comme le rat cesse de battre lorsque la température corporelle tombe en dessous de 15°C, celui du hamster continue à battre à 2°C (Adolph et Larow, 1951), et celui de certains Sciuridés hibernants, à des températures corporelles aussi basse que - 1°C (Lyman et Blinks, 1959).

La **fréquence respiratoire** est très difficile à contrôler chez une espèce hibernante, comme le note Kayser. Il a cependant pu enregistrer des fréquences de l'ordre de 12 à 94 mouvements par heure (soit 0,2 à 1,5/min.) chez des marmottes en léthargie (Kayser, 1953).

L'**excitabilité du système nerveux** est plus grande chez les hibernants que chez les homéothermes. Alors que le nerf du rat arrête de fonctionner en dessous de 9°C, celui du hamster réagit encore à 3,4°C (Chatfield et Lyman, 1948). Selon Kayser (1953), l'activité électrique spontanée du cortex s'arrête, chez le rat, quand la température corporelle de l'animal tombe à 18.8°C. Chez l'hibernant, on peut cependant encore enregistrer une activité corticale lorsque la température centrale, ainsi que celle du cortex, tombent à 6° ou 7°C¹⁹.

Une **involution polyglandulaire** (glandes génitales, thyroïde, et cortex surrénalien,

¹⁸ Celle du spermophile, par exemple, passe de 300 battements/minute à 2 ou 3 battements/minute.

¹⁹ Pengelley et Fisher (1968) ont montré que chez un spermophile (*S. lateralis*) hibernant, dont la température corporelle est de 1°C, il est possible d'engendrer l'habituation à une stimulation consistant à le projeter plusieurs fois de suite en l'air, à une hauteur d'un mètre. En effet, alors que l'animal, qui se réveillait régulièrement au cours des premiers essais, devient bientôt insensible (même après 100 projections par session). Selon ces auteurs, cette habituation constitue la preuve que le système nerveux d'un hibernant reste pleinement fonctionnel, même à d'aussi basses températures.

mais également, et surtout, antéhypophyse)²⁰ semble être un des facteurs importants de l'entrée et du maintien de l'animal en léthargie. Le fait qu'elle s'observe également chez l'hibernant que l'on empêche de dormir montre bien que cette involution fait partie d'un cycle saisonnier des glandes endocrines et ne constitue donc pas la conséquence du sommeil.

La **graisse brune intrascapulaire**, appelée parfois glande hibernale, consiste en un tissu adipeux de réserve, dérivé plutôt des hydrates de carbone que des lipides ingérés (Lyman, 1955). Il semble qu'elle ait une fonction importante chez les hibernants qui dépendent exclusivement, sur le plan énergétique, de la graisse accumulée (Lyman, 1955). Valentin (cité par Kayser, 1953) a observé que ce tissu diminue des 2/3 pendant l'hibernation, alors que la graisse blanche disparaît à peu près complètement. Son extirpation ne paraît cependant avoir aucun effet sur l'entrée en léthargie d'un amasseur de nourriture tel que le hamster, dont elle ne semble ni favoriser, ni entraver le sommeil (Kayser, 1953). Il semble toutefois qu'elle joue un rôle important dans le réchauffement du sang, au cours du réveil de l'hibernant (Smith et Hock, 1963).

2.1.2.2 RÔLE DE CERTAINS FACTEURS DANS L'ENTRÉE, LE MAINTIEN ET LA SORTIE DE LA LÉTHARGIE

La longueur de la photopériode, la température, l'activité déployée par l'animal, le confinement, etc. sont autant de facteurs qui ont été étudiés afin de déceler les rapports éventuels qu'ils entretiennent avec la léthargie.

Les résultats obtenus par les divers chercheurs sont cependant souvent contradictoires. Mrosovsky (1971) note d'ailleurs que, en dépit des nombreuses recherches sur l'hibernation, il n'existe pas de réponse satisfaisante à la question de savoir quelles sont les conditions de l'hibernation.

Dans les lignes qui suivent, nous tenterons de réunir les données essentielles et les hypothèses formulées, ayant trait aux trois moments du phénomène, à savoir l'entrée, le maintien et la sortie d'hibernation.

a. L'entrée en léthargie

1. Thermorégulation

Strumwasser (1959) distingue trois types d'hibernants, selon la rapidité et la façon d'entrer en léthargie qui leur est propre. Ainsi,

Une première catégorie regroupe les espèces dont les membres attendent d'être complètement préparés avant de sombrer dans le sommeil léthargique.

Un deuxième groupe est constitué par ceux qui semblent prêts en tout temps ou qui n'exigent pas une grande préparation.

Une troisième catégorie, enfin, comprend les hibernants qui n'entrent en léthargie que progressivement par plateaux successifs correspondant à des températures critiques

²⁰ Les parathyroïdes seraient, quant à elles, hyperactives en hiver, ce qui entraîne une décalcification importante des os au cours de l'hibernation (Kayser, 1972).

(*test-drops*), et au rythme de la préparation de l'organisme.

Selon cet auteur, le déclenchement de l'hibernation repose sur trois facteurs (figure 1) :

- 1° Si l'environnement de l'animal (bruit, température ambiante, état du terrain, réserves de nourriture, etc.) ne crée pas d'interférence, et que
- 2° la préparation de l'organisme a atteint un certain degré,

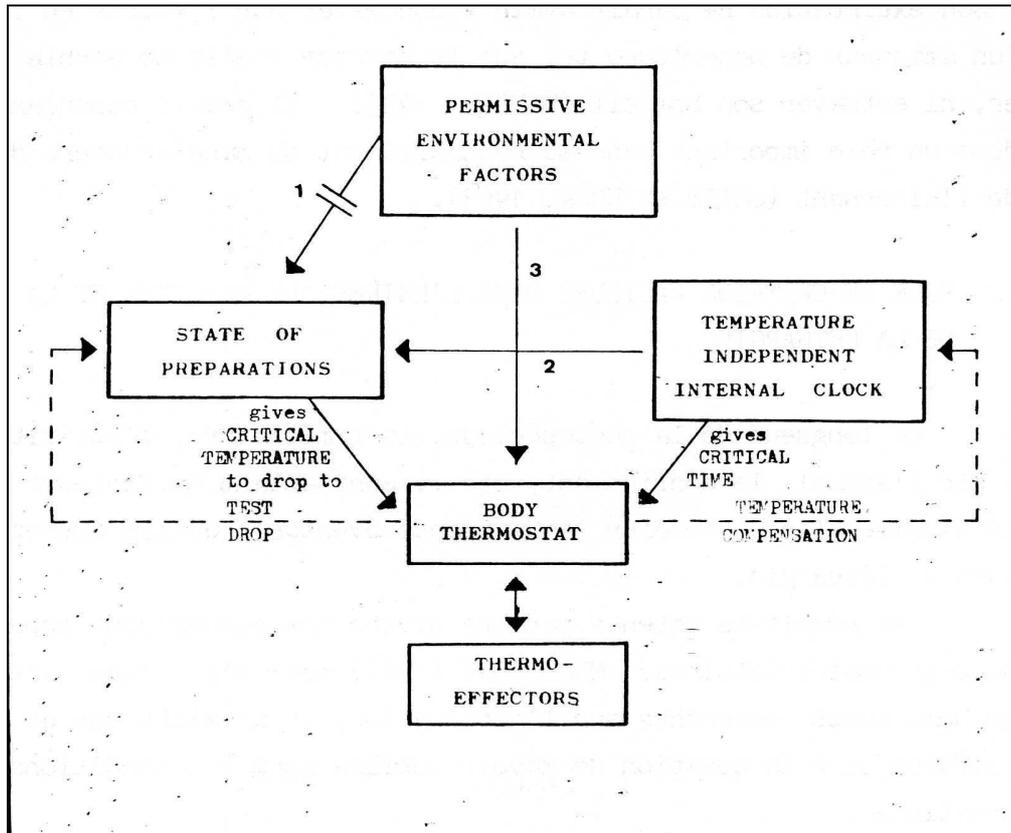


Figure 1. Théorie des 3 facteurs responsables de l'entrée en hibernation (d'après Strumwasser, 1959).

3° une horloge interne, permettant à l'animal de synchroniser les différentes phases de l'hibernation, selon le schème propre à l'hibernation, selon le schème propre à l'espèce, activerait alors les thermo-effecteurs, permettant à l'animal d'entrer en léthargie

Dans le cas des espèces appartenant du troisième groupe, Strumwasser émet l'hypothèse que des mécanismes rétroactifs informeraient le (ou les) centre(s) responsable(s) de l'état de préparation, de la façon dont l'organisme réagit aux températures critiques atteintes lors de chaque palier. Ceci permettrait d'effectuer les ajustements pour le palier suivant, si cela se révélait nécessaire. D'autres mécanismes rétroactifs informeraient l'horloge des caractéristiques « température/ temps » du palier, ce qui permettrait une compensation éventuelle des effets de la température.

Pivorun (1976) a montré que cette préparation physiologique et biochimique continue durant la période d'hibernation. À la phase au cours de laquelle l'organisme a été amené, par paliers successifs, à une température minimale, succèdent un stade de pré-plateau puis un stade de plateau au cours desquels la torpeur est entrecoupée de réveils.

Nous y reviendrons dans le chapitre suivant à propos de l'hibernation chez *T. striatus*.

2. Activité cérébrale

L'étude électroencéphalographique n'a pas encore fourni de grands éclairages sur le phénomène. Dubois (1896) considérait l'entrée en léthargie comme le prolongement de l'endormissement quotidien.

Mrosovsky (1971) note que la comparaison entre les EEG obtenus au cours du sommeil et ceux recueillis durant l'entrée en léthargie n'a pas encore fourni de réponse claire permettant de considérer l'hibernation comme un prolongement du sommeil d'un point de vue électrophysiologique. Mihailovic (1972) observe que l'entrée en hibernation se fait le plus souvent lors d'un stade de sommeil. Il semble, selon Satinoff (1970), que l'activité en fuseaux (*spindle activity*) soit le propre de l'entrée en léthargie. De plus, la proportion d'activité cérébrale du type onde lente du sommeil par rapport à celle rencontrée lors du sommeil paradoxal est la même (80 % contre 20 %) chez un hibernant du type de la marmotte (*M. flaviventris*) que chez un normotherme (South *et al.*, 1969).

Cependant, Satinoff (1970) note, chez les spermophiles entrant en léthargie, une absence totale de REM (mouvements rapides des yeux), ainsi qu'une atonie des muscles de la nuque, contrairement à ce qui se produit lors de l'endormissement chez les homéothermes.

b. Au cours de l'hibernation

Contrairement aux poïkilothermes, les hibernants sont incapables de demeurer en léthargie pendant de longues périodes. Il semble plutôt que des réveils périodiques s'avèrent nécessaires.

La longueur des périodes de torpeur varie ainsi de 10 à 14 jours chez certaines espèces de Sciuridés et jusqu'à 3 ou 4 jours chez d'autres²¹.

La consommation d'énergie, réduite au maximum pendant la léthargie, augmente considérablement au cours de ces réveils. Ces derniers réclament en effet une production calorifique considérable nécessaire au réchauffement de l'organisme.

Kayser (1953) rapporte que, chez le spermophile (*S. citellus*) par exemple, la dépense énergétique nécessaire aux réveils (dont la durée globale ne représente que 7,4 % de celle de l'hibernation), constitue par contre 90 % de la dépense totale.

On ne possède pas de données précises en ce qui a trait à l'activité des hibernants au cours de leurs réveils périodiques. Certains observateurs ont noté la présence du suisse ainsi que de certains tamias, au-dessus du sol, au cours de journées d'hiver ensoleillées (mais c'est surtout le cas dans la partie sud de l'aire de distribution). Quant aux

²¹ Il en va tout autrement dans d'autres familles. Kayser (cité par Lyman, 1955) rapporte le cas d'un loir qui aurait connu une période de léthargie continue d'une durée de 114 jours.

populations nordiques de ces espèces, ainsi que celles du groupe des marmottes et des spermophiles, de telles observations n'ont jamais été faites. Chez ces derniers, le tunnel de sortie est d'ailleurs bouché, le plus souvent, sur une longueur de 1 à 2 m (Davis, 1976).

c. La sortie de léthargie

La théorie la plus couramment admise, pour expliquer les réveils périodiques ou le réveil final, est celle de l'accumulation de déchets métaboliques (*metabolic end-product theory*). Elle a été formulée pour la première fois en 1961 par Fisher, puis reprise par divers autres auteurs. Mrozovsky et Barnes (1974) ont apporté de nouvelles données tendant à la confirmer. Selon cette théorie, les déchets métaboliques s'accumulent dans le sang chez l'animal hibernant, puisque l'organisme continue à fonctionner, bien que de façon réduite. Les reins étant eux aussi hypofonctionnels, ces déchets ne sont pas éliminés. Lorsque l'accumulation dans le sang dépasse un certain seuil, le réveil est déclenché.

L'animal se réchauffe. Les reins redeviennent fonctionnels. La vessie se remplit et l'urine est évacuée. Le niveau homéostatique normal des constituants sanguins est alors rétabli.

On ne sait cependant que peu de choses sur les facteurs responsables du réveil final. Certains auteurs suggèrent, suite à des observations de terrain, que la température aurait une quelconque influence dans le cas de certaines espèces, alors que pour d'autres, elle ne semble jouer aucun rôle.

Nous allons passer en revue les conclusions, obtenues à partir des recherches en laboratoire, afin de faire le point sur le rôle des facteurs externes.

2.1.2.3 ÉTUDE EXPÉRIMENTALE PORTANT SUR LE RÔLE DES FACTEURS EXTERNES

1. Photopériode

Il semble, en laboratoire du moins, que la léthargie puisse être déclenchée aussi bien lorsque la longueur de la période diurne et celle de la période nocturne sont égales (LD 12:12) (Strumwasser *et al*, 1964 ; Pengelley, 1967) que lorsqu'il y a inégalité entre les deux, de façon constante ou variant avec l'avancement dans la saison (LD x:y) [Hock, 1955 ; Pengelley et Fisher, 1963²²].

La durée de la photopériode ne semble donc pas constituer un facteur prépondérant dans le déclenchement et le maintien de l'hibernation.

2. Température extérieure

La plupart des chercheurs font part de l'entrée en léthargie des marmottes et des différentes espèces de spermophiles peu après qu'ils aient été exposés au froid, avec ou sans nourriture. Cependant, des différences saisonnières apparaissent. Il semblerait que certaines espèces tombent en léthargie après 3 à 9 jours d'exposition, en automne et en hiver, alors que le délai est de plusieurs semaines en mai ou juillet (Strumwasser,

²² cités par Davis, 1976.

1959).

Pour d'autres, par contre, l'état de torpeur peut être déclenché à n'importe quel mois, à condition que la température approche de 0°C (Pengelley, 1967).

Selon ces auteurs (Davis, 1976), la température ne semble donc pas être le facteur synchronisateur (*timing factor*), bien que de basses températures soient nécessaires pour que se manifeste la léthargie.

Une étude de Drescher (1967) sur l'écureuil terrestre de l'Arctique (*S. undulatus*), indique que la photopériode décroissante semble avoir un impact aussi grand que la température sur le déclenchement de l'hibernation mais que c'est cependant la température qui exerce la plus grande influence sur le maintien de l'hibernation.

3. Présence ou absence de nourriture

En général, les marmottes et les spermophiles sont capables d'entrer en hibernation, en l'absence de nourriture (Pengelley, 1967 ; Mrosovsky et Barnes, 1974). Il semblerait par ailleurs qu'un engraissement préalable ne soit pas nécessaire (Pengelley, 1968). Par contre, si la nourriture est absente lors du réveil, la léthargie est prolongée.

Selon Mrosovsky (1971), il semble cependant que la condition optimale pour le déclenchement de l'hibernation, chez ces espèces, soit une aphasie succédant à un engraissement maximal.

La plupart des auteurs notent également l'existence d'un cycle annuel de la consommation de nourriture.

Il en va tout différemment pour *Eutamias spp.* et *Tamias striatus*, chez lesquels la présence de nourriture paraît indispensable pour que puisse se produire l'entrée en léthargie²³. On ne rencontre qu'un seul cas dans la littérature (Cade, 1963) d'un tamia qui serait entré en léthargie après avoir été placé sans nourriture, pendant 3 jours, dans une chambre froide à 3° ou 4°C. Il a cependant été réveillé artificiellement le lendemain, ce qui ne permet pas de savoir la façon dont cette torpeur aurait évolué.

2.1. 2.4 RYTHME ANNUEL

Suite à ses études sur *S. lateralis*, Pengelley (1967) émet l'hypothèse de l'existence d'un rythme circannuel qui régirait le cycle de l'hibernation. Les synchroniseurs (*Zeitgebers*) potentiels d'un tel rythme seraient, selon lui, la température ambiante, la lumière, mais également la possibilité de s'accoupler lors du réveil, ou celle de se livrer à une activité locomotrice. Il est même plus probable encore, selon cet auteur, que ce soit l'interaction de tous ces facteurs qui régissent la synchronisation.

Heller et Poulson (1972) vont dans le même sens mais, selon eux, il en irait un peu différemment chez *Eutamias spp.* qu'ils ont plus particulièrement étudiées.

Chez celles-ci, l'hibernation serait facultative et dépendrait de la rigueur du climat.

Ce seraient donc plus des états physiologiques rendant l'animal plus sensible aux facteurs externes, qui seraient régis par un rythme circannuel.

Quant à Davis (1976), s'il est d'accord avec l'existence de rythmes circannuels, il rejette par contre l'idée que l'hibernation, comme telle, soit soumise à l'un d'eux. Selon cet auteur, le rythme principal serait celui de la consommation de nourriture. Ce serait de la

²³ C'est également ce qui se passe chez un autre amasseur de nourriture qu'est le hamster doré (Lyman, 1954).

coïncidence entre les basses températures et le bas niveau de consommation, propre à un moment du cycle, que dépendrait l'entrée en léthargie de l'animal.

Davis fait également remarquer que, chez le même individu, certains rythmes peuvent être régis par des horloges circadiennes, alors que d'autres le sont par des horloges circannuelles. Il avance l'hypothèse que certains processus pourraient être déclenchés rapidement lorsqu'ils dépendent d'un rythme circadien, mais de façon plus lente quand ils sont régis par un rythme circannuel (ce qui serait le cas pour les effets de la photopériode, par exemple).

Une autre hypothèse, émise par Davis, avance que, à différents moments de l'année, la réponse au *Zeigebler* pourrait varier systématiquement, selon un changement de phase (*phase shift*). L'auteur regrette cependant qu'il existe peu d'études qui permettent de mettre ce fait en évidence.

2.1. 2.5 CONCLUSION

Plusieurs éléments importants se dégagent de cette revue de littérature. Nous en retiendrons principalement deux.

L'un concerne la différence importante qui existe entre d'une part, les marmottes ainsi que les spermophiles, et de l'autre, le suisse et les autres tamias (*Eutamias spp.*).

Les premiers sont quasi essentiellement des animaux qui engraisent avant l'entrée en hibernation. Chez eux, cette dernière s'effectue d'ailleurs de façon relativement aisée et semble dépendre de la conjonction du cycle et de l'abaissement de la température. D'autre part, elle paraît être un moyen, utilisé par ces espèces, permettant de résister aux grands froids lorsque la nourriture fait défaut, que ce soit au début ou à la fin de la période hivernale.

Quant aux seconds, ils se livrent pour la plupart à l'amassage de graines. Cette activité apparaît comme devant nécessairement s'effectuer avant l'entrée en léthargie. Cette dernière est toutefois facultative, semble-t-il, pour beaucoup de ces espèces, et répond plus à un choix fait par l'organisme lorsqu'il est confronté à des conditions externes défavorables, une fois les réserves constituées.

Cette distinction entre les deux groupes n'apparaît à aucun moment de façon claire dans la littérature. Comme nous l'avons déjà noté plus haut, la plupart des auteurs considèrent en effet l'amassage comme une forme particulière de l'engraissement, plutôt moins économique pour l'organisme, selon certains (Davis, 1976).

Nous n'avons trouvé, dans aucun article, l'idée qu'il pourrait surgir là d'une stratégie particulière, propre à certains hibernants, qui se trouveraient alors en présence de deux possibilités, à l'approche de l'hiver : l'une, l'amassage, qui leur permettrait, comme c'est le cas pour les espèces homéothermes telles que l'écureuil, de s'activer relativement longtemps en accumulant des réserves, et de lutter ainsi contre une baisse de la température corporelle ; et l'autre, l'hibernation, qui, contrairement aux homéothermes, leur éviterait une dépense d'énergie considérable pour maintenir une température corporelle élevée, lors de chutes trop brusques de la température ambiante. Cette seconde hypothèse fera l'objet d'une discussion plus approfondie dans la dernière partie.

Le deuxième point qui ressort de la synthèse des données, effectuée précédemment, a trait à l'existence d'un ou plusieurs rythmes circannuels régissant, soit le cycle de

consommation de nourriture, soit l'entrée en léthargie, soit la sortie de cette dernière, soit même, tous ces événements interreliés.

Le fait qu'un *Zeitgeber* n'ait pas été nettement identifié jusqu'à présent, complique cependant le problème. La difficulté qui semble exister à isoler celui-ci (ou ceux-ci) repose, notamment selon nous, sur le type des méthodes utilisées habituellement et qui ne rendent pas compte de façon suffisamment subtile des variations dans l'état physiologique des animaux. Mais, ici encore, nous reviendrons sur ce point dans une partie ultérieure (§ 4.4).

Le chapitre suivant est réservé à la présentation de notre sujet, *Tamias striatus*, et plus particulièrement à la synthèse sur ce que l'on sait jusqu'à présent de cette espèce, en ce qui concerne l'amassage et l'hibernation, ainsi que des liens qui unissent ces deux phénomènes.

2.2 CARACTÉRISTIQUES DU TAMIA RAYÉ (*TAMIAS STRIATUS*)

2.2.1 SYSTÉMATIQUE ET DISTRIBUTION DE L'ESPÈCE

Le tamia rayé (*Tamias striatus*), ou suisse, comme il est appelé au Québec²⁴, est un Rongeur, de la famille des Sciuridés (figure 2).



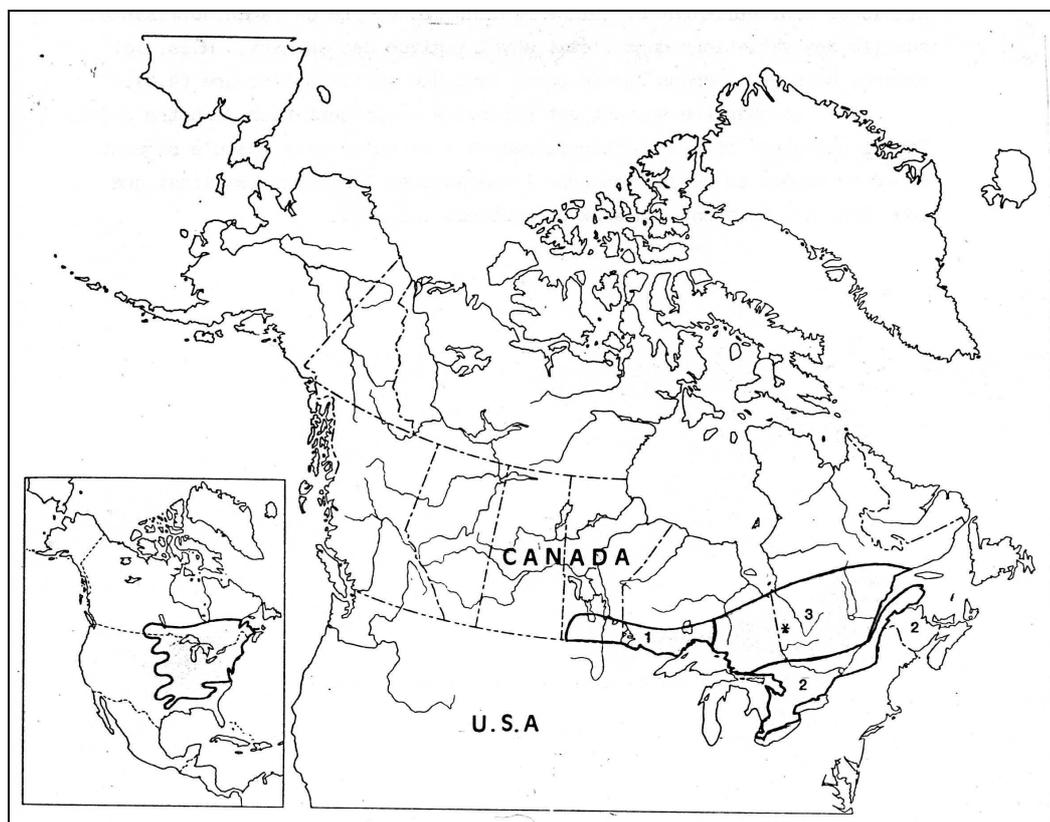
Figure 2. Le tamia rayé ou suisse (*Tamias striatus*)
(d'après M. Dumas)

Il appartient plus particulièrement avec les autres tamias du genre *Eutamias*, les

²⁴ En anglais, il est appelé *eastern chipmunk* (voir la remarque 30)

marmottes (*Marmota spp.*) et les chiens de prairie (*Cynomys spp.*), à la tribu des Marmotini.

Celle-ci fait partie, avec celle des Sciurini (écureuils gris et fauve), et celle des Tamiasciurini (écureuil roux Amérique), de la sous-famille des Sciurinés nord-américains²⁵ (Moore, 1961).



* région de Rouyn-Noranda

Figure 3. Répartition de *Tamias striatus* au Canada et en Amérique du Nord (en car-touche) [1. *T.s.griseus* – 2. *T.s.lysteri* – 3. *T.s.quebecensis* (d'après Banfield, 1974)]

On le rencontre dans la partie orientale de l'Amérique du Nord, du sud de la baie de James (Nord du Québec et de l'Ontario) jusqu'au nord de la Floride²⁶ (fig. 3). Il est le seul représentant du genre *Tamias*, alors que ses cousins de la moitié ouest du continent nord-américain, les *Eutamias* se répartissent en 19 espèces (Nadler *et al*, 1977). Quant à *Eutamias sibiricus* (ou écureuil de Corée), il constitue la seule espèce eurasiatique de cette sous-tribu des Tamiina.

Selon Nadler, l'étude des chromosomes et la comparaison entre les karyotypes de *T.*

²⁵ L'autre sous-famille est celle des Petauristinés, comprenant les écureuils volants.

²⁶ Nos sujets appartiennent à la sous-espèce *T. s. quebecensis* (Cameron, 1950).

striatus, des *Eutamias spp.* et de *E. sibiricus*, permet de proposer une séquence évolutive selon laquelle la lignée ancestrale, dont *E. sibiricus* est le descendant direct, aurait émigré, en partie, d'Eurasie vers l'Amérique du Nord, à la fin du Pliocène ou au début du Pléistocène. Les descendants de ces migrants auraient fini par constituer l'espèce *T. striatus*. Quant aux *Eutamias* actuels, ils proviendraient, soit d'une deuxième invasion, plus tardive, soit d'une lignée divergente, dérivée des ancêtres de *T. striatus*²⁷.

Nous reviendrons dans la dernière partie sur le parallèle qui peut être établi entre l'évolution supposée de ces espèces et leur comportement d'amassage avant l'hibernation.

2.2.2 DESCRIPTION ET MOEURS

Le suisse est un petit animal au pelage court et dont la robe, brun fauve, est marquée de 5 rayures brun-noires, séparées par 2 rayures crème sur les flancs et 2 rayures grises sur le dos. Sa queue, en forme de brosse aplatie, est rousse sur le dessus et fauve en-dessous ; elle est frangée de poils noirs et blancs. Il mesure en moyenne 270 mm (dont le tiers de cette longueur pour la queue).

C'est un animal terrestre et fouisseur, essentiellement diurne.

Il grimpe relativement bien aux arbres cependant, jusqu'à des hauteurs pouvant atteindre 18 m (Banfield, 1974). Il est également capable de nager bien qu'il ne se livre pas volontairement à ce comportement (Wolfe, 1966).

Sa vitesse au sol est de 12,5 km/h, mais il peut atteindre une vitesse maximale de 17 km/h (Laine et Benton, 1954).

Il creuse un terrier qu'il occupe généralement pendant toute sa vie, si rien ne vient l'on chasser. Il le réaménage chaque été, au point que certains systèmes de galeries peuvent atteindre une longueur de plusieurs mètres. Les galeries mesurent 5 cm de diamètre environ et débouchent sur une chambre centrale, de 40 à 60 dm³ de volume, située entre 60 cm et 1 m sous le niveau du sol.

L'entrée, dissimulée le plus souvent sous une racine ou dans un buisson, est pratiquement invisible. Elle consiste en un orifice de quelques centimètres de diamètre dont aucun amas de terre n'indique la présence.

Ceci est dû au fait que le suisse prend la précaution, une fois creusé l'orifice de départ, d'étaler la terre avec son museau, et c'est de l'intérieur qu'est alors creusée la galerie qui débouchera sur l'entrée véritable, pouvant se situer à plusieurs mètres du point de départ²⁸.

²⁷ La découverte des liens étroits existant entre toutes ces espèces, amène d'ailleurs Nader *et al.* (1977) à recommander qu'elles soient regroupées dans un même genre, le genre *Tamias*, à l'intérieur duquel on reconnaîtrait trois sous-genres, à savoir : *Eutamias* (*E. sibiricus*), *Tamias* (*T. striatus*) et *Neotamias* (les *Eutamias* américains actuels).

²⁸ Nous avons pu observer ces différentes séquences, en 1974, lors du creusement des terriers, par nos sujets, dans les terrariums.

La superficie du domaine vital du suisse peut varier de 13 ares à 2 hectares, selon la densité de la population, le sexe de l'animal ou les ressources de l'environnement. On ne peut cependant pas parler de territorialité, à propos de *T. striatus*. Sa vie, en effet, se passe sous terre, et il semble que ce soit surtout le terrier qui ait valeur de territoire, mais, comme le remarque Allen (1938), bien moins parce qu'il constitue son habitat qu'à cause des réserves de nourriture qu'il recèle.

La durée de vie du suisse est de 2 à 3 ans dans son milieu naturel (il peut cependant vivre de 5 à 6 ans, en moyenne, en captivité).

Ses prédateurs principaux sont le renard, l'hermine, la belette, ainsi que les rapaces tels que la buse ou l'épervier.

Il partage sa niche écologique avec un autre Sciuridé, possédant les mêmes habitudes alimentaires que lui. Il s'agit de l'écureuil roux Amérique (*Tamiasciurus hudsonicus*). Thibault (1969) a montré, (grâce à des relevés effectués à partir de pistes de sable en forêt) qu'il existe une complémentarité dans la distribution horaire de l'activité journalière des deux espèces. Le maximum se situe entre 9 et 13 heures chez *T. striatus*, et entre 16 et 20 heures chez *Tamiasciurus hudsonicus*. Il arrive cependant que des conflits éclatent entre deux individus de chacune de ces espèces et certains auteurs rapportent que l'issue en est parfois fatale, surtout pour le suisse.

Le régime alimentaire de *T. striatus* est relativement diversifié²⁹. Bien qu'il soit végétarien, il lui arrive, à l'occasion, de se nourrir d'insectes, de vers, de grenouilles ou d'œufs d'oiseaux (merles, bécasseaux, etc.).

La diète est bien entendu fonction de la région dans laquelle il vit, mais surtout de la saison.

Au printemps, il se nourrit principalement de bulbes de fleurs, de feuilles et de champignons (dont il semble friand). En été, il consomme surtout des framboises, des mûres, des myrtilles, des airelles, etc. Tous ces aliments sont cependant rarement stockés.

A l'automne, les fruits à coques tels que noix, noisettes, châtaignes, glands ou faînes, mais également de samares d'érables, et les noyaux des fruits du merisier ou du cerisier, sont non seulement consommés, mais surtout stockés dans le terrier.

On considère que la quantité quotidienne de nourriture consommée par le tamia est de 15 g de fruits secs et de graines³⁰.

²⁹ Gagnon (1978) a entrepris une revue exhaustive de la littérature sur le sujet et a pu dénombrer une centaine d'items qui, selon les auteurs, sont soit consommés, soit stockés par le suisse.

³⁰ Ce qui équivaut à 7 glands ou 172 graines de tournesol ou 388 grains de blé, ou encore 333 pastilles (*pellets*).

2.2.3 CYCLE ANNUEL

Le tamia rayé quitte son terrier entre la mi-février (dans le sud) et la fin mars (dans le nord). Les réserves constituées à l'automne permettent, à cette époque de l'année, de compenser la rareté de la nourriture disponible au-dessus du sol.

Dès le réveil, la femelle aménage son nid avec des feuilles mortes, de l'heure sèche, etc., qu'elle enfourne dans ses abajoues avant de les transporter.

L'accouplement a lieu au cours des 3 semaines qui succèdent au réveil et la mise bas a lieu 32 jours plus tard. La femelle donne naissance à 4 jeunes, glabres et rouges, dont les poils ne couvriront le corps qu'au cours de la troisième semaine. Les yeux s'ouvrent 30 jours après la naissance. Au cours du deuxième mois, les jeunes vont atteindre la taille adulte. C'est entre le début et la fin juin, selon les régions, que les jeunes émergent pour la première fois du terrier. Le démembrement des familles se produit surtout en août et en septembre (Shepard, 1969).

Plusieurs auteurs (Seton, 1929 ; Allen, 1938) ont noté une disparition du suisse, au cours des mois d'été, et ont parlé, à ce propos, d'«estivation». D'autres chercheurs (Schooley, 1939 ; Yerger, 1955) remarquent une diminution de l'activité au cours du mois d'août, mais sans que l'on puisse parler, selon eux, d'une réelle disparition sous terre, pour une période prolongée. Nos propres observations, sur le terrain, confirment les conclusions de ces derniers en ce qui concerne le suisse des forêts du nord-ouest québécois.

Cette baisse d'activité peut d'expliquer, selon nous, par le fait qu'un été trop chaud est difficilement supporté par un animal hétérotherme tel que le suisse. Wang et Hudson (1971) ont en effet montré que *T. striatus* devient hyperthermique lorsqu'il est exposé à une température ambiante de 32,5°C. S'il est exposé pendant une heure à une température de 38°C, sa température corporelle peut alors monter jusqu'à 44,5°C, et entraîner sa mort³¹.

L'activité du suisse au cours des mois qui suivent est principalement caractérisée par deux moments. Elle est maximale lors de l'amassage de nourriture et la constitution de réserves de fruits à coques, puis se restreint pour cesser définitivement avec l'entrée en léthargie ou, en tout cas, avec la disparition sous le sol pour une période de près de six mois. Au cours de celle-ci, on peut parfois rencontrer le suisse à la surface du sol, lors de certaines journées ensoleillées, mais ceci est surtout fréquent dans le sud de l'aire de distribution.

Dans les lignes qui suivent, nous traiterons plus en détail de ces deux phénomènes et des données que l'on possède à leur sujet.

2.2.4 AMASSAGE CHEZ TAMIAS STRIATUS

C'est à cette activité que le suisse doit son nom scientifique.

³¹ Dans le nord-ouest du Québec, les températures maximales ne s'élèvent cependant au-dessus de 30°C que durant quelques journées par an [au cours des 5 dernières années, on dénombre 13 de ces journées, lors de l'été le plus chaud (1975), et 2 journées seulement au cours de l'été le moins chaud (1977)].

Littéralement, *Tamias striatus* signifie « intendant rayé ». Cette appellation fait référence à son occupation automnale, mais surtout au fait que, selon certains auteurs, le suisse ordonne parfaitement ses réserves dans le terrier, chaque type de fruit occupant une place particulière.

Son appellation française de « suisse » est celle qui a été consacrée officiellement par la Société zoologique de Québec, en 1967. L'origine de cette dénomination est inconnue. Elle apparaît pour la première fois dans la littérature, avec « Le grand voyage au pays des Hurons », de Gabriel Sagard, édité à Paris en 1632, et peut tout aussi bien faire référence aux habitudes d'ordre et d'économie qui caractérisent les citoyens de la nation helvétique, qu'à la livrée de l'animal qui peut rappeler celle des gardes pontificaux³².

Le suisse se livre principalement à de l'amassage centralisé.

L'amassage dispersé a cependant été noté, chez cet animal, par divers auteurs (Wolfe, 1966 ; Yahner, 1975). Mais il semble qu'il s'agit là d'une pratique qui a surtout cours pendant la saison estivale et les premiers jours de l'automne.

Yahner (1975) note que, dans l'Ohio, aucune observation de ce type de stockage n'est effectuée après le 24 septembre. Nos propres observations en milieu naturel confirment ce fait à la différence que, dans le nord-ouest québécois, ce type d'activité est relativement peu courant et est remplacé, dès la fin août, par de l'amassage centralisé.

Les divers recensements des quantités stockées dans le nid de *T. striatus*, ont surtout été effectués dans la nature, au cours du 19^e siècle et au début du 20^e siècle. Il semble qu'au cours des cinquante dernières années, ce type d'observation n'ait plus intéressé les naturalistes (ou, si les observations ont été faites, elles ne sont plus mentionnées dans la littérature).

Voici, par ordre chronologique, les données rapportées par les divers observateurs :

Kalm (1770), cité par Hensch et Hensch (1970), rapporte qu'il a recueilli, dans un seul terrier, suffisamment de glands, de noix, de maïs et surtout de châtaignes, pour remplir deux chapeaux, (ce qui peut facilement être évalué comme étant l'équivalent de 8 à 9 litres. [voir tableau A (annexe 1) dans lequel nous avons calculé ces équivalences].

Bachman (1846), cité par Howell (1929), ne trouve qu'une centaine de grammes de blé et de sarrasin dans la chambre centrale du terrier qu'il explore en janvier. Cependant, des galeries qui y débouchent, il ramène 8 litres de glands, 1 litre de noisettes, 1 litre de graines de sarrasin ainsi qu'une petite quantité de graines de graminées.

Kennicot (1857), trouve, quant à lui, l'équivalent d'un demi-boisseau (environ 16 litres) de noix et de glands répartis dans 4 ou 5 chambres d'un même terrier, ouvert en novembre.

Rowley (1902) examine un terrier en mai et y découvre 8 litres (*one peck*) de châtaignes.

Burroughs, cité par Howell (1929), découvre dans un nid, ouvert en 1911, plus de 2

³² Selon Chamberlain (1896), cité par Allen (1938), le nom anglais de "chipmunk" proviendrait, lui, d'une corruption du nom indien de l'animal "adjidaumo", qui se serait d'abord transformé en "chitmunk" puis en « chipmunk », en référence aux cris d'alarme (*chîp - chîp*) poussés par l'animal.

litres de graines, dont la moitié est constituée de graines de sarrasin sauvage (*Polygonum dumetorum*) toutes décortiquées par l'animal. Il évalue le nombre de ces dernières à 250 000 (compte tenu du fait que ces graines n'atteignent que le tiers de la grosseur de celles qui sont cultivées).

Le même naturaliste, en 1914, veut tester les quantités de nourriture qu'il faut mettre à la disposition d'un même suisse, dans la nature, avant qu'il n'arrête d'amasser. Il note que le premier jour, l'animal transporte deux quarts de noix (2.2 litres) et le deuxième jour, deux autres quarts des mêmes fruits. Le troisième jour, l'animal ne se manifeste pas, mais reparait le quatrième jour pour transporter deux quarts de châtaignes et un autre quart de noix, soit un volume total de près de 8 litres transportés en trois jours. Après quoi, comme l'écrit l'auteur, « son instinct d'amassage étant apparemment assouvi, (...) il se sentit prêt pour l'hiver et ne revint plus ».

Bailey (1920), cité par Howell (1929), découvre, dans un nid, en juillet, près de 9 litres de glands, 1/2 litre de maïs moisi, ainsi qu'une poignée de noisettes.

L'année suivante, le même naturaliste trouve environ 8 litres de nourriture stockée dans la chambre centrale d'un terrier, « dont la dimension était de 1/2 boisseau (16 dm³).

Preble (1936) ouvre un terrier, fin juin, et y découvre, à côté de quelques déchets provenant d'insectes ingérés et de quelques graines de pin, près de 300 noyaux de cerises (*Prunus serotina*), ce qui équivaut à plusieurs litres.

Thomas (1974) enfin, au mois de février, explore un terrier, en Louisiane, et y trouve deux chambres contenant, à elles deux, 1100 g de glands et deux noix.

Lorsque l'on fait la synthèse de toutes ces données, on remarque

1° qu'elles font toutes état d'énormes quantités amassées,

2° qu'elles indiquent presque toutes la présence de quantités semblables qui se situeraient entre 8 et 9 litres (soit 2,5 kg à 3,5 kg) en ce qui concerne les fruits de grosse dimension, et de quantités plus faibles quand il s'agit de graines plus petites (mais dont le nombre est cependant important),

3° que les quantités retrouvées dans des nids délaissés, ou des nids explorés en mai, sont les mêmes que celles découvertes à l'automne, ce qui indique bien que les réserves constituées sont loin d'être utilisées au cours de l'hiver.

Un simple calcul du débit métabolique de *T. striatus*, effectué d'après la formule de Kleiber (1947), suffit à montrer que de telles quantités sont de très loin supérieures à celles qui seraient nécessaires pour satisfaire les besoins quotidiens de cet animal, d'un poids moyen de 97 g, même s'il demeure actif tout au long de l'hiver.

En effet, selon ce calcul, le débit métabolique du tamia est de

$$97^{3/4} \text{g} \times 70 = 12,16 \text{ Kcal/j},$$

En imaginant que l'animal ne doive compter que sur ses réserves, pendant six mois, le débit métabolique, pour cette période, représente théoriquement

$$12,16 \text{ Kcal/j} \times 180 = 2\,188 \text{ Kcal},$$

ce qui équivaut, selon Spector (1956), à 390 g de graines de tournesol écalées ou, selon Altman et Dittmer (1968), à 350 g de noix ou de noisettes.

Si l'on tient compte du fait qu'un animal n'est efficient qu'à 70%, dans l'utilisation de l'énergie disponible dans sa nourriture (Brody, 1947), ses besoins seraient ainsi de l'ordre de 500 g à 550 g de nourriture (soit un volume inférieur à 1 1/2 litre de graines de

tournesol écalées)³³.

Rappelons cependant que ce calcul a été effectué en partant de l'hypothèse que l'animal reste actif durant six mois, ce qui est loin d'être le cas³⁴. On remarque donc que la disproportion entre les quantités amassées et les besoins réels, est relativement importante. Nous discuterons de ce fait, à partir de nos résultats, et nous tenterons de faire l'analyse d'un tel comportement, dans la dernière partie de ce travail.

L'expérience de Brenner et Lyle (1975), relatée antérieurement (§ 1.2.2.3), faisait état d'un amassement de graines de tournesol de l'ordre de 85 g maximum. Cette disproportion entre la réalité et les résultats obtenus par ces chercheurs permet de mettre en doute les différences relevées par ces chercheurs à la suite de l'exposition des sujets à des conditions photopériodiques constantes.

2.2.5 ENGRAISSEMENT PRÉ-HIVERNAL

Bien qu'aucune observation de terrain ne signale un engraissement pré-hivernal chez *T. striatus*, des données obtenues en laboratoire, par certains chercheurs, tendent à en affirmer l'existence et à postuler le fait que le poids varie selon un cycle annuel. D'autres, au contraire, concluent en l'absence de ce type d'engraissement. En ce qui concerne les premiers, les résultats sont cependant relativement contradictoires.

Panuska (1959) note une augmentation de poids de l'ordre de 30 à 35 %, entre la mi-novembre et la mi-février, chez des tamias exposés au froid (en étant soumis à une température ambiante descendant graduellement de 15°C à 5°C).

Il faut remarquer que le poids de départ des sujets était pourtant déjà anormalement élevé en septembre (115 g en moyenne !). Par ailleurs, sur 187 sujets utilisés en deux ans, 59 % sont morts la première année, et 40 % la seconde (spécialement au début de l'exposition au froid).

Gagnon (1978) observe une augmentation moyenne de l'ordre de 10 % mais se situant entre le début octobre et le début janvier.

Quant à l'augmentation de poids que Brenner et Lyle (1975) remarquent chez leurs tamias, elle n'est que de l'ordre de 1 % en octobre chez les hibernants, et de 1/2 % en novembre chez les non-hibernants.

Il faut tout d'abord noter que le type de nourriture distribuée dans la recherche de Panuska, est essentiellement différent de celui offert dans les deux autres cas. Chez le premier, il s'agit de pastilles (*pellets*), alors que, chez les seconds, ce sont uniquement des graines de tournesol (avec, selon Gagnon, des pommes, des arachides et des

³³ Ce qui représente près de 1 kg de graines de tournesol non écalées [soit environ 11 000 graines et un volume de 3 litres (voir l'annexe A)].

³⁴ Compte tenu des quantités quotidiennes consommées par l'animal actif, celles-ci totaliseraient 2,7 kg (ou 8 litres) pour six mois.

avelines en complément) qui sont éparpillées dans la cage. Nous avons déjà relevé, à propos des expériences de Stebbin et Orich (1977), que l'augmentation de poids pouvait varier selon le type de diète (voir § 1.2.2.3).

Panuska (1959) et Brenner et Lyle (1975) concluent chacun que la présence d'un cycle de poids est reliée à l'hibernation. Mais ici encore, les résultats sont contradictoires.

Le premier écrit (p. 559) que « aucun animal, chez lequel le cycle de poids fait défaut, n'hiberne pour une période prolongée », ce qui revient à dire que seuls les suisses qui engraisseraient seraient capables d'hiverner. Quant aux seconds, ils observent au contraire une perte de poids chez les hibernants (1,5 g en moyenne !) avant l'hibernation, (au cours des mois de novembre, de décembre et de janvier).

Par ailleurs, sur les 9 suisses observés par Gagnon, le seul qui soit entré en léthargie de façon certaine est précisément le seul chez lequel ne s'est manifestée aucune augmentation de poids.

Il nous semble donc peu probable que ces deux types de résultats relèvent d'un même processus mais, plutôt, qu'ils confirment le fait que la diète offerte à l'animal joue un rôle prépondérant sur son métabolisme et sur sa façon d'hiverner.

2.2.6 L'HIBERNATION CHEZ *T. STRIATUS*

2.2.6.1 PHYSIOLOGIE

1. Variations de la glycémie

Woodward et Condrin (1936) indiquent que le taux de sucre dans le sang diminue de 40% à 50 % lors de l'entrée du suisse en léthargie. Mais une chute semblable est également notée lorsque l'animal est placé, durant 24 à 28 h, dans une chambre froide (0° à 6°C), et elle s'accompagne d'un ralentissement des rythmes cardiaque et respiratoire.

Ils montrent, de plus, l'existence d'un cycle du poids des glandes surrénales. Celui-ci diminue considérablement d'octobre à janvier, pour augmenter ensuite jusqu'à un plateau qui se maintient d'avril à septembre.

Le lien existant entre ces divers éléments est évident si l'on rappelle le rôle du cortex surrénalien dans le maintien du niveau de sucre dans le sang, et le fait que l'hypoglycémie entraîne une incapacité de maintenir une température et un débit métabolique élevés.

2. Consommation d'oxygène

La consommation d'oxygène du tamia est réduite de plus des 2/3, au cours de l'hibernation (Neumann, 1967 ; Wang et Hudson, 1971)

3. Rôle de la graisse brune

Schaffer (1970) a étudié l'effet de l'extirpation de la graisse brune sur la réponse calorigénique de l'organisme, suite à une injection de l-noradrénaline. Il ne note pas d'effet significatif chez les tamias opérés, mais incapables d'hiverner en chambre froide (5°C), alors que chez les animaux opérés et capables d'hiverner dans les mêmes conditions, il observe une chute dans la réponse calorigénique de l'organisme. Ceci amène l'auteur à conclure que l'activité calorigénique de la graisse brune chez *T. striatus* joue un rôle important dans le réchauffement de cette espèce, lors de la sortie

de léthargie.

4. Relations entre températures corporelle et ambiante

Plusieurs études indiquent que la température corporelle du tamia ne descend jamais plus bas que 5°C, ce qui s'explique par le fait que, comme Lyman et Blink (1959) l'ont montré, le cœur de cet animal cesse de battre lorsque la température corporelle atteint ce seuil de 5°C.

D'autre part, l'écart minimal entre la température corporelle (T_c) et la température ambiante (T_a) est toujours supérieur à 1°C.

Ce fait tend à confirmer, comme cela a déjà été noté au § 2.1.2 A, l'existence d'un centre hypothalamique de thermorégulation, capable d'assurer un tel contrôle de façon aussi précise (voir Strumwasser, 1959 ; Scott et Fisher, 1972 ; Pivorun; 1976).

Les T_c relevées par divers auteurs, à différents niveaux de T_a , sont les suivantes :

T_c min. = 5°C (T_a = 3°C) (Panuska, 1959)

(T_a = 4°C) (Wang et Hudson, 1971)

T_c min. = 6°C (T_a = 0°C) (Pivorun, 1976)

T_c min. = 7°C (T_a = 0°C à 10°C) (Neuman, 1967)

Il faut remarquer ici que la T_c minimale augmente lorsque la T_a est proche de 0°C. Pivorun (1976) indique d'ailleurs, qu'à cette température, il existe une réaction d'alarme (un «réveil par le froid») qui se traduit par un raccourcissement des périodes de torpeur, provoqué par la réactivation du thermostat hypothalamique, et l'accroissement du métabolisme qui en découle.

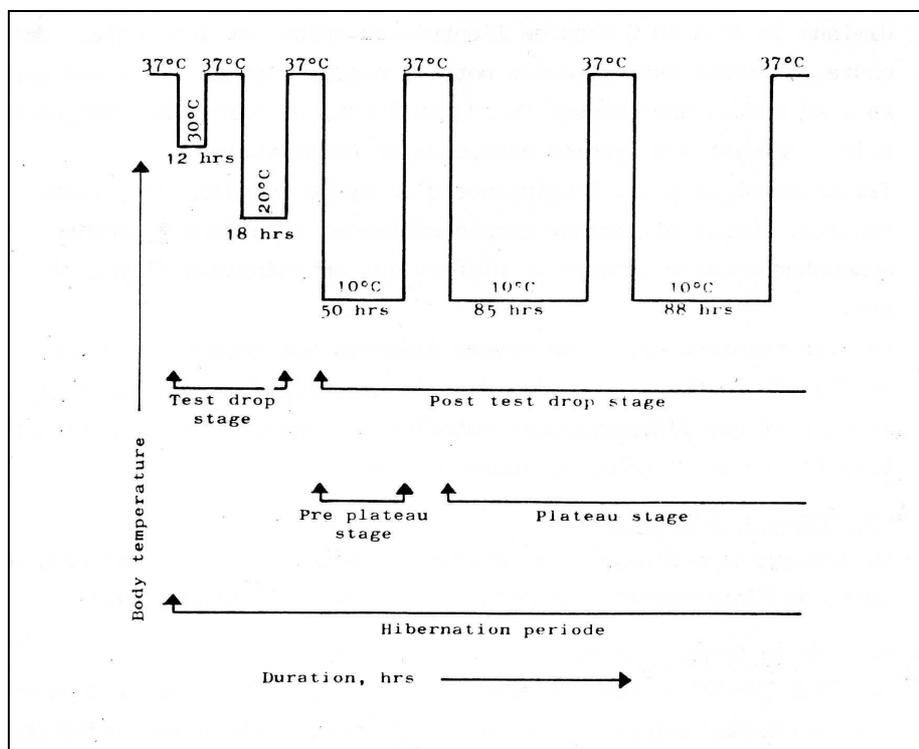


Figure 4. Thermorégulation chez *Tamias striatus* lors de l'entrée en hibernation (d'après Pivorun, 1976)

5. Périodes de torpeur

Pivorun a montré que la préparation physiologique et biochimique (voir Stumwasser, 1959) se prolonge pendant la période de léthargie et continue à être influencée par la température ambiante.

Il distingue trois stades, dans la période de torpeur, telle qu'elle se déroule chez le tamia :

- au cours du premier, l'organisme est amené, par paliers successifs (*test-drops*), à la température minimale (voir § 2.1.2.A) ;
- pendant la phase de pré-plateau qui suit, les périodes de léthargie, de durée inégale et entrecoupées de réveils, s'allongent de plus en plus;
- ce stade est alors remplacé par la phase en plateau caractérisée par le fait que la durée des périodes de torpeur atteint une asymptote (fig. 4).

Selon cet auteur, la durée moyenne des périodes de torpeur, chez le suisse, varie de 2 à 5 jours, selon que la température passe respectivement de 16° à 3°C. Cette durée avait déjà été notée par Wang et Hudson (1971).

Quant à la durée des réveils entre ces périodes, elle est en moyenne de 13 à 14 h (Pivorun, 1976).

6. Vitesse d'éveil

Le frisson qui accompagne le réveil est d'autant plus intense et spectaculaire qu'il se produit à une température ambiante plus basse.

Wang et Hudson (1971) ont montré que le temps nécessaire pour que la T_c atteigne 37°C dépend du niveau de T_c , au moment où le frisson est provoqué. Cette durée peut varier de 102 min à 20 min, selon que la T_c de départ est, respectivement, de 5°C ou de 27°C (augmentation moyenne = 0,7°C/min).

2.2.6.2 RÔLE DES FACTEURS EXTERNES

1. Photopériode

L'effet de la photopériode sur l'hibernation n'a pas été démontré chez *T. striatus*. Brenner et Lyle (1975), dont nous avons déjà relaté l'expérience sur l'amassage en relation avec une exposition préalable d'une année à des photopériodes différentes (voir § 1.2.2.3c), ont également tenté d'établir un lien entre l'hibernation et ces mêmes conditions.

Sur les 32 sujets, soumis la deuxième année à des conditions de photopériode et de température naturelles, 10 seulement passent quelques jours en léthargie. On retrouve le même nombre de sujets hibernants dans chaque groupe (2 ou 3 par groupe), ce qui indique que ce type d'exposition préalable n'a pas d'effet déclencheur.

Quant à la durée totale de la torpeur, au cours des 4 mois où elle s'est manifestée (janvier à avril), elle passe, en moyenne, de 2,4 jours pour le groupe (LD 12:12), à 7,6 jours pour le groupe (LD 8:16), à 10,4 jours pour le groupe (LD 16:8) et à 15,6 jours pour le groupe soumis préalablement à des conditions naturelles. La différence entre le premier groupe et les 3 autres est significative, selon les auteurs.

Ces durées correspondent cependant peu à la réalité, à savoir les dizaines de jours de léthargie passés par le suisse dans son milieu naturel, ainsi qu'en laboratoire, dans le

cadre d'autres recherches.

Ces résultats peuvent notamment s'expliquer par le fait que, selon les auteurs, la température relevée dans les nids se situe (faute d'une bonne isolation vraisemblablement) entre -4°C et -10°C , du début décembre à la fin février. Ils n'en tiennent cependant pas compte dans l'interprétation de leurs données. Or nous avons vu combien le contrôle thermique est précis chez le tamia et comment une réaction d'alarme est déclenchée par l'organisme lorsque la température ambiante s'approche de 0°C et, *a fortiori*, lorsqu'elle descend bien en-dessous.

2. Température

Scott et Fisher (1972) ont étudié l'effet de la température sur l'hibernation pendant plus de 3 années consécutives. Sur les 2% sujets observés, 6 d'entre eux sont classés par eux comme "bons" (*good*) hibernants, 11 autres comme « faibles » (*poor*) hibernants et les 9 derniers comme non-hibernants. Ces regroupements s'appuient sur le fait que les premiers connaissent de longues périodes de léthargie (36 à 97 jours), les seconds, de courtes périodes (6 à 10 jours), et que les derniers n'hibernent pas du tout.

Certains sujets sont exposés à des températures de 18°C et d'autres à des températures de 0°C . Une bonne partie d'entre eux passent d'une condition climatique à l'autre, soit au cours de l'hiver, soit l'année suivante.

Les chercheurs notent qu'il existe une différence significative, dans la longueur de la léthargie, entre les bons hibernants soumis à une température de 18°C (36 jours) et ceux soumis à une température de 0°C (97 jours), très significative entre bons et faibles hibernants à 18°C et extrêmement significative ($p < 0,00005$) à la température de 0°C , entre les 2 bons hibernants (97 Jours) et les 6 faibles hibernants (10 jours).

Par ailleurs, leur analyse de la rythmicité en ce qui concerne la date d'entrée et de sortie de léthargie, d'année en année, les amène à émettre l'hypothèse que l'hibernation correspond, comme c'est le cas chez le spermophile (*S. lateralis*) (voir § 2.1.2.3), à un cycle d'une durée d'une année environ et qu'elle serait donc indépendante de la température ambiante.

Mais ils concluent que, contrairement aux spermophiles et aux marmottes, il y aurait chez le suisse une inhabilité à hiberner, pour une période prolongée, suite à la seule exposition à de basses températures ambiantes. Selon ces auteurs, l'effet des basses températures dépend du moment de l'année auquel l'animal y est exposé. Celles-ci n'ont que peu d'effet lorsque l'animal y est soumis en été, alors que, lorsqu'elles surviennent en hiver, l'hibernation est prolongée.

3. Hypoxie et anoxie

Faleschini et Whitten (1975) ont étudié la tolérance à l'hypoxie, chez 3 espèces de Sciuridés, suite à la mise en présence des sujets d'un gaz composé de 8 % d'oxygène et de 92 % d'azote, ainsi qu'à l'anoxie provoquée par l'inhalation de nitrogène à 100 %. Les expériences ont été menées sur une espèce non-hibernante, *Tamiasciurus hudsonicus* (écureuil roux) et deux espèces hibernantes, *Spermophilus lateralis* (spermophile) et *Tamias striatus* (tamia).

Les résultats obtenus sont surtout intéressants dans la mesure où ils déterminent l'existence, au niveau des variations des fréquences cardiaque et respiratoire, d'une réaction à l'hypoxie statistiquement différente entre 2 groupes de suisses, le premier

réagissant plus comme l'écureuil roux, et le second plus comme le spermophile. D'autre part, les effets de l'anoxie sont tels, que la coordination motrice est aussi vite perdue chez le suisse que chez l'écureuil roux (après 50 s chez le premier et 32 s chez le second) alors qu'elle ne l'est qu'après 4,2 min chez spermophile. Par contre, en ce qui concerne le temps de survie dans de telles conditions, le suisse se montre même supérieur au spermophile (5,5 min et 4,8 min respectivement), alors que l'écureuil roux ne présente qu'un temps de survie réduit (2,2 min).

Ces résultats démontrent, selon les auteurs, qu'une gradation existe entre ces trois espèces, et que la tolérance à l'hypoxie du suisse et du spermophile est apparemment liée à leur existence sous terre.

Quant à la position intermédiaire occupée, sur le plan physiologique, par le suisse, entre celle de non-hibernant, amasseur de nourriture, et celle d'hibernant, engraisant à l'automne, elle sera à nouveau évoquée, lorsque nous tenterons d'envisager le comportement de *T. striatus*, selon une optique phylogénétique.

4. Présence de nourriture avant l'entrée en léthargie

Wang et Hudson (1971) indiquent que, selon leurs observations en laboratoire, «le tamia n'exhibe une « torpeur spontanée », c'est-à-dire une torpeur en présence de nourriture et d'eau, qu'au cours des mois d'hiver et de printemps.

Contrairement à ce qui a pu être observé, notamment chez les marmottes et les spermophiles (voir § 2.1.2.3), Wang et Hudson notent que, même pendant la période normale d'entrée en hibernation, le suisse est peu disposé (*reluctant*) à entrer en léthargie, suite à une privation de nourriture ou d'eau.

Peu d'études systématiques ont été menées, à ce propos, même chez d'autres espèces. Ces remarques ne sont cependant pas sans rappeler celles effectuées par Lyman (1954), suite à ses études sur le hamster (voir § 1.2.2.1a).

Nous reviendrons sur ce point lors de la discussion de nos propres résultats (voir § 4.1.3).

2.2.7 CONCLUSION

Plusieurs caractéristiques présentées par *Tamias striatus*, en relation avec l'hibernation, sont communes aux hibernants de la famille des Sciuridés, ainsi qu'à ceux d'autres familles. Comme eux, le suisse subit des modifications physiologiques importantes, à savoir une baisse de la température corporelle, une involution glandulaire (du moins en ce qui concerne les glandes surrénales), une diminution du taux de glucose dans le sang, un ralentissement des fréquences cardiaque et respiratoire, etc.

Il semble, d'autre part, que l'hibernation, chez cette espèce, réponde également à un cycle qui, selon certains, serait indépendant de la température.

Par contre, de nombreuses particularités distinguent le suisse des autres hibernants de la famille, et principalement des marmottes et des spermophiles.

Contrairement à ces derniers, *T. striatus* n'entre en torpeur que lorsque des conditions bien précises sont remplies. L'apparition brutale de températures trop basses, ainsi que l'absence de nourriture à ses côtés, constituent des facteurs inhibiteurs importants. Quant à l'entrée en léthargie proprement dite, elle s'effectue par paliers successifs, l'organisme exerçant un contrôle rigoureux vis-à-vis de l'évolution des conditions

externes et internes (*test-drops*).

Au cours de l'hibernation proprement dite, ce contrôle continue à être exercé par le centre hypothalamique de thermorégulation, empêchant l'écart entre les températures corporelle et ambiante d'être inférieur à 1°C. Cette régulation thermique est en lien étroit avec la fréquence des réveils, importante chez *T. striatus*, par rapport aux autres espèces. Il est vraisemblable qu'au cours de la douzaine d'heures en moyenne que durent ceux-ci, le tamia s'active en grignotant ses réserves et en effectuant des réaménagements dans le nid (comme cela a été observé chez le hamster). Ces consommations répétées de nourriture entraînent à leur tour une accumulation plus importante et plus rapide de déchets métaboliques dans le sang, ce qui contribue à provoquer les réveils ultérieurs.

D'autre part, le tamia n'engraisse pas, dans la nature, et la graisse brune elle-même, comme chez le hamster et contrairement aux autres hibernants, ne semble revêtir une importance que lors du réveil final. L'engraissement observé par divers chercheurs, en laboratoire, paraît plus relever d'un type particulier de diète, riche en hydrates de carbone, qui est offerte aux sujets. Mais, il ne semble pas que celle-ci corresponde aux choix effectués par *T. striatus*, sur le terrain. Les conséquences d'un tel engraissement, artificiel et excessif, avant l'entrée en hibernation, sont d'ailleurs souvent fatales pour l'animal. Mais ceci n'a jamais fait l'objet d'une recherche particulière.

L'amassage joue donc un rôle primordial chez cette espèce, non seulement en ce qui a trait à la préparation de la léthargie, mais également à l'équilibre de l'organisme sur toute la durée de la période d'hibernation.

Par ailleurs, lors de la période qui suit le réveil final, la nourriture amassée permet au suisse de survivre pendant plusieurs semaines, lorsque les ressources sont encore inexistantes au-dessus du sol (les premières pousses n'apparaissant qu'à la mi-mai, dans le nord-ouest du Québec).

Comme nous l'avons déjà souligné, le fait d'amasser avant la disparition sous terre n'a jamais été envisagé, par les spécialistes de l'hibernation, comme un comportement évolué, mais plutôt comme une activité relativement primitive qui constituerait un premier pas vers l'engraissement automnal, pratiqué par les autres espèces, et considéré comme un aboutissement de l'évolution. C'est notamment l'avis émis par Cade (1965) et repris depuis par plusieurs auteurs.

Suite à nos propres observations, nous croyons, au contraire, à la valeur intrinsèque d'une telle activité et au fait qu'elle présente toutes les caractéristiques d'un comportement bien adapté aux exigences de l'organisme et des rapports qu'il entretient avec son milieu.

C'est en tout cas ce que notre recherche qui, comme nous allons le voir, a principalement porté sur la place occupée par un tel comportement dans la courte période d'activité qu'autorisent annuellement les conditions climatiques, ainsi que sur ses modalités d'expression, nous a permis d'avancer.

3. MÉTHODE ET MATÉRIEL

3.1 MÉTHODE

3.1.1 UTILISATION DE LA MÉTHODE DE CONDITIONNEMENT OPÉRANT

Un comportement ne constitue pas une fin en soi. Il n'est jamais que le moyen par lequel un organisme vise à atteindre un but, afin de satisfaire un besoin. Ceci sous-entend donc que, préalablement à l'acte, il existe, d'une part, un état motivationnel qui en est la composante énergétique et, d'autre part (ou plutôt, quelque part) un objet qui en constitue la composante directionnelle.

En inversant la proposition, on peut donc affirmer que, pour que puisse être inférée l'existence d'un état motivationnel, il est nécessaire que l'animal effectue un acte volontaire qui signale la présence du besoin.

D'autre part, il faut que cet acte s'insère dans la chaîne de séquences de comportements conduisant à l'acte consommatoire final, qui en indique la direction.

Les expériences que nous avons relatées dans la première partie visaient toutes à mesurer les variations du comportement de l'animal soumis à certaines conditions dont on voulait vérifier la valeur de déclencheur ou simplement de modulateur.

Mais, comme nous l'avons souligné à plusieurs reprises, la façon habituelle d'effectuer cette mesure se caractérise par le fait que toute l'attention du chercheur se porte sur la réaction du sujet lorsqu'il est en présence du stimulus-signé, et non à partir des démarches qu'il est prêt à effectuer pour se trouver dans cette situation.

En d'autres termes, l'accent est toujours mis sur la composante directionnelle, et rarement, sinon jamais, sur la composante dynamogénique du comportement.

Il est certain que cette façon de faire n'est pas délibérée mais repose essentiellement sur la difficulté apparente de trouver un procédé qui pourrait rendre compte de cette dimension.

Or, celui-ci existe depuis plus de quarante ans. Il a été mis au point et conceptualisé par Skinner (1938) et est devenu, depuis, un des piliers de la psychologie expérimentale contemporaine. Il s'agit de la méthode de conditionnement opérant.

Que cette dernière ait servi de base au modèle explicatif, néo-behavioriste, de la genèse et du maintien des comportements n'est que secondaire dans la présente argumentation. Il est d'ailleurs regrettable que l'avis que beaucoup de spécialistes du comportement animal portent sur la méthode, soit souvent fonction de la façon dont ils ont décodé et accepté les principes behavioristes.

Les applications qui découlent de la méthode sont pourtant multiples (Richelle, 1966).

Par ailleurs, l'usage qui peut en être fait dans l'étude de la motivation à la base de comportements instinctifs a été largement analysé et débattu dans plusieurs ouvrages et articles (notamment Teitelbaum, 1966 ; Karli, 1968).

Pourtant, mis à part quelques essais limités le plus souvent au comportement alimentaire (Breland et Breland, 1966), peu d'études éthologiques existent qui l'aient utilisée de façon systématique pour l'étude de la motivation.

Nous ne nous attarderons pas à en énoncer les principes de base.

Qu'il suffise de rappeler qu'il s'agit de choisir, de façon arbitraire, une quelconque action faisant partie du répertoire de l'espèce et de renforcer l'apparition de cette dernière (ou, plus exactement, d'en augmenter la probabilité d'émission) en fournissant, en retour, à l'animal, de la nourriture, de l'eau, de l'oxygène, des matériaux pour le nid, la présence

du partenaire ou de l'adversaire, ou plus généralement toute situation ou tout objet, pour l'obtention ou l'évitement duquel il est prêt à travailler.

En d'autres termes, l'animal est amené à révéler son degré de motivation pour l'objet, par la quantité de travail qu'il est disposé à fournir, pour assouvir son besoin.

Comme le note Teitelbaum (1966), toutes les situations de conditionnement opérant ont en commun le fait que l'animal est motivé pour obtenir un renforcement. Si une réponse opérante apparaît, c'est que la motivation existe.

La réponse exigée du sujet peut tout aussi bien être constituée par une pression sur un levier, que par le passage devant une cellule photoélectrique, ou par le fait de tirer sur une ficelle, ou même de tourner autour de la cage.

Cette nature essentiellement arbitraire et interchangeable de l'acte et du stimulus, ainsi que le contrôle que l'animal peut exercer sur sa réponse, caractérisent celle-ci en tant qu'acte volontaire.

C'est d'ailleurs ce qui la différencie de l'acte instinctif, par le fait que, contrairement à ce dernier, elle ne présente, au départ, aucun lien avec l'état motivationnel de l'animal³⁵.

Comme nous l'avons vu précédemment, il est toujours malaisé, dans la chaîne de séquences constituant un comportement instinctif, de déterminer la force de la motivation accompagnant l'action déclenchée par un stimulus-signe. Par contre, le fait d'insérer une réponse opérante, volontaire par définition, entre deux séquences de la chaîne, entraîne la possibilité, grâce au contrôle pouvant être exercé sur cette réponse, d'évaluer le degré de la motivation, à la base du comportement.

En termes concrets, cela signifie que, s'il est toujours difficile de savoir ce qui a pu pousser un animal à emporter les 20 graines se trouvant dans une assiette, il est par contre aisé de conclure que les 20 pressions exercées sur le levier correspondent à une activité visant à l'obtention de 20 graines (et non 18 ou 23).

Nous avons d'ailleurs montré, à partir d'études de longue durée sur le hamster (Godefroid, 1968) que, lorsque le renforcement n'est plus délivré, les pressions sur le levier ne sont plus exercées par le sujet, même si toute possibilité de se livrer à d'autres activités est supprimée. De même, si l'on adjoint une roue à activité à la cage, le nombre de pressions se trouve inchangé, et il en va de même si, au contraire, on empêche l'accès à la roue (Mackels, 1969). Ceci montre bien que la réponse ne constitue pas une simple décharge d'activité indifférenciée, mais qu'elle fait, au contraire, partie intégrante du comportement dans lequel elle a été insérée.

Les avantages de la méthode de conditionnement opérant sont surtout perceptibles au niveau du traitement des résultats. Celui-ci se trouve en effet facilité au maximum par l'usage d'un équipement automatique qui enregistre sur compteurs et sur enregistreurs à plumes, mais également, et de plus en plus, directement sur ordinateur, les différents événements (réponses, introduction de certaines variables, etc.). Ceci permet non seulement d'obtenir des données objectives, au fur et à mesure de leur apparition (dont toute variabilité due au jugement personnel est exclue), mais surtout d'en recueillir 24 h sur 24, et pendant des mois si cela est souhaité.

³⁵ Ceci est tellement vrai, qu'elle peut être remplacée, en cours de route, par une autre, complètement différente dans sa forme, sans que la motivation de l'animal en soit affectée.

Cette constance sans défaut, ainsi que cette patience infinie de l'appareillage automatique, le placent bien au-dessus des capacités humaines. Elles rendent possible l'étude de phénomènes à long-terme et permettent ainsi la mise en évidence éventuelle d'une rythmicité qui ne peut apparaître dans des recherches à court-terme (d'autant que celles-ci sont limitées le plus souvent à des séances quotidiennes de quelques minutes).

Le dernier avantage, enfin, et non le moindre, des méthodes de conditionnement opérant, repose sur la diversité des programmes de renforcement qui peuvent être utilisés.

Ici non plus, nous ne nous attarderons pas à rappeler leurs caractéristiques. Il nous semble cependant important de souligner que, selon qu'il s'agit d'un programme exigeant de l'animal une seule réponse (CRF)³⁶ ou un certain nombre de réponses (FR - VR)³⁷ pour l'obtention d'un renforcement, ou bien qu'il s'agit d'un programme à composante temporelle (FI - VI - DRL)³⁸, le *pattern* caractéristique de travail se trouve grandement modifié.

Le deuxième type de programme paraît plus adapté à des études à court terme de la régulation temporelle (Richelle, 1966), les programmes du premier type (CRF et FR) permettent, par contre, de vérifier dans quelle mesure des variations de la performance peuvent être engendrées par des changements du niveau d'activité ou de motivation du sujet. Comme le note Teitelbaum (1966), les programmes CRF ou FR, permettent la mise en évidence du mode sur lequel la variable environnementale ou physiologique opère, ce qui facilite l'observation de l'effet entraîné par cette variable. « Le petit effet de chaque réponse se trouve amplifié dans l'effet total de l'ensemble (...). Un programme de ce type agit (donc) comme un microscope capable de nous faire voir dans un enregistrement l'effet cumulatif de la variable sur le comportement ».

En général, le programme CRF est peu utilisé, du fait qu'il entraîne rapidement la satiété, lorsqu'il est appliqué au comportement alimentaire. Ceci n'est pas le cas avec le comportement d'amassage. D'autre part, c'est le programme qui correspond le mieux à la réalité du comportement tel qu'il s'exprime dans la nature. En effet, lorsque l'animal arrive au pied de l'arbre dont les graines jonchent le sol, il lui suffit de quelques mouvements pour passer de l'une à l'autre. En laboratoire, la pression sur le levier remplace ces déplacements, mais la cadence demeure semblable. La plupart de nos observations ont donc été effectuées à l'aide d'un tel programme.

Le programme FR a été employé, en 1976, afin, d'une part, d'évaluer la force de la motivation de l'animal aux différentes périodes de l'année et, d'autre part, de vérifier l'importance que revêt chez le suisse la décharge d'activité comme telle, par rapport aux

³⁶ Programme de renforcement continu (*continued reinforcement*).

³⁷ Programme à proportion constante (*fixed ratio*) ; programme à proportion variable (*variable ratio*).

³⁸ Programme à intervalle fixe (*fixed interval*) ; programme à intervalle variable (*variable interval*) ; programme de renforcement des débits de réponses lents (*differential reinforcement of low rates*).

quantités de graines amassées. Notre appareillage était conçu de telle façon que seuls les programmes FR2, FR4, FR8 et FR10 pouvaient être utilisés.

3.1.2 PROCÉDURE

3.1.2.1 MANIPULATION DES SUJETS

Celle-ci est complètement absente. Compte tenu du fait qu'il s'agit d'animaux sauvages et donc très farouches, nous nous sommes interdits, dès le départ, tout contact manuel avec les sujets afin d'éviter, au maximum, l'introduction de variables incontrôlées et génératrices de stress.

Lors de leur arrivée au laboratoire, les sujets prennent possession eux-mêmes de leur cage d'habitat, celle-ci étant placée au contact de la cage dans laquelle ils ont été transportés. Il en va de même lors du transfert de la cage au terrarium.

Lors du nettoyage des cages, effectué avec d'innombrables précautions (instruments frottés avec du persil afin de camoufler l'odeur humaine, etc.), l'animal est bloqué, par un système de portes coulissantes, dans la roue à activité où il s'est réfugié.

Contrairement à la plupart des expériences menées par les autres chercheurs, ni nos sujets, ni les quantités de nourriture amassées dans les nids, ne sont pesés. Nous nous sommes ainsi privés volontairement de données auxquelles certains physiologistes attribuent de l'importance. Nous avons estimé qu'il était préférable de mettre l'accent sur le comportement s'exprimant sans contrainte, ni manipulations intempestives, que sur des chiffres obtenus dans un contexte artificiel.

Il n'en reste pas moins que l'enregistrement des réponses constitue à lui seul une mine de renseignements. D'autre part, la longue habitude à nos sujets nous permet de noter facilement les modifications qui peuvent apparaître dans leur état de santé ou au niveau d'un éventuel embonpoint.

3.1.2.2 FAÇONNEMENT DE LA RÉPONSE OPÉRANTE (*SHAPING*)

Afin d'éviter au maximum les interventions, nous avons préféré un apprentissage de la réponse par l'animal lui-même (auto-façonnement). Le levier-réponse étant à la disposition des sujets dès le départ, la réponse est acquise, par essais et erreurs, en l'espace de quelques heures, en général (un jour ou deux, au maximum), sans aucune intervention extérieure.

3.1.2.3 RELEVÉ DES DONNÉES

Celui-ci est effectué quotidiennement, depuis 1971, entre 12 et 13 h. A cette occasion, sont relevés les compteurs de réponses et de tours dans la roue à activité, ainsi que les données du polygraphe et du thermomètre à tambour.

3.2. MATÉRIEL

3.2.1 LES SUJETS

Entre 1970 et 1978, 20 suisses (*T. s. quebecensis*) provenant des forêts du nord-ouest québécois, ont séjourné au laboratoire (Tableau IV)³⁹. Les six premiers d'entre eux ont

TABLEAU IV

Répartition des sujets dans les différents habitats et selon le type de nourriture offerte.

HABITAT	1970	1971	1972		1973		1974	1975	1976	1977	1978
	Pastilles	Pastilles	Past.	Gr.	Past.	Gr.	Graines	Graines	Past/Gr.	Graines	Graines
CAGES	TF1-TM2 TM5	TM3	TM3 TF8 TM9	TF10 TF14	TF12	TF10 TF14 TM11	TM11 TF10 TF14 TM13	TF17* TM18*	TM15	TM15 TF16	TF16
TERRARIUM (grand)							TF14 TM13	TF14 TM13	TF14 TM13	TF14 TM13	TF14 TM13
TERRARIUM (petit)								TF19* TM20*			
ANIMALERIE	TF4-TM6 TM3							TF16	TF16		

* au laboratoire de Psychologie de l'Université de Liège

été simplement observés, au cours des années 1970 et 1971, et ont principalement fait l'objet de courtes expériences, effectuées par nos étudiants. Celles-ci ne seront pas relatées ici, les contrôles effectués à l'époque n'étant pas toujours adéquats. C'est cependant grâce à elles que la méthode et l'appareillage ont pu être mis au point et devenir efficaces.

Quatre autres sujets (deux mâles et deux femelles), ont été transportés par nous en Europe (Université de Liège), en 1975, afin d'y être observés sur le plan des comportements liés au creusement du terrier et de l'accouplement, en relation avec le nourrissage. Les données recueillies à cette occasion feront l'objet d'un autre exposé.

Les dix autres animaux ont été utilisés pour les recherches portant sur l'amassage proprement dit. C'est sur les données fournies par eux que s'appuie la présente étude. Trois d'entre eux (TF10, TM13 et TF14) sont entrés au laboratoire en octobre 1972 et y ont séjournés jusqu'à août 1978. TM13 et TF14 vivent dans le terrarium depuis l'été 1974.

Tous nos sujets ont été identifiés par les lettres T (pour *Tamias*), et M ou F (selon le sexe), ainsi que par un chiffre indiquant leur ordre d'entrée au laboratoire.

³⁹ Durant les années 1969 et 1970, préalablement à notre étude, ainsi qu'au cours de ces années de recherches, nous avons observé plusieurs individus, en forêt, de façon régulière, afin de nous familiariser avec le mode de vie de l'animal, et assurer une cohérence à nos schèmes expérimentaux.

3.2.2 LE MATÉRIEL PROPREMENT DIT

3.2.2.1 LES CAGES

Elles sont en acier inoxydable et mesurent 0,45 m x 0,20 m x 0,20 m (figure 5). La partie arrière est constituée de deux portes à glissière, l'une métallique et l'autre de plexiglas (afin de permettre l'observation du nid).

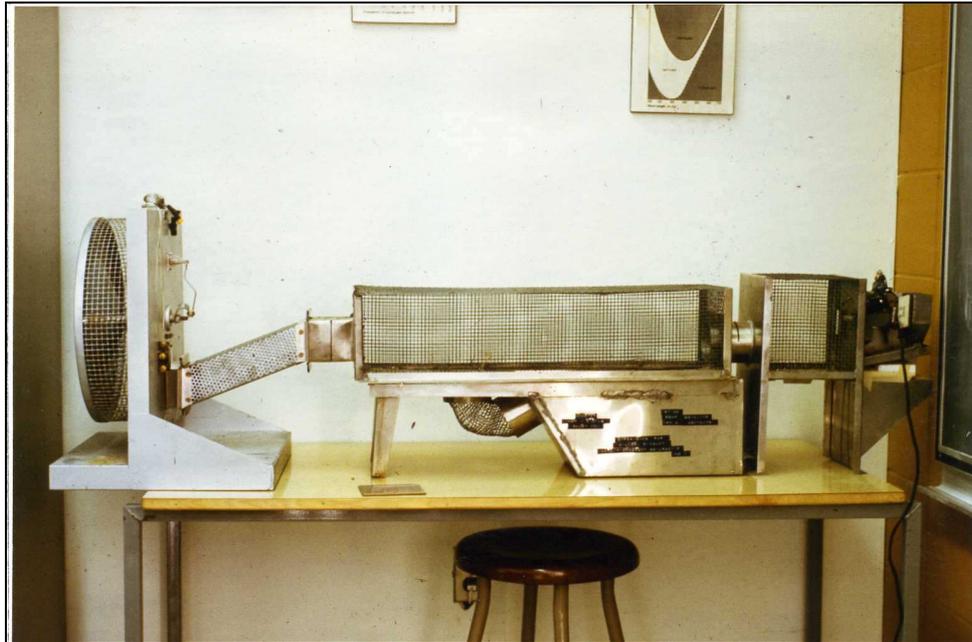


Figure 5. Cage d'habitat et terrasse (au centre), cage de distribution avec distributeur de graines (à droite) et roue à activité (à gauche).

À l'avant, la sortie coudée, en forme de tunnel de 6 cm de diamètre, débouche sur une terrasse. Celle-ci est couverte par un grillage, à 15 cm de hauteur. À l'une de ses extrémités, l'animal a accès à la roue à activité d'1 m de circonférence (soit 1000 révolutions pour 1 km). À l'autre, il peut pénétrer dans la cage de distribution dans laquelle se trouve le levier-réponse à 12 cm du sol et, à côté, à 4 cm du sol, l'ouverture de la cupule dans laquelle les graines sont disponibles durant quelques secondes (voir § 3.2.2.Cb). Un mouvement d'une amplitude de 10 cm est ainsi exigé de l'animal pour passer du levier à la graine.

3.2.2.2 LE TERRARIUM (OU VIVARIUM)

a. Conception

Le terrarium est construit dans un local, non chauffé et situé à l'écart, dont l'unique fenêtre, orientée au sud, a été enlevée et remplacée par un grillage. La température ambiante est donc, à quelques degrés près, la même que celle régnant à l'extérieur.

Le terrarium est constitué par deux enclos construits l'un à côté de l'autre et dont les dimensions sont de 5m x 2,50 m (fig. 6, 7 et 8).

Dans chacun d'eux, le plancher a été couvert d'un treillis très serré afin d'empêcher toute possibilité de creusement par l'animal, sauf en ce qui concerne la partie proche de la fenêtre qui a été enlevée sur une surface de 1,30 m x 1 m afin de creuser un trou d'1 m de profondeur dans lequel un bac de tôle galvanisée (1,30 m x 1 x 1 m) a été placé, afin d'empêcher toute possibilité de creusement par l'animal.

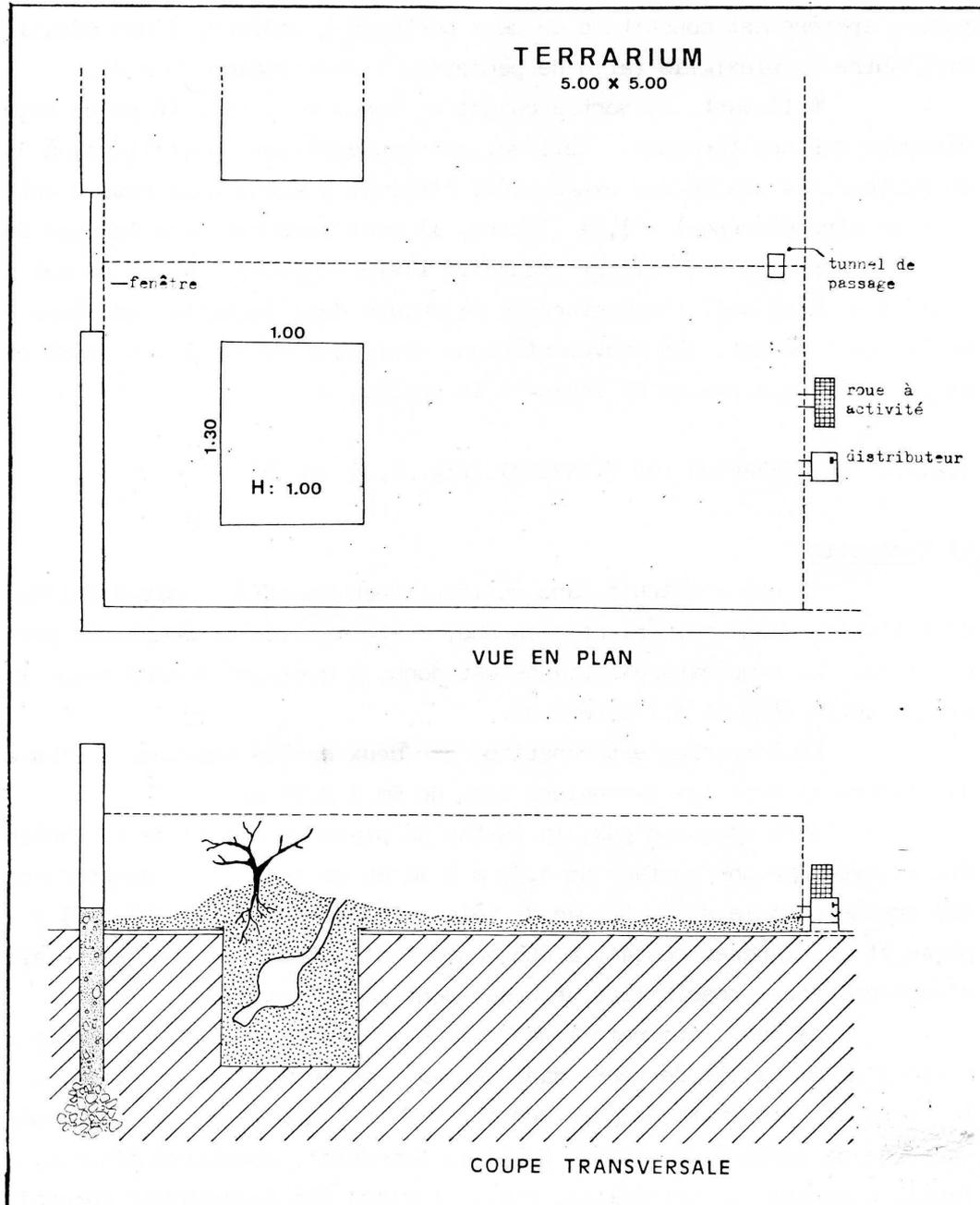


Figure 6. Plan du terrarium.



Figure 7. Terrarium, cages de distribution avec distributeur de graines, roues à activité et thermomètre à tambour.

Le bac a été rempli de terre et d'argile bien tassée puis surmonté d'un monticule de terre dans lequel a été planté un arbrisseau. De la terre a ensuite été étendue sur toute la superficie du plancher puis recouverte de plaques de gazon. Un tapis forestier, constitué d'humus, de feuilles mortes, de brindilles, etc. a alors été abondamment réparti sur le tout.



Figure 8. Tapis de feuilles mortes sur la surface du sol des terrariums de TM13 (à gauche) et de TM14 (à droite), avec thermomètre à jauge (au fond).

Un treillis a été tendu au-dessus des 2 enclos à une hauteur de 80 cm. A l'extrémité opposée de la fenêtre, ont été installées la cage de distribution de nourriture ainsi que la roue à activité.

b. Eclairage d'appoint

Un éclairage artificiel constitué de 2 lampes de 300W s'ajoute à l'éclairage extérieur. Son fonctionnement est régi par un synchronisateur électrique (*timer*) dont l'enclenchement s'effectue au lever et au coucher du soleil (selon les données fournies par la station de météorologie). De plus, un rhéostat électromécanique a été conçu qui se charge de créer un « crépuscule » par augmentation ou diminution progressive de l'intensité lumineuse au cours de la première ou la dernière demi-heure de la période diurne

c. Relevé des températures

Un thermomètre est placé au-dessus du monticule dans lequel est creusé le terrier. Sa jauge est enfouie dans le fond du bac, à 99 cm de profondeur. La température du sol, autour de la chambre centrale du terrier, peut ainsi être relevée au cours de l'hiver. La température ambiante du local est enregistrée de façon continue par un thermomètre à tambour.

3.2.2.3 LES DISTRIBUTEURS DE NOURRITURE

a. Les distributeurs de pastilles

Il s'agit là du distributeur classique permettant, à partir d'un petit réservoir de plastique, de délivrer une pastille calibrée (Noyes *pellets* ; 45 mg ; 4,5 Kcal/gr) à la fois. Celle-ci tombe dans la cupule fixée sur la cloison de la cage de distribution, lorsque la pression sur le levier (ou le nombre de pressions exigé, en cas de programme FR) est exercé.

b. Les distributeurs de graines

Après de nombreux essais, nous avons opté, en ce qui concerne les études à long-terme, pour l'utilisation d'un distributeur de graines, employé pour le conditionnement du pigeon.

Il s'agit d'un godet rempli de graines qui, par l'action d'un solénoïde, est mis à la disposition de l'animal pendant un temps déterminé. Nous l'avons modifié légèrement, notamment en agrandissant l'ouverture prévue initialement pour un bec d'oiseau. Grâce à cette transformation, la nouvelle ouverture (2 cm X 2 cm) permet facilement le prélèvement de graines par un petit rongeur.

Afin de contrôler les quantités amassées, le temps de présentation a été limité à 5 secondes. Nous avons, en effet, établi empiriquement qu'il n'était pas possible de prélever plus d'1 à 1,2 graines de tournesol, en moyenne, dans une telle période de temps, compte tenu de la durée du mouvement que doit effectuer l'animal pour passer du levier à l'ouverture.

3.2.2.4 LES MÉTHODES D'ENREGISTREMENT

a. Les compteurs

Des compteurs électromécaniques sont utilisés pour le comptage des réponses fournies par les sujets.

Les révolutions de la roue sont comptées à l'aide du compteur mécanique qui lui est adjoint.

b. L'enregistreur polygraphe

Il s'agit d'un enregistreur "Mini-script Z" à 10 pistes. Le déroulement de la bande de papier paraffiné s'effectue sur une base de temps de 2 cm/h. La précision du relevé, à partir d'un tel enregistrement, est de l'ordre de 5 minutes environ. Deux pistes sont mobilisées pour chaque sujet, l'une rendant compte de l'activité à la cage de distribution, l'autre à la roue à activité.

3.2.2.5 LES MÉTHODES D'ANALYSE

a. Les histogrammes

Grâce aux données relevées quotidiennement sur les compteurs, des histogrammes ont pu être constitués, rendant compte des variations de l'activité au cours d'une même année, ainsi que d'une année à l'autre.

b. Les actogrammes

Ne disposant pas d'un enregistreur Easterline-Angus, nous avons dû retranscrire quotidiennement, sur papier millimétré (1h = 1cm), les données fournies par l'enregistreur polygraphe.

Cependant, le fait que deux types de données soient relevées simultanément rendait presque obligatoire la transcription selon un tel procédé.

c. Les périodogrammes

La méthode des périodogrammes, qui remonte à 1898, a été redéveloppée, en ce qui concerne notamment la manière d'effectuer les calculs, par Enright (1965).

Elle permet d'estimer la période oscillatoire d'une activité donnée, dans un laps de temps déterminé (de plusieurs jours à plusieurs mois).

Succinctement, un périodogramme peut être considéré comme une série d'amplitudes d'oscillations relatives (notées en ordonnées sur le graphique), correspondant aux différentes périodes oscillatoires (indiquées en abscisse), envisagées comme pouvant constituer la période caractéristique de l'activité. Celle d'entre elles correspondant à la plus haute amplitude est considérée comme le meilleur estimateur de la période sous-jacente à la distribution temporelle des données.

Le programme informatique permettant l'analyse des données par l'ordinateur a été conçu par le Centre de Traitement de l'Informatique de l'Université Laval (Québec).

En annexe 1 B, est présentée une des séries de documents produits par l'ordinateur, après que lui ait été fournies les données relatives à la distribution temporelle de l'activité. C'est à partir de celles-ci qu'ont été construits les périodogrammes des figures 32 à 36.

**4. ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'AMASSAGE CHEZ
*TAMIAS STRIATUS***

4.0 INTRODUCTION

Les résultats exposés dans les prochains chapitres sont, pour la plupart, le fruit d'observations à long terme de nos suisses. Contrairement à l'expérimentation classique, qui s'appuie sur un nombre important de sujets afin de vérifier l'effet d'une variable dans un temps déterminé, la nôtre repose sur un relevé quotidien, depuis près de huit ans de l'enregistrement des données fournies par les animaux. C'est le prix qu'il a fallu payer pour assister sept fois à l'entrée en léthargie de *Tamias striatus* et à un nombre égal de réveils.

C'est aussi le temps qu'il a fallu attendre pour être capable de tirer des conclusions à partir d'un nombre suffisant de données.

Compte tenu du coût de l'appareillage et surtout du manque de place pour installer d'autres terrariums, nous avons dû nous limiter à l'observation de quelques animaux seulement⁴⁰. Nous croyons cependant que les données accumulées pour chacun d'eux, et la connaissance approfondie de leur façon individuelle de réagir qui a été acquise au fil des ans, compensent en grande partie cette carence.

Nos résultats sont de deux ordres.

Ceux provenant des enregistrements quotidiens constituent le matériau de base des histogrammes et des actogrammes rendant compte des variations saisonnières. Ils ont permis l'étude des rythmes circadiens et circanniens, chez le suisse.

Quant aux autres, ils ont été obtenus à la suite de l'introduction de variables, dans le cadre, soit de la vérification d'hypothèses précises, soit dans celui d'une expérience pour voir.

Compte tenu du petit nombre de sujets, certains résultats demandent à être vérifiés sur de plus grands échantillons, d'autres exigent que l'expérimentation soit poussée plus avant. La plupart cependant nous paraissent suffisamment éclairants pour qu'une synthèse puisse être dégagée, qui pourrait constituer le canevas d'une théorie de l'amassage chez une espèce hibernante, telle que *Tamias striatus*.

4.1 PLACE DE L'AMASSAGE DANS LE CYCLE ANNUEL

Mise à part la recherche de Brenner et Lyle (1975), dont les résultats peuvent difficilement être exploités, compte tenu du schème expérimental utilisé et des résultats peu significatifs obtenus (voir § 1.2.2.Cc), aucune étude, à notre connaissance, n'a jamais mis en lumière l'existence de périodes caractéristiques d'amassage, dans le cycle annuel. La plupart des chercheurs, comme nous l'avons vu précédemment, ne se sont penchés que sur le problème de la présence ou de l'absence du comportement chez certaines espèces de Rongeurs et, surtout, sur l'étude des déclencheurs de l'activité, à court terme. Muul (1970) est un des seuls à avoir tenté d'analyser, chez le polatouche, l'influence directe de la photopériode et de la température sur les quantités amassées, à partir d'une observation portant sur plusieurs mois (voir § 1.2.2.3a).

⁴⁰ Le tableau IV rend compte de la façon dont ceux-ci se sont répartis dans diverses expériences, au cours des années.

Les données fournies par nos sujets s'étendent sur plusieurs années. Il est donc intéressant de mettre celles-ci en parallèle, afin d'analyser quelles sont, d'année en année, les conditions en présence au moment de l'apparition du comportement.

Trois sujets ont principalement été observés sur de longues périodes. Il s'agit de TF10 (♀10) dans une cage (1973-1974), ainsi que de TM13 (♂ 13) et TF14 (♀ 14), dans le terrarium (de 1974 à 1978)⁴¹.

Les histogrammes des figures 9 à 11 rendent compte de l'activité de nourrissage et d'amassage de ces sujets au long de ces différentes années.

4.1.1 PROFIL GÉNÉRAL DE L'ACTIVITÉ D'AMASSAGE

Pour tous les sujets, et pour chaque année, le profil d'activité, obtenu au cours de nos observations en laboratoire, est à peu près semblable à ce que l'on connaît de l'activité

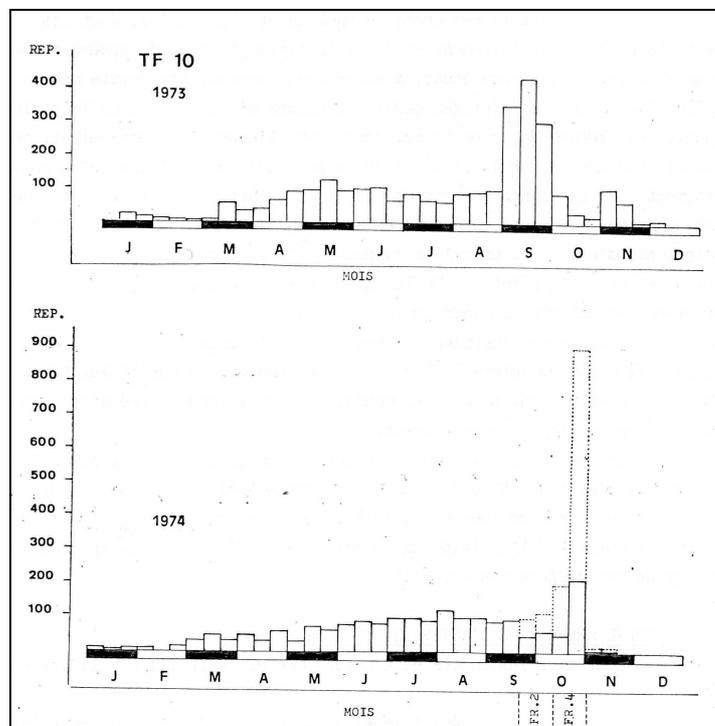


Figure 9 Activité d'amassage chez TF10 au cours des années 1973-1974.

du tamia, en milieu naturel. Le réveil, qui a généralement lieu au mois d'avril, est en effet rarement accompagné d'une activité importante, même au niveau du nourrissage⁴².

⁴¹ En ce qui concerne TM13 et TF14, seuls les histogrammes concernant les années 1974 et 1975 sont présentés ici. Ceux relatifs à l'année 1976 sont exposés plus loin (voir § 4.3.2 B b). Les années 1977 et 1978 ayant surtout été consacrées à l'étude de la reproduction ne seront pas évoquées dans le présent chapitre.

Un léger pic d'activité se manifeste au cours des mois d'avril ou mai⁴³. Il faut noter, en passant, le fait que chez TM13, l'imposition, en 1974, d'exigences variées, à partir d'un programme FR, imprime à l'activité, au cours de cette époque de l'année, un profil particulier. Celui-ci est caractérisé par un nombre relativement important en CRF et presque nul dans les autres conditions. Ceci fera l'objet d'une discussion dans le chapitre suivant (voir § 4.2.4).

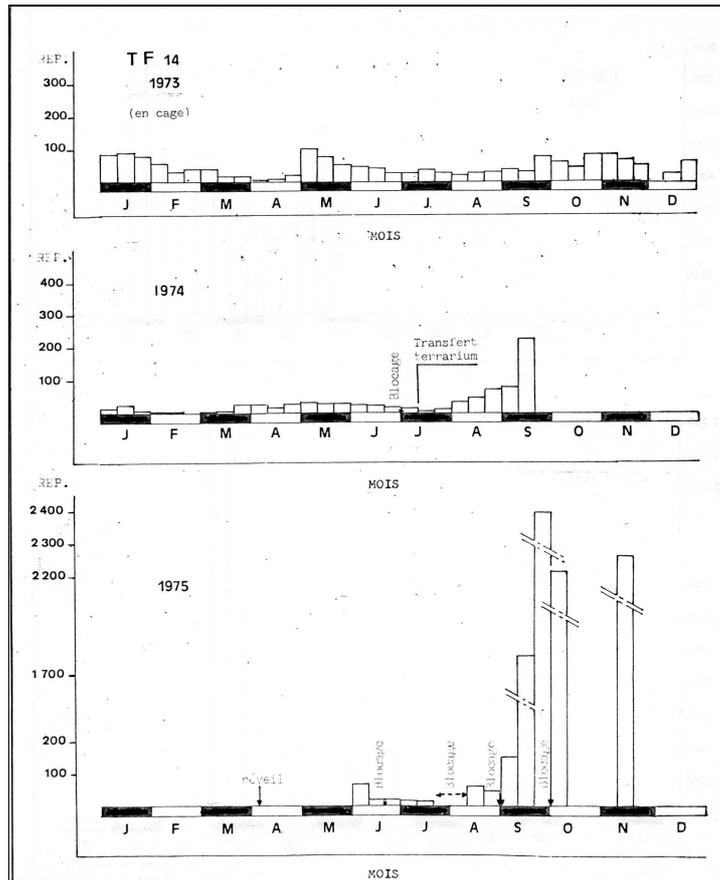


Figure 10. Activité d'amasage chez TF14 au cours des années 1973, 1974 et 1975.

L'activité des mois de juin et juillet est limitée presque uniquement à du nourrissage.

Le pic du mois d'août au début octobre, rencontré chez tous les sujets, est, sans conteste, l'élément le plus caractéristique du cycle annuel. Car, si une activité qui dépasse en intensité celle nécessaire au nourrissage, est présente à d'autres périodes

⁴² Nous considérons comme activité de nourrissage, toute activité ne dépassant pas 40 à 70 réponses par jour dans un programme CRF (voir le calcul du débit métabolique au § 2.2.4).

⁴³ Un tel pic a également été noté par Stebbin et Orich (1977) chez *Eutamias amoenus* (voir § 1.2.2.3d)

de l'année, elle n'a, en effet, jamais l'importance qu'elle revêt durant ces quelques semaines.

Au cours de celles-ci, toute l'énergie de l'animal est centrée sur l'activité d'amassage, et l'effort développé est parfois plusieurs dizaines de fois supérieur à celui fourni à d'autres moments, alors qu'il s'agit pourtant des mêmes graines de tournesol et du même système de distribution, et que, d'autre part, les animaux ont à leur disposition les réserves entassées depuis des années dans un terrier creusé dans 1 1/3 m³ de terre

Après cette période et en l'espace de quelques jours, toute activité cesse. L'animal disparaît alors pour des mois. Plus aucune réponse ou presque ne sera émise jusqu'au printemps suivant.

Dans les tableaux 1 à 3 de l'annexe 2, sont rassemblées les données relatives aux périodes d'amassage, à leur durée, à l'apparition des pics d'activité automnale pour chaque sujet, ainsi que les conditions de photopériode et de température ayant cours à cette époque, d'année en année.

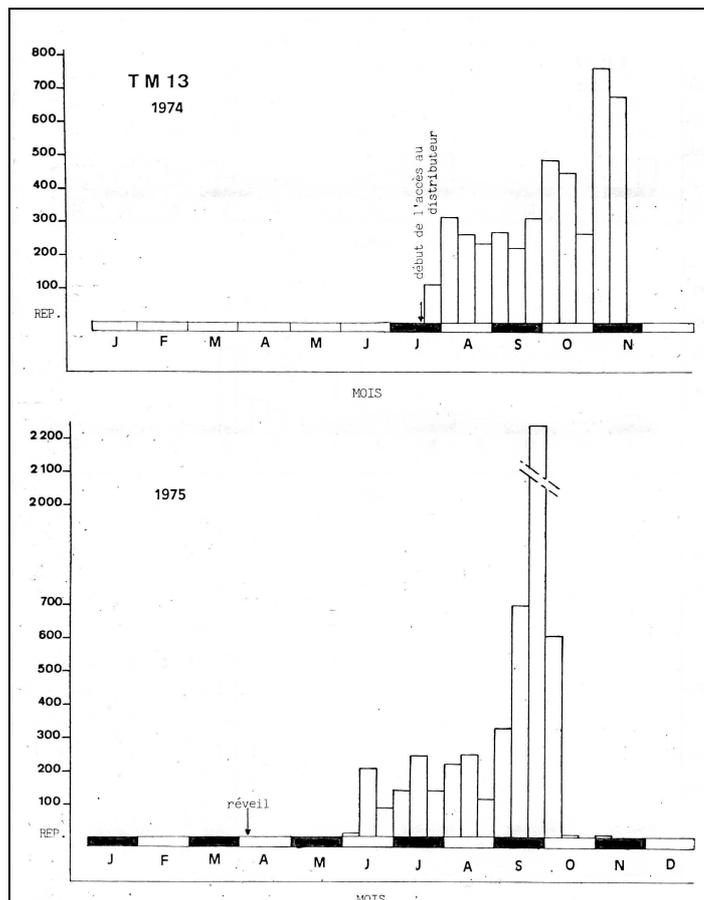


Figure 11. Activité d'amassage chez TM13 au cours des années 1974 et 1975.

4.1.2 ACTIVITÉ AUTOMNALE ET ENTRÉE EN HIBERNATION

4.1.2.1 LE DÉBUT DE L'ACTIVITÉ

Une première analyse des différents histogrammes, ainsi que des tableaux, permet plusieurs constatations, en ce qui touche le moment auquel débute l'amassage automnal.

Il faut tout d'abord remarquer que, bien que les sujets soient toujours au moins deux (ou trois, en 1974) dans le même local, les pics d'activité sont relativement éloignés dans le temps, d'un individu à l'autre⁴⁴, et cela malgré le bruit des distributeurs qui accompagne inmanquablement l'activité des animaux voisins. Le comportement d'amassage ne semble donc pas sujet à l'incitation sociale, en tout cas dans sa phase intensive.

Il est pourtant intéressant de noter que si, d'année en année, des différences parfois importantes existent dans la période au cours de laquelle débute l'activité chez un même animal, les différences interindividuelles sont, quant à elles, relativement réduites au cours d'une même année en ce qui a trait principalement à ce démarrage de la période d'amassage. Selon les individus, elle se situe entre le 11 et le 18 septembre en 1974, entre le 5 et le 19 septembre en 1975 et entre le 10 et le 15 août en 1976.

La photopériode naturelle, renforcée par le fonctionnement des lampes d'appoint placées au-dessus du terrarium, varie, au cours de ces semaines, entre LD 14:10, en août, et LD 13:11, en septembre. À aucun moment, nous ne rencontrons un démarrage d'activité intensive, plus tard dans l'année, sous des périodes d'éclairement plus courtes que 13 heures.

Quant à la température régnant lors de ces journées d'activité intense, elle est de 7 à 8°C, en moyenne pour 1974, de 7° à 8°C en 1975, mais de 17°C au mois d'août 1976. Cependant (et ceci met en évidence un autre facteur), cette moyenne relativement élevée en 1976 cache le fait qu'au cours de ce même mois, la température minimale quotidienne est tombée 10 fois sous 5°C, après que des maxima de plus de 30° aient régné à quelques jours d'intervalle. Une analyse des températures des mois de septembre 1974 et 1975 montre qu'il en va de même à ces époques (les mois d'août ayant été normaux).

Il semblerait donc que, plus que la baisse de la température ambiante moyenne, les sautes brusques dans les températures quotidiennes constituent un facteur déclencheur important.

Par ailleurs, une étude complémentaire des écarts en degrés/jour, sur les bases de 5°C et de 18°C, nous indique que, par rapport à la normale, l'été de 1974 a été légèrement plus chaud, alors que les températures d'automne de cette même année étaient sous la normale ; qu'en 1975, l'été a été plus chaud et l'automne proche de la normale, mais que, par contre, l'été de 1976 ainsi que l'automne et l'hiver ont été plus froids que d'habitude.

⁴⁴ Ils correspondent cependant presque tous à des températures inférieures à 7°C.

Ceci constitue un argument supplémentaire en faveur du rôle de la température dans la précocité ou le retard dans l'apparition du comportement d'amassage intensif (tableau V).

4.1.2.2 L'ARRÊT DE L'ACTIVITÉ

Les dates auxquelles l'activité prend fin paraissent également liées à des facteurs climatiques. En effet, si une période de réchauffement apparaît dans les semaines qui suivent l'arrêt de l'activité, il n'est pas rare de voir l'un ou l'autre sujet se remettre à amasser. C'est le cas, notamment, pour TM13 en 1974 et pour TF14 en 1975.

TABLEAU V

Ecarts par rapport à la normale mensuelle des degré-jours sur une base de 5° (total mensuel des degrés supérieurs à 5°) et sur une base de 18° (total mensuel des degrés inférieurs à 18°).

Année	ETE				AUTOMNE						HIVER						PRINT.			
	Juillet		Août		Sept.		Octobre		Nov.		Déc.		Janvier		Février		Mars		Avril	
	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°	+5°	-18°
1974	+17	-22	+27	-20	-52	+63	-38	+103	-4	+2		-109		-54		-49		+105		+158
- 75	+ chaud				+ froid						++ chaud						++ froid			
1975	+73	-26	+65	-8	-21	+34	0	-3	+18	-36		+70		+113		-40		+27	+4	-32
= 76	++ chaud				+ froid normal						+ chaud						++ froid			
1976	-40	+26	+9	+7	-47	+49	-31	+116	-4	+100		+190		+47		-54		-192	+16	+8
- 77	+ froid				++ froid						++ froid						++ chaud			
1977	-4	-2	-31	+21	-27	+20	-42	+25	+15	-38		+6		+48		+42		+82		+89
- 78	normal + froid				+ froid						+ chaud						+ froid			

Ex. : juillet 1976
 la normale pour le mois de juillet est de 373° degrés-jours (base de 5°C) et de 63° degrés-jours (base de 18°C); les totaux pour juillet 1976 sont respectivement de 333° et de 89.1°, soit des écarts de -40 (base 5°) et + 26 (base 18°C), donc des températures inférieures à la normale dans les deux cas.

Cette influence de la température est démontrée de façon plus nette encore par les différences d'activité existant, pour TF10 et TF14, entre leur passage d'un local chauffé, en 1973, à un local soumis aux températures saisonnières, en 1974.

La première année, chez TF14, l'activité d'amassage est présente, mais de façon peu marquée et elle se prolonge jusqu'en janvier, date à laquelle l'animal disparaît pour plusieurs semaines. Par contre, en 1974, un pic d'activité apparaît nettement en septembre et la disparition a lieu à la fin du même mois.

Il en va de même pour TF10 dont l'activité, en 1973, se prolonge jusqu'à la fin novembre alors qu'en 1974, la disparition a lieu le 11 octobre.

D'un autre côté, les écarts inter mais également intra-individuels relativement importants, existant entre les dates de disparition des trois sujets placés dans les mêmes conditions, demandent qu'une interprétation soit proposée.

L'hypothèse que la sensibilité à la température ambiante puisse varier d'un individu à l'autre, mais également chez le même animal vieillissant, pourrait être émise, à ce propos.

Toutefois, celle postulant l'existence d'un rythme endogène semble pourtant la plus digne d'intérêt. Celle-ci a été avancée, en ce qui concerne les Sciuridés, par Engels (1951), puis par Pengelley et Fisher (1957). Elle a été reprise par Heller et Poulson (1970) et par Scott et Fisher (1972)⁴⁵.

Selon ces auteurs, l'entrée en hibernation résulterait d'un rythme endogène, qui amène l'animal à hiberner à intervalles réguliers, lorsqu'il est maintenu sous conditions constantes. Cependant, les conclusions d'Engels ne reposent que sur l'observation de ses 4 sujets pendant 2 années consécutives. Quant à Scott et Fisher, leurs données leur ont été fournies par 1 seul de leurs 24 sujets, qui a hiberné pendant 5 années consécutives, et 7 autres durant seulement 2 années.

Si nous analysons les données recueillies auprès de nos 3 suisses, en ce qui concerne les durées moyennes s'écoulant d'une cessation de l'activité d'amassage à l'autre, nous obtenons un cycle d'une durée moyenne de 362 jours pour TFI4 (durant 4 années consécutives), de 351 jours pour TM13 (durant 3 années consécutives) et de 345 jours pour TF10 (durant 2 années consécutives). Ces moyennes sont toutes inférieures à une année, mais ne s'en écartent pas de plus de 5 %.

Il faut, bien entendu, noter que ces périodes ne constituent pas le reflet du seul rythme endogène, mais plutôt la résultante de l'entraînement de celui-ci par le rythme saisonnier et ses variations dans la photopériode et la température.

4.1.2.3 DISCUSSION

Plusieurs facteurs interviennent donc dans le déclenchement, l'accentuation et l'extinction du comportement d'amassage, à l'automne.

Notre interprétation des faits est la suivante.

Il semble tout d'abord que le rythme endogène permette à l'animal une mise en condition sur le plan physiologique, à la fin de l'été, ce qui entraîne une plus grande sensibilité aux conditions climatiques.

La photopériode est le premier synchroniseur dont l'importance paraît manifeste. Des conditions d'éclairage variant entre LD 14:10 et LD 13:11 constitueraient le stimulus qui conditionne l'organisme à réagir aux premières variations brusques dans la température ambiante.

Cette réaction se traduit par l'apparition du comportement d'amassage intensif, et cette activité s'accroît encore, sous forme de pics d'activité, lorsque les températures deviennent inférieures à 7°C. Elle se décharge alors globalement, en l'espace de quelques jours.

⁴⁵ Seuls, Engels (1951) et Scott et Fisher (1972) se sont plus particulièrement intéressés à *T. striatus* (voir § 2.2.6.2).

Si, au cours des jours qui suivent, les conditions de température deviennent de plus en plus sévères, le tamia achève les derniers aménagements du nid et le processus physiologique d'entrée en léthargie, par plateaux successifs (*test drops*), tel que décrit par Strumwasser (1959) et vérifié par Pivorun (1976), peut débuter. Comme le soulignent Heller et Poulson (1970), à propos de *Eutamias*, il devient, en effet, plus économique pour l'animal, énergétiquement parlant, de sombrer dès lors dans l'inactivité et la mise au ralenti de l'organisme, que de demeurer actif.

Si, par contre, les températures demeurent clémentes, malgré l'avancement de la saison ou si, comme nous le verrons, les conditions d'amassage ne sont pas favorables (nourriture non adéquate, etc.) ou ne permettent pas une décharge d'activité suffisante (notamment dans le cas des animaux placés en cage, à côté d'une assiette remplie de nourriture), l'animal reste actif aussi longtemps que les modifications physiologiques entraînées par le rythme endogène lui permettent de demeurer éveillé. Il maintiendra alors une température corporelle élevée en s'activant [dans la roue, par exemple, si la possibilité lui en est laissée, en laboratoire (Lyman, 1954 ; Pengelley et Fisher, 1966).

Chez certains sujets, comme TF10, en 1973, le rythme endogène peut prendre le pas sur les facteurs externes et l'endormissement s'effectue précocement, malgré des conditions clémentes.

Chez d'autres, comme TF14, c'est par contre l'inverse qui se produirait, et l'entrée en léthargie se produirait alors très tardivement, ou pas du tout.

Une telle interprétation permettrait notamment d'expliquer la présence de « bons » et de « faibles » hibernants, à une température de 18°C, dans les expériences de Scott et Fisher (1972) (voir § 2.2.6.2).

Cette indépendance plus ou moins grande de l'organisme à l'égard des facteurs externes sera discutée dans la dernière partie, lorsque nous tenterons d'analyser le comportement du suisse dans une optique évolutive.

4.1.3. L'ACTIVITÉ AU COURS DES MOIS D'HIVER

À aucun moment, au cours des quatre hivers passés dans le terrarium, un des deux suisses vivant en terrarium, n'a émis de réponse, une fois la période d'amassage intensif passée. Une activité locomotrice s'est parfois manifestée à nouveau, au cours des premières semaines ayant suivi la disparition sous terre, mais elle était toujours liée à une période de réchauffement et correspondait vraisemblablement à un retour à une température normale, caractérisant la phase de pré-plateau, mise en évidence par Pivorun (1976) (voir § 2.2.6.1)

4.1.4 LA SORTIE DE LA LÉTHARGIE

4.1.4.1 ANALYSE DES FACTEURS DÉCLENCHEURS

D'après nos observations, c'est en prenant la date du réveil du suisse comme point de départ que l'existence d'un rythme circannuel paraît la plus évidente chez *T. striatus*, ce qui concorde d'ailleurs avec les conclusions de Scott et Fisher (1972).

En ce qui concerne nos deux sujets, chez lesquels la date des réveils a été notée au cours de quatre années consécutives, le tableau VI montre clairement combien la durée moyenne d'une sortie à l'autre est proche de celle d'une année solaire (364 jours pour TM13 et 365, 5 jours pour TF14).

De plus, le fait que la date moyenne de sortie de chacun des deux animaux soit si rapprochée, et que l'écart à la moyenne pour les quatre années chez chacun d'entre eux soit si faible, [3 avril pour TM13 ($s = 4,8$ jours) et 30 mars pour TF14 ($s = 7,7$ jours)] indiquent qu'il s'agit d'une date relativement fixe, tant sur le plan intra-qu'interindividuel⁴⁶.

TABLEAU VI

Dates des réveils au cours des diverses années ainsi que la température moyenne des 15 jours encadrant celle-ci ainsi qu'au jour du réveil

Année	TM13				TF14			
	Date	T° moyenne ± 7 jours	Ec-T	T° du jour	Date	T° moyenne ± 7 jours	Ec-T	T° du jour
1975	entre 5 et 10/4	-8.6°	1.6		entre 5 et 10/4	-8.6°	1.6	
1976	5/4	-2.2°	3.15	1.4°	1/4	-0.7°	3.98	2.5°
1977	27/3	-2.5°	6.13	2.8°	5/4	8.6°	5.12	-2.3°
1978	4/4	-7.0°	3.72	-1.4°	24/3	-8.8°	5.18	-15.2°

Nos observations en forêt, en avril 1976, ainsi que celles rapportées par un garde forestier en 1978, indiquent une correspondance entre la date de sortie de nos sujets, vivant pourtant dans un endroit relativement protégé (le terrarium), et celle de leurs congénères vivant dans des conditions naturelles.

Wrigley (1969) note d'ailleurs que c'est cette date qui constitue celle de l'émergence des suisses dans les Laurentides, et Gagnon (1978) la propose également, sans toutefois avoir pu le vérifier de façon certaine.

⁴⁶ A aucun moment, nous n'avons trouvé de différence significative entre les dates de sortie des mâles et des femelles, telle qu'on la trouve signalée par plusieurs auteurs (Davis, 1976). Nous croyons que, chez *T. striatus* tout du moins, le réveil a lieu à la même époque pour les deux sexes, mais que le mâle sort le premier et se met à la recherche d'un terrier de femelle, où aura lieu la copulation. La femelle ne sortirait que plusieurs jours plus tard, après un éventuel aménagement du nid. C'est d'ailleurs ce que laissent supposer Henisch et Henisch (1970, p. 45), suite à leur observation d'une femelle.

TABLEAU VII

Observations effectuées par plusieurs auteurs des dates de sortie printanière de *T. striatus* dans différents endroits de l'aire de distribution.

	Année	Date d'émergence	Lieu d'émergence		Références
			Etat	Endroit	
1	1802	17 février	PENNSYLV.	Philadelphie	BARTRAM* (1802)
2	1905	26 février	NEW-YORK	Cayuga Lake	REED et WRIGHT** (1909)
3	1925-1929	1ère quinzaine de mars (1 cas ds la 2è sem. de février)	NEW-YORK	Ithaca	ALLEN (1938)
4	1920-1927	12 mars 7 mars	MINNESOTA	Cté Sherburne	BAILEY** (1929)
5	1927-1928	entre 11 et 27 mars (moyenne = 21 mars)	VERMONT	Wells River	SMITH (1931)
6	1929	21 février	CONNECTIC.		SETON (1929)
7	1932-1935	entre 27/2 et 6/3 (moyenne = 2 mars)	OHIO	Perrysburg	CONDRIEN (1936)
8	1935	17 mars	N-HAMPSH.	Center Ossipee	PREBLE (1936)
9	1935-1940 1944-1945	mois de mars (moyenne = 16 mars)	WISCONSIN	Cté Dane	LÉOPOLD et JONES (1947)
10 ⁺	1949-1950	5 - 26 mars 1/4 - 12/5	N-CAROLINE	Chapel Hill	ENGELS (1951)
11	1949	30 mars	MICHIGAN	nord	MANVILLE*** (1949)
12	1958	24 mars	MINNESOTA	Cté Anoka	DAVIS et BEER (1959)
13 ⁺	1959	2 mai	MISSOURI	St Louis	PANUSKA et WADE (1960)
14	1961	22 avril	FLORIDE	Cté Akaloosa	STEVENSON (1962)
15	1966-1967	15 avril 16 avril	QUEBEC	Mt St Hilaire	WRIGLEY (1969)
16	1968-1969	16-18 février	PENNSYLV.	Centre	HENNISCH et HENNISCH (1970).
17	1973-1976	mi-février	OHIO	Athens	YAHNER (1977)
18	1976-1978	entre 26 mars et 5 avril	QUEBEC	Cté Rouyn-Noranda	GODEFROID (1978)
<p>* cité par HENNISCH et HENNISCH, 1970 ** cité par HOWELL (1929) *** cité par WOLFE (1966) + en captivité</p>					

Il nous a paru intéressant de comparer ces données, obtenues au Québec, avec celles relevées par divers naturalistes, depuis un demi-siècle, et à différentes latitudes de l'aire de distribution de *T. striatus*.

Nous avons repris les données sur le sujet, recueillies dans les publications scientifiques par Davis (1976) et compilées par Gagnon (1978). Nous en avons ajouté certaines qui avaient été oubliées et avons reporté le tout sur une carte du continent nord-américain (tableau VII et figure 12). Il y apparaît sans conteste, que l'époque du réveil est étroitement liée à la latitude à laquelle l'animal vit. Plus celle-ci est basse et plus tôt se produit la sortie de léthargie. Gagnon émet, à ce sujet, l'hypothèse que «ces variations sont fonction de la rigueur des hivers et de la précocité du printemps dans les différentes régions, l'émergence se faisant plus tôt, là où le printemps apparaît plus tôt».

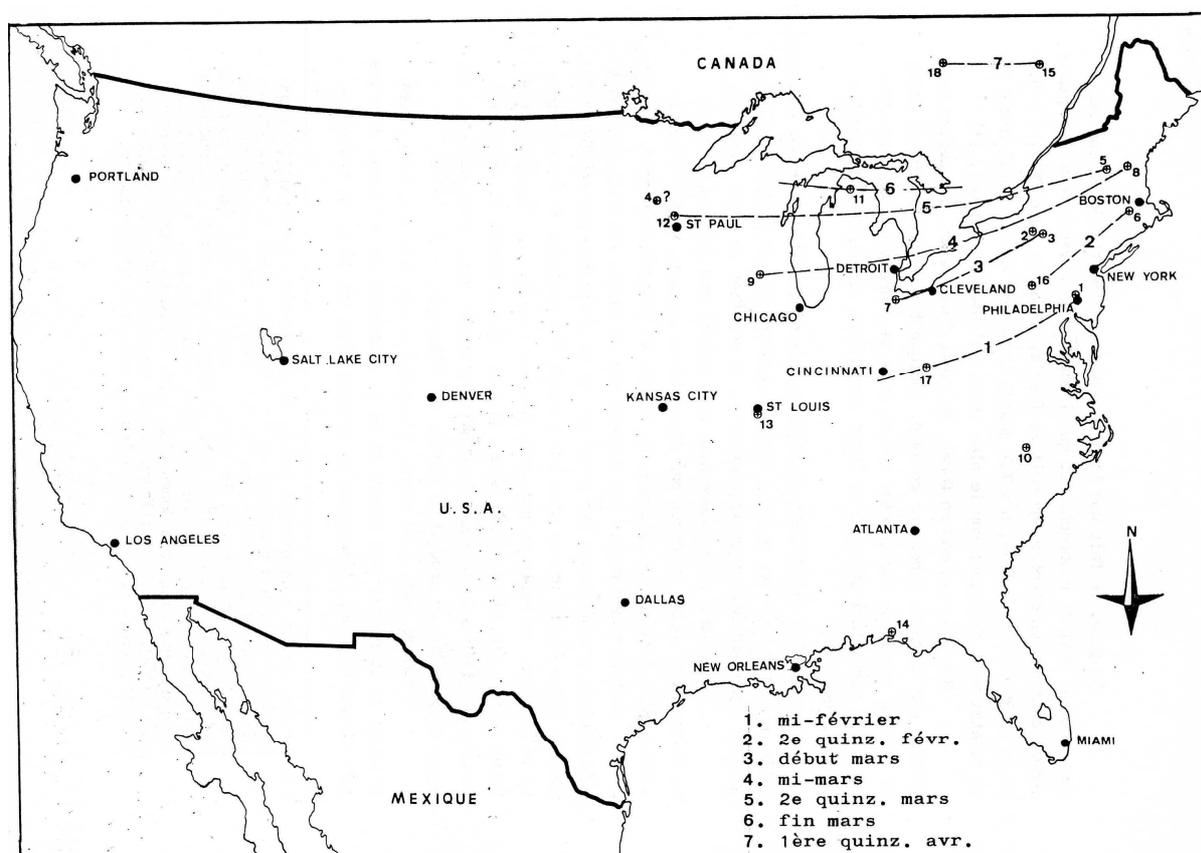


Figure 12. Epoque de sortie printanière de *T. striatus* dans différents endroits de l'aire de distribution selon divers auteurs (voir le tableau VII).

(Rq : seules les observations effectuées sur le terrain ont été prises en compte).

S'il en était ainsi, il faudrait conclure à l'influence prépondérante des facteurs externes sur le réveil du suisse, ce qui signifierait, en d'autres termes, que la date de sortie de l'animal serait liée à l'apparition de conditions climatiques bien déterminées.

Or les données obtenues auprès de nos sujets ne nous portent pas à appuyer une telle conclusion. Il semble au contraire, que l'animal sorte à une date précise, relative à une

latitude donnée, peu importe les conditions climatiques ayant cours à cette époque de l'année.

Smith (1931) note que, au cours des 3 années d'observation qu'il a effectuée dans le Vermont, la température ambiante a varié, en moyenne, entre 0°C et 2,5°C pendant la semaine qui a précédé l'émergence de *T. striatus*. Il rapporte que certaines années, par contre, la neige avait disparu depuis plusieurs semaines lorsqu'un suisse fut aperçu pour la première fois en dehors de son terrier.

Nous avons également effectué une analyse statistique de données fournies par Leopold et Jones (1947), dans le cadre d'une étude phénologique, s'étendant de 1935 à 1945, et se rapportant à une station biologique du Wisconsin. Ces auteurs ont notamment relevé la date d'apparition du suisse, au printemps, au cours de 7 années. Le calcul de la corrélation entre la précocité du printemps (le bris annuel des glaces notés pour un lac voisin nous servant d'indice) et la date de sortie des suisses, indique qu'elle n'est pas significativement différente de 0 ($r = 0,36$; $dl = 5$; $p > 0,1$).

Quant à nos propres données concernant la température ambiante régnant au moment de la première apparition de nos sujets, elles indiquent une variation allant de $-15,2^{\circ}\text{C}$ à $+2,8^{\circ}\text{C}$ le jour de la sortie, et une moyenne des températures se situant entre $-8,8^{\circ}\text{C}$ et $-0,7^{\circ}\text{C}$ durant les quinze jours entourant cette date (voir tableau VI).

Par ailleurs, la figure 13, indiquant les variations de l'épaisseur de la neige au cours des mois d'hiver de 1974 à 1978, permet de noter que le moment où nos sujets s'éveillent n'est pas fonction de l'importance du manteau nival. Nos observations, dans le terrarium, ont été corroborées, rappelons-le, par celles faites, en forêt, au cours de 2 années (1976 et 1978).

4.1.4.2 DISCUSSION

Il semble donc que le moment où s'effectue le réveil chez *T. striatus*, relève plus de caractéristiques spécifiques, génétiquement fixées, que de l'influence de facteurs externes.

Cette date est vraisemblablement liée à l'histoire de l'espèce et, comme le suggère Engels (1951), il faudrait en faire remonter l'origine à la dernière glaciation.

Les « strates » de la figure 12, déterminées par les lignes qui joignent les lieux ou les dates de sorties semblables ont été relevées, semblent donner raison à une telle interprétation.

Bien que les données soient relativement peu nombreuses, on peut se permettre d'avancer le chiffre de 24 km comme étant la distance séparant une latitude d'une autre, plus au nord, pour chaque journée de délai entre les dates de sortie. Davis (1973) avance le chiffre de 16 km/jour pour la marmotte, mais dans la zone septentrionale de son aire de distribution (à savoir de la Pennsylvanie à l'Ontario).

Les individus vivant au sud de l'aire de distribution ne se réveillent donc pas plus tôt parce qu'il fait plus chaud dans ces contrées, mais, plus vraisemblablement, parce que leurs ancêtres devaient affronter, il y a des millénaires, des hivers rigoureux, certes, mais moins longs que ceux de leurs congénères du Nord.

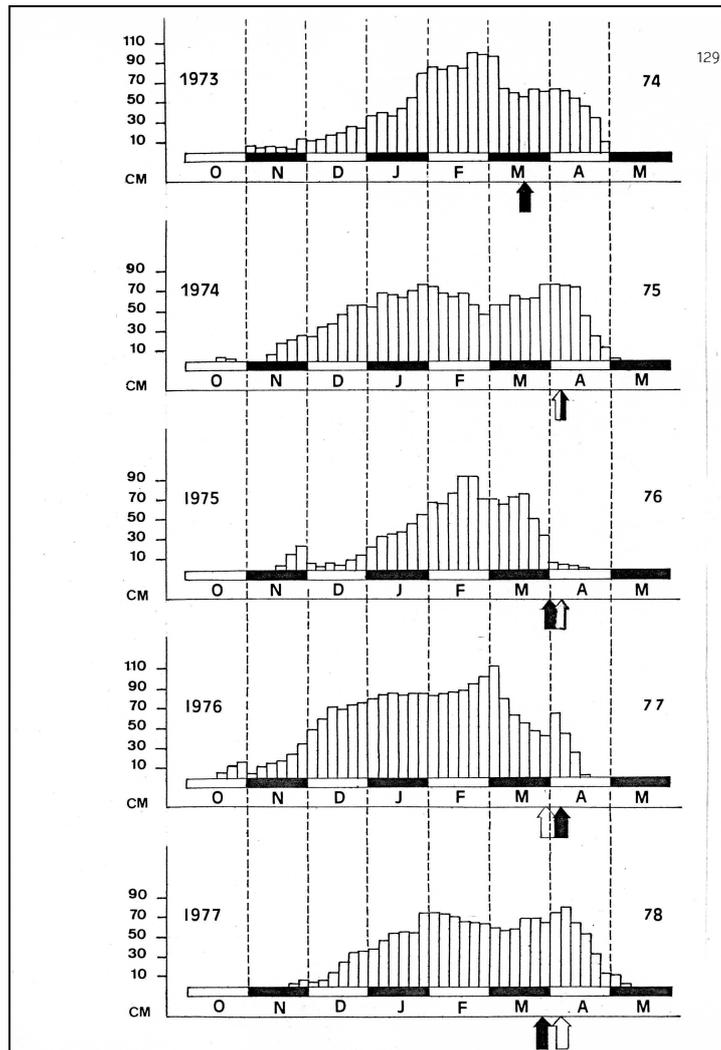


Figure 13. Variations moyennes de l'épaisseur du manteau nival (en cm) dans la région du nord-ouest du Québec (de 1973 à 1978), par tranches de 5 jours. (les flèches noires indiquent les dates de réveil de TF14 et les flèches blanches celles de TM13).

Il faut également noter qu'à cette période, l'activité de l'animal vivant sous ces latitudes est très peu orientée vers le nourrissage et encore moins vers l'amassage. C'est plutôt la recherche d'un partenaire qui prédomine, dès le réveil. L'animal vit, pendant ce temps, des réserves accumulées à l'automne.

Il est donc adaptatif qu'une synchronisation existe entre le réveil des individus d'une contrée donnée, afin que l'accouplement puisse s'effectuer dans des conditions optimales.

Selon Heller et Poulson (1970), le moment de la reproduction chez *Eutamias spp.*, constituerait le point d'engagement (*commitment point*) de l'oscillation libre, inférieure à 365 jours. Celui-ci pourrait être avancé ou retardé par des conditions de reproduction favorables ou défavorables, « le maximum de retard ayant été sélectionné sur la base de la date la plus tardive à laquelle l'espèce peut se reproduire, en laissant

suffisamment de temps aux jeunes pour devenir matures et se préparer aux conditions hivernales, ainsi qu'aux diverses phases de l'entrée en hibernation ».

Suite à nos propres observations, cette conclusion nous paraît adaptée à *T. striatus*, surtout en ce qui concerne les individus qui, comme nos sujets, vivent dans le nord de l'aire de distribution où 4 mois à peine séparent la fonte printanière des neiges, de l'arrivée des premiers froids.

Elle indique également que, si les facteurs externes ne jouent pas un rôle déclencheur du réveil, leur fonction modulatrice de l'activité est loin d'être négligeable.

Le réveil, programmé génétiquement, permettrait à l'animal de prendre connaissance des conditions climatiques qui règnent à l'extérieur du terrier et de décider alors d'effectuer la sortie définitive en se livrant à la recherche d'un partenaire ou, au contraire, d'attendre dans le nid, en vivant sur les réserves, que la situation extérieure devienne plus propice à l'activité de reproduction.

4.2 AMASSAGE ET TYPE DE NOURRITURE

Au cours de la revue de littérature précédente, portant sur l'hibernation, nous avons souligné que les différences importantes existant entre certains résultats, pouvaient être imputées au type de nourriture offerte aux sujets par l'expérimentateur.

Dans certaines recherches, notamment celle de Panuska (1959), où les tamias étaient nourris à l'aide de pastilles, ceux-ci présentaient une augmentation de poids considérable (de l'ordre de 30 %) avant de sombrer ou non en léthargie. Mais les deux faits les plus troublants dans les données fournies par Panuska, et qui demandent un éclaircissement, sont, comme le souligne Mrosovsky (1961, p.196), l'absence d'hibernation chez les suisses n'engraissant pas et le haut taux de mortalité chez les autres.

Nous avons donc entrepris une investigation systématique du lien existant entre ces variables, en menant diverses expériences.

4.2.1 AMASSAGE DE PASTILLES (EXPERIENCE I)

Nous avons pu observer, à plusieurs occasions, un phénomène semblable à celui noté par Panuska.

La première de celles-ci se situe au cours de l'automne-hiver 1971-1972, à propos du premier tamia (TM3) dont nous ayons entrepris l'observation à long terme, de façon systématique.

Cet animal a été capturé au mois de septembre. Après plusieurs semaines d'habituation au laboratoire, dans sa cage d'habitat, celle-ci est reliée à une cage de distribution de nourriture. Le distributeur de cette dernière est un distributeur classique de pastilles calibrées (45 mg), délivrant une pastille à chaque pression exercée sur le levier.

La température ambiante est constante (20°C, à 1° près) et la photopériode est naturelle. L'observation débute le 9 novembre et s'étend jusqu'à la mort de l'animal, le 30 avril.

Résultats

Dès les premiers jours, l'activité du suisse est intense (voir le tableau 4 en annexe, et la figure 14). La moyenne quotidienne du premier mois est de 717 pastilles et celle du second de 367 pastilles.

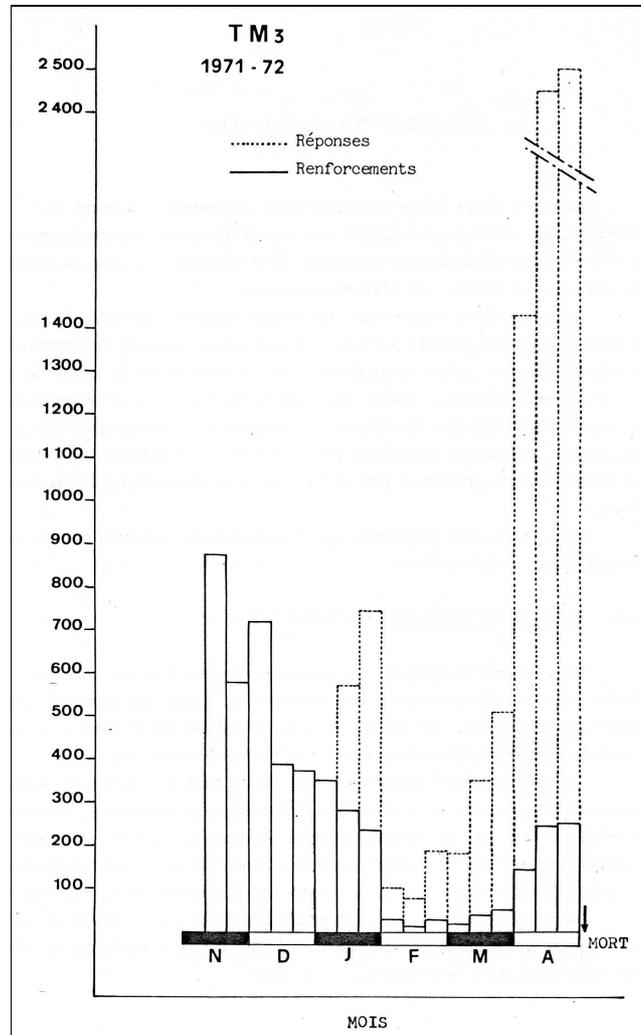


Figure 14. Activité d'amassage de pastilles (en trait plein) chez TM13 de nov. 1971 à la mort du sujet en avril 1972 (les moyennes des réponses des programmes FR sont indiquées par des pointillés).

Plusieurs faits cependant attirent notre attention.

Au cours du deuxième mois (décembre), l'animal se met à engraisser à un tel point qu'il peut à peine sortir du tunnel d'accès à la cage d'habitat, et est quasiment obligé de se traîner jusqu'à la cage de distribution. D'autre part, une rapide inspection de la cage d'habitat nous révèle qu'elle ne contient aucune pastille en réserve, malgré les énormes quantités recueillies par l'animal. Il faut donc se rendre à l'évidence que toute cette

nourriture (plus d'un kg en l'espace de deux mois, soit une moyenne de 16 g/j équivalant à 72 Kcal/j)⁴⁷ a été ingérée par le suisse.

L'animal continue cependant à travailler, entre la mi-décembre et la mi-janvier, mais de façon moins intense, l'activité s'arrêtant parfois une journée ou deux pour reprendre ensuite pendant une ou deux autres journées. À la fin janvier, le sujet est devenu tellement obèse que nous craignons qu'il ne puisse survivre.

Nous changeons donc le programme de renforcement de façon à ce qu'il doive émettre deux réponses (FR2) pour obtenir une pastille. Cet effort supplémentaire exigé de l'animal ne change rien à la quantité recueillie quotidiennement. Nous décidons alors de le mettre complètement à la diète, en l'empêchant de se rendre, pendant 5 jours, à la cage de distribution, à l'aide d'une porte à glissière en condamnant l'accès.

À la suite de ce repos forcé, et malgré le rétablissement à l'accès à la nourriture, l'animal ne réapparaît plus à la surface pendant les jours qui suivent (au cours du mois de février et jusqu'à la mi-mars, il viendra « travailler » 15 fois). Ces disparitions prolongées, qui durent parfois près d'une semaine, nous amènent à conclure à l'entrée en léthargie du sujet. Il ne bouge plus dans sa cage, dormant tout le jour dans la seule position que son embonpoint lui permette, c'est-à-dire couché sur le flanc, la tête sur la poitrine.

Il ne se remet en activité constante qu'à partir de la fin-mars. Mais, bien qu'un programme FR10 (10 réponses pour une pastille) lui ait été imposé, l'animal recommence à récolter des quantités considérables (entre 100 et 300 pastilles, représentant 4 à 14 gr, par jour) pour l'obtention desquelles il émet jusqu'à plus de 3000 réponses par jour, compte tenu du programme en vigueur.

Le 30 avril, il est trouvé mort, dans une cage vide de toute nourriture.

Les questions qui se posent à la suite des observations sur ce sujet sont nombreuses. S'agit-il d'un cas particulier ou au contraire d'un comportement propre au suisse lorsqu'il peut se procurer une nourriture riche en hydrates de carbone ? Son entrée en léthargie a-t-elle été provoquée par un arrêt normal de l'activité, ou est-ce notre intervention qui en est responsable ? Que serait-il advenu si nous avions laissé les choses suivre leur cours ? Pourquoi aucune réserve n'est-elle constituée ? Comment expliquer ce goût immodéré pour les pastilles, lors de la reprise printanière de l'activité ?

Nous avons donc tenté d'apporter une réponse à certaines de ces questions, à l'aide de nouvelles expériences.

4.2.2 AMASSAGE SELON LE TYPE DE NOURRITURE (EXPERIENCE II)

Lors de cette expérience, nous avons conservé les conditions de la première expérience mais, cette fois, en utilisant deux types de distributeurs.

Ainsi, la cage de distribution de trois sujets (TF8, TM9, puis TF12, en 1973)⁴⁸ est munie d'un distributeur de pastilles et celle de trois autres, (TF10, TF14 puis TM11, en 1973) d'un distributeur de graines.

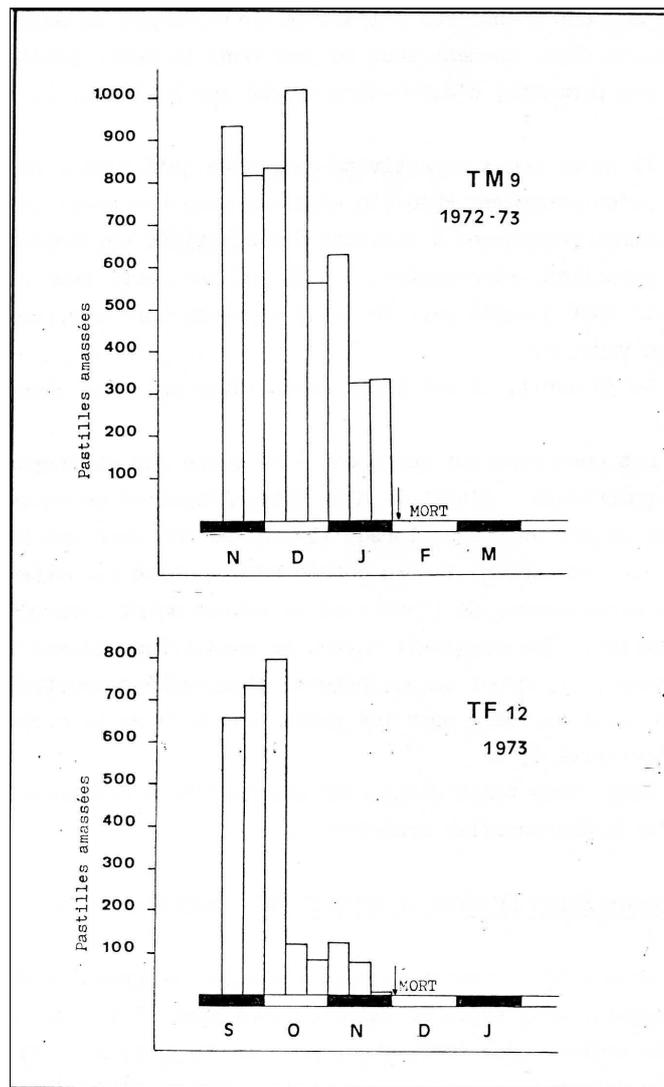
⁴⁷ Rappelons que, selon le calcul du débit métabolique du suisse (voir § 2.2.4), la consommation quotidienne normale de cet animal équivaldrait à 12,16 Kcal/j soit 63 pastilles représentant un poids de 2,83 g (voir tableau A, annexe 1).

L'observation débute le 13 novembre, en 1972, et à la mi-septembre, en 1973 (TF12 et TM11).

Résultats

a. Amassage de pastilles

Les mêmes faits que ceux décrits précédemment pour TM3, sont observés pour les



Figures 15 et 16. Activité d'amassage de pastilles chez TM9 (1972-1973) et TF12 (1973).

⁴⁸ TF8 meurt après 6 jours d'expérimentation. Il a recueilli 2981 pastilles. Comme nous ne possédons pas de sujet disponible, à ce moment-là, l'expérience est reprise l'année suivante (1973) avec TF12.

sujets de ce groupe. Mais, cette fois, l'absence d'intervention de la part de l'expérimentateur, en ce qui concerne une mise à la diète éventuelle, entraîne une mort beaucoup plus rapide des sujets (tableaux 5 et 6, en annexe 2, et figures 15 et 16).

Pour TM9, le nombre quotidien de réponses se maintient jusqu'à la mi-décembre, au niveau très élevé de 905 pastilles par jour, en moyenne (soit 40 g/j ou 183 Kcal/j) pour diminuer progressivement de la mi-décembre à la fin janvier. Il est cependant encore élevé, avant que l'animal ne soit trouvé mort, le 29 janvier.

Bien que l'observation de TF12 ait débuté en septembre, les choses se présentent de la même façon pour cette femelle. La baisse dans le nombre de réponses se manifeste cependant dès la mi-octobre et la mort survient fin novembre. L'animal a alors recueilli 24185 pastilles (soit 1,088 kg en 75 jours, ce qui équivaut à 14,5 g/j ou 62,25 Kcal/j). Dans les deux cas, lorsque l'animal est retiré de sa cage, le nid est vide de réserves.

b. Amassage de graines de tournesol

Le profil d'activité des sujets de ce groupe est tout différent de celui présenté par les suisses de l'autre groupe ((tableaux 1, 2 et 7, en annexe 2, et figures 17, 18 et 19). Il rappelle ce que nous avons observé dans le chapitre précédent, à propos de l'activité dans le terrarium, à savoir que :

1° au cours des premières semaines, l'activité est aussi intense chez ces sujets que chez ceux de l'autre groupe :

- TF10 et TF14 (à un degré moindre) fournissent un nombre quotidien de réponses élevé, et

- TM11 émet, de la fin septembre à la mi-octobre de l'année suivante, un nombre moyen de réponses relativement important.

Pendant cette période, un léger engraissement est perçu chez les sujets, mais il n'offre aucune comparaison avec celui des suisses de l'autre groupe.

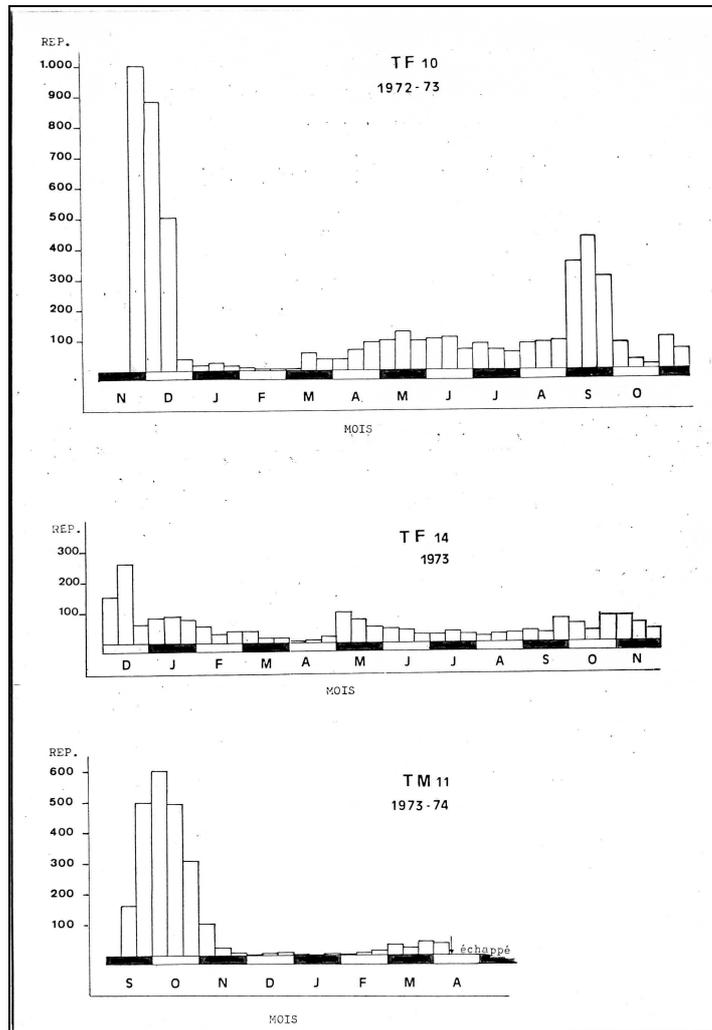
2° après cette période d'amassage intense (au cours de laquelle des stocks importants de graines sont constitués dans les cages), l'activité tombe brusquement chez TF10, pour s'annuler presque totalement, après une dizaine de jours.

Elle diminue également jusqu'à la fin janvier, chez TF14, mais se maintient à un niveau proche du nourrissage jusqu'à la mi-mars⁴⁹.

Quant à TM11, sa moyenne journalière tombe dès la fin octobre, pour s'annuler dès la mi-novembre

3° Chez les trois animaux, les mois qui suivent (janvier et février pour TF10, décembre, janvier et février pour TM11 et mars-avril pour TF14), sont marqués par une disparition quasi totale de l'activité. Les sujets dorment la plupart du temps dans leur cage et ne réapparaissent à la surface qu'après trois ou quatre jours parfois, pour fournir quelques réponses

⁴⁹ Nous avons cependant vu dans le chapitre précédent, qu'une fois ce suisse placé dans le terrarium, en conditions de température saisonnière, son comportement suivait le profil général.



Figures 17, 18 et 19. Activité d'amassage de graines de tournesol chez TF10 (1972-1973), TF 14 (1972-1973) et TM11 (1973-1974).

4° L'activité reprend normalement entre le début mars ou le début avril, selon les sujets, pour faire place à une activité de nourrissage (entre 40 et 60 graines par jour). Cette phase dure jusqu'à l'automne suivant⁵⁰. Lors du nettoyage des cages, en mai, nous trouvons ces dernières remplies de graines écalées ou non (dans une proportion de 1 à 2), ainsi que d'écales (constituant le tiers environ du volume total) (figure 20).

Discussion

La différence entre les deux groupes de sujets est frappante. Dans le premier, l'amassage est intensif, et ne cesse qu'avec la mort des individus. L'animal acquiert un embonpoint considérable et aucune nourriture n'est stockée.

⁵⁰ Nous n'avons pas de résultats pour TM11 qui s'est échappé du laboratoire, le 9 avril.

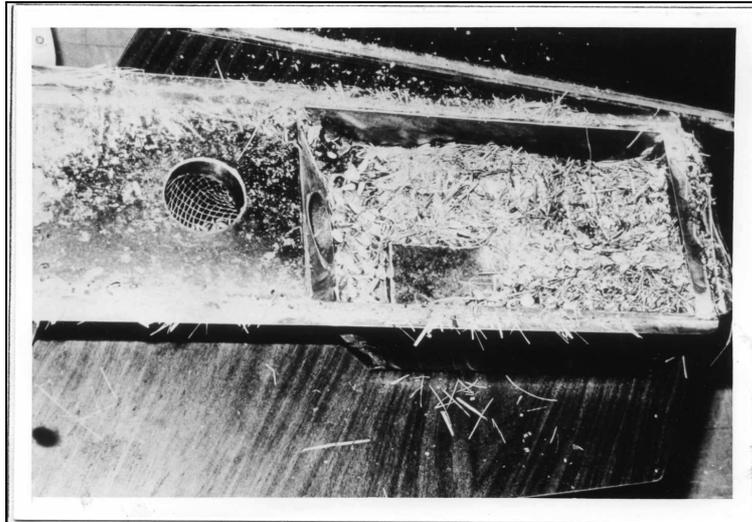


Figure 20. Réserves accumulées dans la cage de TF10 (1974), avant le vidage (le grillage et le plancher de la terrasse ont été enlevés).

Dans le second cas, l'activité d'amassage est intense au cours des mois d'automne, puis diminue sensiblement pour s'annuler presque complètement et faire place à une semi-léthargie au cours des mois d'hiver (malgré la température constante du laboratoire). L'animal n'engraisse que faiblement, et les quantités stockées dans la cage pendant l'automne demeurent considérables, même après la fin de la période hivernale.

Le rôle de la nourriture présentée à l'animal paraît donc évident.

Le fait que l'amassage ne puisse être pratiqué correctement avec des pastilles peut trouver plusieurs explications.

1° Les pastilles récoltées par l'animal et enfournées dans les abajoues ne peuvent supporter l'humidité de celles-ci. Elles se désagrègent donc et forment une pâte qui ne peut être stockée dans le nid et que l'animal est obligé d'avalier.

2° Les pastilles offrent un tel attrait que l'animal ne peut résister au désir de les ingérer immédiatement, ou peu après que certaines aient quand même pu être déposées sous le nid.

3° Le fait que d'énormes quantités soient ainsi recueillies (et ingérées chez les premiers), peut s'expliquer, dans un groupe comme dans l'autre, par la motivation à amasser propre à cette période de l'année.

La différence réside dans le fait que, chez le premier groupe, le résultat de l'activité n'étant pas présent, il n'existe pas de réglage possible qui permette de la freiner à un moment donné. Le suisse ne pouvant s'endormir sans nourriture à côté de lui est

condamné à revivre le supplice du tonneau des Danaïdes, en recueillant sans fin des pastilles qu'il n'est pas capable de stocker.

Une troisième expérience a donc été tentée sur un sujet mâle (TM15), à partir d'octobre 1976, afin de vérifier laquelle de ces hypothèses était la plus plausible.

4.2.3 AMASSAGE SELON LE TYPE DE NOURRITURE CHEZ UN MÊME SUJET (EXPERIENCE III)

Le suisse est placé dans une cage reliée à un distributeur de graines qui peuvent cependant être remplacées par des pastilles selon la volonté de l'expérimentateur. A l'autre extrémité de la cage, l'animal a un accès constant à une roue à activité. La photopériode artificielle est de LD 12:12, et la température est maintenue constante à 20°C (à 1° près).

L'expérience consiste à changer de type de nourriture après une période de quelques jours.

Le tableau 8, en annexe, indique les différentes étapes de l'expérience ainsi que leur durée et le type de nourriture offerte à l'animal au cours de chacune d'elles.

Résultats

Le relevé des quantités amassées, repris dans le tableau 8 et la figure 21, met en évidence plusieurs éléments :

1° Le nombre de pastilles recueillies ne fluctue pas de façon significative d'une période à l'autre, ni même après le vidage de la cage ($p > 0,1$ au test t).

Ce nombre varie entre 40 et 110 pastilles par jour, en moyenne, soit l'équivalent de 8 à 22 Kcal/j (ce qui constitue à peu près la ration normale d'un animal actif).

Ceci est surtout net au cours de la première quinzaine de février, au cours de laquelle le nombre quotidien moyen des pastilles recueillies est de 48.

2° Le nombre quotidien moyen de graines amassées augmente par contre, lui, de façon significative de période en période ($p < 0,05$ entre G_1 et G_2 , et $p < 0,001$ entre G_2 et G_3 , au test de Wilcoxon)

3° Il n'existe pas de différence significative entre les quantités récoltées lors de la première période de distribution des pastilles (P_1), et celle de distribution de graines (G_1). Mais une fois que l'animal a pris connaissance de cette double possibilité du distributeur, les différences de quantités entre chaque période ultérieure de distribution de pastilles et celle de distribution de graines (G_1 et P_2 ; P_2 et G_2 ; G_2 et P_3) deviennent très significatives ($p < 0,01$ au test de Wilcoxon et $p < 0,001$ au test t).

C'est surtout la différence entre les quantités de pastilles recueillies au cours des 15 derniers jours de P_4 (48 pastilles/jour) et les quantités de graines recueillies au cours des quinze premiers jours de G_3 (1246 graines/jour) qui est la plus marquante ⁵¹.

⁵¹Un total de 17335 réponses est fourni au cours du premier mois de G_3 .

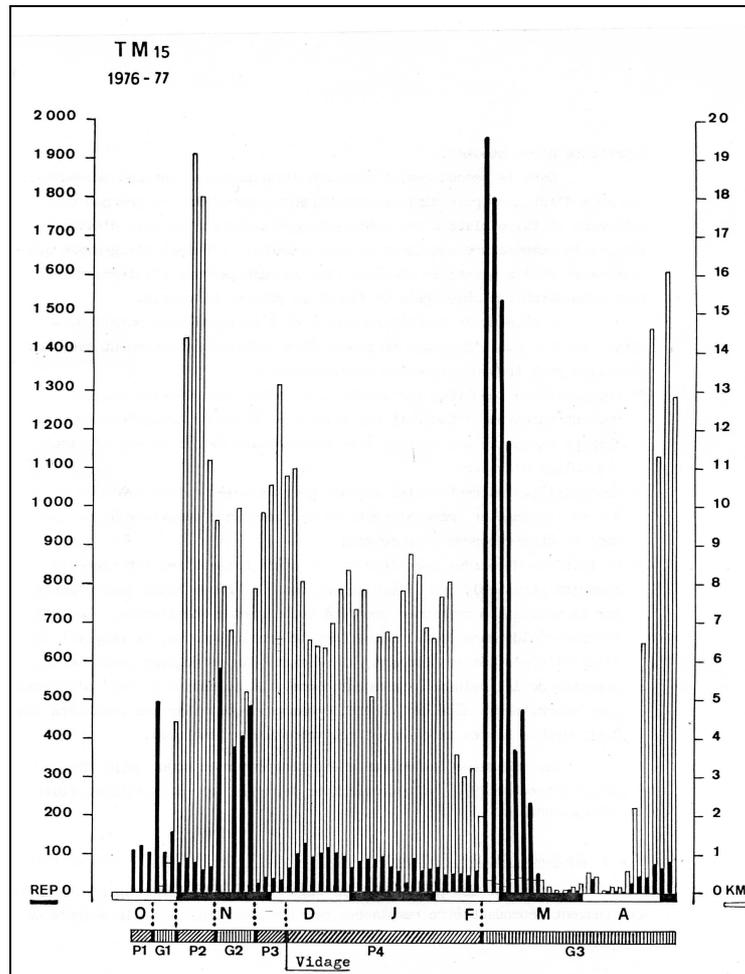


Figure 21. Activité d'amassage (en noir) et activité locomotrice (en blanc) chez TM15 en fonction du type de nourriture offerte (P = pastilles ; G = graines).

4° Après trois semaines d'une activité d'amassage intense, celle-ci diminue bientôt pour faire place à un arrêt quasi complet. L'animal se confine dans sa cage en obstruant l'entrée avec des écales. Il dort la plupart du temps et ne fait plus que de courtes réapparitions, tous les trois ou quatre jours, jusqu'à la mi-avril.

5° A partir de ce moment, l'activité redevient continue et normale pour la saison.

D'autres faits relatifs à l'activité de l'animal doivent également être notés :

1° Au cours des périodes P₂, P₃ et surtout P₄, le nombre de réponses émises pendant la période d'obscurité, chez cet animal diurne, augmente considérablement. Au fur et à mesure que les semaines s'écoulent, le temps de travail durant la période

nocturne passe de 10 % à 30 %, ce qui traduit, selon nous, une désorganisation de l'animal dont le comportement d'amassage est perturbé. Ceci avait d'ailleurs été remarqué chez les sujets des autres expériences, dans lesquelles le renforcement était constitué par des pastilles.

En effet, sitôt les graines réintroduites en G₃, l'activité se resynchronise en quelques jours, pour ne plus s'exprimer que pendant la période diurne.

2° Cette désorganisation se manifeste également au niveau de l'activité générale. Alors que le nombre de pressions sur le levier, entraînant l'obtention de pastilles, pendant la période s'étendant de la mi-janvier à la mi-février, est relativement réduit, l'activité de course déployée dans la roue à activité est considérable puisqu'elle représente une distance de 173 km. Par contre, une fois les graines redevenues disponibles en G₃, la distance totale parcourue au cours du mois suivant n'est plus que de 14 km (soit une moyenne quotidienne de 0,562 km).

Discussion

Suffisamment de faits sont rassemblés dans cette expérience pour permettre de conclure à l'importance du type de nourriture proposé à l'animal pour fin d'amassage.

En plus des confirmations qu'ils apportent, les présents résultats font apparaître un élément supplémentaire.

En effet, contrairement à une hypothèse émise précédemment, il semble que l'animal ne présente pas un goût particulier pour les pastilles. Au contraire, si le même distributeur fournit des graines, après avoir fourni des pastilles les jours précédents, la tendance à amasser semble en grande partie inhibée lorsque des pastilles sont à nouveau présentées, pour ne plus se libérer à nouveau qu'en présence de graines.

Lockner (1969) avait d'ailleurs observé, chez *Eutamias ruficaudus* (voir § 1.2.2.Cb) que sur les 4 sujets dont il étudiait l'amassage, à l'aide de pastilles, l'un d'entre eux ne "travaillait" que lorsqu'il était privé préalablement de nourriture et refusait d'amasser, une fois rassasié.

Il serait cependant important de reprendre cette expérience avec plusieurs sujets afin de vérifier l'existence de différences interindividuelles.

Par ailleurs, il pourrait être intéressant de vérifier ce fait en concevant un schème expérimental dans lequel le sujet serait confronté à un choix à effectuer entre deux types de nourriture présentée potentiellement (et non plus successivement) et pouvant être obtenue par la pression sur l'un ou l'autre levier (graines ou pastilles, mais également graines ou glands ou fruits charnus, etc.).

Cade (1963) a toutefois remarqué que, bien que ses sujets (*Eutamias spp.*) aient leur disposition des graines de maïs, d'avoine, d'orge, ainsi que des graines de tournesol, seules ces dernières étaient stockées dans le nid.

Nous avons fait la même observation à plusieurs reprises sur nos tamias en remplissant le distributeur avec des graines mélangées : les graines de tournesol, seules, étaient emportées, les autres étant grignotées sur place ou simplement rejetées du godet du distributeur, au cours de la sélection des graines de tournesol.

Les naturalistes dont nous avons relaté les découvertes dans les terriers de *T. striatus* (voir § 2.2.4) aboutissent aux mêmes conclusions.

4.2.4 CONCLUSION

Plusieurs faits ont été mis en lumière par ces quelques observations à long-terme.

Elles ont tout d'abord permis de montrer que les expérimentateurs distribuant des pastilles en guise de nourriture risquent de perturber dès le départ le comportement des animaux et de biaiser les résultats et les conclusions qui en découlent.

Il semble, en effet, que le suisse opère une sélection dans les aliments, et ne stocke que ceux présentant des caractéristiques bien précises (notamment en ce qui a trait à leur composition). Ceci tient probablement à la façon dont cet animal est amené à utiliser ses réserves.

Lors des réveils périodiques de *T. striatus*, au cours du sommeil hivernal, l'animal a besoin d'avoir à sa disposition des aliments dont l'ingestion permet à l'organisme de stocker de la graisse le plus rapidement possible, afin de lutter efficacement contre le froid. Or, seuls les aliments composés d'un fort pourcentage de lipides sont capables de permettre cette conversion rapide au niveau des tissus adipeux.

Les aliments riches en hydrates de carbone, quant à eux, ne peuvent se convertir que lentement en acides gras, et cette lenteur empêche l'organisme de réagir, dans un délai court, contre le froid. Ce type de nourriture convient donc à un organisme qui lutte contre le froid en s'activant (comme c'est le cas chez les homéothermes), mais non à un animal confiné et inactif.

Cette différence dans la vitesse de transformation des aliments par l'organisme permet également d'expliquer le décalage dans le temps existant entre l'ingestion importante de pastilles par les sujets de Stebbin et Orich (1977) et de Panuska (1959) (voir § 1.2.2.Cb et 2.2.5) et l'augmentation de poids apparaissant un mois plus tard.

Mais, en imaginant même que l'organisme puisse supporter cet excès de poids, la quantité de graisse ainsi accumulée n'est de toute façon pas suffisante pour protéger l'animal pendant une longue période.

En effet, chez les petits animaux, la faible quantité de tissus limite la quantité de graisse pouvant être stockée (Davis, 1976). Un suisse, dans la nature, qui n'aurait fait qu'engraisser, court de grandes chances de ne pas survivre aux rigueurs de l'hiver.

Il est bien évident cependant que ce genre de problème ne se pose pas dans le milieu naturel, où les aliments riches en graisse ne manquent pas au moment où le besoin de les amasser se fait sentir. Certains sujets seraient plus aptes que d'autres à sélectionner le type de nourriture à ingérer et, de ce fait, seraient capables d'attendre que des aliments adéquats se présentent (voir § 4.1.3).

Ceci expliquerait l'absence d'hibernation, notée par Panuska, chez quelques suisses qui ne présentaient pas un cycle pondéral. Mais cela permettrait également de comprendre le fait, relevé dans notre troisième expérience, que l'animal qui «sait», en plus, que les graines peuvent se présenter d'un moment à l'autre, est capable de résister à l'attrait d'autres types de nourriture.

Cette résistance n'est pourtant pas sans entraîner une désorganisation de l'activité globale de l'animal, et la décharge d'activité locomotrice, produite par notre sujet pendant la période prolongée de distribution de pastilles, pourrait bien n'être que la conséquence d'un comportement exploratoire exacerbé.

Rappelons, à ce sujet, que dans l'expérience de Lyman (1954), les hamsters étaient incapables d'hiberner lorsqu'ils étaient dans l'impossibilité d'amasser, tout en ayant accès à une roue à activité (voir § 1.2.2.3a).

4.3 LA MOTIVATION À L'AMASSAGE

Nous avons vu précédemment que l'activité d'amassage chez *T. striatus* ne s'exprimait pleinement qu'à des moments bien précis du cycle annuel, principalement à l'automne. Nous avons émis l'hypothèse qu'en lien étroit avec l'entrée en léthargie, dont il semble constituer une des séquences préparatoires, le comportement d'amassage serait régi par un rythme circannuel.

Si ceci est vrai, il faudrait alors admettre que la quantité d'énergie, nécessaire pour que puisse s'extérioriser le comportement, varie d'une époque à l'autre de l'année.

D'un autre côté, nous avons noté qu'il semblait exister des mécanismes susceptibles de la moduler, ou même d'en inhiber l'expression, si certains facteurs en présence, tel le type de nourriture, se révélaient inadéquats.

Ceci remet partiellement en question l'hypothèse, émise par Morgan (1943), voulant que l'amassage dépende uniquement d'une impulsion à amasser. Faut-il alors admettre que la qualité et la quantité des réserves de nourriture ont un rôle important à jouer, comme on le croit communément ?

Deux points demandent donc à être éclaircis. L'un concerne l'objet de l'amassage, et l'autre, la force de la motivation en rapport avec certaines carences ou diverses exigences de l'environnement.

4.3.1 OBJET DE L'AMASSAGE

Miller (1945) avait, lui aussi, avancé l'hypothèse que le but apparent de l'amassage ne résidait pas dans les résultats d'une telle activité, à savoir la constitution de réserves. Il ne s'agissait donc pas, selon lui, de l'anticipation d'une faim future, mais plutôt d'un comportement d'origine phylogénétique, constituant une fin en soi (voir § 1.1.3.6).

Il faut cependant rappeler que ses observations ont porté sur le rat blanc, et que nous avons largement insisté sur l'aspect spécifique que revêt l'amassage chez le rat sauvage et, plus encore, sur la signification particulière d'un tel comportement chez le rat de laboratoire.

Nous avons également mis l'accent sur le lien étroit qu'une telle activité entretient, chez cette espèce, avec la motivation de faim. C'est d'ailleurs à partir d'une telle constatation que des chercheurs, tels que Marx (1951) par exemple, ont tenté de réfuter le fait que l'amassage puisse constituer un comportement en soi.

Les résultats des expériences que nous avons réalisées sur un amasseur naturel, tel que le hamster, nous avaient incités, à l'époque, à abonder dans le sens de l'hypothèse de Miller, sans cependant que nous ne nous soyons livrés à une exploration systématique de la question.

De plus, les conclusions de Miller ne s'appuyaient que sur des résultats obtenus après quelques séances d'une demi-heure, et les nôtres, à l'époque, ne reposaient, elles, que sur une observation de quelques semaines.

Nous avons donc voulu approfondir cette analyse, dans la présente étude sur *T. striatus*, à partir d'une recherche à long terme, les interventions étant pratiquées à différents moments de l'année, dans le milieu (cage ou terrarium) auquel l'animal s'est familiarisé depuis plusieurs mois.

Il existe plusieurs façons de vérifier l'importance relative que revêtent, pour l'animal, l'activité d'amassage elle-même, d'une part, et la constitution de réserves qui en est le résultat, de l'autre.

L'une d'entre elles consiste à priver l'animal des stocks qu'il a accumulés pendant les semaines antérieures. Si ceux-ci ont de l'importance pour le sujet, son activité va redoubler ou se prolonger dans le temps afin de les reconstituer. Si, au contraire, c'est l'activité elle-même qui demande à être déchargée, il ne s'ensuivra aucune modification dans le comportement de l'animal, ou dans les quantités ramenées au nid.

Nos interventions, à ce propos, sont de deux ordres. Le premier consiste à enlever toutes les réserves de la cage, de façon à ce que l'animal se retrouve dans un espace vide. Le deuxième consiste à transférer l'animal d'un endroit à un autre, en l'obligeant ainsi à abandonner les réserves accumulées dans le premier.

Nous avons utilisé les deux méthodes à différents moments de l'année :

- TF10 et TF14 ont vu leur cage vidée entièrement de son contenu, au printemps de deux années consécutives ;
- TF14 et TM13 ont été transférés respectivement en juillet et août 1974, de leur cage dans le terrarium ;
- TF16 enfin, a vu sa cage dépouillée de ses réserves en septembre 1977, puis en janvier 1978.

4.3.1.1 VIDAGE DES RÉSERVES AU PRINTEMPS (EXPÉRIENCE IV)

Au printemps des années 1973 et 1974, les cages de TF10 et de TF14 sont vidées de leur contenu, (début mai en 1973 et début avril en 1974)⁵². Les cages contiennent, à ce moment, entre 2 kg et 2,4 kg de graines, écalées ou non, et amassées au cours de l'automne et de l'hiver précédents (les quantités variant selon les sujets et selon l'année).

⁵² Il faut rappeler que d'énormes précautions ont été prises afin d'éviter que des odeurs humaines ne soient laissées dans les cages. Celles-ci sont vidées à l'aide d'instruments frottés avec du persil et, à aucun moment, la main n'est utilisée directement (voir § 3.1.2.1).

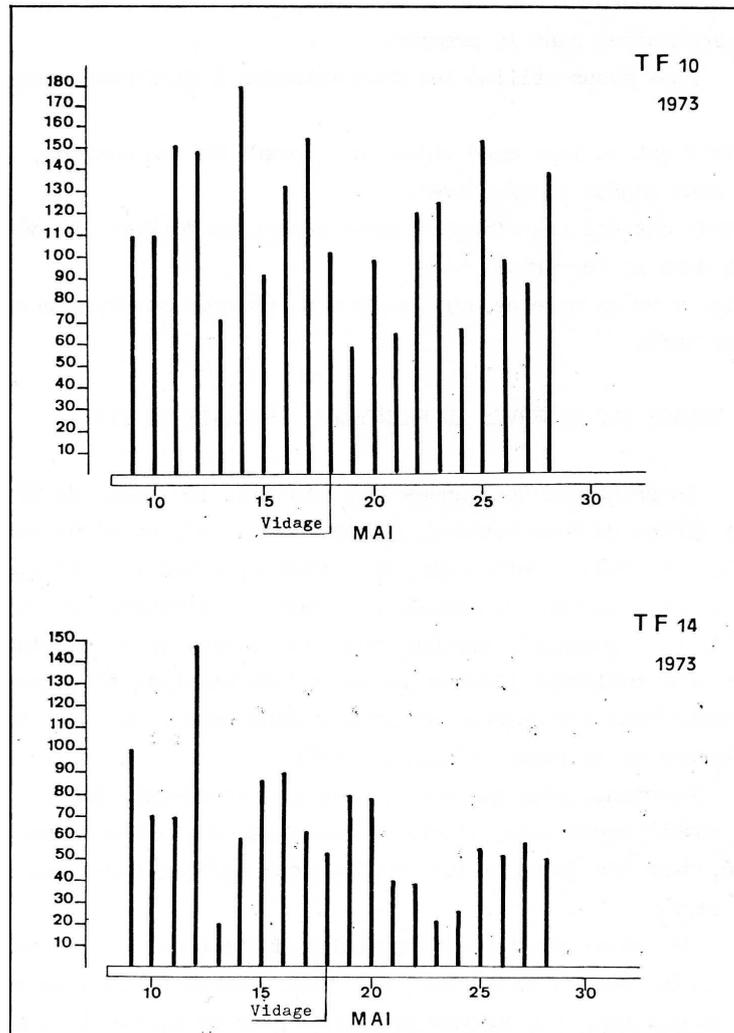


Figure 22. Activité d'amassage chez TF10 (en haut) et TF14 (en bas) avant et après le vidage de la cage (mai 1973).

Les cages sont tellement pleines que le nid de l'animal n'occupe qu'une place réduite dans une dépression creusée dans le tas de nourriture, contre le plafond de la cage (voir la figure 20).

Pourtant, bien que les animaux se retrouvent, par la suite, dans une cage complètement vide, l'activité d'amassage n'est pas modifiée, en intensité, dans les jours et les semaines qui suivent ($p > 0,1$ au test t) (figures 22 et 23).

Ces résultats sont à rapprocher du fait que le tamia, lors de sa sortie printanière du terrier, en forêt, abandonne le plus souvent les réserves constituées à l'automne précédent, pour se livrer à la recherche de nourriture nouvelle. Il n'est pas rare, comme nous l'avons vu plus haut, que l'on retrouve, dans un même terrier, et enterrés dans les galeries, les stocks des années précédentes, auxquels l'animal ne touche plus⁵³.

⁵³ De même, au cours des 4 années passées dans le terrarium, les 2 suisses ont récolté près de 30 kg de graines, soit 5 fois plus qu'il n'en faut à 2 animaux actifs toute l'année, au cours de

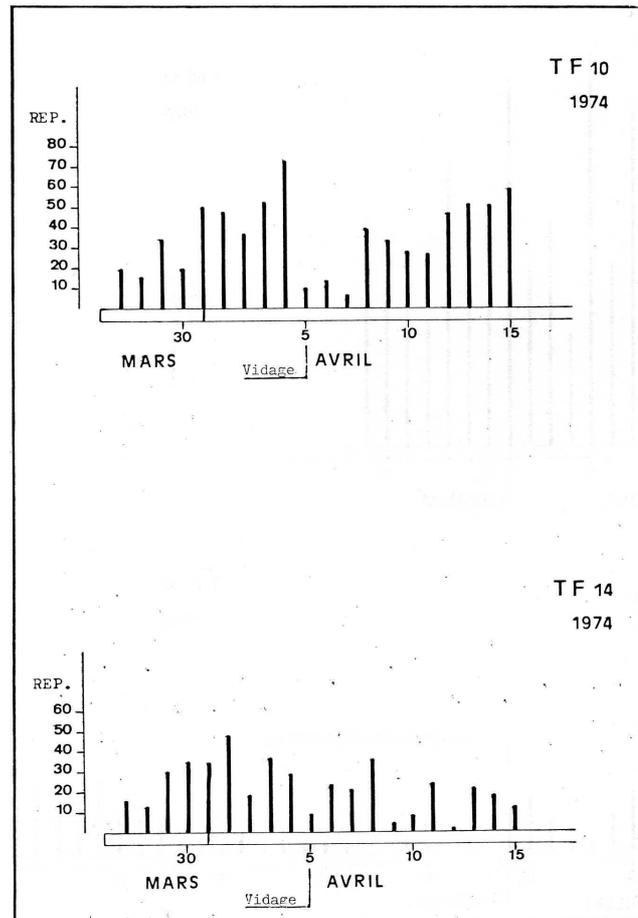


Figure 23. Activité d'amassage chez TF10 (en haut) et TF14 (en bas) avant et après le vidage de la cage (avril 1974).

4.3.1. 2 TRANSFERT DE L'ANIMAL EN ÉTÉ

Le transfert des suisses TF14 et TM13, dans le terrarium s'est effectué à l'été 1974 (respectivement le 12 juillet et le 19 août).

Pourtant, malgré le changement considérable que constitue ce passage d'un milieu (la cage) à un autre, totalement différent (le terrarium), aucune différence significative ne se marque dans les taux d'activité.

En ce qui concerne TM13, il conserve, une fois le terrier creusé, le taux élevé de réponses qu'il avait dans la cage et qui traduisait que l'activité automnale d'amassage

ces 4 années. Ces réserves sont stockées, rappelons-le, dans des terriers creusés chacun dans 1,3 m³ de terre.

avait débuté⁵⁴ (figure 24a). La différence entre le nombre de réponses fournies quotidiennement au cours des 7 derniers jours dans la cage, et au cours des 7 premiers jours dans le terrarium, n'est effectivement pas significative ($p > 0,1$ au test de Wilcoxon). Quant à TF14, son faible débit de réponses avant le transfert, qui correspond à celui d'une activité de nourrissage, se trouve encore diminué au cours des 15 premiers jours

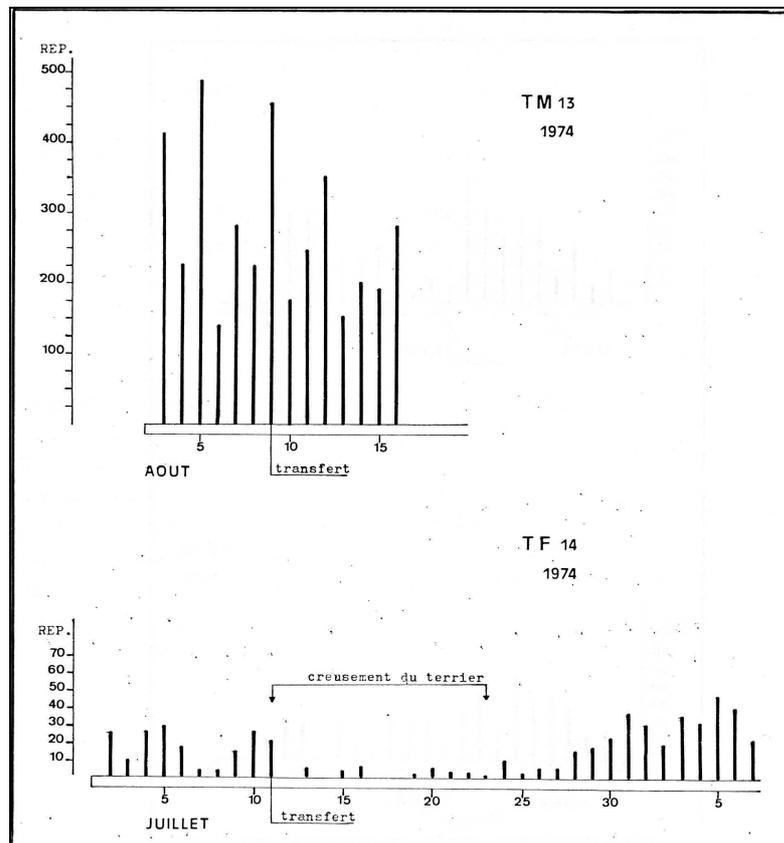


Figure 24. Activité d'amassage chez TM13 (en haut) et TF14 (en bas) avant et après le transfert de la cage dans le terrarium (1974).

dans le terrarium, consacrés principalement au creusement du terrier. Passée cette période, cette femelle retrouve le même niveau qu'antérieurement. Ce n'est qu'un mois plus tard, en septembre, que le nombre de réponses augmentera de façon significative (figure 23b).

4.3.1. 3 VIDAGE DES RÉSERVES À L'AUTOMNE ET EN HIVER (EXPÉRIENCE V)

À l'automne 1977, les observations sont menées sur TF16.

⁵⁴ 4 467 réponses ont été émises au cours du dernier mois passé dans la cage.

L'animal n'a pas quitté sa cage depuis un an. Il y a amassé un nombre assez important de graines qu'il a abondamment récoltées au cours des semaines écoulées. L'accès au distributeur de graines est constant. Les conditions de photopériode correspondent à LD 12:12 et la température est maintenue à 20°C (à 1° près). Le tableau 9 relate les différentes étapes de l'expérience et indique le nombre de réponses émises pour chacune d'elles.

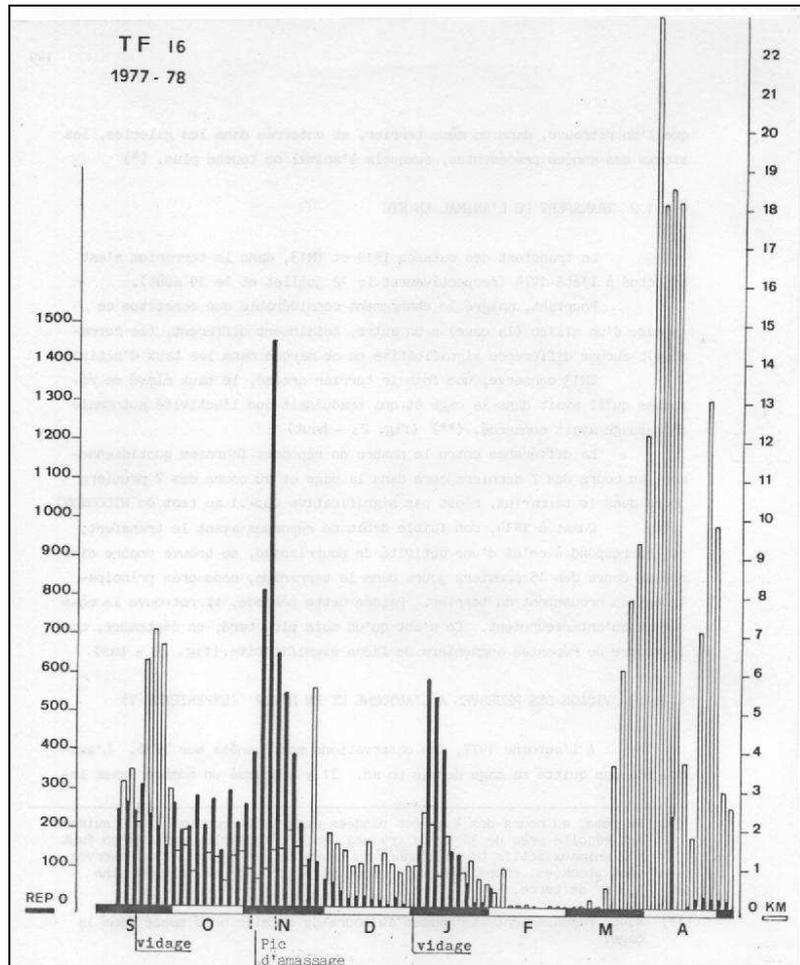


Figure 25. Activité d'amassage (en noir) et activité locomotrice (en blanc) en relation avec le vidage de la cage, avant et après le pic d'activité d'amassage, chez TF16.

L'analyse et la comparaison des moyennes quotidiennes indiquent que le pic d'activité se situe dans la première quinzaine de novembre, puis que le nombre de réponses émises quotidiennement décline alors jusqu'au début janvier (figure 25).

La cage est vidée de ses réserves à deux reprises : une en septembre, au début de la période automnale d'amassage, et l'autre au début janvier, au moment où l'animal marque un fléchissement dans l'activité.

Le premier vidage ne semble avoir qu'un effet inhibiteur temporaire sur l'activité, celle-ci reprenant, après quelques jours, au même taux qu'antérieurement.

Lors de la deuxième intervention, en janvier, l'animal a récolté depuis septembre, près de 25000 graines de tournesol, et sa cage est pleine à ras bord. Depuis 3 jours, il ne fournit d'ailleurs plus aucune réponse.

On remarque, cette fois, que la différence entre le nombre quotidien de réponses émises avant et après le vidage se révèle très significative ($p < 0,001$ au test t), du moins en ce qui concerne les premiers jours après l'intervention. Par la suite, l'activité diminue, pour s'estomper après une vingtaine de jours. L'animal a récolté 5000 graines environ (650 g), durant cette période, soit un peu plus du quart de ce qui avait été amassé à l'automne.

Discussion

Il semble que tant que le pic de l'activité d'amassage ne soit atteint, l'enlèvement des réserves n'entraîne pas d'augmentation dans le taux quotidien d'activité. C'est le cas en ce qui concerne le premier vidage, en septembre.

Quant à l'effet obtenu immédiatement après le deuxième vidage, en janvier, il peut s'agir d'une quantité d'énergie n'ayant pu achever de se liquider dans l'activité d'amassage, compte tenu du fait qu'il n'existait plus de place dans la cage pour stocker des graines.

Le fait de vider celle-ci recrée ainsi un espace permettant au comportement de s'exprimer jusqu'au bout.

Cette interprétation s'appuie également sur un autre fait. L'animal, bien qu'ayant arrêté d'amasser, avant le vidage de la cage, continue à courir quotidiennement plus de 1 km en moyenne dans la roue, ce qui tend à indiquer qu'il n'est pas encore prêt à entrer en léthargie. En effet, cette activité locomotrice se poursuit (1,8 km/j en moyenne), après le vidage de la cage et la reprise d'activité d'amassage, pour cesser presque complètement en même temps que celle-ci, à la fin janvier.

4.3.2 LA FORCE DE LA MOTIVATION

Il semble donc, comme nous venons de le voir, qu'il existe des variations saisonnières dans l'état motivationnel du suisse et que, plus que les quantités amassées comme telles, celui-ci joue un rôle prépondérant dans l'expression du comportement.

Une autre façon d'aborder l'analyse de ces variations et de mesurer la force de la motivation présente à différents moments de l'année consiste, soit à empêcher l'animal d'avoir accès au distributeur, soit à ne pas le renforcer, soit d'exiger de lui un effort plus considérable pour obtenir des quantités semblables. Ses réactions à de tels traitements sont effectivement en mesure de nous indiquer le niveau d'énergie présent à un moment déterminé.

4.3.2.1 EMPÊCHEMENT DE L'ACCÈS AU DISTRIBUTEUR ET NON-RENFORCEMENT DES RÉPONSES

a. Du printemps au début de l'été, différents sujets ont été empêchés, à de nombreuses reprises, de recueillir des graines pendant plusieurs jours, par l'un ou l'autre de ces procédés, sans qu'un quelconque effet ne se soit jamais manifesté

cependant de façon significative, durant tous ces mois (voir, par exemple, TF14, à la figure 10).

Nous avons déjà déterminé qu'il en allait de même chez le hamster, et que seul un blocage, effectué dans des conditions de privation prolongée de nourriture, pouvait, en dehors de la saison automnale, entraîner une recrudescence de l'activité. C'est également la conclusion de Lockner (1972) à propos d'*Eutamias ruficaudus*.

b. Au cours de l'automne, les blocages de l'accès au distributeur effectués entre la mi-août et le début octobre entraînent des résultats variés. Parfois une activité importante se manifeste, après le rétablissement de l'accès et, d'autres fois, au contraire, le nombre de réponses émises demeure semblable à ce qu'il était avant l'intervention. (voir tableaux 2 et 3, en annexe 2 et figure 10).

Dans le premier cas, on remarque cependant que l'augmentation du nombre de réponses correspond toujours au pic d'activité caractéristique de la période automnale. Il est donc impossible de déterminer si l'effet est dû à l'empêchement d'amasser qui a précédé, ou au fait que d'autres facteurs soient intervenus pour provoquer le démarrage de l'amassage intensif à ce moment de l'année. Dans ce cas, le blocage jouerait le rôle de catalyseur.

L'effet est plus net lorsque l'empêchement a lieu, plus tard, dans l'arrière-saison.

Il faut, à ce sujet, rappeler l'observation effectuée sur TF15 (voir § 4.2.3). Le pic d'activité apparaissant chaque fois que les graines sont réintroduites, principalement en février après une longue période passée en présence des pastilles, nous pousse à croire à un stockage de l'énergie qui n'a pas pu se libérer. Ce stockage ne s'effectuerait cependant qu'après que le moment d'amasser de façon intensive soit arrivé et que l'animal ait été dans l'impossibilité de décharger l'énergie liée à l'activité.

Cela expliquerait également les quantités énormes de réponses fournies par les sujets des expériences I et II, lors de leur première mise en présence de la cage de distribution (de pastilles et de graines) entre septembre et novembre (voir § 4.2.1 et 4.2.2).

4.3.2.2 VARIATIONS DANS LES EXIGENCES

La mesure de l'effort qu'un sujet est prêt à fournir pour obtenir des graines constitue une autre façon d'aborder le problème du but de l'amassage.

En effet, si le but de l'amassage est l'activité elle-même, l'animal fournira toujours la même quantité d'énergie, peu importe que l'activité débouche, selon les exigences, sur un nombre plus ou moins grand de graines amassées.

Par contre, si c'est la quantité qui compte, l'organisme devrait être prêt à fournir des efforts plus grands, lorsque le programme l'exige, afin de conserver un même niveau d'amassement.

a. Comparaison de l'activité selon deux exigences différentes (Expérience VI)

Les données quotidiennes fournies par TF10 au cours de l'année 1973 ont été comparées à celles obtenues au cours de l'année 1974 (voir figure 9). La première année, l'animal est soumis d'un bout à l'autre, à un programme CRF. La deuxième

année, il est soumis au même programme mais, à partir de la fin août, les exigences changent; deux réponses (FR2) puis quatre (FR4) sont exigées pour l'obtention d'un renforcement.

Résultats

Pour les 2 années, une augmentation très significative de l'activité se manifeste au cours du mois de septembre, par rapport aux mois précédents ($p < 0,01$). Et si, en 1975, celle-ci présente un profil plus en « dents de scie » que l'année précédente, la différence d'une année à l'autre, entre le nombre de réponses fournies à cette période n'est pas significative ($t = 0,27$, $p > 0,1$) (voir tableau 1, en annexe).

La première année, les quantités amassées augmentent de la même façon, (compte tenu du programme CRF) et sont aussi très significativement supérieures à celles des autres mois. Par contre, les quantités amassées en septembre 1974, sont, elles, très inférieures à celles récoltées en 1973, à la même époque ($t = 5,02$, $p < 0,001$) et, par ailleurs, ne sont pas significativement différentes de celles amassées avant l'imposition des programmes FR2 et FR4 ($t = 0,04$, $p > 0,1$).

Cette première observation semble aller dans le sens de l'hypothèse voulant que la décharge de l'activité est plus importante que la constitution des réserves comme telles. Nous avons dès lors cherché à savoir ce qui se passerait si les exigences fluctuaient tout au long d'une année.

b. Comparaison de l'activité selon des exigences fluctuantes (Expérience VII)

Au cours de l'année 1976, nous soumettons les 2 suisses (TM13 et TF14), vivant dans le terrarium depuis un an et demi, à des variations du programme FR, mais cette fois d'un bout à l'autre de l'année.

Les tableaux 2 et 3 et les figures 26 et 27 indiquent les dates auxquelles les modifications dans les exigences sont intervenues, ainsi que les moyennes journalières obtenues, compte tenu de la durée des différentes phases et le type de programme FR.

Résultats

Trois phénomènes importants méritent d'être relevés :

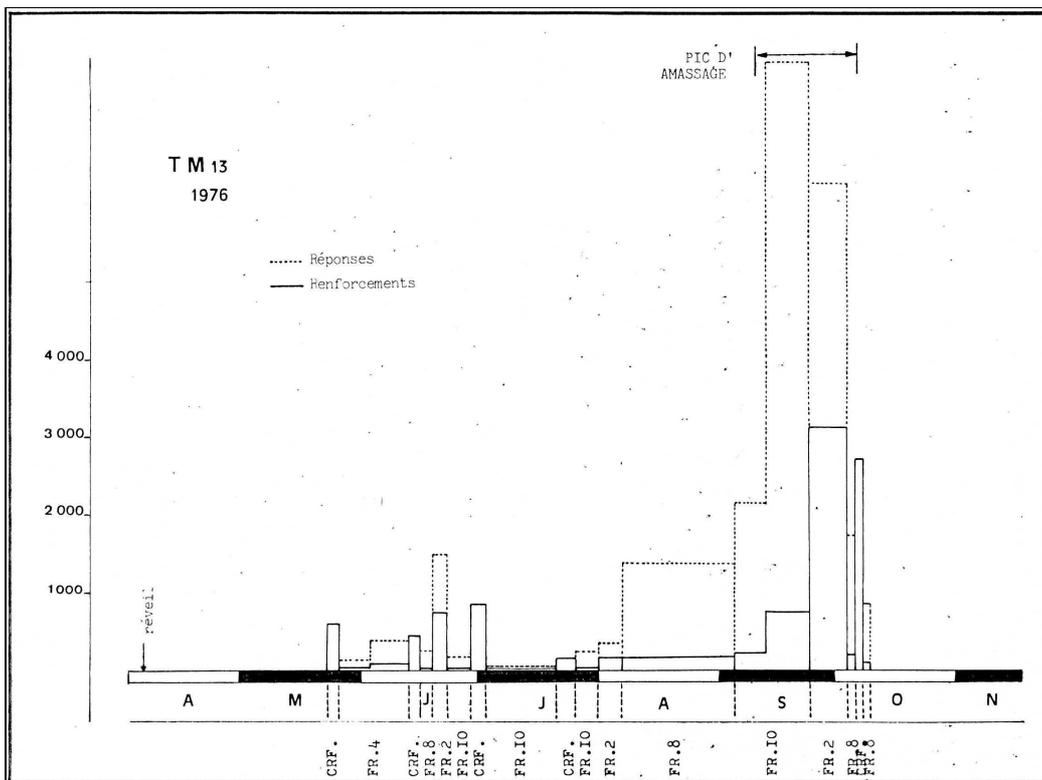
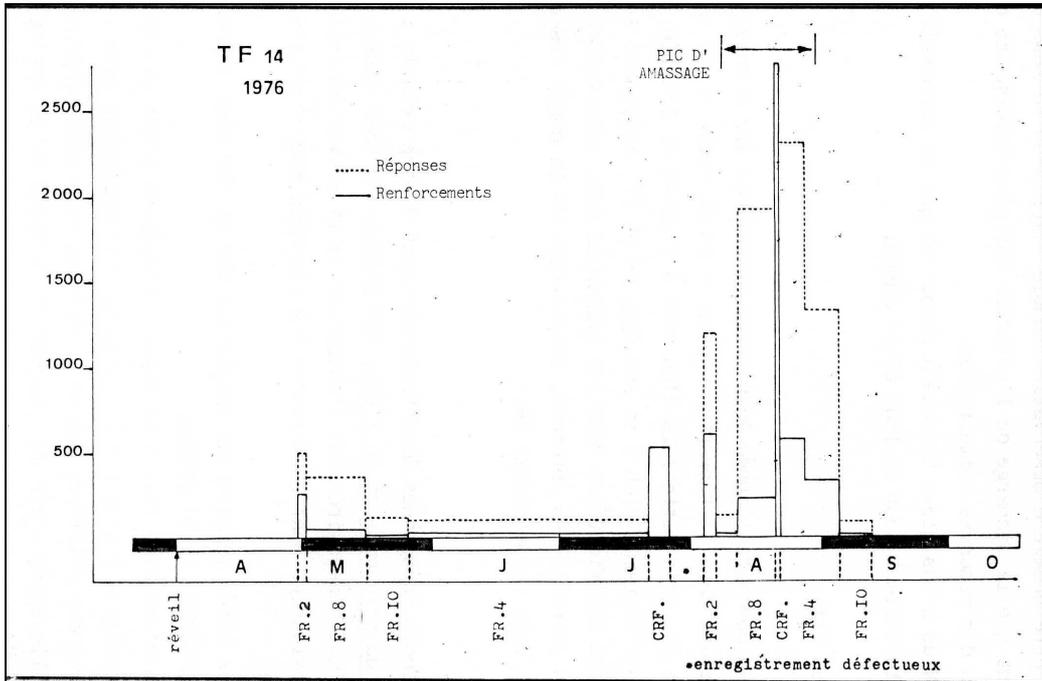
1° Au cours du printemps et de l'été, les animaux ne fournissent que l'effort minimal nécessaire pour l'obtention de la ration quotidienne, dès que les exigences sont supérieures à 2 réponses pour l'obtention de 1 graine (FR8 ou FR10)⁵⁵.

D'un autre côté, lorsque les programmes CRF et FR2 sont rétablis, une activité importante est développée.

Ce regain d'activité face à de faibles exigences n'est pas sans rappeler les observations faites sur le terrain, mais également dans la plupart des expériences relatées.

On se souviendra du succès rencontré, à n'importe quelle saison, par une poignée d'arachides ou de graines de tournesol, déposées sur une souche en forêt ou dans une

⁵⁵ Il faut noter que chez TF14, on trouve, au début de la saison, un pic d'activité dont il a déjà été fait mention précédemment (voir § 4.1.1).



Figures 26 et 27. Activité d'amassage chez T_♀14 (en haut) et chez T_♂13 (en bas) en fonction du programme FR en vigueur et du moment où il est imposé (moyenne de réponses par périodes).

assiette placée dans la cage expérimentale, et à laquelle nous avons déjà attribué une valeur de supra-stimulus.

A la lumière de la présente observation, nous pouvons ajouter le fait qu'à cette période de l'année, l'animal obéit à une sorte de loi du « moindre effort » voulant que, si l'occasion d'amasser se présente sans qu'elle ne suscite de dépense exagérée d'énergie, l'animal ne la laisse pas passer.

2° Au cours de la période automnale, l'activité des animaux se développe tout différemment.

Lors de celle-ci, l'observation réalisée sur TF10, et relatée plus haut (voir Expérience VI) se confirme avec les deux animaux, TM13 et TF14. Une analyse statistique montre qu'au moment du pic d'activité⁵⁶, les différences existant chez les 2 sujets, entre le nombre de réponses fournies selon l'une ou l'autre exigence, ne sont nullement significatives ($p > 0,1$ au test *t*), ce qui tend à montrer que les taux d'activité sont relativement semblables.

Quant aux quantités amassées, elles sont, bien entendu, fonction de l'exigence du programme FR. On remarque en effet une différence significative ($t = 3,44$, $p > 0,01$) en ce qui concerne TM13, chez lequel les exigences se succédant au moment du pic d'activité, étaient extrêmes (FR10 puis FR2).

En ce qui a trait à TF14, les différences entre les quantités récoltées en FR8 et FR4 ne sont pas significatives, mais on remarque cependant qu'une journée en programme CRF entre les deux, amène l'animal à récolter d'un nombre de graines nettement supérieur pour un taux d'activité à peu près équivalent.

Il semble donc bien que ce soit le niveau d'énergie dépensée qui est important, plus que le nombre de graines récoltées.

3° Un autre fait intéressant est encore à noter. Il s'agit de l'augmentation du niveau d'activité liée aux variations dans les exigences.

Au cours de cette année (1976), où des variations de programmes ont été imposées, les 2 sujets ont émis un nombre de réponses quatre à cinq fois plus important que celui fourni au cours des deux années précédentes. TM13 a en effet émis 184.385 réponses pour obtenir 83.293 renforcements, alors que les autres années, il fournissait en moyenne 40.000 réponses environ pour un total égal de renforcements.

TF14 a émis, elle, 69.998 réponses pour un nombre de renforcements égal à 18.048, alors que les autres années, elle émettait un maximum de 10 à 12000 réponses en programme CRF.

Ce fait demanderait à être approfondi, d'autant plus que, l'année suivante, et malgré le rétablissement d'un programme CRF de façon continue, le taux de réponses reste 1 1/2 fois supérieur, chez les 2 animaux, à ce qu'il était avant 1976 (même s'il retombe au 1/3 du niveau atteint en 1976 pour TM13 et au 1/4 pour TF14).

Peu d'études à long-terme ont été effectuées portant sur des variations dans le programme FR. Elles sont inexistantes en ce qui a trait à l'amassage. Il serait pourtant intéressant de voir jusqu'à quel point joue, dans une activité non sujette à satiété, cet

⁵⁶ voir la figure 26 et le tableau 2 (TF14) ainsi que la figure 27 et le tableau 3 (TM13).

effet d'entraînement provoqué par l'augmentation des exigences. Cette dernière aurait notamment pour conséquence l'élévation du niveau de l'activité dont l'animal contrôlerait difficilement le débit. Ce surplus de travail que s'imposerait l'organisme resterait inscrit dans ses habitudes au cours des années ultérieures⁵⁷.

Une autre hypothèse mérite d'être retenue et demanderait également d'être vérifiée. C'est celle qui concerne la relation entre l'âge des individus et les quantités amassées. Il est possible que ces dernières augmentent d'année en année. Mais il faut rappeler que la durée de vie moyenne du suisse dans la nature est de 2 ans. Des données fournies par des animaux âgés de 6 à 7 ans ne sont donc peut-être plus très représentatives.

4.3.3 CONCLUSIONS

Les différentes observations que nous venons de relater nous amènent à modifier quelque peu l'hypothèse de l'amassage en tant qu'activité détachée du contexte et constituant un but en soi.

Il semble, en effet, que plusieurs éléments interviennent en dehors de la décharge d'activité «pour elle-même». La nourriture disponible, de même que la présence ou l'absence de réserves, sont des facteurs qui, selon la saison, revêtent une importance plus ou moins grande.

Au cours de l'année, la présence de nourriture ne paraît jouer un rôle que dans la mesure où il y a abondance, soit parce que de grandes quantités sont disponibles, ou parce que l'effort requis est minimal. L'absence d'une nourriture adéquate n'est sensible qu'à la période automnale, mais l'animal semble armé, le plus souvent, pour retarder (relativement longtemps chez certains, et indéfiniment, semble-t-il, chez d'autres) l'entrée en léthargie, en attendant le retour de conditions normales.

Quant aux réserves accumulées, elles ne paraissent revêtir que peu de valeur, quantitativement parlant. En s'exprimant, le comportement d'amassage entraîne forcément le stockage de nourriture, mais ce n'est pas ce dernier qui en constitue le but. Il n'en est que la conséquence.

Ceci dit, nous avons vu que l'entrée en léthargie ne peut s'effectuer que difficilement en l'absence de nourriture. C'est donc plus en fonction de la léthargie hivernale que doit être envisagée la constitution de réserves. C'est leur présence ou leur absence dans le nid, qui va permettre à l'organisme de poursuivre sa préparation, sur le plan physiologique, à l'entrée en hibernation.

On peut donc difficilement prétendre qu'il existe une motivation, dont l'expression comportementale serait totalement détachée des effets qu'elle entraîne. L'activité d'amassage constitue, comme nous l'avons vu, un ensemble complexe de séquences de comportements. Chacune des étapes exige une décision de l'organisme avant d'être

⁵⁷ Sans vouloir extrapoler de façon indue, on pourrait établir un parallèle entre un tel mécanisme et celui qui intervient, d'une certaine manière, dans l'activité humaine, de l'enfance à la retraite, d'autant plus que dans les deux cas, le travail est fourni en fonction de l'amasement de « biens ».

entreprise. Que ce soit le départ du terrier, compte tenu des conditions externes, climatiques ou autres, ou le choix entre tel ou tel type de fruit, ou encore le stockage à un endroit précis du nid, ou la continuation de l'activité en fonction de l'abondance ou non d'aliments, l'animal est appelé à faire des choix, à opérer une sélection parmi les afférences extéro- et intéroceptives en présence.

L'énergie libérée est ainsi soumise à tout moment au contrôle de mécanismes cérébraux, inhibiteurs ou excitateurs, qui agissent en fonction des conditions externes, mais également à celui de l'état de préparation de l'organisme en vue de l'hibernation, dont la présence de réserves dans le nid constitue une mise en condition importante.

4.4 AMASSAGE ET RYTHME CIRCADIEN

Depuis les années 1950, on sait que la plupart des comportements sont gouvernés par des horloges biologiques, qui sont elles-mêmes régulées par des synchroniseurs externes (*Zeitgeber*), tels que le cycle de la lumière naturelle.

Ce n'est toutefois qu'au début des années 1970 que le siège de ces horloges, chez les Mammifères, a pu être situé, à partir d'expériences de lésions, dans les noyaux suprachiasmatiques de l'hypothalamus (Stephan & Zucker, 1972 ; Moore & Eischler ; 1972) ;

La plupart des études menées sur le sujet n'ont toutefois principalement porté que sur l'activité locomotrice, par la difficulté qui existe d'évaluer quantitativement d'autres comportements.

Or, la possibilité de mettre en évidence la répartition temporelle de l'activité d'amassage, à l'aide de la méthode de conditionnement opérant, avait pourtant déjà été démontrée précédemment dans nos études sur le hamster (Godefroid, 1968 ; Mackels, 1969).

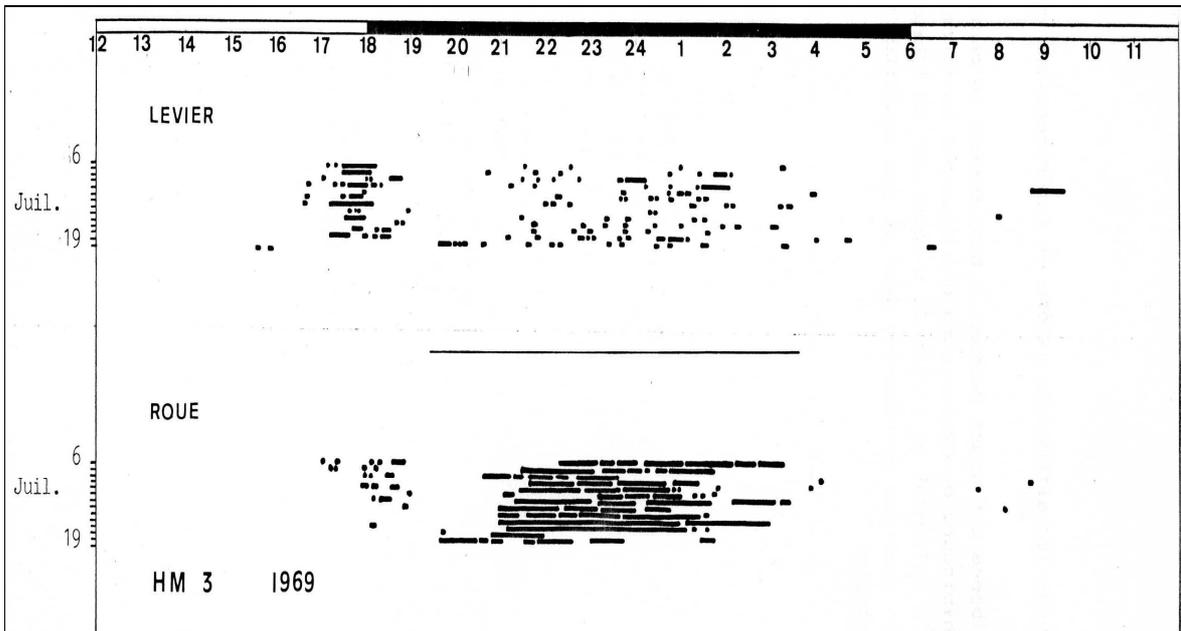
4.4.1 LE RYTHME CIRCADIEN CHEZ LE HAMSTER (*Mesocricetus auratus*)

La figure 28 montre la distribution temporelle de ces deux activités chez *Mesocricetus auratus*, en condition de photopériode LD 12:12. Elle indique que cet animal a une activité essentiellement crépusculaire et nocturne et que, si l'activité d'amassage déborde sur la phase diurne, l'activité de course se localise strictement dans la phase nocturne.

Nous avons également montré que, chez cette espèce, le fait pour l'organisme de se trouver placé en libre-cours, entraîne une mise en oscillation libre de l'activité d'amassage dont la période passe de 24,44 h en lumière constante (LL) à 23,866 h en obscurité constante (DD) (fig. 29).

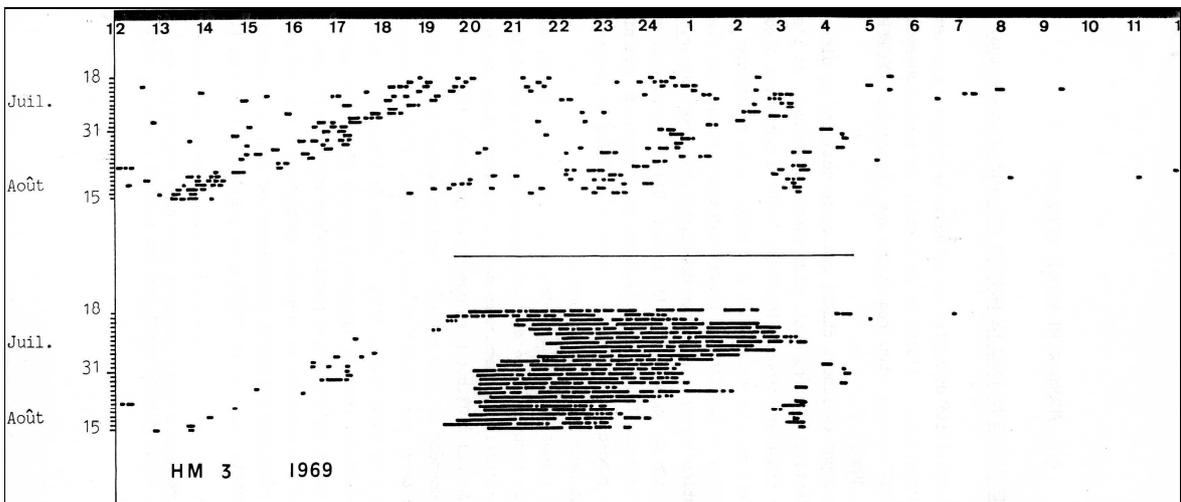
Ces données se sont trouvées confirmées par celles fournies, quatre ans plus tard, par Aschoff *et al.* (1973). Ces chercheurs se sont en effet livrés à la comparaison de la période de l'activité locomotrice obtenue en libre-cours, chez le hamster, à partir d'une cage suspendue sur ressorts, avec celle enregistrée à partir d'une roue à activité. En ce qui concerne la première modalité⁵⁸, Aschoff *et al.* obtiennent des résultats

⁵⁸ L'activité mesurée à cette occasion peut être rapprochée de l'activité d'amassage, en ce



(d'après Mackels, 1969)

Figure 28. Distribution temporelle de l'activité d'amassage (en haut) et de l'activité locomotrice (en bas) chez *Mesocricetus auratus* soumis à un rythme nycthéméral (LD 12 :12).



(d'après Mackels, 1969)

Figure 29. Distribution temporelle de l'activité d'amassage (en haut) et de l'activité locomotrice (en bas) chez *Mesocricetus auratus*, en obscurité constante (DD).

quasiment semblables aux nôtres, à savoir 24,49 h en lumière constante (1,0 lux) et 23,88 h en obscurité constante (0,005 lux).

En ce qui concerne l'activité de course, par contre, ils notent un fait important. En effet, en conditions constantes, cette dernière a une période différente de celle exprimée

qu'elle constitue une activité liée au nid.

dans la cage suspendue. Elle passe de 24,51 h en lumière constante (1.0 lux) à 24,10 h en obscurité constante (0,005 lux) (soit des périodes supérieures à 24 h dans les deux cas). Elle ne varie cependant pas en intensité d'une condition à l'autre.

Une analyse des résultats obtenus par nous, à l'époque, débouche sur une conclusion semblable, en ce qui concerne l'activité de course en obscurité constante. Nous obtenons en effet une période de 24,13 h, au cours des 13 premiers jours (voir la figure 29).

Par contre, en lumière constante, l'activité de course de nos sujets devient quasiment nulle, alors qu'ils continuent pourtant à se livrer à l'activité d'amassage.

Ces observations indiquent plusieurs choses. Tout d'abord, elles rappellent que le rythme circadien n'est pas monophasique, chez un même organisme, mais que, au contraire, différents types d'activités peuvent admettre des périodicités différentes. De ce fait, comme le soulignent *Aschoff et al*, elles constituent une mise en garde pour les chercheurs et les invitent à n'interpréter qu'avec précaution l'enregistrement de l'activité, obtenu à partir d'une seule modalité.

Mais, de plus, nos propres données montrent que le fait de permettre à l'animal de se livrer à une activité importante pour son économie (l'amassage, dans le cas du hamster), modifie grandement son comportement locomoteur lorsqu'il est placé dans des conditions contraires à son mode de vie (lumière constante, par exemple).

4.4.2 DISTRIBUTION TEMPORELLE DE L'ACTIVITÉ CHEZ TAMIAS STRIATUS

Preble (1936) avait noté, à la suite de ses observations dans le New Hampshire, que le pic d'activité locomotrice du suisse se situait entre 11 et 13 h, pendant les mois de juin et juillet.

Thibault (1969) a confirmé cette observation, à l'aide de la technique des pistes de sable en forêt. Selon lui, *T. striatus* est surtout actif entre 9 et 13 h.

Nos résultats, obtenus à partir des animaux en terrarium, confirment des données relevées sur le terrain, mais apportent un éclairage supplémentaire.

Les actogrammes des figures 30 et 31 sont relatifs à l'activité développée par nos sujets, après leur installation dans le terrarium, en juillet et août 1974. Ceux-ci sont plus représentatifs de l'activité de l'animal, telle qu'elle apparaît dans la nature, compte tenu de la nouveauté de l'environnement. C'est donc sur eux que reposera principalement notre analyse.

Au cours du mois de juillet et de la première moitié du mois d'août, la matinée est réservée à l'activité motrice et au nourrissage (entre 6 et 13 h).

Dès la mi-août, l'activité de course devient importante au cours des premières heures de la période diurne et n'est entrecoupée que par quelques périodes de nourrissage. À cette époque, l'après-midi est, par contre, consacrée presque uniquement à de l'amassage.

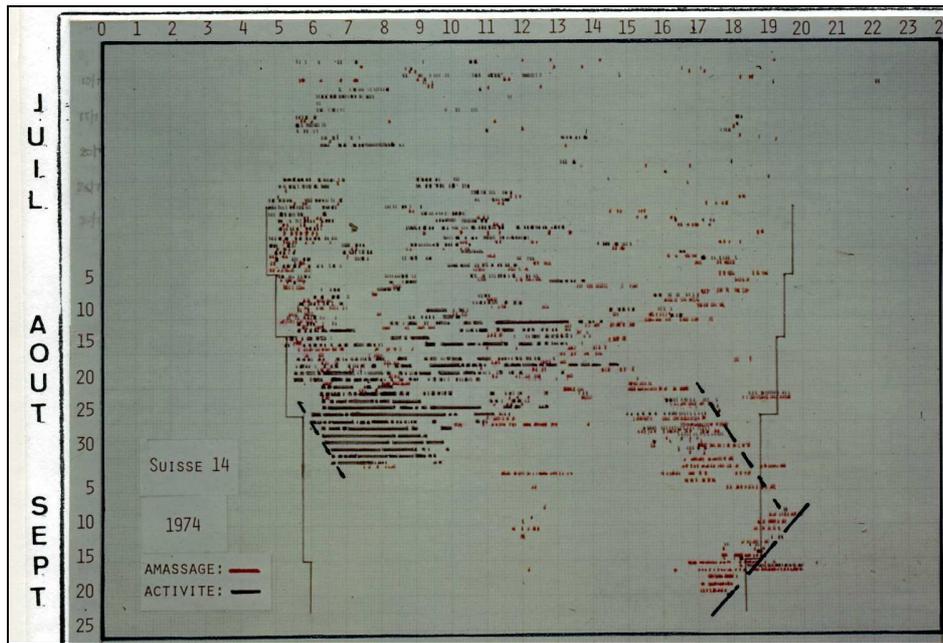


Figure 30. Actogramme de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez T♀14 au cours de l'automne 1974.

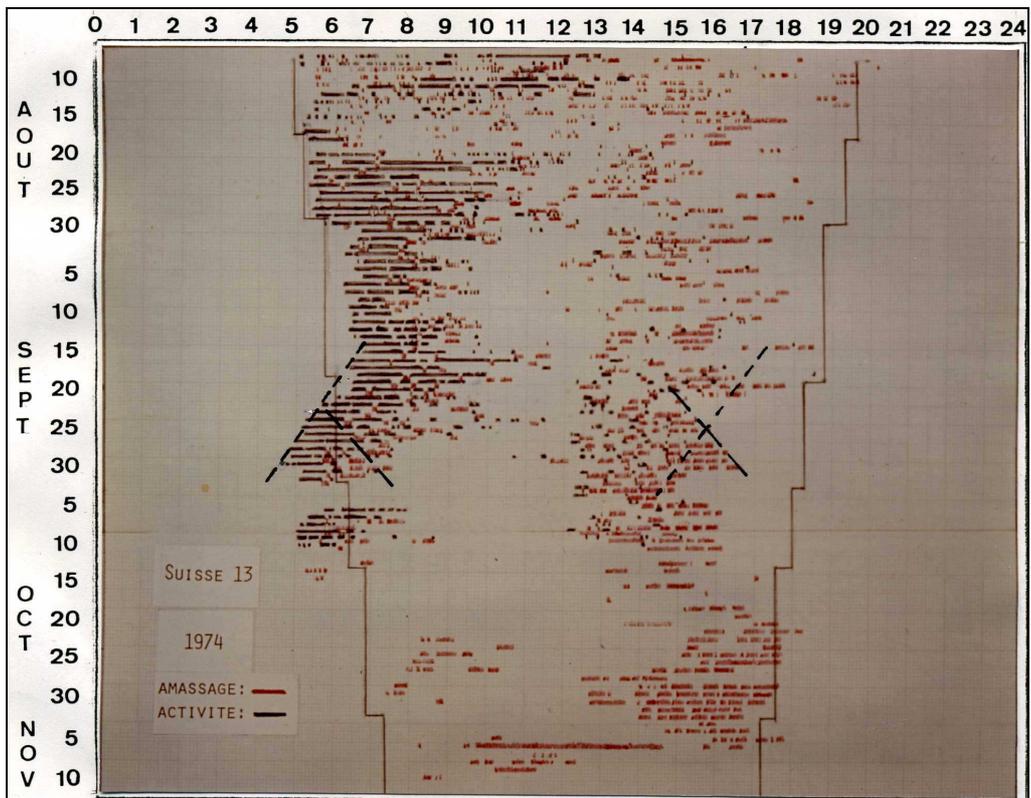


Figure 31. Actogramme de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez T♂13 au cours de l'automne 1974.

Enfin, au cours du mois de septembre et jusqu'à la disparition de l'animal, l'activité locomotrice disparaît, et seule subsiste celle d'amassage, concentrée principalement l'après-midi.

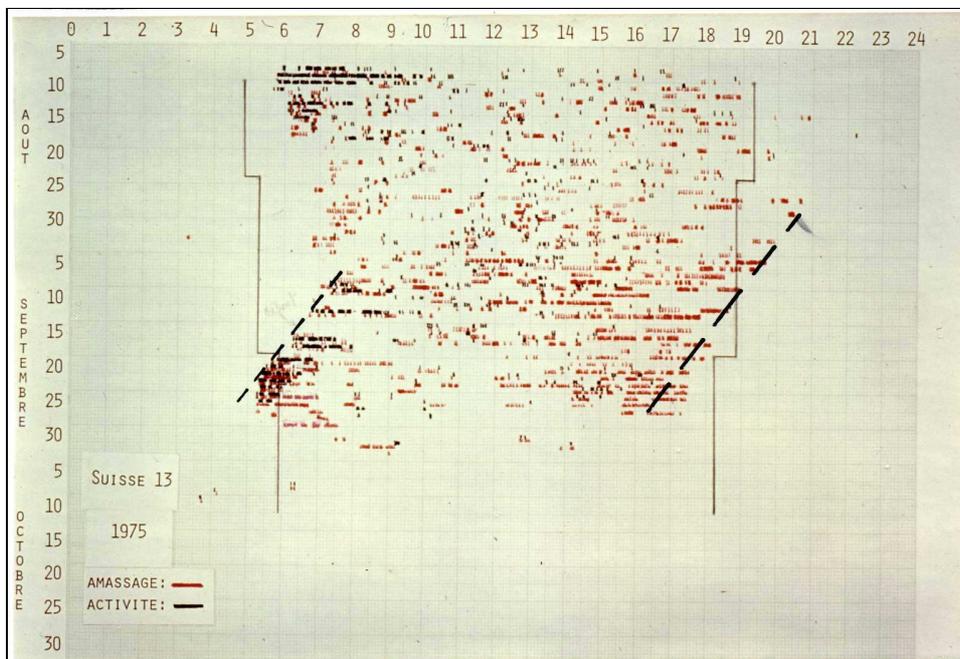
Il nous semble donc normal que les observations de Thibault, à partir des pistes de sable, ne fassent pas état d'une telle activité, durant les après-midi.

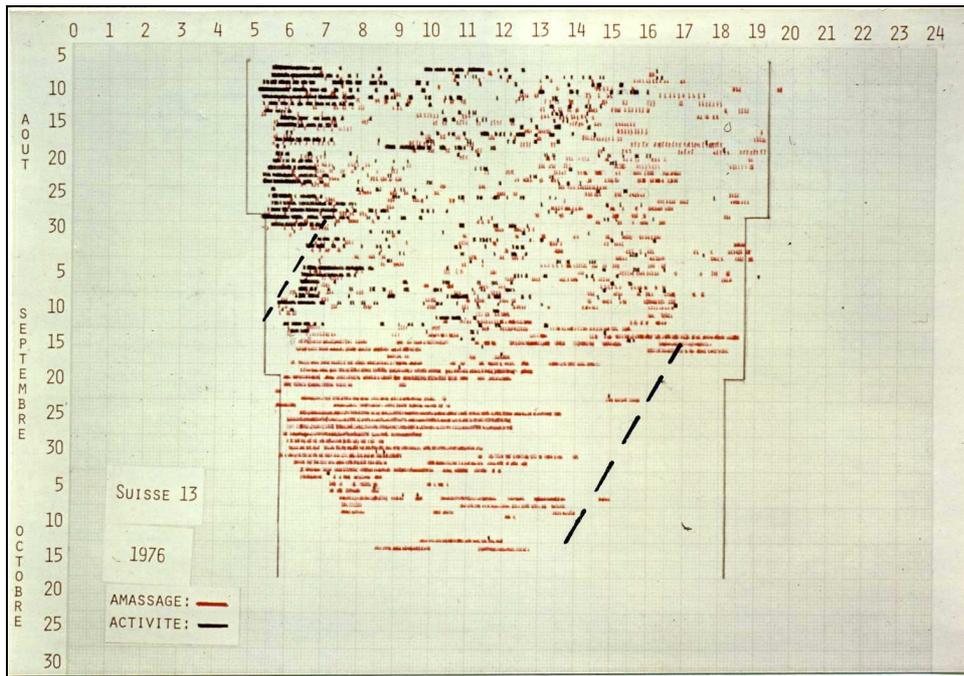
La première raison de cette divergence réside dans le fait que les observations de cet auteur sont relatives au mois de juillet, et la seconde, dans celui que, selon nous, l'activité d'amassage n'entraîne pas une grande activité locomotrice. Une fois découvert l'arbre au pied duquel les fruits jonchent le sol, il ne reste plus à l'animal qu'à les enfourner dans ses abajoues et à les transporter dans le terrier proche. Les aller-retour se font donc dans une seule direction et peuvent difficilement être détectés à partir d'une piste de sable, si celle-ci ne se trouve pas sur le parcours.

Quant à la signification à attribuer à l'intense activité locomotrice développée par le suisse, au cours des matinées de la fin de l'été, la question reste posée.

Nos propres observations sur le terrain ne nous ont apporté que quelques éclaircissements. Ils concernent notamment le fait que le transport des matériaux pour l'aménagement du nid s'effectue principalement à ce moment de la journée.

Ceci tend à indiquer qu'il existe un rapport entre cette décharge d'activité et le comportement exploratoire, celui-ci n'ayant plus lieu de s'exprimer après autant d'années passées dans un même espace réduit.





Figures 32 et 33. Actogrammes de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez T♂13 au cours de deux années consécutives (automne 1975 et 1976).

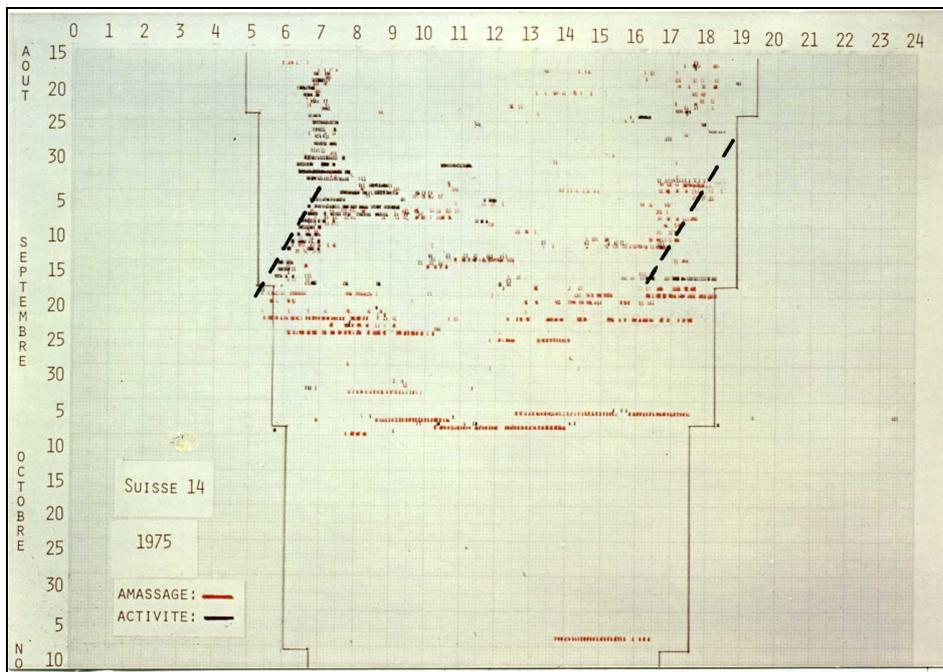


Figure 34. Actogramme de l'activité d'amassage et de l'activité locomotrice chez T♀14 (automne 1975).

Une autre hypothèse consiste à associer ce comportement locomoteur aux sujets jeunes. Les nôtres, en 1978, avaient au moins atteint l'âge de 7 ans.

Une chose est certaine, cependant. C'est qu'au cours des années ultérieures passées dans le terrarium, l'activité locomotrice de nos sujets a diminué considérablement, à cette période, pour disparaître presque complètement la dernière année (figures 32 à 34).

Une dernière remarque, enfin, mérite d'être faite. Elle concerne les différences interspécifiques dans la distribution de l'activité, chez le suisse et chez le hamster doré. En effet, chez ce dernier, c'est, au contraire, l'activité d'amassage qui s'exprime en premier lieu, au crépuscule et au début de la nuit, alors que l'activité de course ne s'intensifie, elle, que du milieu à la fin de la nuit (voir la figure 28)

4.4.3 CARACTÉRISTIQUES DE L'OSCILLATION CIRCADIANNE ET DU ZEITGEBER CHEZ LES RONGEURS

De nombreuses données ont été accumulées par différents auteurs en ce qui a trait à la longueur de la période circadienne, chez différentes espèces. Le tableau VIII rassemble ces valeurs pour un certain nombre de Rongeurs, tant diurnes que nocturnes. On peut remarquer qu'elles sont toutes relativement proches de 24 h, ne s'en écartant, au maximum, que d'une heure.

TABLEAU VIII

Période circadienne de Rongeurs diurnes et nocturnes en lumière et en obscurité constantes dans une roue à activité, selon divers auteurs

Espèces diurnes	LL	DD	Réf.	Espèces nocturnes	DD	LL	Réf.
Ammospermophilus				Glaucomys volans	23.830	24.398	3-5
A. Leucurus	24.180	24.240	1	Mesocricetus auratus	24.100	24.510	4
A. harrisi	23.800 à 24.100	24.100 à 24.950	2	Glis glis	23.950	25.000 et +	5
Spermophilus				Clethrionomys rutilus	24.049	24.680 à 24.830	1
S. umbrinus	23.760	25.145	1	Microtus ratticeps	24.322	25.000 à 25.295	1
S. undulatus	23.870 à 24.066	24.265	1	Peromyscus maniculatus	24.215	24.830 à 25.344	1
Eutamias							
E. umbrinus		24.160	1				
E. sibiricus	23.597						
Tamias striatus	23.100 à 23.850	24.100 à 25.400	2				

[Références : 1. Swade et Pittendrigh (1967) ; 2. De Coursey (1973) ; 3. De Coursey (1961), cité par Strumwasser *et al.* (1967) ; 4. Aschoff *et al.* ; (1973) ; Pohl (1968), cité par Pohl (1972)].

Il faut cependant noter que la plupart de ces données correspondent à l'activité de course des sujets dans une roue à activité. A notre connaissance, Aschoff *et al.*, cités plus haut, sont parmi les rares à avoir fourni des valeurs provenant d'un autre type d'activité (la cage suspendue sur ressorts, en l'occurrence). Or, nous avons vu que des

différences sensibles pouvaient apparaître entre des périodes circadiennes se rapportant à des modalités différentes.

D'un autre côté, Pohl (1972) note que, selon ses observations, la rythmicité circadienne des mammifères diurnes et celle des mammifères nocturnes diffèrent essentiellement par l'«intensité lumineuse critique», c'est-à-dire l'intensité lumineuse présente au cours de la plus courte période circadienne, chez une même espèce.

Dans un diagramme-synthèse, cet auteur indique que, pour les mammifères nocturnes, cette intensité correspond à des valeurs variant entre 0,01 lux et 0,001 lux, alors que pour les mammifères diurnes, elle serait proche de 1 lux. Dans les deux cas, la période circadienne correspondant à l'intensité lumineuse critique est généralement inférieure à 24 h.

Quant à Hoffman (1969), il rappelle que la façon dont l'oscillation circadienne est entraînée par un synchroniseur (*Zeitgeber*) dépend de la différence entre la période circadienne spontanée et la période du *Zeitgeber*, mais également de la force du *Zeitgeber*.

D'autre part, le fait que certains types de facteurs agissent comme *Zeitgeber*, et d'autres non, ne peut être envisagé, selon lui, en termes généraux. En effet, les modalités du *Zeitgeber* diffèrent non seulement par leur force, mais également selon l'organisation et la biologie des différents organismes. Il faut donc s'attendre, à ce propos, à rencontrer de grandes différences interspécifiques mais également intraspécifiques.

Hoffman mentionne, de plus, que la température dont l'effet en tant que *Zeitgeber* est relativement faible chez les homéothermes, a été reconnue comme constituant le synchroniseur le plus important des organismes poïkilothermes.

4.4.4 RYTHME CIRCADIEN ET PHOTOPÉRIODE CHEZ TAMIAS STRIATUS

À partir d'un survol global de la figure 31, on pourrait croire que l'activité de nos suisses est synchronisée avec la photopériode. Pourtant, lorsqu'on se livre à une observation plus approfondie, les choses n'apparaissent plus de la même façon.

En effet, si la synchronisation entre le début de la période diurne et celui de l'activité locomotrice semble relativement constante, il n'en va pas de même pour l'activité d'amassage, notamment en ce qui concerne la fin de la journée. Ceci paraît surtout évident au cours des semaines qui suivent le réveil et, surtout, de celles qui précèdent l'entrée en hibernation.

Nous avons soumis les données des actogrammes se rapportant à ces périodes, à l'analyse statistique, selon la méthode mise au point par Enright (1965) et dont il a été discuté dans la partie portant sur la méthode (voir § 3.2 et l'annexe 1 B).

Les figures 35 à 39 indiquent qu'effectivement la période de l'activité d'amassage n'est pas de 24 h, et que les valeurs obtenues sont semblables à celles recueillies chez le suisse, lorsqu'il est placé en libre-cours.

En effet, selon les moments ou les individus, la période varie entre 23,820 h et 24,124 h.

Il faut donc admettre une diminution de l'efficacité de la photopériode comme *Zeitgeber*, du moins à ces époques de l'année.

Par ailleurs, dans les derniers jours où elle s'exprime de façon intense, l'activité locomotrice, elle-même, n'est plus synchronisée avec la photopériode. L'exemple le plus clair, à ce sujet, est celui concernant, chez TM13, la quinzaine du 18 septembre au 12 octobre 1974 (voir la figure 35). Au cours de celle-ci, la période de l'activité dans la roue a pu être estimée à 23,874 h. Il faut par ailleurs noter que l'activité d'amassage, pendant ce temps, admet, elle, une période de 24,124 h (notamment du 24 au 30 septembre) (voir aussi la figure 41, pour le détail).

La plupart des études portant sur le rythme circadien, relatées précédemment, n'ont été effectuées, rappelons-le, en utilisant que la roue à activité, en guise de paramètre. Par ailleurs, aucune d'entre elles, ou presque, n'a abordé de façon systématique l'analyse des variations du rythme, à l'approche de l'hibernation. Il nous est donc difficile d'établir une quelconque comparaison avec ce qui se passe chez d'autres espèces.

Lorsque l'on fouille la littérature, on rencontre cependant des phénomènes semblables chez certaines de ces dernières, qui se trouvent inexplicables, ou tout simplement laissés dans l'ombre, par les chercheurs.

C'est le cas par exemple de Swade et Pittendrigh (1967), dans une étude très approfondie, visant à mettre en évidence les agents responsables de l'entraînement de la rythmicité chez les Rongeurs de l'Arctique. Nous avons relevé, dans les actogrammes obtenus par ces chercheurs, et toujours entre la mi-août et la mi-novembre, des phénomènes semblables à ceux observés par nous, chez *T. striatus*, mais qui concernent également d'autres Sciuridés hibernants, à savoir *Spermophilus undulatus* et *S. columbianus*.

En effet, dans les figures 3D et 4D, (p. 440 de leur article), on remarque un «décrochage» d'une période de 23,73 h chez des sujets soumis à des conditions de photopériode naturelle.

Chez un autre sujet (figure 10C, p. 448), placé dans des conditions d'obscurité constante qui ont entraîné pendant 13 jours un raccourcissement marqué de la période, apparaît brusquement et «de façon spontanée, un allongement marqué de la période, qui demeure entièrement inexplicable».

Dans la figure 11B (p. 448), un sujet en lumière constante (11 lux), mais soumis à la température saisonnière, arrête de fonctionner en oscillation libre, à partir de la fin juillet, pour «manifester des décrochages successifs (*phase delay*) qui ramènent la période, globalement, à une longueur de 24 h». Chez un autre sujet encore (fig. 14C et D, p. 456), «l'activité semble se distribuer au hasard à partir de la fin octobre».

La plupart du temps, les chercheurs ne semblent pas prêter attention à ces phénomènes, ou alors reconnaissent seulement que la «signification de cette catégorie de non-entraînement est très obscure» (p. 459).

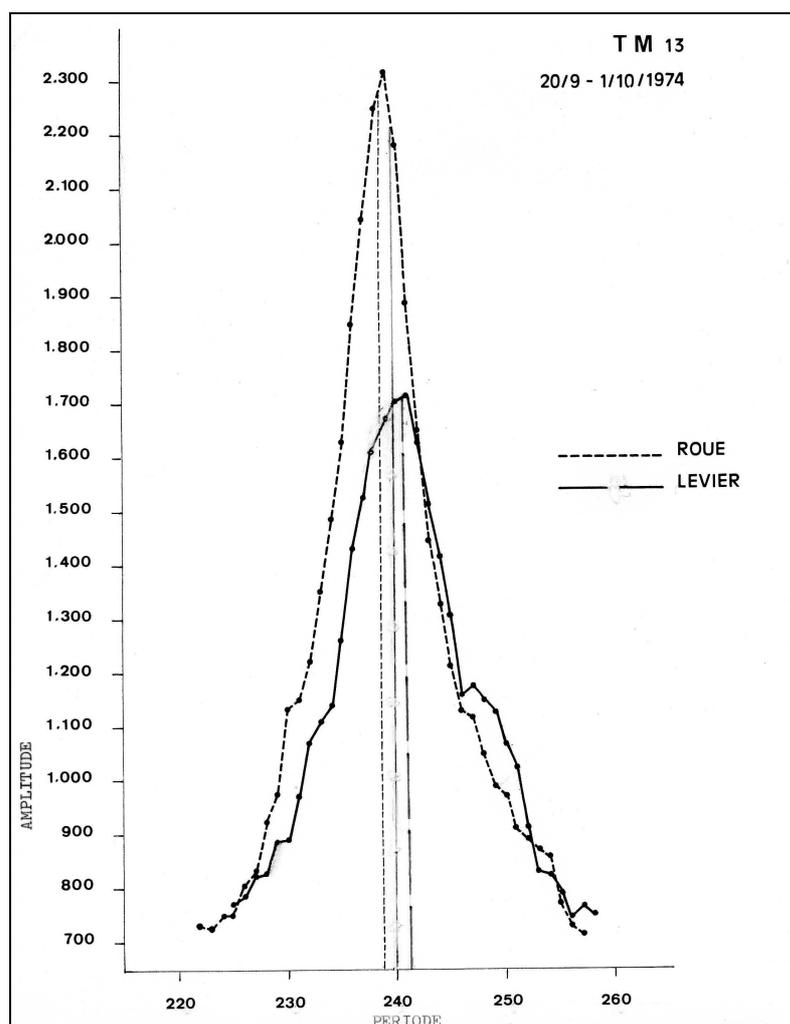


Figure 35. Périodogrammes indiquant la différence de périodicité entre l'activité d'amassage et l'activité locomotrice (unité de temps = 6m) chez TM13 à la fin septembre 1974 ($T_{\text{roue}} = 23.875$; $T_{\text{levier}} = 24.124$).

Il en va de même dans une étude de Pohl (1972) portant sur *Eutamias sibiricus*, espèce très proche de *T. striatus* (voir § 2.2.1). Cet auteur note que sur 15 sujets, 7 seulement manifestent une période circadienne marquée, dans des conditions constantes d'obscurité ou de lumière, mais ne fournit aucune interprétation quant aux raisons qui pourraient être à la base de ce phénomène⁵⁹.

⁵⁹ La date des observations de Pohl n'est pas notée de façon précise, mais on sait que celles-ci ont eu lieu entre août 1969 et avril 1970.

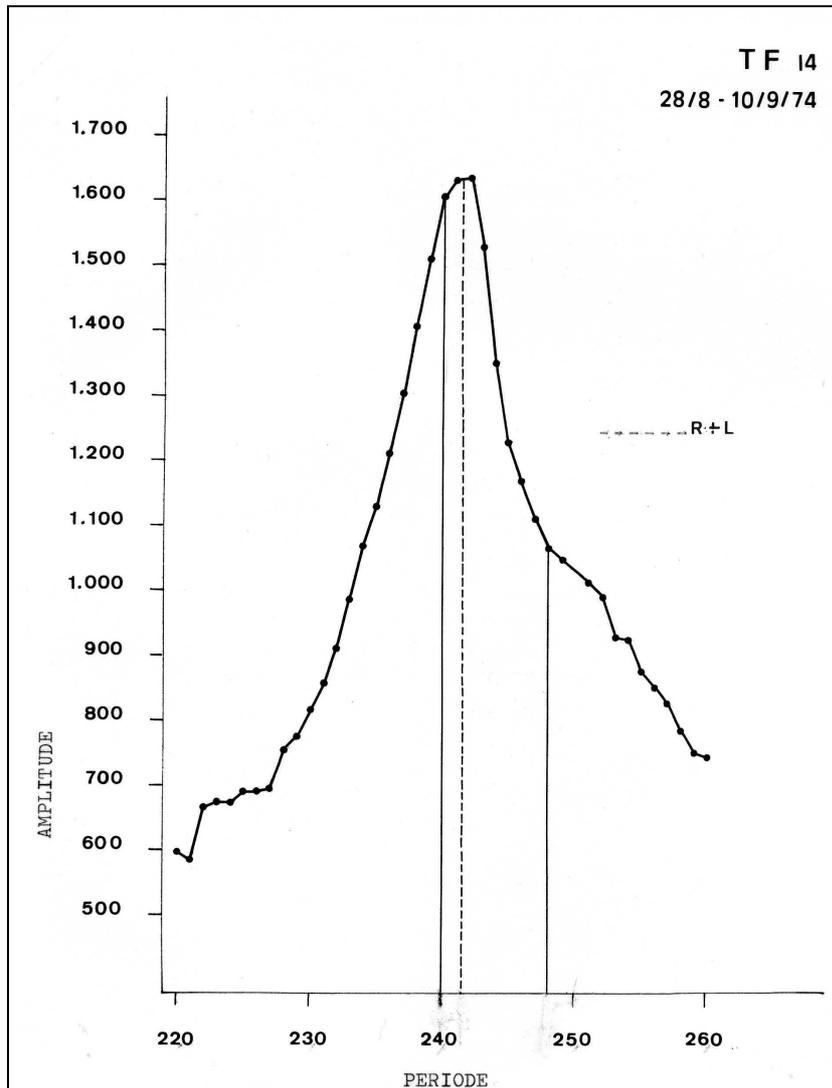


Figure 36. Périodogramme de l'activité totale chez TM13 en septembre 1975 ($T = 23.875$)

Dans un article de Richter (1976), nous avons trouvé des données rendant compte de l'activité de *T. striatus* dans la roue. Le but de la recherche consistait à démontrer l'inexistence d'un cycle d'activité spontanée d'une durée de 7 jours. Cependant, une analyse des actogrammes, présentés à cette occasion, révèle qu'au cours des mois de septembre et d'octobre, l'activité de fin de journée marque une différence d'angle de phase de près de 6° avec la photopériode (ce qui représente une période de 23,840 h).

Dans un autre ordre d'idées, Stebbin et Orich (1977), dont nous avons relaté précédemment la recherche, présentent des histogrammes indiquant qu'à l'automne, *Eutamias amoenus* manifeste une activité relativement importante, après le coucher du soleil. Allen (1938) et Gagnon (1978) relatent des observations semblables à propos de *T. striatus*.

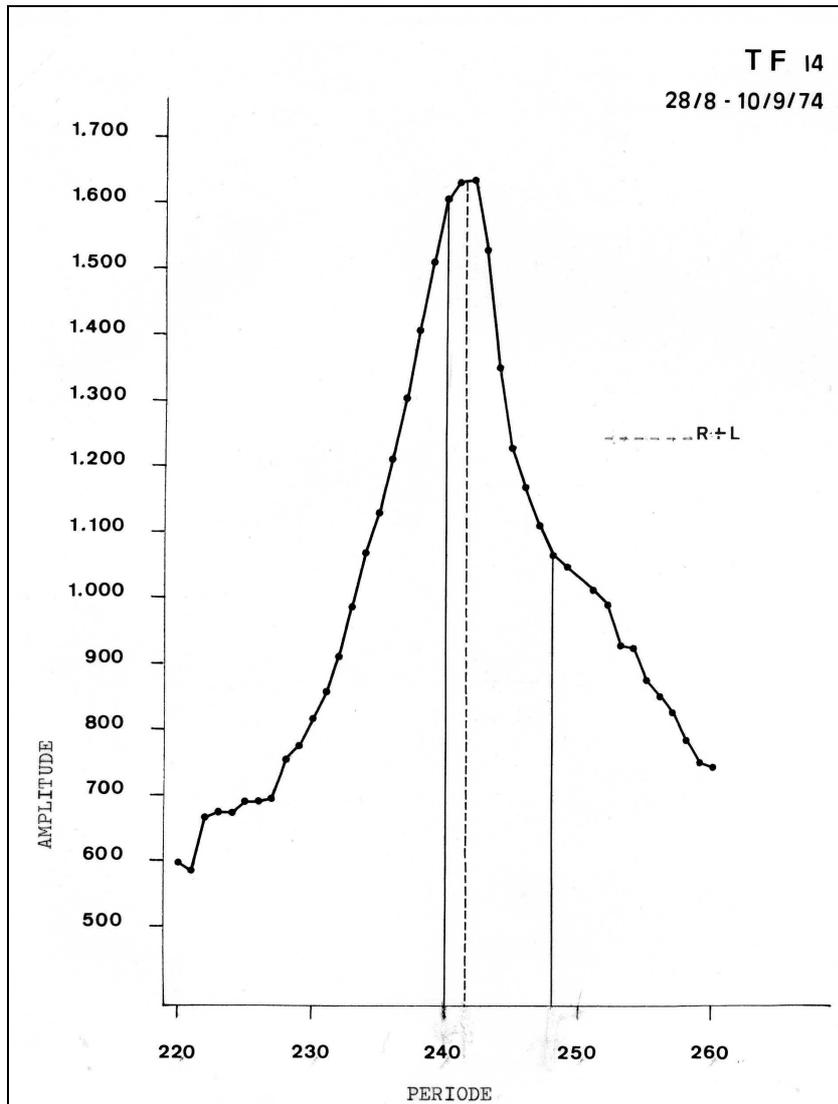


Figure 37. Périodogramme de l'activité totale de TF14 au début septembre 1974 (T = 24.124).

Ce phénomène ne semble pas seulement être le propre des Sciuridés hibernants. Dans un article de Walhovd (1971) portant sur l'activité estivale et automnale du muscardin (*Muscardinus avellanarius*), nous avons trouvé un actogramme indiquant qu'au mois d'octobre, une désynchronisation de l'activité se manifeste, par rapport à la photopériode, chez ce Gliridé nocturne. Walhovd note d'ailleurs qu'en octobre, le sujet

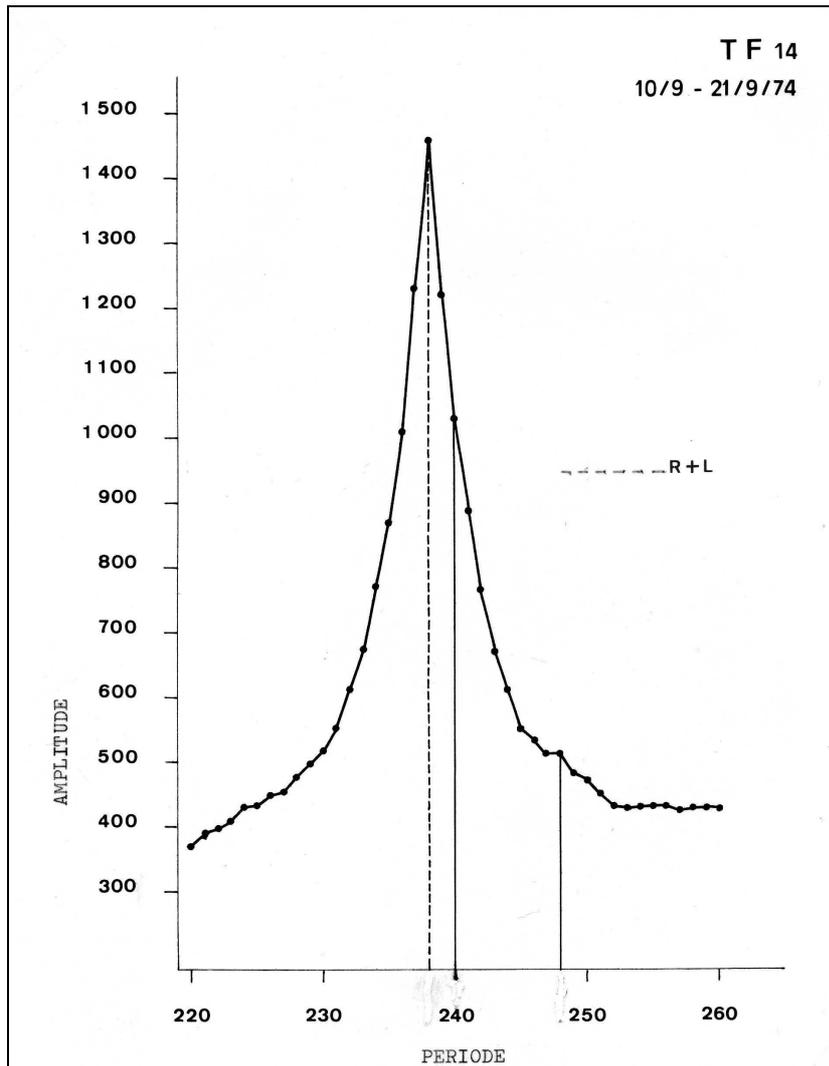


Figure 38. Périodogramme de l'activité totale de TF14 à la mi-septembre 1974 ($T = 23.820$).

«quitte fréquemment le nid pendant la période diurne, habituellement pour de courts moments, mais parfois pour de plus longs. (...) Le rythme monophasique qui était évident au cours de l'été jusqu'au 20 septembre environ, est abandonné et remplacé par un cycle polyphasique».

Mais, là encore, Walhovd ne fournit aucune interprétation.

Les données de ce type sont malheureusement rares, du fait que les auteurs font peu souvent figurer la date à laquelle ont été effectuées leurs observations⁶⁰. Cependant,

⁶⁰ La tendance semble exister également, dans les études sur le rythme circadien, de nier très souvent que des variations puissent apparaître dans le cycle annuel de l'animal, et d'attendre de

l'ensemble des faits qui viennent d'être réunis nous paraît confirmer l'hypothèse avancée plus haut, à savoir qu'à l'automne, le rôle de la photopériode devient secondaire dans la synchronisation de l'activité de l'animal.

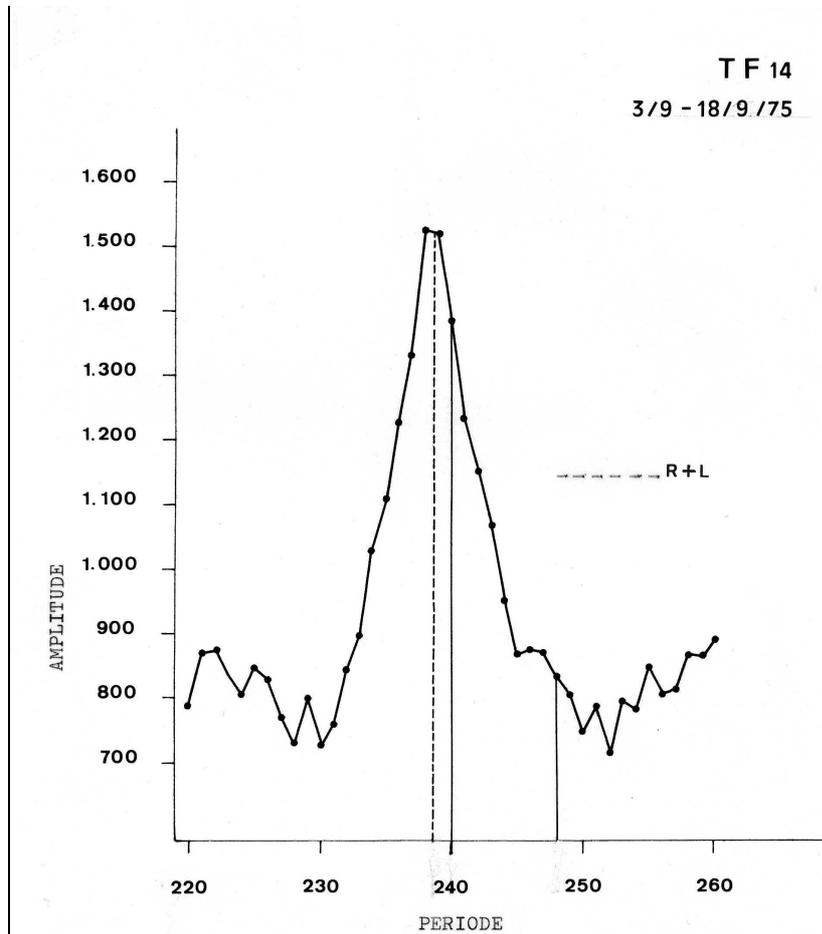


Figure 39. Périodogramme de l'activité totale de TF14 en septembre 1974.
($T = 23.820$)

Pourtant, si les différents auteurs parlent de « rythmes polyphasiques » (Walhovd, 1976), ou de « dissociation générale des oscillations qui s'entraînent mutuellement dans l'organisme » (Swade et Pittendrigh, 1967) ou d'« effet masquant » (Aschoff, 1969), la cause de ce phénomène n'est jamais abordée.

Swade et Pittendrigh notent « brièvement » que « l'absence d'entraînement pourrait dépendre de changements physiologiques dans l'organisme, en relation avec l'entrée ou

celui-ci qu'il fournisse des données, selon la volonté de l'expérimentateur uniquement, peu importe le moment de l'année.

la sortie de léthargie, ou, en laboratoire, avec le fait qu'il soit potentiellement prêt à hiberner ».

A propos de *S. undulatus*, Hock (1960) note d'ailleurs que les membres de cette espèce subissent des chutes de la température corporelle avant d'entrer en hibernation (entre le 8 et le 23 octobre), à une température de 10°C.

Il n'est donc pas invraisemblable de penser que cette désynchronisation rencontrée chez nos suisses, corresponde à des modifications profondes de l'organisme, liées à la préparation de l'entrée en léthargie.

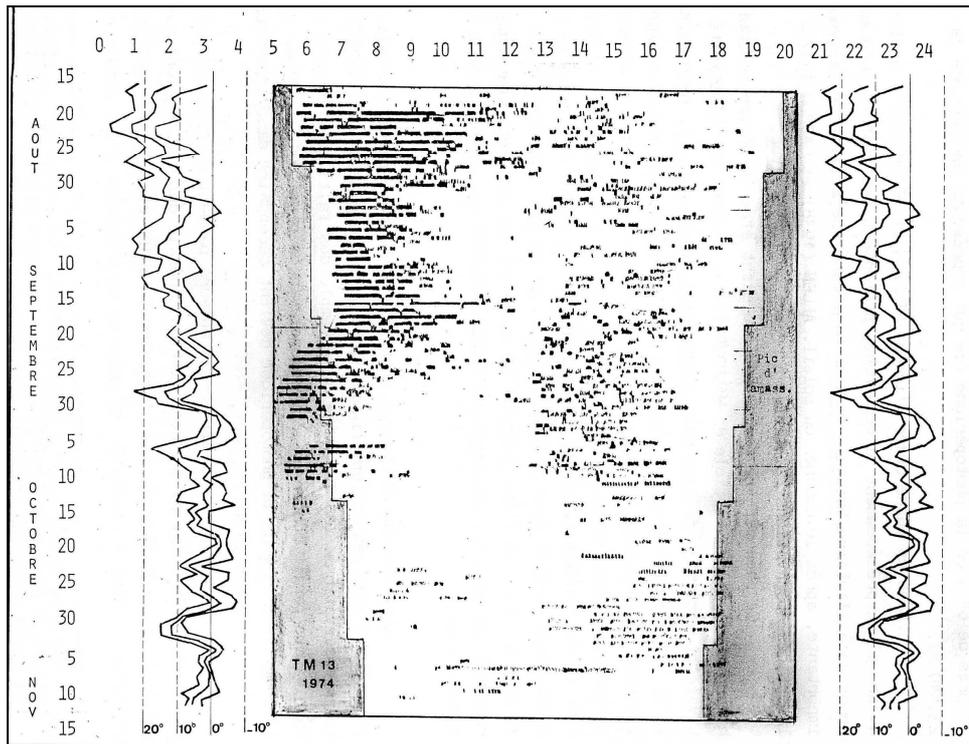


Figure 40. Relations entre les variations quotidiennes (maximales, moyennes et minimales) de la température ambiante et la distribution temporelle de l'activité chez TM13, à l'automne 1974 (d'après l'actogramme de la figure 31).

L'observation des actogrammes, notamment au moment du pic d'amassage intensif, indique que l'activité de l'animal n'est pas pour autant en oscillation libre, du moins pour un long laps de temps. Une mise en parallèle des données de l'actogramme avec les températures quotidiennes (maximales et minimales) permet de mettre en lumière le fait que l'activité locomotrice débute plus tôt dans la journée, et l'activité d'amassage se prolonge plus tard, les jours où la température est plus élevée, ce qui entraîne une resynchronisation provisoire avec le début de la phase nocturne. (figure 40).

Il n'existe malheureusement que peu de recherches visant à cerner le mode d'action de la température en tant que *Zeitgeber*. Nous n'avons pu nous référer, en ce qui concerne les Sciuridés, qu'à l'étude de Swade et Pittendrigh déjà citée.

4.4.5 RYTHME CIRCADIEN ET CYCLE DE TEMPÉRATURE

Dans leur étude sur les Rongeurs de l'Arctique, Swade et Pittendrigh ont, en effet, tenté de mettre en évidence un entraînement éventuel du rythme circadien par la température. Ces chercheurs ont placé leurs sujets (*S. undulatus* et *E. umbrinus*) en condition de lumière constante, la température variant de façon cyclique (avec un maximum et un minimum à deux moments de la période).

Leurs résultats suggèrent que le cycle de température peut contribuer au maintien d'une synchronisation préalablement établie, et même d'en établir une lorsque les relations initiales de phase entre le rythme et le cycle de température sont favorables. Mais, ils notent qu'en général, un cycle de température de grande amplitude n'est pas capable de « capter » un rythme en libre-cours.

Les températures utilisées par ces chercheurs ne sont cependant jamais « critiques ». Elles varient entre 29°C au maximum et 16,5°C au minimum. Il faut d'ailleurs remarquer que, bien que cela ne soit pas souligné dans l'article, le début de l'activité journalière coïncide en juin (figure 12B de leur article) avec le passage quotidien de la température ambiante à 20°C environ, alors qu'à la mi-septembre, une partie de l'activité est entraînée par la température minimale du cycle (16,5°C). Les conditions d'entraînement varieraient donc selon le moment de l'année.

Il serait bon de reprendre de telles observations, avec des températures de saison, se situant à l'automne, pour des espèces nordiques, entre + 20°C et – 8°C.

Nos propres analyses, visant à comparer la distribution quotidienne de la température⁶¹ et celle de l'activité chez le suisse ne sont pas suffisamment précises pour que les résultats soient exposés ici, et la figure 38 n'est présentée qu'à titre d'exemple.

Il semble pourtant qu'il existe un lien entre le moment où la température est maximale, et celui où s'exprime l'activité, les deux les deux coïncidant au cours de l'après-midi.

Par ailleurs, lorsqu'un décalage dans le temps se produit, au moment où les températures atteignent leur maximum (soit plus tôt dans la journée, soit plus tard), l'activité d'amassage semble généralement opérer le même glissement.

Mais, seules des conditions expérimentales rigoureuses et un outil d'analyse efficace permettraient de vérifier l'impact de la température en tant que synchronisateur. Ceci ne pourrait être rendu possible qu'à partir de données obtenues dans un local isolé thermiquement et dans lequel les températures pourraient varier selon la volonté de l'expérimentateur.

Nous croyons, de plus, que si le cycle de température joue un rôle de *Zeitgeber*, plusieurs autres paramètres interviennent, qui sont constitués par le niveau de température (un maximum de 30°C doit avoir un effet différent d'un maximum qui serait de 5°C), la durée de la période la plus chaude de la journée, le laps de temps s'écoulant entre les moments où le maximum et le minimum sont atteints, l'écart existant entre la température la plus élevée et la moins élevée de la journée, etc.

⁶¹ Celle-ci a été obtenue grâce aux relevés quotidiens présentés dans les sommaires météorologiques mensuels de la station de Val d'Or (Québec).

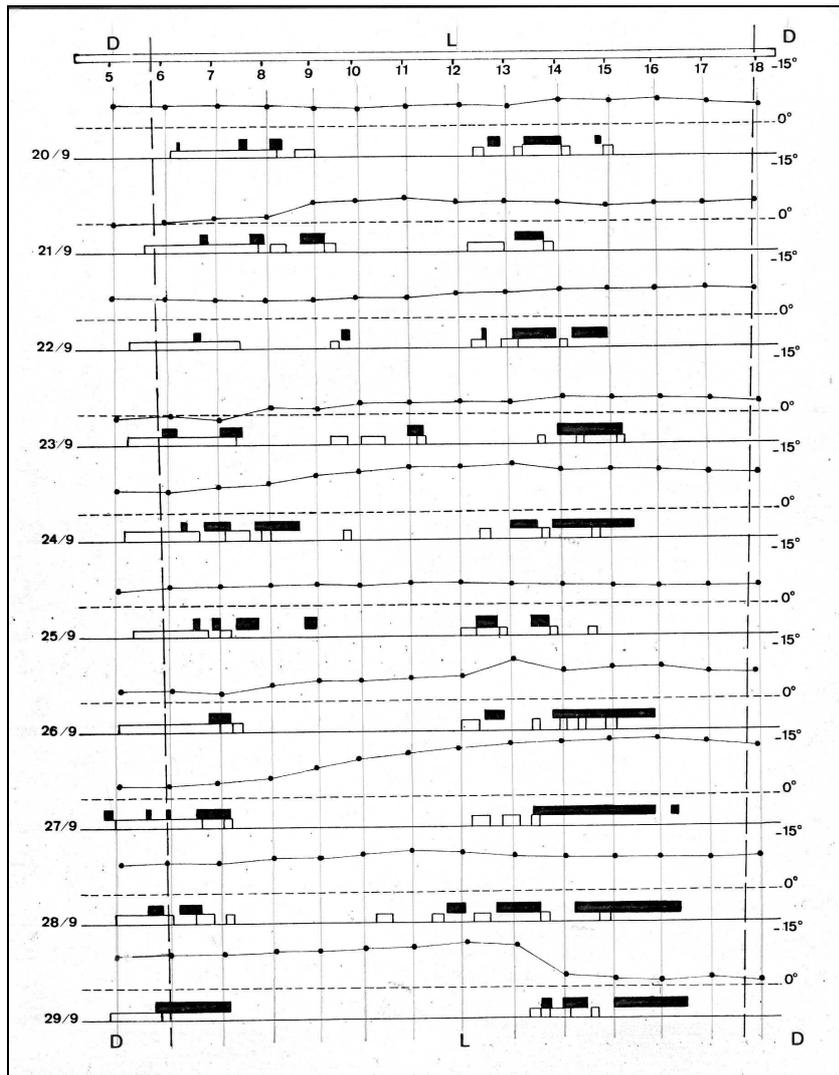


Figure 41. Relation entre les variations horaires moyennes de la température ambiante et les périodes d'amassage (en noir) et l'activité locomotrice (en blanc) chez TM13 (du 20 au 29 septembre 1974).

Faute de matériel, nous n'avons malheureusement pas pu entreprendre cette étude systématique. Elle nous semble cependant la seule qui puisse répondre, de façon adéquate, à la question de savoir quels liens entretient l'activité d'amassage avec la température ambiante, principalement, comme nous l'avons noté, lorsque le rôle de la photopériode, en tant que *Zeitgeber*, ne semble plus prépondérant.

Ce genre d'approche est de loin plus prometteur, selon nous, que celui consistant, comme nous l'avons relaté dans la première partie, à placer le sujet dans des conditions invariantes de température, pendant un certain laps de temps, afin de déterminer l'influence éventuelle d'une telle exposition sur les quantités amassées (voir Lynch *et al.*, 1973 ; Lanier *et al.*, 1974 ; Barry, 1976).

4.5 CONCLUSION

4.5.1 LES APPORTS DE LA RECHERCHE

Les données qui viennent d'être exposées ont permis la mise en évidence de plusieurs éléments. Nous n'en rappellerons que les plus importants.

1° Les résultats obtenus constituent un argument de poids en faveur de l'utilisation de la méthode de conditionnement opérant pour l'étude expérimentale d'un comportement tel que celui d'amassage⁶², notamment par le parallèle établi entre les quantités trouvées dans le terrier du suisse, en forêt, et celles amassées par nos sujets, en cage ou dans le terrarium. Tous ont, en effet, recueilli au moins 1.500 gr, annuellement, et les plus actifs ont même récolté des quantités supérieures à 5 kg (notamment au cours de l'imposition de programmes FR, en 1976).

Il est bien entendu que toutes ces graines n'ont pas été uniquement stockées, puisque selon le calcul du débit métabolique, *T. striatus* consomme de 500 à 1.000 gr par an, selon que la léthargie dure plus ou moins longtemps (voir § 2.2.4).

De tels chiffres sont cependant très éloignés de ceux relevés par Brenner et Lyle (1975) qui notaient, rappelons-le, une présence moyenne de 30 à 60 gr dans le nid de leurs sujets.

2° Le plus remarquable, à propos de l'amassage de nos animaux, et qui concorde lui aussi avec ce qui est observé sur le terrain, est, sans conteste, le fait que l'activité s'exprime avec une intensité relativement semblable chaque année, malgré la présence dans la cage de réserves précédemment entassées et non consommées.

Il s'agit là d'un élément qui minimise énormément l'importance accordée par certains à la constitution de réserves comme telle, pour justifier la présence de ce comportement.

Nous avons en effet montré que l'amassage est lié à des moments bien précis du cycle annuel. En dehors de ceux-ci, le comportement peut parfois s'exprimer lorsque des signaux, ayant valeur de supra-stimulus, se présentent. Mais il est alors plus ou moins rapidement sujet à satiété.

Nous avons vu que peu de chercheurs tiennent compte de l'existence d'un tel cycle et risquent fort d'obtenir des résultats peu compatibles avec la réalité du comportement tel qu'il s'exprime dans la nature.

3° Une réponse a également été apportée à l'interrogation de Mrosovsky (1971) à propos de l'engraissement et de la mort de nombreux sujets de l'expérience de Panuska (1959). Il semble que l'organisme de *T. striatus* ne soit pas (ou ne soit plus) adapté à l'ingestion de quantités énormes de nourriture, et moins encore lorsqu'elle est composée principalement d'hydrates de carbone. Certains sujets sont toutefois capables d'inhiber l'amassage et l'ingestion d'une nourriture inadéquate, si la possibilité existe d'en amasser une autre. Cette inhibition ne va pas cependant sans entraîner une désorganisation de l'activité générale de l'animal.

⁶² ou tout autre qui consiste à accumuler des matériaux (nidification, etc.)

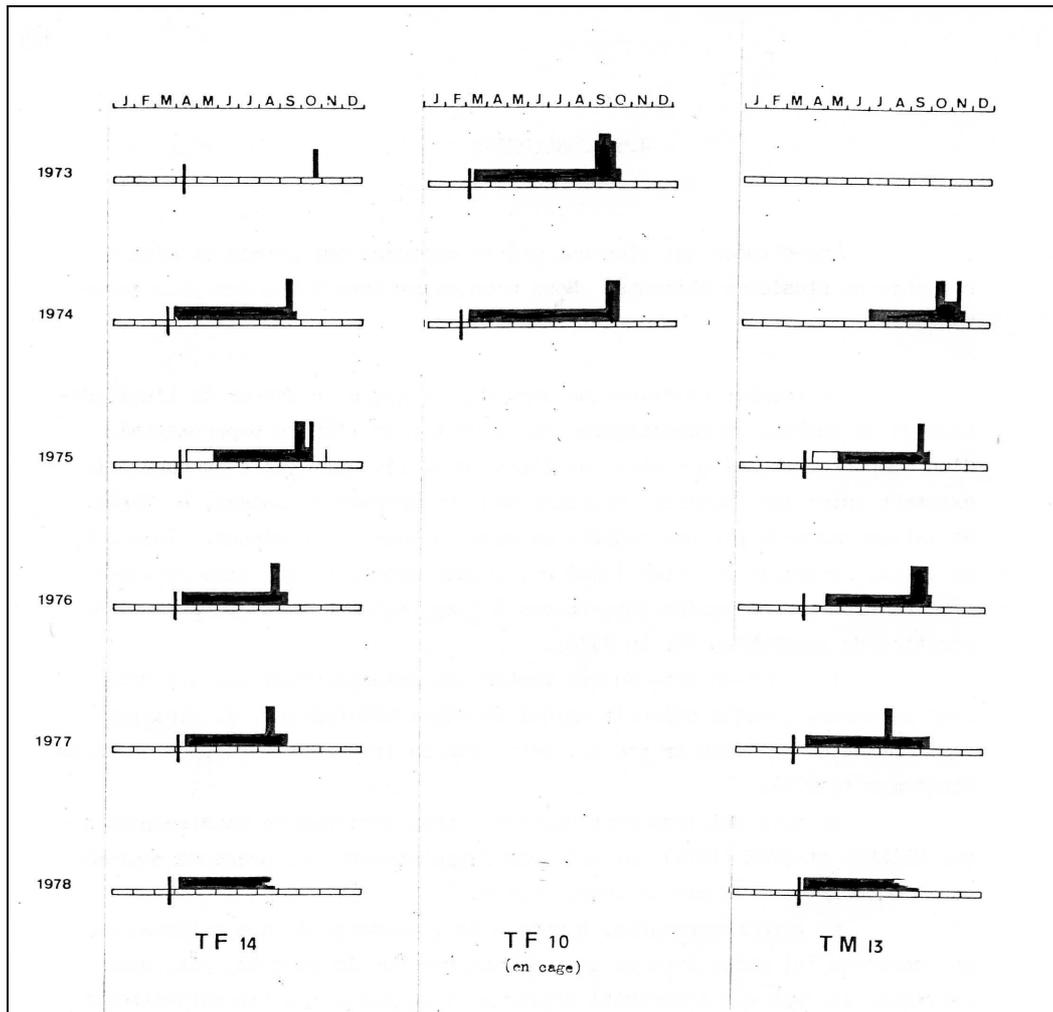


Figure 42. Histogrammes schématisés récapitulants les réveils (trait vertical), l'activité et les pics d'amassage intenses, au cours des années passées au laboratoire par les suisses TF 14, TM13 et TF10.

4° L'existence d'un rythme circannien a été confirmée. Nous avons cependant montré que si la présence d'un tel rythme permet la synchronisation du réveil chez les membres de l'espèce, il n'en va pas de même en ce qui concerne la période automnale d'amassage et l'entrée en léthargie (figure 39). En effet, si certains suisses amassent et entrent en hibernation à date plus ou moins fixe (TF10, par exemple), d'autres, au contraire, attendent l'arrivée de conditions défavorables pour le faire (TF14).

La vérification de l'existence d'un rythme circadien, sous-tendant l'activité d'amassage, et déjà mise en lumière chez le hamster, a été confirmée chez *T. striatus*. Nous avons également montré que la distribution temporelle de l'activité d'amassage, concentrée principalement dans l'après-midi, se distinguait nettement de celle de l'activité locomotrice s'extériorisant surtout le matin.

5° Il a également été noté que, lors de la période automnale, la photopériode perd de son importance, comme *Zeitgeber*, alors qu'une coordination relative semble être effectuée par le cycle de température.

Fort de ces données, et à la lumière de ce qui a déjà été établi et qui se trouve complété par le présent travail, nous allons tenter, dans les lignes qui suivent, de reconstituer le scénario d'une année dans la vie de *Tamias striatus*. Nous croyons en effet que c'est là, dans le cadre de ces conclusions, une bonne façon de poser de nouvelles hypothèses et de susciter leur vérification, dans la nature d'abord, mais également par une expérimentation plus poussée qui verra à les confirmer ou à les infirmer.

4.5.2 CYCLE ANNUEL DE TAMIAS STRIATUS EN RELATION AVEC L'AMASSAGE

Le réveil final, à date fixe, permet à *T. striatus* de juger du moment le plus adéquat pour la sortie du terrier, selon les conditions externes en présence.

La préparation physiologique à la reproduction est déjà bien avancée à ce moment. La recherche du partenaire est surtout effectuée, selon nous, par le mâle visitant les terriers des congénères à la recherche d'une (ou de plusieurs) femelle (Allen 1932). Les conditions de reproduction ainsi enclenchées constituent le point d'engagement permettant la synchronisation des rythmes circanniens (Heller et Poulson, 1970), un retard maximal ayant été sélectionné et fixé, sur le plan génétique en fonction du temps nécessaire aux autres activités du cycle pour être amenée à leur aboutissement.

Un premier pic d'amassage se manifeste généralement peu après l'activité liée à la reproduction. Il semble cependant plus relié au nourrissage et au besoin pour l'animal de constituer des réserves fraîches.

C'est principalement à cette époque que le suisse se livrerait à de l'amassage dispersé.

En ce qui concerne la femelle, c'est également le moment où le nid est réaménagé et où elle se prépare, jusqu'à la mi-juin, pour un nouveau séjour prolongé sous terre, rendu nécessaire par la gestation et l'élevage des jeunes.

La période estivale est calme et l'amassage qui pourrait être observé n'est le fait que d'occasions qu'il est difficile pour l'animal de laisser passer.

C'est vers la mi-août, avec la diminution de la période diurne, que débute la préparation physiologique de l'animal en vue de l'hibernation.

A partir de ce moment, le rôle de la photopériode, en tant que *Zeitgeber*, diminue et, si l'activité locomotrice est encore synchronisée, notamment avec la fin de la période nocturne, l'activité d'amassage qui démarre à ce moment, semble de plus en plus être uniquement régie par le rythme endogène.

Ce serait la température qui jouerait, selon nous, le rôle déclencheur de l'amassage intensif, des chutes brusques de température en-dessous de 5°C, ainsi que des

moyennes quotidiennes inférieures à 7° ou 8°C constituant les facteurs responsables de la mise en branle de l'activité.

Il existe cependant des différences interindividuelles marquées dans l'intensité que va revêtir l'activité, à partir de ce moment. Des animaux attendent effectivement que se produise cette chute de température et sont ainsi capables, en son absence, de prolonger une activité quotidienne, à peine changée, jusqu'à janvier, avant de ralentir et sombrer dans une semi-léthargie. D'autres, par contre, présentent un cycle annuel d'activité placé de façon relativement précise sous le contrôle d'un rythme circannien.

Chez tous, l'amassage intensif, une fois déclenché, s'amplifie en l'espace de quelques jours, atteint un point maximal, puis s'estompe plus ou moins rapidement, selon que les conditions externes deviennent, ou non, par trop défavorables et que le degré de préparation de l'organisme exige que d'autres étapes soient franchies. La présence de nourriture dans le terrier joue, à ce propos, un rôle important, n'ayant que peu de chose à voir avec l'anticipation d'une faim future. Elle constitue un des jalons nécessaires pour que la mise en condition, en vue de l'entrée en léthargie puisse se poursuivre.

Le niveau d'énergie libérée à l'occasion de l'amassage est, lui aussi, génétiquement fixé, et est donc indépendant des ressources disponibles. Lors d'une saison à production normale de fruits, les quantités amassées sont considérables, compte tenu de l'énergie qui demande à être dépensée. Si, par contre, la saison est mauvaise, cette même énergie permet que des quantités suffisantes soient stockées.

L'engraissement pré-hivernal ne paraît pas être le fait de *T. striatus*, étant donné l'impossibilité pour un animal de cette taille de dépendre, pendant plusieurs mois de la quantité de graisse, relativement peu importante, qui pourrait être accumulée.

Par paliers successifs, entrecoupés de réveils au cours desquels l'activité, principalement de rangement du nid, reprend pour quelques heures, l'animal atteint, après un jour ou deux, la phase de plateau décrite par Pivorun (1976).

L'entrée du terrier a été obstruée sur plusieurs dizaines de centimètres, et l'animal confiné va vivre dans des conditions d'hypoxie pendant plusieurs mois. La nourriture présente dans le nid lui permettra, au cours des réveils périodiques, de s'activer et donc d'augmenter le niveau de la température corporelle, mais également d'ingérer des aliments capables de reconstituer rapidement les faibles réserves des tissus adipeux.

Plusieurs semaines avant que le réveil final ne s'effectue, l'organisme subit à nouveau de profondes transformations, notamment sur le plan hormonal et particulièrement au niveau des glandes génitales. L'animal est ainsi préparé, physiologiquement, pour affronter les étapes qui succéderont à la sortie du terrier.

Les derniers jours passés en hibernation sont marqués par des périodes de léthargie de plus en plus courtes qui amènent progressivement le suisse au réveil final, dont la date est liée à la latitude à laquelle se situe l'aire de répartition dans laquelle il vit.

Une fois réveillé définitivement, l'animal quitte le terrier, si les conditions sont favorables, et le cycle reprend pour une autre année.

Dans la prochaine partie, nous allons tenter d'analyser les différentes hypothèses relatives à la place qu'occupe, sur le plan phylogénétique, le fait, pour un hibernant, de constituer des réserves. Nous chercherons à établir le parallèle entre une telle stratégie et celle consistant à accumuler des réserves de graisse directement au niveau de l'organisme, comme c'est le cas pour plusieurs autres espèces.

5. VALEUR ADAPTATIVE DE L'AMASSAGE

Le comportement d'amassage n'a été que très rarement envisagé dans une optique évolutive.

Quelques auteurs seulement l'ont analysé sur le plan de sa structure et sont arrivés à la conclusion que la complexité des séquences qui le constituaient, et celle de leur enchaînement, notamment chez certaines espèces africaines étudiées par Ewer (1965), permettaient de le considérer comme hautement évolué.

Les autres études l'ont principalement envisagé sur le plan fonctionnel, et très souvent en partant de l'*a priori* qu'il s'agirait d'une activité à mi-chemin entre le nourrissage et l'engraissement pré-hivernal, lorsqu'il s'agit des espèces nordiques.

Dans son étude-synthèse sur l'évolution de la léthargie chez les Rongeurs, Cade (1964) considère ce comportement comme une étape relativement primitive dans le développement de l'hibernation.

Gagnon (1978) a décrit, de façon précise, les séquences comportementales, telles qu'elles se présentent chez *T. striatus* et les a comparées avec les rares données provenant d'observations se rapportant à l'amassage chez les diverses espèces qui composent la famille. Comme d'autres auteurs (Neuman, 1967 ; Brenner et Lyle, 1975), elle s'est ensuite appuyée sur la thèse de Cade, avec laquelle elle semble d'accord, afin de situer le comportement d'amassage chez le suisse, par rapport aux diverses stratégies adoptées par les autres Sciuridés.

Nous ne sommes pas, quant à nous, persuadés du bien-fondé de telles assertions. Dans les lignes qui suivent, nous tenterons d'évaluer les arguments avancés par ces chercheurs avant de présenter notre propre point de vue, s'appuyant à la fois sur nos observations et sur une lecture parfois différente des données disponibles dans la littérature.

Le point central de la thèse de Cade consiste à démontrer que l'hibernation constitue «un type ancien d'organisation, sur le plan physiologique, qui aurait survécu chez quelques populations génétiquement conservatrices». Selon lui, l'homéothermie serait une caractéristique des espèces les plus récentes, sinon les plus évoluées.

Notons tout d'abord qu'une telle hypothèse va à l'encontre des conclusions de Lyman (1955), pour qui l'hibernation doit être considérée comme une modification hautement spécialisée de l'organisation homéothermique, mais également de celles de Twente (1964) pour lequel elle constituerait l'aboutissement de l'hétérothermie qui aurait elle-même évolué à partir de l'homéothermie, chez certaines espèces (notamment la chauve-souris). Quant à Pengelley (1967, p.3), s'il abondait dans le sens de Cade, en 1966, son adhésion à de tels arguments devient beaucoup plus mitigée par la suite.

Il en va de même de Kayser (1972, p.194-195) pour lequel il semble difficile de trancher.

Nous n'avons pas l'intention de relancer ici le débat en ce qui touche à la valeur de l'hibernation. Notre sentiment est qu'elle paraît être, à plusieurs points de vue, un processus des plus économiques et particulièrement bien adapté à des espèces nordiques pour lesquelles aucune activité n'est possible pendant plusieurs mois. Le fait

de maintenir l'homéothermie pendant une aussi longue période constitue, pour quelques espèces chez lesquelles elle est présente, une prouesse physiologique dont les avantages ne nous semblent pas évidents sous de tels climats.

Dans la volonté de démonstration de son hypothèse, Cade tente de montrer la relation existant entre l'hibernation et le fait qu'on la rencontre presque toujours chez les espèces les moins récentes de chaque famille. A propos des Sciuridés, il appuie ses arguments sur des données de Bryant (1945) et de Black (1953) qui considéraient le genre *Tamias* comme le plus primitif de la famille, structurellement parlant, et constituant le lien entre les écureuils arboricoles et les écureuils terrestres.

Partant de ces éléments, Cade situe le comportement d'amassage, typique surtout du genre *Tamias*, comme étant, lui aussi, le plus primitif parmi ceux adoptés pour la constitution de réserves par les hibernants de la famille. Selon lui, l'étape ultime de la préparation à l'hibernation consisterait en un engraissement pré-hivernal, tel qu'on le rencontre chez la marmotte et certains spermophiles. On trouverait, dans une étape intermédiaire, les espèces qui engraisent tout en constituant des réserves (*S. lateralis*, par exemple).

L'idée que l'accumulation de graisse serait plus efficace que l'accumulation de nourriture a d'ailleurs été reprise par Davis (1976), qui invoque le fait que, dans le premier cas, «les réserves sont plus rapidement disponibles et ne peuvent être ni perdues, ni dérobées»⁶³. Gagnon (1978) manifeste également son accord avec un tel point de vue.

Rappelons que, d'une part, les abajoues sont la caractéristique des amasseurs et qu'il devrait, théoriquement, exister une relation entre leur grandeur et l'importance du comportement d'amassage chez les espèces qui en sont nanties. D'autre part, il faut que la surface corporelle soit suffisamment importante pour que les réserves de graisse constituées par l'animal lui permettent de survivre uniquement grâce à elles, pendant la mauvaise saison.

Partant de ces arguments et de ceux de Cade, énoncés plus haut, voulant que «les Sciuridés auraient évolué vers une mise en réserve sous forme de graisse plutôt que par l'emménagement dans des caches ou des niches», Gagnon suggère qu'«il a fallu que les Sciuridés augmentent de taille avant que ce type de mise en réserve (l'accumulation de graisse) devienne adaptatif», ce qui laisse entendre que l'augmentation de taille serait le propre des Sciuridés hibernants les plus récents.

Or, il ne semble pas que l'évolution se fasse nécessairement dans cette voie. En effet, si se vérifie l'hypothèse émise par Nadler (1977), voulant que les tamias (*Eutamias spp.*) soient apparus après le suisse (*T. striatus*), il s'agirait là de descendants moins gros que leurs prédécesseurs (de 43 à 85 g selon les espèces contre 97 g chez *T. striatus*).

⁶³ Même s'il existe au cours de l'été, le vol des réserves nous semble peu probable durant l'hibernation, compte tenu de la façon dont le suisse bouche le tunnel d'entrée du terrier, sur une longueur de plusieurs dizaines de centimètres parfois, empêche toute incursion lorsqu'il se trouve confiné.

De même, les spermophiles appartenant aux sous-genres les plus récents (notamment *Ictidomys* et *Xerospermophilus*) sont moins gros (130 à 230 g) que ceux du sous-genre *Otospermophilus* (480 à 550 g), reconnu comme étant le plus ancien (Black, 1972).

Notons qu'il en va également ainsi dans d'autres familles dont les membres hibernent profondément.

Ainsi, *Muscardinus avellanarius* est considéré par Grasse et Dekeyser (1955, cités par Cade, 1964) comme le membre le plus « progressiste » parmi les Glirinés. Or il est de loin plus petit que le loir ou le lérot. On pourrait se livrer aux mêmes remarques en ce qui concerne les Cricétidés. Par ailleurs, l'idée avancée que les abajoues seraient en voie de régression chez les espèces les plus récentes ne semble pas pouvoir être généralisée, les abajoues étant en effet bien développées chez des espèces de spermophiles apparues relativement tard, telles que *S. franklinii*, *S. mexicanus* et *S. tridecemlineatus* (dans le terrier duquel Criddle (1939) a trouvé plus d'1 kg de graines amassées).

Par ailleurs, si, comme le soutient Cade, l'engraissement constitue l'étape ultime dans le développement de l'hibernation, quelle serait alors l'étape ultérieure permettant le passage vers l'homéothermie ?

Rappelons tout d'abord qu'aucun des Sciuridés homéothermes n'engraisse à l'automne mais que, par contre, ils constituent tous des réserves de nourriture, et notons par ailleurs que Cade situe le suisse en tant qu'amasseur, assez proche de l'écureuil roux.

Comment alors concilier ceci avec le fait que l'amassage soit vu par cet auteur comme une étape relativement peu évoluée dans le développement de l'hibernation, constituant elle-même, selon lui, un caractère primitif ? Il nous semble qu'il existe là une contradiction dans ses hypothèses qui en demande la remise en question.

Black (1972) apporte peut-être un nouvel éclairage en reconnaissant que, contrairement à l'opinion émise par lui en 1963 et sur laquelle s'était appuyé Cade, il serait possible que les premiers Sciuridés aient été plus du type arboricole que du type tamias. On pourrait donc tout aussi bien considérer, comme nous l'avons fait à plusieurs reprises, que l'amasseur qu'est le suisse possède, grâce à sa faculté d'hiberner, un atout supplémentaire que ne possèdent pas les écureuils homéothermes pour lutter contre les grands froids. Ceci rejoindrait la conclusion de Lyman énoncée en début de chapitre.

Nous ne croyons pas non plus que l'on puisse établir un lien évolutif entre l'engraissement et l'amassage. Il nous paraît plus logique de voir là deux types indépendants d'adaptation, sélectionnés par les espèces en fonction d'une série de facteurs, notamment liés à la diversité des habitats occupés par elles (depuis la région équatoriale jusqu'à l'Arctique), à la variété des modes de vie, arboricole ou terrestre, individuel ou communautaire, ainsi qu'aux différences morphologiques importantes⁶⁴ existant entre les membres de la famille.

Quant à l'idée elle-même de vouloir retracer un cheminement évolutif à partir de tels comportements, nous sommes de l'avis de Gagnon qui rappelle, comme l'ont fait Voss

⁶⁴ Notamment en ce qui concerne le poids, qui varie de 43 g chez *Eutamias minimus* à 5870 g chez *Marmota caliginata*.

et al. (1973), que se sont plutôt les comportements sociaux qui sont à même de fournir le plus d'information à ce sujet.

Peu d'études existent cependant dans ce sens à propos de la famille des Sciuridés. Le jour où de plus amples synthèses auront été effectuées dans cette voie, il deviendra beaucoup plus facile de saisir les liens existant entre les différentes espèces quant à la façon dont s'est opérée la sélection de l'une ou l'autre des mises en condition de l'organisme, à l'approche de la mauvaise saison.

La seule chose qui puisse être avancée, dans l'état actuel des connaissances, est qu'il semble plus adaptatif, pour les espèces de petite taille, de se livrer à la constitution de réserves qu'à l'ingestion de nourriture débouchant sur un engraissement qui se révélerait être insuffisant.

Les autres avantages que nous percevons dans le comportement d'amassage ont déjà été énoncés dans les chapitres précédents à propos de telle ou telle observation. Nous tenterons de les résumer ici:

1° L'amassage de nourriture permet à l'animal qui s'y livre, une grande indépendance vis-à-vis de certains facteurs externes. Contrairement à l'animal qui engraisse, le suisse ayant constitué des réserves, peut demeurer actif longtemps après que la nourriture ne soit plus disponible au-dessus du sol. Il peut ainsi attendre que les conditions soient réellement défavorables, ne devenant hétérotherme que lorsque ceci devient plus économique pour l'organisme.

2° En cas de conditions climatiques se dégradant brusquement, l'amassage intensif auquel se livre alors le suisse entraîne une fatigue physique qui permet à l'organisme de se trouver plus facilement prêt pour l'endormissement, une fois l'animal confiné.

3° Les réserves de nourriture permettent au suisse de s'activer lors des réveils, provoquant ainsi l'augmentation de la température corporelle qui va assurer sa survie.

4° L'ingestion de nourriture, tout en reconstituant les faibles réserves de graisse des tissus adipeux, entraîne, pendant la période de torpeur qui succède, une nouvelle production de déchets du métabolisme.

Le déséquilibre entraîné par l'accumulation de ceux-ci dans le sang rend l'organisme plus apte à répondre aux sollicitations du centre thermorégulateur, en cas d'atteinte du seuil critique par la température corporelle, ce qui augmente ainsi les chances de «réveil par le froid». Ceci, s'il se vérifie, nous paraît constituer un avantage considérable sur les animaux engraisant uniquement à l'automne, et chez lesquels l'accumulation de déchets s'étale sur de plus longues périodes ne pouvant créer cet état de déséquilibre plus ou moins permanent dans l'organisme.

5° Les stocks de nourriture permettent à l'animal, lors du réveil final, de reconstituer rapidement les réserves d'énergie dépensées lors de la sortie de léthargie.

6° Cette présence de graines en quantité permet par ailleurs à l'animal réveillé d'attendre, dans son nid, que des conditions climatiques favorables soient présentes avant de le quitter.

7° Sur le plan écologique, l'amassage de grandes quantités de fruits à coque et des graines des différentes espèces d'arbres, ainsi que leur enfouissement à plus d'un mètre sous le niveau du sol, permet un contrôle de l'ensemencement du tapis forestier et constitue ainsi un facteur limitatif important de sa croissance. Il empêche la formation trop rapide d'un taillis qui ne correspondrait plus au type d'habitat typique de *Tamias striatus*, dont les clairières et les endroits découverts constituent le lieu d'élection.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Un des buts visés par la présente étude consistait à confirmer, à la suite des recherches menées précédemment par nous (voir les appendices), les avantages de la méthode de conditionnement opérant, dans la mesure d'un comportement phylogénétiquement adapté.

A partir des moyens dont nous disposions, nous avons mené une étude de longue durée sur un nombre réduit de sujets. L'investigation a alors été poussée dans plusieurs directions afin de déterminer les possibilités, mais également les limites, d'une étude de motivation basée sur un tel procédé.

Il en résulte que certaines de nos conclusions ne sont volontairement présentées qu'à l'état d'ébauche, mais cela se trouve cependant compensé, croyons-nous, par le nombre d'éléments sur lesquels un nouvel éclairage a pu être apporté, grâce à l'utilisation de la méthode.

La fidélité et la sensibilité de l'outil ont été mises en évidence notamment par le fait que les mêmes séquences comportementales se sont répétées d'année en année, à des moments précis, que ce soit dans des conditions semi-naturelles ou artificielles, et ceci, bien que la possibilité existe pour l'animal de s'y livrer en tout temps. Cela montre combien l'insertion d'une réponse opérante dans une chaîne de comportements, se révèle de loin supérieure, sur le plan de la mesure, à l'utilisation de procédés empiriques qui n'ont très souvent que peu de liens avec la façon dont l'activité s'exprime dans le milieu naturel.

En ce qui concerne l'amassage, nous avons principalement mis l'accent sur les relations que ce comportement entretient avec l'hibernation, chez les espèces nordiques. Nous avons cependant signalé le fait qu'il s'agissait là d'une activité relativement répandue dans le monde animal, et cela, sous toutes les latitudes. Les nombreux avantages qu'elle présente pour l'individu qui s'y livre ont été soulignés à maintes reprises. Nous avons d'ailleurs insisté sur la différence importante existant, selon nous, entre les espèces amasseuses de nourriture et celles engraisant à l'automne, et nous croyons, contrairement à certains auteurs, que l'évolution ne va pas nécessairement dans le sens de ces derniers.

Notre position consiste plutôt à voir deux types d'adaptation relativement indépendants l'un de l'autre, l'engraissement pré-hivernal nous paraissant cependant un processus plus rudimentaire que l'amassage.

Nous avons également tenu à effacer la confusion, existant dans de nombreuses recherches, entre le comportement d'amassage et celui de transport de nourriture au gîte, pour consommation immédiate. Le fait que ce dernier soit en relation très étroite avec le nourrissage proprement dit, et s'exprime en tout temps, le distingue nettement du premier, dont nous avons démontré la rythmicité et le lien avec des conditions environnementales déterminées.

De telles remarques montrent une fois de plus, la nécessité qu'il y a à s'appuyer sur les données, tant éthologiques que physiologiques, qui se rapportent à l'espèce dont on veut étudier un aspect particulier du répertoire comportemental.

D'autre part, le fait qu'une différence ait été relevée à plusieurs occasions chez nos sujets, entre l'activité d'amassage et l'activité locomotrice constitue une nouvelle mise en garde, allant dans le même sens que celle formulée par Aschoff *et al.* Elle indique

que l'interprétation des résultats obtenus à partir d'un seul paramètre, à savoir la roue à activité (comme c'est le plus souvent le cas) se doit d'être effectuée avec prudence.

Une étude à long terme, au cours de laquelle serait relevée la distribution temporelle d'événements multiples relatifs à l'activité globale de l'animal (pressions sur différents leviers permettant le nourrissage, la bibition, l'amassage de divers types de nourriture, l'activité dans la roue ou dans la cage d'habitat suspendue sur ressorts, etc.) permettrait vraisemblablement la mise en évidence de plusieurs horloges biologiques, ainsi que de la coordination ou de la désynchronisation existant entre elles, à divers moments de l'année.

Bien des éléments demandent encore à être éclaircis avant que puissent être formulées des réponses claires aux questions soulevées par le comportement d'amassage.

Il s'agirait notamment

- de déterminer, de façon précise, les conditions de déclenchement de l'obésité chez certains suisses, en plaçant l'animal devant plusieurs distributeurs délivrant des aliments de composition différente;
- de mesurer, à partir d'une chambre froide, les réactions des sujets à des chutes brusques ou progressives de la température à différents niveaux ;
- de vérifier si la relative indépendance de la période d'amassage par rapport au rythme circannien, telle qu'elle nous est apparue chez certains sujets, est fixée génétiquement et se rencontre donc dans certaines souches et non dans d'autres ;
- de contrôler le rôle de l'âge et du sexe sur un nombre important d'individus, ainsi que celui joué par d'autres programmes de renforcement que ceux utilisés par nous.

Il serait important, par ailleurs, de comparer la façon dont s'exprime le comportement chez les différentes espèces amasseuses de la famille des Sciuridés, mais également de celles d'autres familles appartenant à l'ordre des Rongeurs.

De même, une analyse s'impose quant à la façon dont réagiraient des espèces engraisant à l'automne, notamment en ce qui a trait à l'entrée en hibernation, lorsqu'elles se trouvent, comme nos sujets, dans l'obligation de fournir un effort pour obtenir la nourriture (contrairement à ce qui se passe habituellement en laboratoire).

La méthode de conditionnement opérant ayant déjà permis certaines études relatives à la régulation des conditions environnementales par des animaux de laboratoire, il serait intéressant de vérifier jusqu'à quel point un animal hibernant désire ou non maintenir un certain niveau de température ambiante ou d'hypoxie, ou la prolongation de la période diurne, en actionnant lui-même le levier responsable de l'augmentation de la chaleur ou de la concentration en oxygène ou de l'allumage de la lampe.

Il nous semble qu'il s'agirait là d'une façon élégante de vérifier le degré de dépendance de l'organisme vis-à-vis des facteurs environnementaux.

Il n'est pas nécessaire de prolonger indéfiniment la liste de ce qu'il reste à investiguer. Les problèmes s'imposent d'eux-mêmes, et la méthode utilisée nous paraît des plus adéquates pour en résoudre un grand nombre.

L'utilisation de cette dernière pourrait d'ailleurs être étendue à bien d'autres comportements dont on voudrait mesurer la force de la motivation sous-jacente. Il peut tout aussi bien s'agir de l'accumulation de matériaux, comme c'est le cas lors de la nidification, que de toute activité demandant un certain étalement dans le temps avant que le besoin n'arrive à satisfaction.

Nous pensons notamment à certains comportements agressifs liés à des périodes précises du cycle chez certaines espèces, à la possibilité pour le sujet d'être mis en présence d'un partenaire sexuel, par l'un ou l'autre canal des sens, ou simplement à celle de se livrer à l'exploration de divers territoires variant dans leur structure.

Nous vivons à une époque où les barrières entre disciplines scientifiques sont en train de se démanteler et où une certaine osmose s'établit au niveau des concepts. Les méthodes et l'appareillage qui leur sert de support franchissent cependant difficilement la frontière.

Nous espérons avoir contribué, par cette étude, au rapprochement des deux courants spécialisés dans l'étude du comportement animal, en rappelant au psychologue de laboratoire, d'une part, que l'animal « immatriculé » qu'il dépose dans la cage est d'abord un sujet avec non seulement une histoire expérimentale, mais également un bagage phylogénétique dans lequel les rythmes d'activité occupent une place non négligeable, et qu'il est donc important d'en tenir compte au moment de l'interprétation des données. Quant à l'éthologiste, nous souhaitons l'avoir convaincu que certaines méthodes utilisées par les « conditionneurs » ont fait leurs preuves, en ce qui concerne les études à long terme de systèmes motivationnels, et méritent de remplacer l'appareillage plus ou moins empirique des naturalistes du début du siècle, que nombre d'entre eux utilisent encore par souci de s'écarter le moins possible du « terrain ».

Ils perdent, ce faisant, l'occasion de s'en rapprocher, au contraire, en ignorant, volontairement ou non, un outil qui libère l'animal de la dépendance inhérente aux conditions traditionnelles de vie en laboratoire.

Puimichel, 1979

ANNEXE 1

TABLEAU A

Type	1dl équivalent à		100 gr équivalent à		Composition (%)		
	Nbre	Poids	Nbre	Kcal(1)	Hydr.C	Lipides	Protéines
Pastilles (pellets)			2222	450	52.0	6.0	25.0
Blé	1900	80gr	2375	338	72.3	2.0	13.5
Maïs	270	66gr	400	362	78.1	0.8	8.7
Amandes	6	45gr	12	598	19.5	54.6	18.6
Châtaignes	7	88gr	8	200			
Glands	35	71gr	50	?			
Noisettes	16	57gr	28	634	16.7	62.4	3.0
-décortiquées	32	43gr	75				
Noix	3	33gr	9	628	14.8	59.3	1.7
Tournesol	380	33gr	1140	560	19.9	47.3	24.0

(1) d'après Altman et Dittmer (1968)

Composition et équivalence en nombre et en Kcal d'un décilitre et de 100 g de différents types de nourriture.

b. EXEMPLES DE PERIODOGRAMMES (activité de TM13)

P	A
220	0.0519
221	0.0565
222	0.0547
223	0.0574
224	0.0574
225	0.0608
226	0.0547
227	0.0565
228	0.0583
229	0.0479
230	0.0469
231	0.0519
232	0.0663
233	0.0768
234	0.0860
235	0.0964
236	0.1058
237	0.1157
238	0.1280
239	0.1341
240	0.1236
241	0.1131
242	0.1034
243	0.0916
244	0.0848
245	0.0830
246	0.0685
247	0.0624
248	0.0509
249	0.0500
250	0.0458
251	0.0479
252	0.0519
253	0.0547
254	0.0591
255	0.0608
256	0.0565
257	0.0556
258	0.0583
259	0.0519
260	0.0574

B2 Amplitudes relatives de l'activité d'amassage de TM13 (du 3/9 au 8/10/75) selon les périodes interrogées (de 22 h à 26 h, à 0.1 d'h près).

PERIODOGRAMME D'ACTIVITE D'UN SUISSÉ	
1375RL 3/9 AU 8/10/75 R	
BLOC 1	
P	A
220	0.0299
221	0.0264
222	0.0264
223	0.0264
224	0.0264
225	0.0282
226	0.0244
227	0.0264
228	0.0282
229	0.0264
230	0.0264
231	0.0282
232	0.0299
233	0.0331
234	0.0387
235	0.0399
236	0.0447
237	0.0500
238	0.0574
239	0.0591
240	0.0489
241	0.0424
242	0.0387
243	0.0360
244	0.0374
245	0.0360
246	0.0331
247	0.0316
248	0.0299
249	0.0282
250	0.0299
251	0.0282
252	0.0282
253	0.0299
254	0.0316
255	0.0299
256	0.0299
257	0.0331
258	0.0299
259	0.0316

B3 Amplitudes relatives de l'activité locomotrice de TM13 (du 3/9 au 8/10/75) selon les périodes interrogées (de 22 h à 26 h, à 0.1 d'h près).

PERIODOGRAMME D'ACTIVITE D'UN SUISSE		
1375RL 3/9 AU 8/10/75		
BLOC 1		
P	A	
220	0.0574	
221	0.0583	
222	0.0556	
223	0.0574	
224	0.0574	
225	0.0632	
226	0.0556	
227	0.0591	
228	0.0591	
229	0.0500	
230	0.0500	
231	0.0538	
232	0.0678	
233	0.0781	
234	0.0894	
235	0.1019	
236	0.1126	
237	0.1240	A ₄
238	0.1371	A ₂
239	0.1445	A ₁
240	0.1315	A ₃
241	0.1208	
242	0.1095	
243	0.0974	
244	0.0921	
245	0.0888	A ₁ A ₂ A ₃ A ₄ = les 4 amplitudes les plus importantes
246	0.0761	
247	0.0692	
248	0.0556	
249	0.0519	P ₁ P ₂ P ₃ P ₄ = les périodes correspondantes
250	0.0469	
251	0.0479	
252	0.0529	
253	0.0556	
254	0.0608	
255	0.0599	
256	0.0574	
257	0.0574	
258	0.0583	
259	0.0547	
260	0.0574	

Calcul de l'estimateur de la période de l'activité
(selon la formule générale suggérée par FAGER, E.W. et citée par ENRIGHT, 1965).

$$T = \frac{A_1 p_1 + A_2 p_2 + A_3 p_3}{2(A_1 + A_2 + A_3)} + \frac{A_1 p_1 + A_2 p_2 + A_3 p_3 + A_4 p_4}{2(A_1 + A_2 + A_3 + A_4)}$$

soit, dans l'exemple ci-dessus :

$$T = \frac{9.87253}{.8262} + \frac{12.81133}{1.0742} = 23.875713$$

B4 Amplitudes relatives des deux types d'activité de TM13 (du 3/9 au 8/10/75) selon les périodes interrogées (de 22 h à 26 h, à 0.1 d'h près).

(rq : le graphique du périodogramme obtenu à partir de ces données est présenté à la figure 32).

c. EXEMPLE D'ACTOGRAMME

78-04-11		. RELEVÉ DES ACTOGRAMMES																								0 = amassage X = activité locomotrice			
12:09:17		1375RL 3/9 AU 8/10/75																											
IDENT. RELEVÉ DE LECTURE		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
001L08																												B	
001R07																													B
002L08																													B
002R07																													B
003L08																													B
003R07																													B
004L08																													B
004R07																													B
005L08																													B
005R07																													B
006L08																													B
006R07																													B
007L08																													B
007R07																													B
008L08																													B
008R07																													B
009L08																													B
009R07																													B
010L08																													B
010R07																													B
011L08																													B
011R07																													B
012L08																													B
012R07																													B
013L08																													B
013R07																													B
014L08																													B
014R07																													B
015L08																													B
015R07																													B
016L08																													B
016R07																													B
017L08																													B
017R07																													B
018L08																													B
018R07																													B
019L08																													B
019R07																													B
020L08																													B
020R07																													B
021L08																													B
021R07																													B
022L08																													B
022R07																													B
023L08																													B
023R07																													B
024L08																													B
024R07																													B
025L08																													B
025R07																													B

B5 Relevé de l'activité sous forme d'actogramme effectué par l'ordinateur chez TM13 du 3/9 au 8/10/75.

ANNEXE 2

TABLEAU 1

	Dates	Moyenne	Ecart type	Coeff. de var.	Moyenne de la période	LD	T°	
1972	19/11 - 28/11	1003	332	33.1	798	10:14	const	
	29/11 - 8/12	879	336	38.2		9:15		
	9/12 - 18/12	512	453	88.5				
1973	19/12 - 28/12	35	48	137.1	22	9:15		
	29/12 - 7/1	16	21	131.3				
	8/1 - 17/1	22	22	100.0				
	18/1 - 27/1	14	9	64.3				
	28/1 -- 6/2	8	14	175	7	10:14		
	7/2 - 16/2	7	9	128.6				
	17/2 - 26/2	7	8	114.3				
	27/2 - 8/3	7	7	108.6				
	9/3 - 18/3	57	41	71.9	48	12:12		
	19/3 - 28/3	36	21	58.3				
	29/3 - 7/4	36	23	63.9				
	8/4 - 17/4	63	43	68.3				
	18/4 - 27/4	91	26	28.6	105	14:10		
	28/4 - 7/5	97	43	44.3				
	8/5 - 17/5	127	32	25.2				
	18/5	vidage de la cage						
	18/5 - 27/5	96	34	35.4	99	15:9		
	28/5 - 6/6	100	29	29.2				
7/6 - 16/6	102	44	43.1					
17/6 - 26/6	66	39	59.1	78	15.5:8.5			
27/6 - 6/7	86	25	29					
7/7 - 16/7	62	24	38.7					
17/7 - 26/7	58	30	51.7					
27/7 - 5/8	86	34	39.5					
							15:9	

1974	6/8 - 15/8	86	34	39.5			
	16/8 - 25/8	90	39	43.3		14:10	
	26/8 - 4/9	95	52	54.8			
	5/9 - 15/9	353	314	89.0	364	13:9	
	16/9 - 25/9	438	702	160.3			
	26/9 - 5/10	303	252	83.1			
	6/10 - 15/10	83	78	93.9	43		
	16/10 - 25/10	30	42	140.0			
	26/10 - 4/11	17	17	100.0			
	5/11 - 14/11	104	91	87.5	ouvriers et bruit dans ⁸⁵ le local		
	15/11 - 28/11	67	82	122.3			
	28/11 - 10/12	changement de laboratoire			cond.	const: LD 12:12	20°C
	11/12 - 20/12	2	3	150	2		
	21/12 - 30/12	5	8	160			
	31/12 - 9/1	2	5	250			
	10/1 - 19/1	1	2	100			
	20/1 - 29/1	3	6	200			
	30/1 - 8/2	2	4	200			
	9/2 - 18/2	1	3	150			
	19/2 - 28/2	13	9	69.2	32		
	1/3 - 10/3	30	16	53.3			
	11/3 - 20/3	43	16	37.2			
	21/3 - 30/3	30	13	43.3			
	31/3 - 4/4	43	26	60.4			
	5/4	vidage de la cage					
	5/4 - 14/4	30	15	50.0	40		
	15/4 - 24/4	60	13	21.6			
25/4 - 4/5	30	23	76.6				
5/5 - 14/5	72	10	13.9	77			
15/5 - 24/5	66	11	16.6				
25/5 - 3/6	76	38	50				
4/6 - 13/6	87	12	13.8				
14/6 - 23/6	86	18	20.9				

24/6 - 3/7	101	43	42.5			
4/7 - 13/7	101	96	95.0	106		
14/7 - 23/7	95	46	48.4			
24/7 - 2/8	128	31	24.2			
3/8	changement de local (température saisonnière)					
3/8 - 12/8	104	34	32.7		14:10	16°
13/8 - 22/8	105	33	31.4			17°
23/8 - 1/9	93	19	20.4	99		16°
2/9 - 11/9	96	15	15.6		13:11	11°
12/9 - 21/9	100	27	27.0			9°
22/9 - 27/9	119	75	63.0	107	12:12	5°
28/9 - 4/10	207	223	107.7	207		2°
5/10 - 13/10	908	807	88.9	908	PIC	3°
14/10 - 23/10	12	37	300.8		11:13	0°
24/10 - 2/11	15	26	173.3	13		4°
3/11 - 12/11	1	2	50		10:14	0.5°
13/11 - 22/11	0	0	0	0		-1.5

1. Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des réponses fournies par TF10, du 19/11/1972 au 22/11/1974), selon la période de l'année et le programme de renforcement en vigueur.

TABLEAU 2

	Dates	Moyenne	Ecart-type	Coeff. de var.	Moyenne de la période	LD	T°	
1972	26/11- 5/12	153	105	69	208	9:15	const	
	6/12-15/12	262	157	60				
1973	16/12-25/12	62	39	63	80	9:15		
	26/12- 4/1	87	48	55				
	5/1 -14/1	89	63	71				
	15/1 -24/1	81	33	41	42	10:14		
	25/1 - 3/2	56	23	41				
	4/2 -13/2	31	18	58				
	14/2 -23/2	41	24	59	11	11:15		
	24/2 - 5/3	40	23	58				
	6/3 -25/3	12	13	108				
	26/3-- 4/4	10	8	80	88	12:12		
	5/4 -14/4	5	5	100				
	15/4 -24/4	9	7	78				
	25/4 -30/4	18	12	67	88	14:10		
	1/5 -10/5	100	44	44				
	11/5 -17/5	76	38	50				
	18/5	vidage de la cage						
	18/5 -24/5	49	25	51	45	15:9		
	25/5 - 3/6	46	16	35				
	4/6 -13/6	41	60	146				
14/6 -23/6	27	15	56	28	15.5:8.5			
24/6 - 3/7	24	6	25					
4/7 -13/7	35	2	34					
14/7 -23/7	23	7	30					
24/7 - 2/8	21	12	57					
3/8 -12/8	28	8	29					
13/8 -22/8	29	15	52					
23/8 - 1/9	35	13	37					
2/9 -11/9	30	11	37					
12/9 -21/9	72	34	47	28	15:9			
22/9 - 1/10	61	26	43					
						14:10		
						13:11		
						12:12		

1974	2/10-11/10	66	31	47				
	12/10-21/10	49	39	80	66	11:13		
	22/10-31/10	84	28	33				
	1/11-10/11	83	26	31		10:14		
	11/11-20/11	63	19	30				
	21/11-30/11	48	39	81		9:15		
	1/12-10/12	changement de laboratoire et blocage (9 jours)						
	11/12-20/12	27	22	81			const	
	21/12-30/12	61	28	46				
	31/12- 9/1	13	27	208	31	9:15		
	10/1 -19/1	24	35	146				
	20/1 -29/1	4	6	150				
	30/1 - 8/2	1	1	100		10:14		
	9/2 -18/2	1	2	200				
	19/2 -28/2	0	0	-	1	11:15		
	1/3 -10/3	2	3	150				
	11/3 -20/3	2	2	100				
	21/3 -30/3	24	11	46		12:12		
	31/3 - 5/4	24	16	67	24			
	5/4	vidage de la cage						
	6/4 - 9/4	26	8	31		13:11		
	10/4 -19/4	18	11	61				
	20/4 -29/4	28	9	32				
	30/4-- 9/5	31	9	29		14:10		
	10/5 -19/5	29	8	28	25			
	20/5 -29/5	31	11	35		15:9		
	30/5 - 8/6	23	6	26				
	9/6 -18/6	22	5	23		15.5:8.5		
	19/6-28/6	17	12	71				
	29/6- 3/7	blocage (5 jours)						
	4/7-11/7	16	10	63				
11/7	transfert dans le terrarium							
12/7-21/7	3	3	100			17°		
22/7-31/7	11	7	64		15:9	17°		
1/8-10/8	33	10	30			16°		

1975	11/8 -20/8	46	15	33		14:10	17°	
	21/8 -30/8	73	47	64			16°	
	31/8 - 9/9	78	83	106		13:11	11°	
	10/9 -19/9	224	167	75	224		9°	
	20/9 -29/9	0				12:12	6°	
	30/9 - 9/10	0					3°	
	10/10-19/10	0				11:13	0.5°	
	20/10-29/10	0	0.5		0.5		3°	
	30/10- 8/11	0	1				1°	
	9/11-18/11	0	0.5			10:14	-1°	
	19/11-28/11	0	0.5				-10°	
	29/11 au 31/12	0	hibernation					-7°
	1/1 au 28/3	0	hibernation					à -22°
	entre 29/3 et 7/4	réveil					14.5:9.5	-8° à -14°
	25/3 au 27/5	blocage du distributeur						
	28/5 - 6/6	66	89	135				13°
	7/6 -10/6	13	15	115			15.5:8.5	15°
	11/6 -16/6	blocage (5 jours)						
	17/6 -26/6	18	43	239				19°
	27/6 - 6/7	17	21	124				20°
	7/7 -16/7	17	21	124				17°
	17/7-- 8/8	blocage (22 jours)					15:9	entre 15 et 23°
	9/8 -15/8	60	12	19				16°
	16/8 -25/8	46	27	59			14:8	15°
	26/8 - 4/9	blocage (10 jours)						13°
	5/9 -14/9	157	77	49			13:11	8°
	15/9 -24/9	1758	1127	64				9°
25/9 -27/9	2399	1809	75			12:12	8°	
28/9 - 1/10	blocage (4 jours)						11°	

1976	2/10- 7/10	2219	3662	165				6°
	8/10-17/10	0	0					5°
	18/10-27/10	0	0				11:13	6°
	28/10- 6/11	0	0					4°
	7/11- 8/11	2263	0	-			10:14	13°
	9/11 au 31/12	0	hibernation					0° à
	1/1 au 31/3	0	hibernation					-26°
	1/4	réveil					12.45: 11.45	2.5°
	2/4 au 20/4	0						-5 à + 4°
						Rép.	Rfct	
FR2	21/4 -28/4	0					14:10	3°
	29/4 - 1/5	488	175	36	488	244		5°
FR8	2/5 -15/5	365	328	90	365	46		6°
FR10	16/5 -25/5	109	190	175	109	11	15:9	6°
FR4	26/5 - 4/6	141	181	129				15°
	5/6 -14/6	29	21	74				18°
	15/6 -24/6	39	28	70	105	26	15.5:8.5	18°
	25/6 - 4/7	134	140	104				17°
	5/7 -14/7	162	245	152				16°
	15/7 -21/7	126	51	41				16°
CRF	22/7 -26/7	521	358	69	521	521	15:9	13°
	27/7 - 3/8	enregistrement défectueux						14°
FR2	4/8 - 6/8	1219	1120	92	1219	610		14°
FR8	7/8 -11/8	124	144	116	124	16		17°
FR8	12/8 -20/8	1912	1150	76	1912	239	14:10	16°
CRF	21/8	2749			2749	2749	PIC	25°
FR4	22/8-27/8	2306	1754	76	2306	576		22°
	27/8- 4/9	1327	1203	91	1327	332	13:11	10°

FR10	5/9 -12/9	78	130	166	78	8	13°
1977	13/9 au 31/12	0	hibernation				9° à
	1/1 au 5/4	0	hibernation				-23°
	6/4	réveil					-11.5°

2. Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des réponses fournies par TF14, du 19/11 1972 au 22/11/1974), selon la période de l'année et le programme de renforcement en vigueur.

TABLEAU 3

	Dates	Moyenne	Ecart-type	Coeff. de var.	Moyenne de la période	LD	T°	
1974	16/7 - 25/7	112	91	81			16	
	26/7 - 4/8	315	305	97		15:9	17	
	5/8 - 9/8	284	112	43	236		16	
	9/8	transfert dans le terrarium						
	10/8 - 24/8	233	91	39		14:10	18	
	25/8 - 3/9	270	94	35			16	
	4/9 - 13/9	227	125	55		13:11	12	
	14/9 - 23/9	313	151	48			6	
	24/9 - 3/10	486	199	41		12:12	5	
	4/10- 13/10	448	301	67	491		3	
	14/10- 23/10	265	210	79		11:13	-1	
	24/10- 2/11	761	233	31			2	
	3/11- 12/11	674	581	86		10:14	2	
	1975	13/11- 22/11	0	hibernation				
23/11- 1/12		0						1.3
2/12- 11/12		0						à
12/12- 21/12		0						-22
22/12- 31/12		0						
1/1 au 28/3		0	hibernation					-5 à -23
entre 29/3 et 7/4		réveil				14.5:9.5	entre -8 et -14	
25/3 - 27/5		blocage du distributeur						
28/5 - 6/6		8	16	205			13	
7/6 - 16/6		200	231	116		15.5:8.5	15	
17/6 - 26/6	83	39	47			19		
27/6 - 7/7	135	83	62	185		20		
8/7 - 17/7	236	88	38			17		

	18/7 - 27/7	143	50	35			15:9	19
	28/7 - 6/8	213	71	33				21
	7/8 - 16/8	244	135	56				17
	17/8 - 26/8	109	47	47			14:8	14
	27/8 - 5/9	324	147	45				9
	6/9 - 15/9	697	246	35	964		13:11	10
	16/9 - 25/9	2237	1269	57				9
	26/9 - 5/10	600	1005	167			12:12	8
	6/10- 15/10	3	6	218				5
	16/10- 25/10	0	0				11:13	6
	26/10- 4/11	0	0		0			-5
	5/11- 6/11	0	0				10:14	2.5
	7/11	3	0					-6
	8/11 au 31/12	0	hibernation					3 à -26
1976	1/1 au 4/4	0	hibernation					-9 à -26
	5/4	réveil					13:11	1.5
CRF	6/4 - 15/4	0						-2
	16/4 - 25/4	0						5
	26/4 - 5/5	0					14:10	3
	6/5 - 15/5	0						7
	16/5 - 21/5	0						6
	22/5 - 25/5	615	416	68	615	615	15:9	10
FR4	26/5 - 2/6	123	212	172	256	64		15
	3/6 - 12/6	389	423	109			15.5:8.5	17
CRF	13/6 - 15/6	448	517	116	448	448		16
FR8	16/6 - 18/6	249	151	61	249	31		13
FR2	19/6 - 22/6	1508	1713	114	508	754	15:9	19
FR10	23/6 - 28/6	166	183	111	166	17		21

CRF	29/6 - 2/7	858	250	29	858	858		15
FR10	3/7 -12/7	43	31	72	60	6		18
	13/7 -20/7	76	30	40				16
CRF	21/7 -25/7	150	104	69	150	150		13
FR10	26/7 -31/7	255	149	58	255	25		15
FR2	1/8 - 6/8	330	274	83	330	165		14
FR8	7/8 -16/8	926	850	92				14
	17/8 -24/8	1731	1523	88	1336	167	14:10	18
	25/8 - 4/9	1354	966	71				10
FR10	5/9 -12/9	2168	1422	66	5960	596	13:11	13
	13/9 -23/9	7806	4917	63			<u>PIC</u>	
FR2	24/9 - 3/10	6261	4127	66	6261	3130	12:12	4
FR8	4/10- 5/10	1723	35	2	1723	215		10
CRF	6/10- 7/10	2802	1885	67	2802	2802		5
FR8	8/10- 9/10	851			851	106		2
1977	10/10 au 31/12	0	hibernation					-2 à
	1/1 au 26/3	0	hibernation					-31
	27/3	réveil					14.5:9.5	3

3. Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des réponses fournies par TM13, du 16/7/1974 au 27/3/1977), selon la période de l'année et le programme de renforcement en vigueur.

TABLEAU 4

PROGR.	Dates	Moyenne quotidienne	Ecart type	Coeff.de variations	\bar{X} de la période
CRF	10/11-19/11	862	191	22.1	717
"	20/11-29/11	576	302	52.4	
"	30/11- 9/12	714	100	14.0	
"	10/12-19/12	384	221	57.5	367
"	20/12-29/12	370	158	42.7	
"	30/12- 8/1	348	333	95.7	
FR2	9/1--18/1	287	249	86.8	261.5
FR4	19/1--28/1	236	53	22.5	
FR4	29/1 - 7/2	25	59	236.1	19
FR8	8/2 -17/2	10	21	210.6	
"	18/2 -27/2	23	31	241.0	
FR10	28/2 - 9/3	18	23	228.3	
FR10	10/3 -19/3	35	26	74.2	43
"	20/3 -29/3	51	43	84.3	
"	30/3 - 8/4	143	65	45.5	212
"	9/4 -18/4	245	43	17.5	
"	19/4 -30/4	250	47	18.8	
"	1/5	mort			

Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des pastilles recueillies par TM3, du 10/11/1971 au 30/4/1972), selon la période de l'année et le programme de renforcement en vigueur.

TABLEAU 5

PROGR.	Dates	Moyenne quotidienne	Ecart type	Coeff.de variations	\bar{X} de la période
CRF	13/11-20/11	940	280	29.8	905
"	21/11-30/11	820	295	35.9	
"	1/12-10/12	840	385	45.8	
"	11/12-20/12	1023	507	49.6	
"	21/12-30/12	564	420	74.5	600
"	31/12- 9/1	636	265	41.7	
"	10/1 -19/1	330	197	59.7	330
"	20/1 -28/1	331	152	45.9	
"	29/1	mort			

Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des pastilles recueillies par TM9, du 13/11/1972 au 28/1/1973), selon la période de l'année et le programme de renforcement en vigueur

TABLEAU 6

PROGR.	Dates	Moyenne quotidienne	Ecart type	Coeff.de variations	\bar{X} de la période
CRF	13/9 -22/9	653	362	55.4	728
"	23/9 - 2/10	735	371	50.5	
"	3/10-12/10	796	448	56.3	
"	13/10-22/10	120	132	110.2	100
"	23/10- 1/11	80	85	106.2	
"	2/11-11/11	122	112	91.8	
"	12/11-21/11	78	103	132.0	
"	22/11-28/11	6	1		6
"	29/11	mort			

Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des pastilles recueillies par TF12, du 13/9/1973 au 28/11/1973), selon la période de l'année et le programme de renforcement en vigueur.

TABLEAU 7

PROGR.	Dates	Moyenne quotidienne	Ecart Type	Coeff.de variations	\bar{X} de la période
GRF	10/9 -19/9	162	103	63.6	415
"	20/9 -29/9	503	382	75.9	
"	30/9 - 9/10	608	422	69.4	
"	10/10-19/10	493	723	146.7	
"	20/10-29/10	310	322	103.9	
"	30/10- 8/11	102	93	91.2	63
"	9/11-18/11	23	31	134.8	
"	19/11-28/11	7	7	100	4
"	29/11- 9/12	2	4	200	
"	10/12-19/12	4	2	50	
"	20/12-29/12	8	5	62.5	
"	30/12- 9/1	2	2	100	
"	10/1 -19/1	1	2	200	
"	20/1 -29/1	5	4	80	
"	30/1 - 9/2	4	3	75	
"	10/2 -19/2	10	12	120	
"	20/2 - 1/3	18	9	50	
"	2/3 -11/3	37	15	40.5	37
"	12/3 -21/3	25	15	50	
"	22/3 -31/3	43	16	37.2	
"	1/4 -10/4	41	19	46.3	
"	11/4	échappé			

Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des graines de tounesol recueillies par TF12, du 10/9/1973 au 10/4/1973), selon la période de l'année.

TABLEAU 8

Séq	Type de nourriture	Durée jours	Dates	Moyenne quotidienne		
				Rép.amass	% Rép. nuit	Activité locomotr. (km/j)
P1	Pastilles	8	14/10-16/10/76	110	-	0
			17/10-19/10	124	-	0
			20/10-21/10	104	-	0
G1	Graines	9	22/10-24/10	502	-	0,180
			25/10-27/10	106	-	1,730
			28/10-30/10	159	-	4,504
P2	Pastilles	14	31/10-2/11	76	8	14,584
			3/11-5/11	83	9	19,472
			6/11-8/11	77	11	18,304
			9/11-11/11	61	12	11,359
			12/11-13/11	66	10	9,760
G2	Graines	9	14/11-15/11	587	2	8,022
			26/11-17/11	blochage	-	6,843
			18/11-20/11	383	5	10,131
			21/11-22/11	414	1	5,251
			23/11-24/11	490	5	8,012
P3	Pastilles	12	25/11-27/11	22	17	9,922
			28/11-30/11	37	13	10,670
			1/12-3/12	37	17	13,423
			4/12-6/12	35	15	10,954
			6/12	vidage de la cage		
P4	Pastilles	75	6/12-8/12	62	8	11,184
			9/12-11/12	102	12	8,167
			12/12-14/12	129	17	6,635
			15/12-17/12	90	16	6,482
			18/12-20/12	105	16	6,433

		21/12-23/12	117	8	7,114
		24/12-26/12	104	22	7,940
		27/12-29/12	93	16	8,437
		30/12-1/1/77	68	21	7,451
		2/1 -4/1	83	22	8,032
		5/1 -7/1	89	22	5,155
		8/1 -10/1	92	20	6,723
		11/1 -13/1	97	17	6,840
		14/1 -16/1	70	16	6,758
		17/1 -19/1	53	17	7,958
		20/1 -22/1	23	10	8,916
		23/1 -25/1	88	5	8,321
		26/1 -28/1	59	14	6,989
		29/1 -31/1	60	17	6,717
		1/2 - 3/2	67	21	7,992
		4/2 - 7/2	48	20	8,200
		8/2 -10/2	48	22	3,657
		11/2 -14/2	48	7	3,031
		15/2 -17/2	45	17	3,236
		18/2 -19/2	52	35	2,029
G3	Graines	21/2 -23/2	1988	3	0,293
		24/2 -26/2	1831	24	0,233
		27/2 - 1/3	1562	17	0,188
		2/3 - 4/3	1191	22	0,341
		5/3 - 7/3	375	-	0,384
		8/3 -10/3	482	2	0,329
		11/3 -13/3	232	-	0,339
		14/3 -16/3	57	-	0,367
		17/3 -19/3	0	-	0,185
		20/3 -22/3	3	-	0,073
		23/3 -25/3	0	-	0,098
		26/3 -28/3	7	-	0,130
		29/3 -31/3	8	-	0,284

	1/4 - 3/4	0	-	0,538
	4/4 - 6/4	38	-	0,429
	7/4 - 9/4	1	-	0,064
	10/4 - 12/4	8	-	0,185
	13/4 - 15/4	5	-	0,151
	16/4 - 18/4	6	-	0,599
	19/4 - 21/4	22	-	2,230
	22/4 - 24/4	42	-	0,612
	25/4 - 27/4	40	-	14,830
	28/4 - 30/4	75	-	11,503
	1/5 - 3/5	63	-	16,327
	4/5 - 6/5	79	-	13,062

Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des réponses fournies et de la distance parcourue par TM15, du 14/10/1976 au 6/5/1977), selon le type de nourriture proposée.

TABLEAU 9

Année	Dates	Moyenne quotidienne		Evènements
		Rép. amass.	Activité locomotrice (km/j)	
1977	10/9 - 12/9	250	3,170	
	13/9 - 15/9	268	3,576	
	16/9 - 18/9	243	2,173	
	18/9	vidage de la cage		
	19/9 - 21/9	314	6,324	
	22/9 - 24/9	237	7,121	
	25/9 - 27/9	206	6,760	
	28/9 - 30/9	154	3,118	
	1/10 - 3/10	264	1,404	
	4/10 - 6/10	196	1,556	
	7/10 - 9/10	208	0,888	
	10/10 - 12/10	286	1,488	
	13/10 - 15/10	213	1,329	
	16/10 - 18/10	242	1,363	
	19/10 - 21/10	267	1,251	
	22/10 - 24/10	142	0,624	
	25/10 - 27/10	301	1,296	
	28/10 - 30/10	216	1,399	
	31/10 - 2/11	265	0,969	
	3/11 - 5/11	401	0,700	
6/11 - 8/11	820	0,962		
9/11 - 11/11	1459	1,434		
12/11 - 14/11	653	1,489		
15/11 - 17/11	553	1,972		
18/11 - 20/11	398	1,532		
21/11 - 23/11	214	1,038		
24/11 - 26/11	120	5,629		
27/11 - 29/11	115	0		

1978	30/11 - 2/12	70	1,890		
	3/12 - 5/12	59	1,553		
	6/12 - 8/12	30	1,422		
	9/12 - 11/12	19	1,057		
	12/12 - 14/12	27	1,110		
	15/12 - 17/12	27	1,701		
	18/12 - 20/12	13	1,100		
	21/12 - 23/12	14	1,400		
	24/12 - 26/12	5	1,112		
	27/12 - 29/12	22	0,906		
	30/12 - 1/1	6	1,032		
	2/1 - 4/1	0	1,068		
	4/1	vidage de la cage			
	5/1 - 7/1	160	2,459		
	8/1 - 10/1	597	2,775		
	11/1 - 13/1	544	0,813		
	14/1 - 16/1	411	1,863		
	17/1 - 19/1	147	0,647		
	20/1 - 22/1	137	0,911		
	23/1 - 25/1	65	1,212		
	26/1 - 28/1	11	0,739		
	29/1 - 31/1	9	0,603		
1/2 - 3/2	51	0,418			
4/2 - 6/2	0	0,156			
7/2 - 9/2	0	0,050			
10/2 - 12/2	0	0,011			
13/2 - 15/2	0	0,019			
16/2 - 18/2	0	0,010			
19/2 - 21/2	0	0	semi-		
22/2 - 24/2	0	0,033	léthargie		

25/2 - 27/2	0	0,016	
28/2 - 2/3	0	0,011	
3/3 - 5/3	0	0,017	
6/3 - 8/3	0	0,036	
9/3 - 11/3	0	0,204	
12/3 - 14/3	0	0,062	
15/3 - 17/3	0	0,536	
18/3 - 20/3	0	3,718	réveil
21/3 - 23/3	0	6,219	
24/3 - 26/3	0	7,974	
27/3 - 29/3	0	9,455	
30/3 - 1/4	0	12,251	oestrus
2/4 - 4/4	0	23,091	
5/4 - 7/4	0	18,194	
8/4 - 10/4	0	18,663	
11/4 - 13/4	24	18,264	
14/4 - 16/4	0	3,762	
17/4 - 19/4	3	1,837	
20/4 - 22/4	20	7,152	
23/4 - 25/4	30	13,151	
26/4 - 28/4	24	9,894	
29/4 - 1/5	26	2,997	
2/5 - 4/5	21	2,600	

Moyennes quotidiennes (par tranches de 10 jours) des réponses fournies et de la distance parcourue par TF16, du 10/9/1977 au 4/5/1978), en fonction des vidages de la cage.

BIBLIOGRAPHIE

- Adler, S.** (1948). Origin of the Golden Hamster (*Mesocricetus auratus*) as a laboratory animal. *Nature*, 162, 256-257.
- Adolph, E.F., & Lawrow, J.W.** (1951). Acclimatization to cold air ; hypothermia and nest production in the Golden Hamster. *American Journal of Physiology*, 166, 62-74.
- Albino, R.C., & Long, M.** (1951). The effects of infant-deprivation upon adult hoarding in the white rat. *British Journal of Psychology*, 42, 146-154.
- Aldous, S.E.** (1941). Food habits of chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 22, 18-24.
- Allen, E.G.** (1938). The habits and life history of the eastern chipmunk, *Tamias striatus lysteri*. *New York State Museum Bulletin*, 314.
- Amin, O.M.** (1974). Distribution and ecological observations of wild mammals in southeastern. *Wisconsin Academy of Science, Arts and Letters*, 62, 311-326.
- Anderson, S., & Jones, J.K. jr** (1967). *Recent Mammals of the world*. New York : The Ronald Press Co..
- Anthony, A.W.** (1924). Hibernating chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 5, 76.
- Ashby, J.R.** (1972). Patterns of daily activity in Mammals. *Mammalogy review I*, 7/8, 171.
- Aschoff, J., Klotter, K., & Never, R.** (1965). Circadian vocabulary. In J. Aschoff, *Circadian clock*. Amsterdam : North-Holand Publications Co..
- Aschoff, J.** (1969). Phasing of diurnal rhythms as a function of season and latitude. *Oecologia*, 3, 125-165.
- Aschoff, J., Figala, J., & Poppel, E.** (1973). Circadian rhythms of locomotor activity in the Golden Hamster (*Mesocricetus auratus*) measured with two different techniques. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 85 (1), 20-28.
- Bailey, B.** (1929). Mammals of Sherburne County, Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 10, 153-164.
- Bailey, E.D., & Davis, D.E.** (1965). The utilization body fat during hibernation in woodchucks. *Canadian Journal of Zoology*, 43, 701-707.
- Banfield, A.W.F.** (1974). *Les mammifères du Canada*. Québec : Presses de l'Université Laval, 1975.
- Barnett, S.A.** (1956). Behavior components in the feeding of wild and laboratory rats. *Behaviour*, 9, 24-43.

- Barnett, S.A.** (1963). *The rat. A Study in behavior*. Chicago : Aldine Publication Co. .
- Barnett, S.A.** (1969). *Instinct and intelligence : behavior of animals and man*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall.
- Barnett, S.A., & Prakash, I.** (1976). *Rodents of economic importance*. London : Heineman.
- Barnes, D.S., & Mrosovsky, N.** (1974). Body weight regulation in Ground Squirrels and hypothalamically lesioned Rats : Slow and sudden set point changes. *Psychology and Behavior*, 12, 251-258.
- Barry, W.J.** (1976). Environmental effects on food hoarding in deermice (*Peromyscus*). *Journal of Mammalogy*, 57, 731-746.
- Bartholomew, J., & Cade, T.J.** (1957) Temperature regulation, hibernation, and estivation in the little pocket mouse, (*Perognathus longimembris*). *Journal of Mammalogy*, 38, 60-72.
- Beltz, A., & Booth, E.S.** (1952). Notes on the burrowing and food habits of the Olympic marmot. *Journal of Mammalogy*, 33, 495-496.
- Bernard, R.** (1967). Noms français des Mammifères du Canada. *Carnets de Zoologie (Québec)*, 27, 25-30.
- Brevan, W. & Grodsky, M.A.** (1958). Hoarding in Hamsters with systematically controlled pretest experience. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 51, 342.
- Bindra, D.** (1947). Water hoarding in rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 40, 149-156.
- Bindra, D.** (1948a). Hoarding behavior of rats : nutritional and psychological factors, *Thèse non publiée*, Harvard University.
- Bindra, D.** (1948b). The nature of motivation for hoarding food. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 41, 211-218.
- Bindra, D.** (1948c). What makes rats hoard ? *Journal of comparative and physiological Psychology*, 41, 397-402.
- Black, C.C.** (1963). A review of the North American Tertiary Sciuridae. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology Harvard*, 130, 109-248.
- Black, C.C.** (1972). Holarctic evolution and dispersal of squirrels (*Rodentia : Sciuridae*). *Evolutionary Biology*, 6, 305-322.

- Blake, B.H.** (1972). Animal cycle and fat storage in two populations of gold mantled ground squirrel. *Journal of Mammalogy*, 53, 157-167.
- Blundell, J.E., & Herbes, L.J.** (1973). Effectiveness of lateral hypothalamic stimulation, arousal and food deprivation in the initiation of hoarding behaviour in naive rats. *Physiology and Behavior*, 10, 763-767.
- Bond, C.R.** (1945) The Golden Hamster (*Cricetus auratus*) care, breeding and growth. *Physiological Zoology*, 18, 52-59.
- Bovet, J., & Øertli, E.F.** (1974). Free-running circadian activity rhythms in free-living Beaver (*C. canadensis*). *Journal of comparative Physiology*, 92, 1-10.
- Bradley, W.G.** (1967). Home range, activity patterns, and ecology of the antelope ground squirrel in southern Nevada. *Southwest Naturalists*, 12, 231-251.
- Brand, L.R.** (1970). The vocal repertoire of chipmunks (genus *Eutamias*) in California. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 51, 44.
- Breland, K., & Breland, M.** (1966). *Animal behavior*. New-York : The McMillan Cy.
- Brenner, F.J., & Mauser, S.** (1970). Vocalization and social interactions of captive eastern chipmunks. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 52, 49.
- Brenner, F.J.** (1972). Hereditary of fat and hibernation cycle in the eastern chipmunk. *Year Book of American Philosophical Society 1972*, 347-349.
- Brenner, F.J., & Lyle, P.D.** (1974). Comparison of photoperiodic influences on the seasonal changes in body weight and energy intake in the eastern chipmunk and the 13-lined ground squirrel. *Trans New York Academy of Sciences, Ser. II*, 36, 273-280.
- Brenner, F.J., & Lyle, P.D.** (1975). Effect of previous photoperiodic conditions and visual stimulation on food storage and hibernation in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *American Midland Naturalist*, 93, 227-234.
- Broadbooks, H.E.** (1958). Life history and ecology of the chipmunk, (*Eutamias amoenus*) in eastern Washington. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology University of Michigan*, 103.
- Broadbooks, H.E.** (1974). Tree nests of chipmunks with comments on associated behavior and ecology. *Journal of Mammalogy*, 55, 630-639.
- Brody, S.** (1945). *Bioenergetics and growth*. Rheinhold, New-York.
- Brown, F.A., Hasting, J.W., & Palmer, J.D.** (1970). *The biological clock*. New-York : Academic Press Inc..

- Bryant, M.D.** (1945). Phylogeny of Nearctic Sciuridae. *American Midland Naturalist*, 33, 257-390.
- Burroughs, L.** (1914). Under the apple trees. *Harper's Mag.*, 128, 584-590.
- Burt, W.H., & Grossenheider, R.P.** (1905). *A field guide to the mammals* (2d ed. rev.). Boston : Houghton Mifflin.
- Burton, M.** (1976). *Tous les mammifères d'Europe*. Bruxelles : Elsevier Séquoia.
- Cade, T.J.** (1963). Observations on torpidity in captive chipmunks of the genus *Eutamias*. *Ecology*, 44, 255-261.
- Cade, T.J.** (1964). The evolution of torpidity in rodents. *Annals of the Academy of Sciences of Pennsylvania Ser. A IV Biol.*, 71, 79-112.
- Cahalane, V.H.** (1947). *Mammals of North America*. New York : The Mc Millan Co.
- Cameron, A.W.** (1950). A new chipmunk (*Tamias*) from Ontario and Quebec. *Tamias striatus quebecencis* subsp. nov. *Journal of Mammalogy*, 31, 347-348.
- Canguilhem, B., Schieber, J-P., & Koch, A.** (1973). Circannian body weight rhythm of european Hamster (*Cricetus cricetus*) respective influences of photoperiod and external temperature on their development. *Archives des sciences physiologiques*, 27, 67-90.
- Canguilhem, B., Schitt, P., Mack, G., & Kempf, E.** (1977). Feeding behavior circannual body weight and hibernation rhythms in european Hamsters lesioned in the noradrenergic ascending bundles. *Physiology and Behavior*, 18, 1067-1074.
- Carder, B., & Berkowitz, K.** (1970). Rats' preference for earned in comparison with free food. *Science*, 167, 1273-1279.
- Clark, L.D., & Gay, P.E.** (1976). Some observations on the operant behavior of desert pack rats (*Neotoma lepida*). *Bulletin of the Psychonomic Society*, 8, 309-311.
- Cofer, C.N., & Appley, M.H.** (196A). *Motivation. Theory and research*. New-York : Wiley and sons inc.
- Cohen-Salmon, C.** (1970). Etudes expérimentales de l'amasement chez les Rongeurs. *Année psychologique*, 70, 223-246.
- Condryn, J.M.** (1936). Observations on the seasonal and reproductive activities of the eastern chipmunk. *Journal of Mammalogy*, 17, 231-234.
- Criddle, S.** (1943). The little northern chipmunk in southern Manitoba. *Canadian Field-Naturalist*, 57, 81-86.

- Crisler, L.** (1959). *Arctic wild*. London : Secker and Warburg.
- Davidson, A.B.** (1971). Factors affecting key press responding by rats in the presence of free food. *Psychonomic Science*, 24, 135-137.
- Davis, D.E.** (1976). Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. *The Quarterly Review of Biology*, 51, 477-514.
- Davis, W.H., & Beer, J.R.** (1959). Winter activity of the eastern chipmunk in Minnesota. *Journal of Mammalogy*, 40, 444-445.
- De Coursey, P.J.** (1973). Free-running rhythms and patterns of circadian entrainment in three species of diurnal rodents. *Journal of Interdisciplinary Cycle Research*, 2, 67-77.
- Denenberg, V.H.** (1952). Hoarding in the white rat under isolation and group conditions. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 45, 497-503.
- Drescher, J.W.** (1967). Environmental influence on initiation and maintenance of hibernation in the arctic ground squirrel, *Citellus undulatus*. *Ecology*, 48, 962-966.
- Drickamer, L.C.** (1970). Seeds preferences in wild caught *Peromyscus maniculatus bairdii* and *Peromyscus leucopus noveboracensis*. *Journal of Mammalogy*, 51, 191-194.
- Dunford, C.** (1970). Behavioral aspects of spatial organization in the chipmunk, *Tamias striatus*. *Behaviour*, 36, 215-231.
- Dunford, C.** (1972). Summer activity of eastern chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 53, 176-180.
- Durup, H.** (1963). L'amasement comme motivation dans l'apprentissage chez le Hamster doré. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 157, 2023-2028.
- Edge, E.R.** (1934). Burrows and burrowing habits of the Douglas ground squirrel. *Journal of Mammalogy*, 15, 189-193.
- Edwards, R.L.** (1946). Some notes on the life history of the Mexican ground squirrel in Texas. *Journal of Mammalogy*, 27, 105-115.
- Eibl-Eibesfeldt, I.** (1967). *Ethologie : biologie du comportement*. Paris : Naturalia et Biologia. Editions scientifiques, 1972.
- Eisentrant, M.** (1960). Heat regulation in primitive mammal and in tropical species. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology Harvard*, 124, 31-34.
- Emlen, J.T., Jr., & Glading, B.** (1938). California ground squirrel robs nest of valley quail. *Condor*, 40, 41-42.

- Engels, W.L.** (1947). Nest building and food storage of a captive chipmunk. *Journal of Mammalogy*, 28, 296-297.
- Engels, W.L.** (1951). Winter inactivity of some captive chipmunks (*Tamias s.striatus*) at Chapel Hill, North Carolina. *Ecology*, 32, 549-555.
- Enright, J.T.** (1965). The search for rhythmicity in biological time-series. *Journal of theoretical Biology*, 8, 426-468.
- Ewer, R.F.** (1965). Food burying in the African ground squirrel (*Xerus erythropus* E. Geoff.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22, 321-327.
- Ewer, R.F.** (1966). Juvenile behaviour in the African ground squirrel, *Xerus erythropus* E. Geoff.). *Zeitung für Tierpsychologie*, 23, 190-216.
- Ewer, R.F.** (1968). *Ethology of mammals*. London : Paul Elek (Scientific Books).
- Faleschini, R.J., & Whitten, B.K.** (1975). Comparative hypoxic tolerance in the Sciuridae. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 52, 217-221.
- Fall, M.W.** (1971). Seasonal variations in the food consumption of woodchucks (*Marmota monax*). *Journal of Mammalogy*, 52, 370-375.
- Ferron, J.** (1974). *Etude éthologique de l'écureuil roux d'Amérique (Tamiasciurus hudsonicus)*. Thèse de doctorat inédite, Université de Montréal.
- Fitch, H.S.** (1998). Ecology of the California ground squirrel on grazing lands. *American Midland Naturalist*, 39, 513- 96.
- Fitzgerald, J.P., & Lechleitner, R.R.** (1979). Observations on the biology of Gunnison's prairie dog in central Colorado. *American Midland Naturalist*, 92, 146-163.
- Fleming, T.H., & Brown, G.J.** (1975). An experimental analysis of seed hoarding and burrowing in two species of costarican heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, 56, 301-315.
- Forbes, R.B.** (1966a). Studies of the biology of Minnesotan chipmunks. *American Midland Naturalist*, 76, 290-398.
- Forbes, R.B.** (1966b). Fall accumulation of fat in chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 47, 715-716.
- Forbes, R.B.** (1966c). Notes on a litter of least chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 47, 159-161.
- Formazov, A.** (1966). Adaptive modification of behaviour in mammals of the Eurasian steppes. *Journal of Mammalogy*, 47, 208-223.

- Forsyth, D.J., & Smith, D.A.** (1973). Temporal variability in home ranges of eastern chipmunks (*Tamias striatus*) in a southeastern Ontario woodlot. *American Midland Naturalist*, 99, 107-117.
- Fraleigh, L.B.** (1929). The habits of mammals at an Adirondack camp. *New York State Museum Handbook*, 8, 119-169.
- Gagnon, V.** (1978). Comportements individuels observés chez *Tamias striatus*, comparés à ceux d'autres Sciuridés. Thèse de maîtrise inédite, Université de Montréal.
- Gauthier-Pilters, L.** (1962). Beobachtungen an Feneks (*Fennecus zerda Zimm*) *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 19, 440-464.
- Godefroid, J.** (1968). *Essai de mesure d'un comportement instinctif à l'aide du conditionnement operant*. Thèse de licence inédite, Université de Liège.
- Godfrey, G., & Crowcroft, P.** (1960). *The life of the mole*. London : Museum Press .
- Goldman, E.A.** (1928). The Kaibab or white-tailed squirrel. *Journal of Mammalogy*, 9, 127-129.
- Gordon, K.** (1943). The natural history and behavior of the western chipmunk and the mantled ground squirrel. *Oregon State College Stud. Zool.*, 5, 7-104.
- Grassé, P-P.** (1957). *Traité de Zoologie*, tome XVII, fasc. 2, 1357.
- Graybill, D.L.** (1971). Food resources and ingestion rates of *Tamias striatus* population. *Dissertation Abstracts International B The sciences and engineering*, 32, 236-237.
- Grodzinski, W.** (1963). Seasonal changes in the circadian activity of small rodents. *Ekologia Polska*, 89, 3-17.
- Gross, N.B.** (1954). The effect of vitamin-B deficiency on the hoarding behavior of rats. *American Journal of Psychology*, 67, 124-128.
- Hamelin, L-E.** (1975). Vue globale du Nord au moyen d'un indice. In : *Nordicité canadienne*. Montréal : Ed. Hurtubise HMH Ltée.
- Hamilton, W.J. Jr** (1942). The buccal pouch of *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, 23, 449-450.
- Hansson, L.** (1972). Seasonal changes in physiology and nutrition of herbivorous small rodents. *Aquilo Serie Zoologica*, 13, 53-55.
- Harker, J.F.** (1964). *The physiology of diurnal rhythms*. Cambridge : Cambridge University Press.

- Hatt, R.T.** (1943). The pine squirrel in Colorado. *Journal of Mammalogy*, 24, 311-345.
- Hawbecker, A.C.** (1947). Food and moisture requirements of the Nelson antelope ground squirrel. *Journal of Mammalogy*, 28, 115-125.
- Heller, H.C., & Poulson, T.** (1972). Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*) : adaptation to aridity and high temperature. *American Midland Naturalist*, 87, 295-313.
- Heller, H.C., & Poulson, T.L.** (1970). Circannian rhythms II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 33, 357-383.
- Henish, B.A., & Henish, H.K.** (1970). Chipmunk portrait. Carnation : Pennsylvania State College.
- Herberg, L.J., & Blundell, J.E.** (1967). Lateral hypothalamus : hoarding behavior elicited by electrical stimulation. *Science*, 155, 349-350.
- Herberg, L.J., & Blundell, J.E.** (1970). Non-interaction of ventromedial and lateral hypothalamic mechanism in the regulation of feeding and hoarding behavior of the rat. *Quarterly Journal of experimental Psychology*, 22, 133-141.
- Herberg, L.J., & Stephens, D.N.** (1977). Interaction of hunger and thirst in the motivational arousal underlying hoarding behavior in the rat. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 91, 359-364.
- Hess, E.H.** (1953). Shyness as a factor influencing hoarding in rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 46, 46-48.
- Hess, E.H.** (1956). Comparative psychology. *Annual review of. Psychology*, 4, 239-254.
- Hinde, R.A.** (1966). *Animal Behaviour*. New-York: Mc Graw-Hill Book Cy.
- Hinde, R.A.** (1970). *Animal behaviour. A synthesis of Ethology and comparative Psychology*. New-York : Mc Graw-Hill Book Cy.
- Hisaw, F.L., & Emery, F.E.** (1927). Food selection of ground squirrels, *Citellus tridecemlineatus*. *Journal of Mammalogy*, 8, 41-44.
- Hock, R.J.** (1960). Seasonal variations in physiological functions of Arctic ground squirrels and black bears. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology*, 124, 155-171.
- Hoffman, R.A.** (1964). Speculations on the regulation of hibernation. *Annals of the Academy of Sciences of Pennsylvania, ser. Aiv*, 71, 199-216.

- Hoffmann, K.** (1969). The relative effectiveness of Zeitgebers. *Oecologia*, 3, 184-206.
- Holland, J.G.** (1954). The influence experiences and residual effects of deprivation on hoarding in the rat. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 47, 274.
- Howell, A.H.** (1929). Revision of the american chipmunk. *North American Fauna*, 52.
- Huet, J., & Willoughby, R.R.** (1939). The effects of frustration on hoarding in rats. *Psychosomatic Medicine*, 1, 309-310.
- Hunt, J. McV., & Willoughby, R.R.** (1939). The effects of frustration on hoarding in rats. *Psychosomatic Medecine*, 1, 309-310.
- Hunt, J.McV.** (1941). The effects of infant feeding-frustration upon adult hoarding behavior. *Journal of abnormal and social Psychology*, 36, 338-360.
- Hunt, J. McV., Schlosberg, H., Solomon, R.L., & Stellar, E.** (1947). Studies of the effects of infantile experience on adult behavior in rats: I. effects of infantile feeding frustration on adult-hoarding. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 40, 291-304.
- Ingram, W.** (1942). Snail associates of *Blarina brevicauda talpoides* (Say). *Journal of Mammalogy*, 23, 255-258.
- Jaeger, R.** (1970). Zum Winterschlaf des Burunduks *Tamias (Eutamias) sibiricus* Lackmann, 1769. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 34, 361-370.
- Jaeger, R.** (1974). Die unterschiedliche Dauer von Schlaf und Wachphasen während einer Winterschlafperiode des Burunduk, *T. (Eut.) sibiricus* L. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 39, 10-15.
- Jameson, E.W., Jr** (1964). Patterns of hibernation of captive *Citellus lateralis* and *Eutamias speciosus*. *Journal of Mammalogy*, 45, 455-460.
- Jameson, E.W., Jr** (1965). Food consumption of hibernating and non-hibernating *Citellus lateralis*. *Journal of Mammalogy*, 46, 634-640.
- Joubin, L., & Robin, A.** (1923). *Les Animaux*. Larousse – Paris.
- Karli, P.** (1968). Notion de motivation. *Journal of Physiology*, 60, 3-148.
- Kavanau, J.L.** (1969). Influence of light in activity of small mammals. *Ecology*, 20, 548-557.
- Kavanau, J.L., & Rischer, C.E.** (1972). Influence of ambient temperatures on ground squirrel activity. *Ecology*, 53, 158-164.

- Kayser, C.** (1953). L'hibernation des mammifères. *Année biologique*, 29, 109-150.
- Kayser, C.** (1960). Hibernation versus hypothermia. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology*, 124, 9-29.
- Kayser, C., Vincendon, G., Frank, R., & Porte, L.** (1964). Some external (climatic) and internal (endocrine) factors in relation to production of hibernation. *Annals of the Academy of Sciences of Pennsylvania, Ser. A IV Biol.*, 71, 271-282.
- Kayser, C.** (1972). Mammalian hibernation. *Mammal review I. n° 7-8*, 189-197.
- Kayser, C., & Hildwein, G.** (1974). La thermorégulation des hibernants à l'état actif. *Archives des Sciences Physiologiques*, 28, 333-360.
- Kleiber, M.** (1947). Body size and metabolic rates. *Physiological review*, 27, 511-541.
- Klugh, A.B.** (1923). Notes on the habits of the chipmunk, *Tamias striatus lysteri*. *Journal of Mammalogy*, 4, 29-32.
- Koford, C.B.** (1961). The prairie dog of the North American plains, and its relations with plants, soil, and land use. *Terre et Vie*, 108, 327-341.
- Kowalski, K.** (1976). *Mammals. An outline of Theriology*. Varsovie : Polish Scientific Publishers.
- Kristofferson, R., & Soivio, A.** (1964). Hibernation in the hedgedog (*Erinaceus europeus*). Changes of respiratory pattern, heart and body temperature in response to gradually decreasing or increasing ambient temperature. *Annals of the Academy of Sciences of Pennsylvania, Ser. A, IV*, 82, 1-17. A
- Krog, J.** (1954). Storing of food items in the winter nest of the Alaskan ground squirrel, *Citellus undulatus*. *Journal of Mammalogy*, 35, 586.
- Lanier, D.L., Estep, D.Q., & Dewsbury, D.R.** (1974). Food hoarding in Muroid Rodents. *Behavioral Biology*, 11, 177-187.
- Lapetite, D.** (1952). Influence de la puberté et du cycle œstre sur le comportement d'accumulation du rat. *Compte rendus de la Société de Biologie*, 146, 673.
- Lapetite, D., & Soulairac, A.** (1951). Action du méthylthiomacil sur le comportement d'accumulation du rat. *Comptes rendus de la Société de Biologie*, 145, 505.
- Lavocat, R.** (1967). *Histoire des Mammifères*. Paris : Ed. du Seuil.
- Layne, J.N., & Benton, A.H.** (1954). Some speeds of small mammals. *Journal of Mammalogy*, 35, 103-104.

- Legait, H., Burlet, C. & Burlet, A.** (1970). Quelques modifications endocriniennes au cours de l'hibernation et du cycle annuel chez le lérot (*Eliomys quercinus*). *Bulletin de l'Association des anatomistes*, 145, 1-52.
- Leopold, A., & Jones, S.E.** (1947). A phenological record for Sauk and Dane counties, Wisconsin, 1935-1945. *Ecological Monographs*, 17, 81-122.
- Licklider, L.C., & Licklider, J.C.R.** (1950). Observations on the hoarding behavior of rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 43, 129-134.
- Linsdale, J.M.** (1946). *The California ground squirrel*. Berkeley : University of California Press.
- Lockner, F.R.** (1972). Experimental study of food hoarding in the redtailed chipmunk, *Eutamias ruficaudus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 31, 410-418.
- Lyman, C.P.** (1948). The oxygen consumption and temperature regulation of hibernating Hamsters. *Journal of experimental Zoology*, 109, 55-78.
- Lyman, C.P., & Chatfield, P.O.** (1953). Hibernation and cortical electrical activity in the woodchuck (*E. monax*). *Science*, 117, 533-534.
- Lyman, C.P., & Leduc, E.H.** (1953). Changes in blood sugar and tissue glycogen in the Hamster during arousal from hibernation. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 41, 471-492.
- Lyman, C.P.** (1954). Activity, food consumption and hoarding in hibernators. *Journal of Mammalogy*, 35, 545-552.
- Lyman, C.P., & Chatfield, P.O.** (1955). Physiology of hibernation in Mammals. *Physiological Review*, 35, 403-425.
- Lyman, C.P., & Blinks, D.C.** (1959). The effect of temperature on the isolated hearts of closely related hibernators and non-hibernators. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 54, 53-64.
- Lynch, R.C., Lynch, C.B., & Dingle, H.** (1973). Photoperiodism and adaptative behavior in a small mammal. *Nature*, 249, 46-47.
- Mares, M.A., Watson, M.D., & Lacher, T.E.** (1976). Home range perturbation in *T. striatus* : food supply as a determinant of home range and density. *Oecologia*, 25, 1-12.
- McCleary, R.A., Morgan, C.T.** (1946). Food hoarding in rats as a function of environmental temperature. *Journal of comparative Psychology*, 39, 371-378.
- McClintock, D.** (1970). *Squirrels of North America*. New York : Van Nostrand Reinhold.

McCord, F. (1941). The effect of frustration on hoarding rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 32, 531-541.

McKeever, S. (1960). Food of the northern flying squirrel in north-eastern California. *Journal of Mammalogy*, 41, 270-271.

McKelvey, R.K., & Marx, M.H. (1951). Effects of infantile food and water deprivation on adult hoarding in the rat. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 44, 423-430.

Mackels, A. (1969). *La méthode du conditionnement opérant et la mesure des motivations et rythmicités chez les animaux*. Mémoire de 2^e cycle (inédit), Université de Liège.

Marx, M.H. (1950a). Stimulus-response analysis of hoarding habit in the rat. *Psychological review*, 57, 80-93.

Marx, M.H. (1950b). Experimental analysis of the hoarding habit in the rat : I. Preliminary observation. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 43, 295-308.

Marx, M.H. (1951). Experimental analysis of hoarding habit in the rat : II. Terminal reinforcement. *Journal of comparative and physiological Psychology* 44, 168-177.

Marx, M.H. (1952). Infantile deprivation and adult behavior in the rat : retention of increased rate of eating. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 45, 43-49.

Marx, M.H. (1957). Experimental analysis of the hoarding habit in the rat : III. Terminal reinforcement under low drive. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 50, 168-171.

Marx, M.H., Iwahara, S., & Brownstein, A.J. (1957). Hoarding behaviour in the hooded rat as a function of varied alley illumination. *Journal of genetic Psychology*, 90, 213-218.

Mayer, W.V. (1953). A preliminary study of the Barrow ground squirrel, *Citellus parryi barrowensis*. *Journal of Mammalogy*, 34, 339-395.

Miller, G.A., & Viek, P. (1944). An analysis of the rat's response to unfamiliar aspects of the hoarding situation. *Journal of comparative Psychology*, 37, 221-231.

Miller, G.A. (1945). Concerning the goal of hoarding behavior in the rat. *Journal of comparative Psychology*, 38, 209-212.

Miller, G.A., & Postman, L. (1946). Individual and group hoarding in rats. *American Journal of Psychology*, 59, 652-668.

- Miller, G.A.** (1950). Hoarding in the rat as a function of the length of the path. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 43, 66-69.
- Moore, J.C.** (1959). Relationship among the living squirrels of the Sciurinae. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 118, 157-206.
- Moore, R.Y. & Eichler, V.B.** (1972). Loss of a circadian adrenal corticosterone rhythm following suprachiasmatic lesions in the rat. *Brain Research*, 42, 201-206.
- Morgan, C.T., Stellar, E. & Johnson, O.** (1943). Food-deprivation and hoarding in rats. *Journal of comparative Psychology*, 35, 275-295.
- Morgan, C.T.** (1945). The statistical treatment of hoarding data. *Journal of comparative Psychology*, 38, 247-256.
- Morgan, C.T.** (1947). The Hoarding instinct. *Psychological review*, 54, 335.
- Morgan, M.J.** (1974). Resistance to satiation. *Animal behavior*, 22, 449-466.
- Morris, D.** (1962). The behaviour of the green acouchi (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatter hoarding. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 139, 701-732.
- Morrissey, T.J.** (1941). Ground squirrel in an oak sapling. *Journal of Mammalogy*, 22, 88.
- Mrosovsky, N.** (1971). *Hibernation and the Hypothalamus*. New York : Appleton Century Crofts.
- Mrosovsky, N.** (1974a). Hypothalamic hyperphagia without plateau in Ground Squirrels. *Physiology and Behavior*, 12, 259-264.
- Mrosovsky, N.** (1974b). Comment. In E.T. Pengelley (Ed). *Circannual clocks. Annual biological rhythms*. New York : Academic Press inc.
- Mrosovsky, N., & Barnes, D.S.** (1974). Anorexia, food deprivation and hibernation. *Physiology and Behavior*, 12, 265-270.
- Mullaly, D.P.** (1953). Hibernation in the golden-mantled ground squirrel (*Citellus lateralis bernardinus*). *Journal of Mammalogy*, 34, 65-73.
- Murphy, M.R.** (1971). *Natural history of syrian hamster. A reconnaissance expedition*. Paper presented at the Animal behavior Society Philadelphia.
- Muul, I.** (1970). Day length and food caches, In : *Field studies in natural history*. (Articles from Natural History). New York : Van Nostrand Reinhold.

- Muul, I., & Alley, J.W.** (1963). Night gliders of the woodlands. *Natural History*, 72 (5), 18-25.
- Myers, R.D.** (1960). Spontaneous hoarding during operant conditioning. *Journal of experimental Analysis of Behavior*, 3, 154.
- Nadler, C.F., Hofeman, R.S., Honacki, J.H., & Pozin, D.** (1977). Chromosomal evolution in chipmunks, with special emphasis on A and B karyotypes of the subgenus *Neotamias*. *American Midland Naturalist*, 98, 343-353;
- Neal, C.M.** (1976). Energy budget of the eastern chipmunk (*T. striatus*) : convective heat loss. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 54A, 157-160.
- Neuman, R.L.** (1967). Metabolism in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*) and the southern flying squirrel (*Glaucomys volans*) during the winter and summer. In K.C. Eicher et al. (eds) : *Mammalian hibernation III* (p. 64-74). New York : American Elsevier.
- Neuriger, A.J.** (1969). Animals respond for food in the presence of free food. *Science*, 166, 399-401.
- Nichols, J.T.** (1927). Notes on the food habits of the gray squirrel. *Journal of Mammalogy*, 8, 55-57.
- Nyby, J., Wallace, P., & Thiessen, D.D.** (1973). An influence of hormones on hoarding behavior in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Physiology and Behavior*, 4, 283-288;
- Nyby, J., Belknap, J.K., & Thiessen, D.D.** (1974). The effects of d- and l-amphetamine upon hoarding behavior and feeding in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Physiological Psychology*, 2, 497-499.
- Ognev, S.I.** (1947). *Mammals of USSR and adjacent countries (vol. 4 et 5)*. Washington D.C. : Office of Technical Services.
- Panuska, J.A., & Wade, N.J.** (1956). The burrow of *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy*, 37, 23-31.
- Panuska, J.A., Wade, N.J.** (1957). Field observations on *Tamias striatus* in Wisconsin. *Journal of Mammalogy*, 38, 192-196
- Panuska, J.A.** (1959). Weight patterns and hibernation in *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy*, 49, 554-566.
- Panuska, J.A., & Wade, N.J.** (1960). Captive colonies of *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy*, 41, 122-124.

Pearson, O.P. (1960). Torpidity in birds. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology*, 124, 75-90.

Pengelley, E.T., & Fisher, K.C. (1966). Locomotor activity patterns and their relation to hibernation in the golden-mantled ground squirrel. *Journal of Mammalogy*, 47, 63-73.

Pengelley, E.T., & Kelly, K.H. (1966). A "circannian" rhythm in hibernating species of the genus *Citellus* with observations on their physiological evolution. *Comparative Biochemical Physiology*, 19, 603-617.

Pengelley, E.T. (1968). The relation of external conditions to the onset and termination of hibernation and estivation. In Fisher, K.C. et coll. (Ed) *Mammalian Hibernation, Vol. III*. London: Olivier and Boyd,.

Pengelley, E.T., & Fisher, K.C. (1968). Ability of the ground squirrel, *Citellus lateralis* to be habituated to stimuli while in hibernation. *Journal of Mammalogy*, 49, 561-562.

Pengelley, E.T., & Asmundson, S.J. (1972). An analysis of the mechanisms by which mammalian hibernators synchronize their behavioural physiology with the environment. In *Hibernation and Hypothermia Perspectives and Challenges*. Amsterdam: Elsevier Publishing Co.

Pengelley, E.T. (1972). Problems in the chronobiology of hibernating mammals. In Frank E. South (Ed) *Hibernation and Hypothermia Perspectives and challenges*. Amsterdam : Elsevier Publ. Co.

Pengelley, E.T., & Asmundson, S.J. (1974). Circannual rhythmicity in hibernating mammals. In E.T. Pengelley (Ed), *Circannual clocks Annual biological rhythms*. New York : Academic Press inc.

Pidduck, R., & Falls, J.B. (1973). Reproduction and emergence of juvenile in *T. striatus* at two localities in Ontario, Canada. *Journal of Mammalogy*, 54, 693-707.

Pisano, R.G., & Storer, T.I. (1948). Burrows and feeding of the Norway rat. *Journal of Mammalogy*, 29, 374-383.

Pivorun, E.B. (1976). A biotelemetry study of the thermoregulatory patterns of *Tamias striatus* and *Eutamias minimus* during hibernation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 53A, 265-271.

Pohl, H., & Hart, J.S. (1965). Thermoregulation and cold acclimatation in a hibernator, *Citellus tridecemlineatus*. *Journal. of applied Physiology*, 20, 398-404.

Pohl, H. (1965). Temperature regulation and cold acclimation in the golden hamster. *Journal of applied Physiology*, 20, 405-410.

Pohl, H. (1967). Circadian rhythms in hibernation and influence of light. In Fischer, K.C. et coll., *Mammalian Hibernation Vol III*. Olivier and Boyd - London.

Pohl, H. (1972). Die Aktivitätsperiodik von zwei tagaktiven Nagern, *Funambulus palmarum* und *Eutamias sibiricus*, unter Dauerlichtbedingungen. *Journal of comparative Physiology*, 78, 60-74.

Porter, J.H., Webster, P.A., & Licklider, J.C.R. (1951). The influence of age and food deprivation upon the hoarding behavior of rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 44, 300-309.

Potvin, C.L., & Bovet, J. (1975). Animal cycle of patterns of activity rhythms in Beaver colonies (*C. canadensis*). *Journal of comparative Physiology*, 98, 243-256.

Powell, R.W., & Curley, M. (1976). Instinctive drift in non-domesticated rodents. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 8, 175-178.

Preble, N.A. (1936). Notes on New Hampshire chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 17, 288-289.

Remmert, H. (1969). Circadian interdependence of different organisms. *Öcologia*, 3, 214-216.

Reynolds, H.G. (1966). Abert's squirrels feeding on pinion pine. *Journal of Mammalogy*, 47, 550-551.

Richard, G. (1972). Comparaison des méthodes et intégration de données de l'éthologie et de la physiologie. In Richelle, M. et Ruwet, J.C. (Eds). *Problèmes des méthodes en psychologie comparée*. Masson, Paris.

Richelle, M. (1966). *Le conditionnement operant*. Actualités pédagogiques et psychologiques. Neufchâtel : Delachaux et Niestlé.

Richelle, M. (1967). Contribution à l'analyse des régulations temporelles du comportement à l'aide des techniques du conditionnement operant. In R. Chauvin & Medioni, J. (Eds). *La distribution temporelle des activités animales et humaines*. Paris : Masson et Cie.

Richelle, M., Charpentier, C., Cornil, E., & Bronckart, J.P. (1967). L'amasement comme motivation dans le conditionnement du Hamster. *Psychologica Belgica*, VII, 67-74.

Richter, C.P. (1976). Artifactual seven-day cycles in spontaneous activity in wild rodents and squirrel monkeys. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 22, 512-583.

- Rook, J.C.** (1974). Localizing the hoarding deficit in the septal Hamster. *Dissertation Abstracts International*, 39, 4714-4715.
- Rosenblatt, J.S.** (1966). *Hoarding or hauling*. M. Sc. thesis, N.Y. Univ. Library, 1950, cité par HINDE, R.A. *Animal behavior. A synthesis of ethology and comparative psychology*, Mc Graw-Hill, New York, p. 380.
- Ross, S., & Smith, W.I.** (1953). The hoarding behavior of the mouse : II. The role of deprivation, satiation and stress. *Journal of Genetic Psychology*, 82, 288-307.
- Ross, S., & Smith, W.I., Woessner, B.O.** (1955). Hoarding : an analysis of experiments and trends. *Journal of General Psychology*, 52, 307-326.
- Ruwet, J.C.** (1969). *Ethologie : biologie du comportement*. Bruxelles : Dessart.
- Saint Girons, M.Ch, Van Mourik, W.R., & Van Bree, P.J.H.** (1968). La croissance pondérale et le cycle annuel du Hamster, *Cricetus cricetus canescens*, en captivité. *Mammalia*, 32, 567-602.
- Satinoff, E.** (1970). Hibernation and the central nervous system. *Progress in psychobiology and physiological psychology*, 3, 201-236.
- Saunders, D.S.** (1977). *An introduction to Biological Rhythms*. New York : John Wiley and Sons.
- Schaffer, R.E.** (1970). Calorigenic contribution of brown fat in *T. striatus*. *Proceedings of Indiana Academy of Sciences*, 80, 487-A88.
- Schaffer, R.E.** (1971). Physiology of winter torpor and induced hypothermia in *Tamias striatus*. *Dissertation Abstracts International*, 31, 6863.
- Scheffer, V.** (1938). Pocket mice of Washington and Oregon in relation to agriculture. *US Department of Agriculture Technical Bulletin*, 608, 1-16.
- Schooley, J.P.** (1939). A summer breeding season in the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy*, 15, 194-196.
- Scott, G.W., & Fisher, K.C.** (1972). Hibernation of eastern chipmunks (*Tamias striatus*) maintained under controlled conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 50, 95-105.
- Seidel, D.R.** (1960). *Some aspects of the Biology of the Eastern Chipmunk (T. str. lysteri)*. Unpublished doctorate thesis. Cornell Univ.
- Shaw, W.T.** (1926). The storing habit of the Columbian squirrels. *American Naturalist*, 60, 357-373

- Shaw, W.T.** (1934). The ability of the giant kangaroo rat as a harvester and storer of seeds. *Journal of Mammalogy*, 15, 275-286.
- Shaw, W.T.** (1936). Moisture and the relation to come-storing habit of the western pine squirrel. *Journal of Mammalogy*, 17, 337-340.
- Sooter, C** (1946). Mules deer attacks young Canada geese. *Journal of Mammalogy*, 27, 86.
- Sowls, L.K.** (1948). The Franklin ground squirrel, *Citellus franklinii* (Sabine), and its relationship to nesting ducks. *Journal of Mammalogy*, 29, 113-137.
- Spector, W.S.** (1956). *Handbook of biological data*. Philadelphia : W.B. Saunders.
- Stamm, J.S.** (1953). Effects of cortical lesions on established hoarding activity, in rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 46, 299-306.
- Stamm, J.S.** (1954a). Control of hoarding activity in rats by the median cerebral cortex. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 47, 21-27.
- Stamm, J.S.** (1954b). Genetics of hoarding : I. Hoarding differences between homozygous strains of rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 47, 157-161.
- Stamm, J.S.** (1955). Effects of cortical lesions upon the onset of hoarding in rats. *Journal of Genetic Psychology*, 87, 77-88.
- Stebbins, L.L., & Orich, R.** (1977). Some aspects of wintering in the chipmunk, *Eut. amoenus*. *Canadian Journal of Zoology*, 55, 1139-1146.
- Stephan, F.K. & Zucker, I.** (1972). Circadian rhythms in drinking behaviour and locomotor activity of rats are eliminated by hypothalamic lesions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 69, 1583- 1586.
- Steiner, A.L.** (1970). Etude descriptive de quelques activités et comportements de base de *Spermophilus columbianus columbianus* (Ord) I. Locomotion, soins du corps, alimentation, fouissage, curiosité et alarme, reproduction. *Revue du Comportement Animal*, 4, 3-21.
- Steinlger, F.** (1950). Beiträge zur Soziologie und Sonstige Biologie der Wanderrate. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 7, 357-379.
- Stellar, E.** (1943). Effects of epinephrine, insuline and glucose upon the hoarding in rats. *Journal of comparative Physiology*, 36, 21-32.

- Stellar, E.** (1951). The effects of experimental alterations on metabolism on the hoarding behavior in the rat. *Journal of comparative and physiological Psychology*, *44*, 290-299.
- Stellar, E. & Johnson, O.** (1943). The roles of experience and deprivation in the onset of hoarding behavior in the rat. *Journal of comparative Psychology*, *36*, 47-55.
- Stellar, E., Hunt, J. McV., Schlosberg, H., & Solomon, R.J.** (1952). The effect of illumination on hoarding behavior. *Journal of comparative and physiological Psychology*, *45*, 504-507.
- Stellar, E., & Morgan, C.T.** (1943). The roles of experiences and deprivation in the onset of hoarding behavior in the rat. *Journal of comparative Physiology*, *36*, 47-55.
- Stevenson, H.M.** (1962). Occurrence and habits of the eastern chipmunk in Florida. *Journal of Mammalogy*, *43*, 110-111.
- Stone, C.P.** (1951). Maturation and "instinctive" functions. In C.P. Stone (Ed.). *Comparative psychology* (3e. éd.). Prentice-Hall - New York, pp. 30-61.
- Stranton, F.W.** (1944). Douglas ground squirrel as a predator on nests of upland game birds in Oregon. *Journal of Wildland Management*, *8*, 153-161.
- Strumwasser, F.** (1959). Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel (*Citellus beecheyi*). *American Journal of Physiology*, *196*, 8-14.
- Strumwasser, F., Schlechte, F.R., & Streeter, J.** (1967). The internal rhythms of hibernators. In K.C. Fischer et coll., *Mammalian Hibernation Vol III*. Olivier and Boyd, London, pp. 110-139.
- Sturm, Th., Grabowski, J., & Thompson, T.** (1966). An apparatus for studying visual reinforcement in Fish. *Journal of Psychology*, *79*, 642-646.
- Swade, R.H., & Pittenricht, C.S.** (1967). Circadian rhythms of rodents in the arctic. *American Naturalist*, *101*, 431-466.
- Tarte, R.D., & Snyder, R.L.** (1972). Barpressing in the presence of free food as a function of food deprivation. *Psychonomic Science*, *26*, 169-170.
- Tarte, R.D., & Snyder, R.L.** (1973). Some sources of variation in the bar-pressing versus freeloading phenomenon in rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, *84*, 128-133.
- Teitelbaum, P.** (1966). The use of operant methods in the assesment and control of motivational states. In W.K. Honig, *Operant behavior areas of research and application*. New York : Meredith Publ. Comp.

Tevis, L., Jr (1955). Observations on chipmunks and mantled squirrels in northeastern California. *American Midland Naturalist*, 53, 71-78.

Thibault, P. (1969). Activité estivale des petits mammifères du Québec. *Canadian Journal of Zoology*, 47, 817-828.

Thomas, K.R. (1974). Burrow systems of the eastern chipmunk (*Tamias striatus pipilans* Lowery) in Louisiana. *Journal of Mammalogy*, 55, 454-459.

Thompson, T. & Sturm, Th. (1965). Visual-reinforcer color and operant behavior in Siamese Fighting Fish. *Journal of experimental analysis of behavior*, 8, 291-344.

Thompson, T., & Sturm, Th. (1965). Classical conditioning of aggressive display in Siamese Fighting Fish, *Journal of experimental analysis of behavior*, 8, 397-403.

Tigner, J.C., & Wallace, R.J. (1972). Hoarding of food and non-food items in blind anosmic and intact albino rats. *Physiology and Behavior*, 8, 943-948.

Tileston, J.V., & Lechleitner, R.R. (1966). Some comparisons of the black-tailed and white-tailed prairie dogs in north-central Colorado. *American Midland Naturalist*, 72, 292-316.

Tinbergen, N. (1971). *L'étude de l'instinct*. Paris: Payot.

Tinbergen, N. (1965). *Le comportement animal*. Time Life.

Toates, F.M. (1978). A circadian rhythms of hoarding in the hamster. *Animal behavior*, 26, 631.

Torres, A.A. (1969). Effects of chlorpromazine and amytal in hoarding in "shy" and "nonshy" rats. *Psychology Reports*, 14, 359-365.

Tryon, C.A., & Snyder, D.P. (1973). Biology of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*, life tables, age distributions and trends in population number. *Journal of Mammalogy*, 54, 195-168.

Tucker, V.A. (1962). Diurnal torpidity in the California pocket mouse. *Science*, 136, 380-381.

Twente, J.W., & Twente, J.A. (1964). An hypothesis concerning the evolution of heterothermy in Bats. *Annals of the Academy of Sciences of Pennsylvania Ser A IV Biol.*, 71, 435-442.

Twente, J.W., & Twente, J.A. (1967). Seasonal variation in the hibernating behavior of *Citellus lateralis*. In K.C. Fischer et al. (Eds), *Mammalian Hibernation III*, pp 47-63.

- Twichell, A.R.** (1939). Notes on the southern woodchuck in Missouri. *Journal of Mammalogy*, 20, 71-79.
- Vanderwolf, C.** (1967). Effects of experimental diencephalic damage on food hoarding and shock avoidance behavior in the rat. *Physiology and Behavior*, 2, 399-402.
- Van Schalkwyck, O.T.** (1951). Au sujet du sommeil hibernale chez le Hamster doré de Syrie. *Revue Belge de Pathologie et de Médecine expérimentale*, 20 (6), 365.
- Viek, P., & Miller, G.A.** (1944). The cage as a factor in hoarding. *Journal of comparative Physiology*, 37, 202-210.
- Vinogradov, B.S. & Gromov, E.M.** (1952). *The rodents of the URSS*. Academy of Sciences, U.S.S.R., Moscow-Leningrad.
- Voss, J., Danthinne, G., Hanon, L., & Ruwet, J.-C.** (1973). L'éthologie comparative : ses concepts, ses méthodes. *Annales de la Société royale zoologique de Belgique*, 103, 293-319.
- Waddell, D.** (1951). Hoarding behavior in the golden hamster. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 44, 383-388.
- Walhovd, H.** (1971). The activity of a pair of common dormice *Muscardinus avellanarius* in conditions of captivity. *Oikos*, 22, 358-364.
- Walhovd, H.** (1976). Partial arousals from hibernation in a pair of common dormice, *E. avellanarius* in their natural hibernaculum. *Öecologia*, 25, 321-330.
- Walker, A.** (1923). A note on the winter habits of *Eutamias townsendii*. *Journal of Mammalogy*, 4, 257.
- Wallace, R.J., & Tigner, J.C.** (1972). Effects of cortical and hippocampal lesions on hoarding behavior in the albino rat. *Physiology and Behavior*, 8, 937-992.
- Wang, L.C.-H., Hudson, J.W.** (1971). Temperature regulation in normothermic and hibernating eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 384, 59-90.
- Weininger, O.** (1953). The performance of rats as a function of dominance and accumulating activity. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 46, 200-203.
- Whitaker, J.O. Jr** (1972). Food and external parasites of *Spermophilus tridecemlineatus* in Vigo County, Indiana. *Journal of Mammalogy*, 53, 644-648.
- Wolfe, J.B.** (1939). An exploration study of food-hoarding in rats. *Journal of comparative Physiology*, 28, 97-108.

- Woodward, A.E., & Condrin, J.M.** (1995). Physiological studies on hibernation in the chipmunk. *Physiological Zoology*, 18, 162-167.
- Wrigley, R.E.** (1969). Ecological notes on the mammals of southern Quebec. *Canadian Field-Naturalist*, 83, 201-211.
- Yahner, R.H.** (1975). The adaptive significance of scatter hoarding in the eastern chipmunk. *Ohio Journal of Science*, 75, 176-177.
- Yerger, R.W.** (1955). Life history notes on the eastern chipmunk, *Tamias striatus lysteri* (Richardson), in central New York. *American Midland Naturalist*, 53, 312-323.
- Zubeck, J.P.** (1951). Effects of cortical lesions upon the hoarding behavior in rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 44, 310-319.
- Zucker, I., & Stephan, F.K.** (1973). Light-dark rhythms in Hamster eating, drinking and locomotor behaviors. *Physiology and Behavior*, 11, 239-250.
- Zuckler, I., Wade, G.N., & Ziegler, R.** (1972). Sexual and hormonal influences on eating taste preferences and body weight of hamsters. *Physiology and Behavior*, 8, 101-11.

