

LE CYCLE ANNUEL DU MICROCEBE (MICROCEBUS MURINUS MILLER, 1777) [1]

Rabodo ANDRIANTSIFERANA

Laboratoire de Physiologie Animale,
Etablissement d'Enseignement Supérieur des Sciences
BP 906, Antananarivo

Résumé :

Chez le Microcèbe, le poids corporel, la consommation alimentaire, la température rectale et l'activité motrice présentent des variations rythmiques annuelles. Les oscillations de la courbe pondérale sont déterminées essentiellement par des facteurs endogènes et suivent invariablement le même rythme. Des relations existent entre ces divers paramètres. Il semble que la réaction enregistrée, soit au niveau du poids, soit au niveau de la température rectale, résulte d'un bilan énergétique : apport alimentaire, dépense énergétique, mise en réserves. Mais comme la courbe pondérale est l'objet d'une régulation rigoureuse, il est vraisemblable que l'évolution des régulations métaboliques soit à l'origine des modifications de la prise alimentaire. Et comme celle-ci est la principale source d'énergie de l'organisme, elle est impliquée dans la thermorégulation.

Abstract

In the Dwarf lemur, body weight, food intake, rectal temperature and motor activity show annual rhythmical variations. Relations exist between these parameters. So it seems that recorded reaction, either on weight level, or on rectal temperature level, is the result of energy balance : food supply, energy expenditure and storage.

(1) Extrait d'une thèse de doctorat d'Etat ès sciences naturelles, 1975.

BOURLIERE (F.) et PETTER-ROUSSEAU (A.). [1] ont les premiers, signalé l'existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae.

Aussi, en étudiant la biologie du Microcèbe (*Microcebus murinus* Miller, 1777, Cheirogaleinae), nous nous sommes attaché à suivre l'évolution de quelques paramètres (poids corporel, consommation alimentaire, température rectale et activité motrice), au long des années.

Nos techniques d'élevage sont relatées dans une note précédente [2].

I. Poids corporel

Nous rapportons ici les résultats obtenus sur l'ensemble des animaux adultes de notre élevage : 83 individus dont 60 femelles et 23 mâles.

La *fig. 1* montre quelques courbes pondérales individuelles et la *fig. 2*, les courbes pondérales moyennes de tous les animaux avec les écart-types correspondants, de mars 1971 à avril 1975. Le poids minimum de la première année de captivité est inférieure d'une dizaine de grammes à celui des années suivantes.

La prise de poids, qui représente 50 à 60 p. 100 du poids minimum, s'effectue en deux étapes :

— une première étape, longue, allant d'août-septembre à janvier (durant donc 4 à 5 mois) pendant laquelle l'animal prend 15 à 25 p. 100 de son poids minimum ;

— une deuxième étape, plus courte, allant de janvier à mars-avril (soit deux à trois mois) pendant laquelle l'animal prend 35 à 40 p. 100 de son poids minimum. C'est au cours de cette dernière étape que le Microcèbe accumule ses réserves lipidiques, surtout au niveau de la queue qui devient toute boudinée et énorme. A partir de mars-avril, c'est-à-dire à la fin de l'été, l'animal commence à maigrir. La perte de poids, rapide au début, diminue progressivement et se poursuit jusqu'en juin ou septembre.

Le dimorphisme sexuel du Microcèbe se retrouve au niveau des courbes pondérales. Le mâle pèse moins que la femelle ; sa courbe pondérale est parallèle à celle de la femelle mais se situe à un niveau inférieur (*fig. 3*).

En captivité à Tananarive, le Microcèbe présente donc un cycle annuel du poids corporel. C'est ce que BOURLIERE F. et PETTER-ROUSSEAU A. [1] ont déjà observé dans leur élevage de Paris. Tout ceci confirme par ailleurs les observations faites dans les biotopes d'origine à différents moments de l'année, bien que dans ces cas les variations d'aspects des animaux soient plus atténuées (animaux plus maigres).

Bien qu'aucune mesure systématique n'ait été faite sur le terrain, les observations permettent d'avancer que le cycle pondéral des animaux dans leur milieu naturel correspond à celui des animaux en captivité. Toutefois, nous avons suivi de plus près l'effet du changement de milieu sur la courbe pondérale.

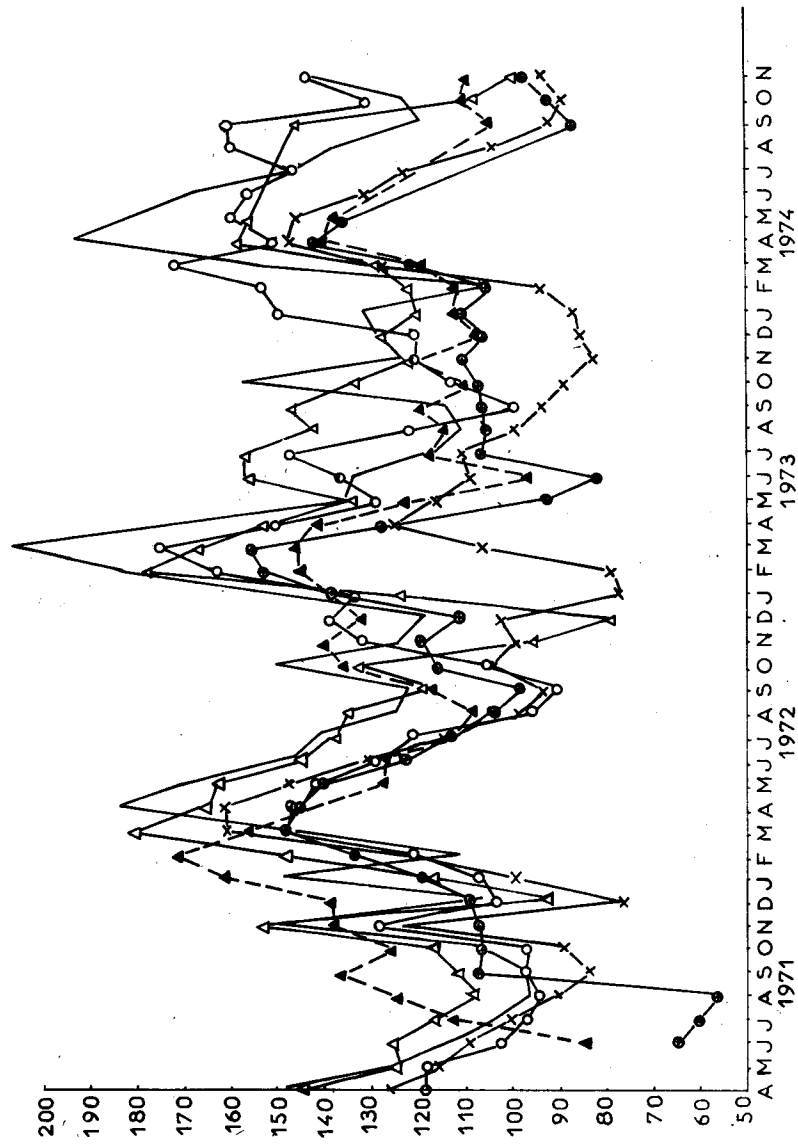
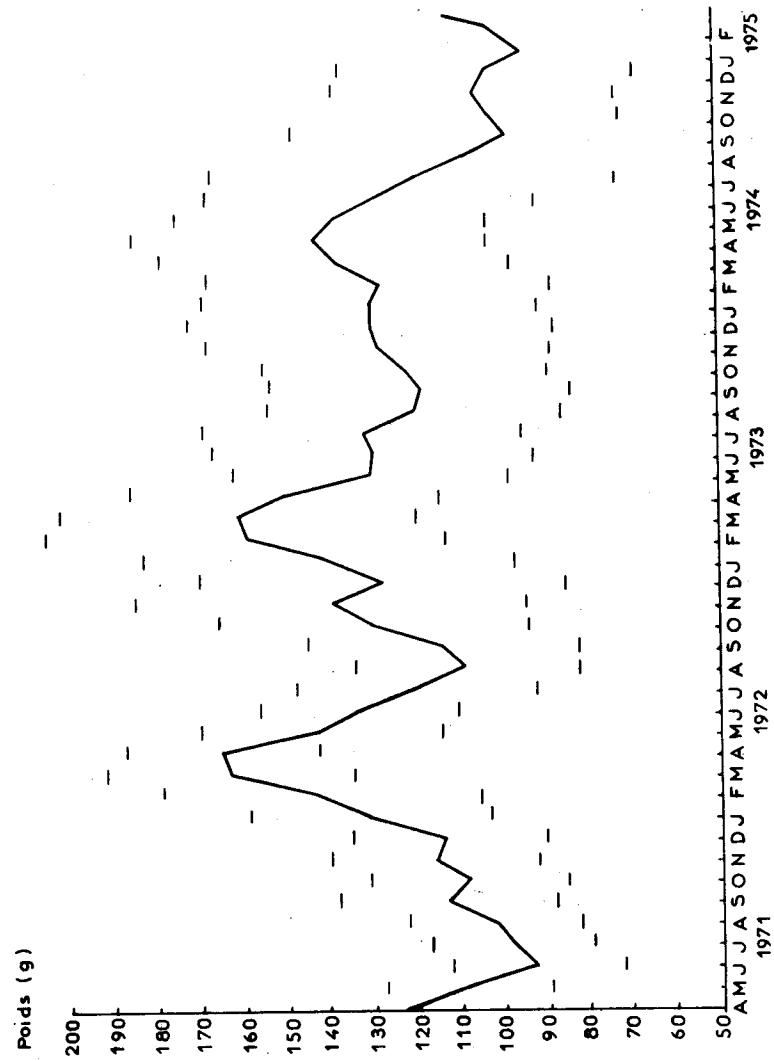


Fig. 1. — Courbes pondérales de six Microcèbes adultes.

Fig. 2. — Courbe pondérale moyenne du Microcèbe.



A. EFFETS DE LA CAPTIVITÉ SUR LE POIDS DU MICROCÈBE

Nous distinguons deux effets :

- l'effet immédiat ;
- l'effet à long terme.

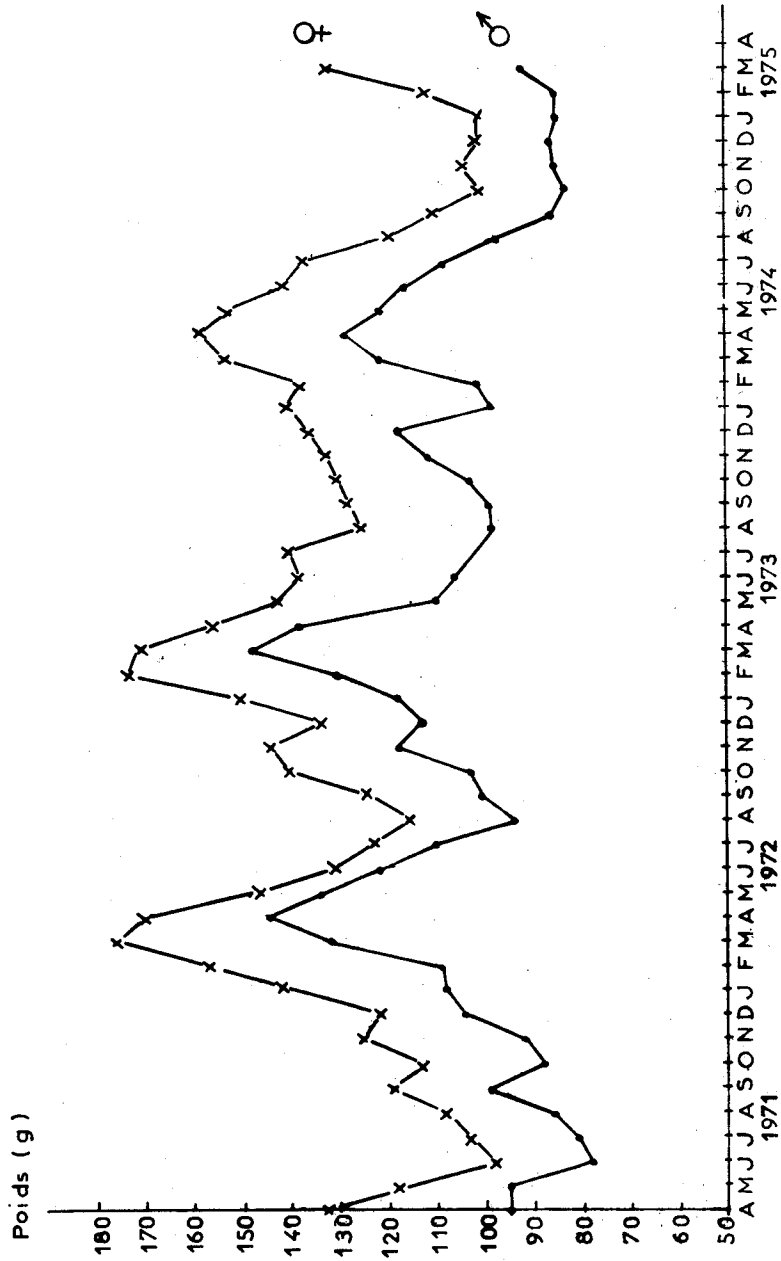


Fig. 3. — Influence du sexe sur la courbe pondérale du Microcèbe.

1° Effet immédiat

Il s'agit de la réaction pondérale des animaux, les tout premiers temps de leur arrivée au laboratoire, après leur capture dans la forêt.

Les captures ont eu lieu à différents moments de l'année, donc à différents niveaux de la courbe pondérale normale.

a. Animaux capturés en février (1971)

Leur arrivée au laboratoire coïncide juste avec la période d'accumulation de réserves. Les dix animaux suivis (six femelles et quatre mâles, tous adultes) ont pris 100 p. 100 de leur poids de départ en 7-8 semaines. A ce moment ils ont d'ailleurs atteint le sommet de leur courbe pondérale.

b. Animaux capturés en mai (1972)

C'est le moment où les courbes de poids vont baisser rapidement.

Pour l'ensemble des 28 animaux observés (13 femelles et 5 mâles adultes ; 7 femelles et 3 mâles de moins d'un an), il y a gain de poids rapide (10 à 15 g/semaine) les deux à cinq premières semaines de captivité. Puis les poids se stabilisent en un palier jusqu'en octobre (11 cas) ou en janvier (9 cas).

c. Animaux capturés en juin (1971)

Normalement les animaux sont proches de leur poids minimum.

Les observations de 38 Microcèbes (16 femelles et 4 mâles adultes ; 9 femelles et 9 mâles de moins d'un an) ont montré que les deux premières semaines de captivité, les réactions sont variables :

Evolution du poids	Nombre de cas
Stationnaire	13
Diminution	8 dont 1 mort
Augmentation	17

Après enrichissement du régime alimentaire par augmentation de la ration de lait, tous les animaux prennent du poids (≈ 10 g par semaine) pendant trois semaines (soit jusqu'au début d'août). A partir de ce moment s'établit un palier de quatre semaines. Et en septembre, la courbe pondérale s'élève lentement, le clocher n'étant atteint qu'en mars-avril.

d. Animaux capturés en décembre (1973)

C'est le moment où les animaux amorcent le gain de poids rapide.

48 animaux ont été observés : 34 adultes (26 femelles et 8 mâles), et 14 impubères (6 femelles et 8 mâles).

Les réactions sont variables les quatre premières semaines de captivité.

Evolution du poids	Nombre de cas
Stationnaire	1
Diminution	5 dont 1 mort
Augmentation lente (1 à 3 g par semaine)	29
Augmentation rapide (\approx 10 g/semaine)	12

Après ce laps de temps, ceux qui ont maigri, ou pris peu de poids grossissent beaucoup (5 à 10 g/semaine) jusqu'à atteindre un sommet en mars-avril. Ceux dont le poids a immédiatement augmenté plafonnent plus tôt et restent à ce palier jusqu'en mars-avril.

Discussion

1° Sur les 124 animaux adultes introduits au laboratoire, 96 ont pris du poids dès leur arrivée (soit 77 p. 100) ; 14 n'ont pas changé de poids (soit 11 p. 100) et 14 ont maigri. Sur les 28 animaux qui n'ont pas immédiatement pris du poids, 21 ont été capturés en juin, c'est-à-dire au moment où leur courbe pondérale est au niveau le plus bas.

Donc en dehors de la période de l'année où normalement la courbe pondérale est à son niveau le plus bas, la captivité fait prendre du poids au Microcèbe, tout au moins les premières semaines. Ce fait peut s'expliquer d'une part, par l'alimentation plus riche que dans la nature, et d'autre part, par la réduction de l'activité limitée par les dimensions de la cage.

Toutefois, il faut noter que lorsque les animaux arrivent en captivité dans leur phase d'amaigrissement, s'ils prennent du poids pendant les toutes premières semaines, ils se stabilisent ensuite à un palier jusqu'au moment de l'année où normalement la courbe pondérale doit s'élever.

Par ailleurs, ceux qui ont présenté une période d'adaptation difficile, ont leur courbe pondérale décalée mais parallèle aux autres.

Il ressort de ces observations qu'il existe une régulation de la courbe pondérale chez le Microcèbe, aussi bien pendant la phase d'engraissement que pendant la phase d'amaigrissement. Les facteurs extrinsèques peuvent modifier momentanément le cours de la courbe pondérale, mais l'allure générale est vite retrouvée : une alimentation plus riche ne fait que déplacer la courbe à un niveau supérieur.

L'existence d'une telle régulation de la courbe pondérale au cours d'un cycle annuel a déjà été mise en évidence chez un hibernant (*Citellus lateralis*) [3].

2° Effet à long terme

A long terme, la captivité entraîne un léger embonpoint, mais le cycle circannuel de la courbe pondérale reste inchangé et se place à un niveau plus élevé. La régulation s'effectue donc par des poids plus grands.

B. EFFETS DU SÉJOUR AU FROID SUR LE POIDS (FIG. 4)

La captivité ayant permis de mettre en évidence l'existence d'une régulation de la courbe au cours d'un cycle, nous nous sommes demandé si l'étude d'autres formes d'agression ne conduirait pas à des résultats similaires.

Nous avons considéré les courbes de poids des animaux qui ont servi à des expériences d'exposition au froid.

Il s'agit de dix adultes pesant de 76 à 127 grammes, mis à + 4°C du 13 au 16 février 1974.

L'examen des courbes individuelles de poids ayant montré une parfaite homogénéité de réaction, nous rapportons sur la *figure 4* la courbe pondérale moyenne générale. Celle-ci montre que, soumis au froid, les animaux en phase d'engraissement perdent rapidement du poids. Mais lorsqu'on les remet à la température de la salle d'élevage, les poids remontent vite et l'engraissement reprend. Au bout d'un mois, la pente initiale de la courbe pondérale est retrouvée.

Donc ici aussi, la perturbation de l'évolution de la courbe pondérale par l'exposition soudaine à un froid intense n'a été que passagère. Dès l'arrêt de l'agression par le froid, le processus d'engraissement a repris son cours jusqu'à retrouver sa vitesse originelle.

Cette observation confirme donc aussi l'existence d'une régulation de la courbe pondérale chez le Microcèbe : on constate une évolution inéluctable de la courbe pondérale dès que les animaux se retrouvent dans des conditions normales.

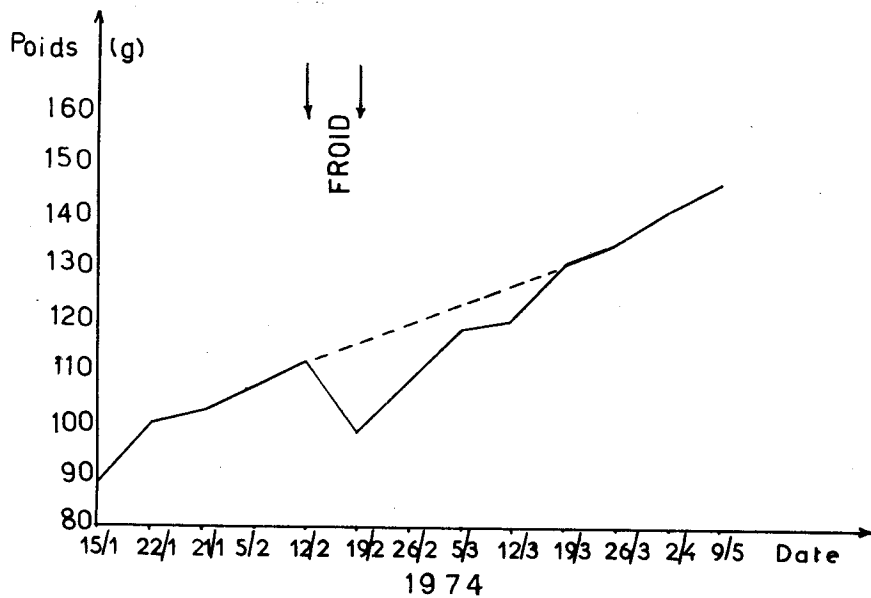


Fig. 4. — Effets d'une exposition secondaire au froid sur l'évolution de la courbe pondérale du Microcèbe.

C. EFFETS DE L'OBSCURITÉ SUR LA COURBE DE POIDS

Sur les 28 Microcèbes arrivés au laboratoire en mai 1972, un lot comprenant 7 femelles et 2 mâles a été mis à l'obscurité après six semaines de captivité.

La *figure 5* montre leur courbe de poids comparée à un lot arrivé en même temps qu'eux, mais restés à la lumière.

Malgré l'obscurité, les Microcèbes présentent toujours un cycle annuel du poids corporel dont le maximum et le minimum apparaissent aux mêmes moments de l'année que pour ceux jouissant de la lumière.

Mais l'amplitude des variations de poids est réduite: de 140 à 170 grammes, soit 20 p. 100 seulement au lieu de 50-60 p. 100 chez les animaux éclairés. Par ailleurs, la deuxième année de captivité, le niveau général de la courbe pondérale s'élève aussi, mais faiblement (<10 g).

L'effet le plus frappant du manque de lumière est la persistance du rythme circannuel bien que l'amplitude des variations soit atténuée.

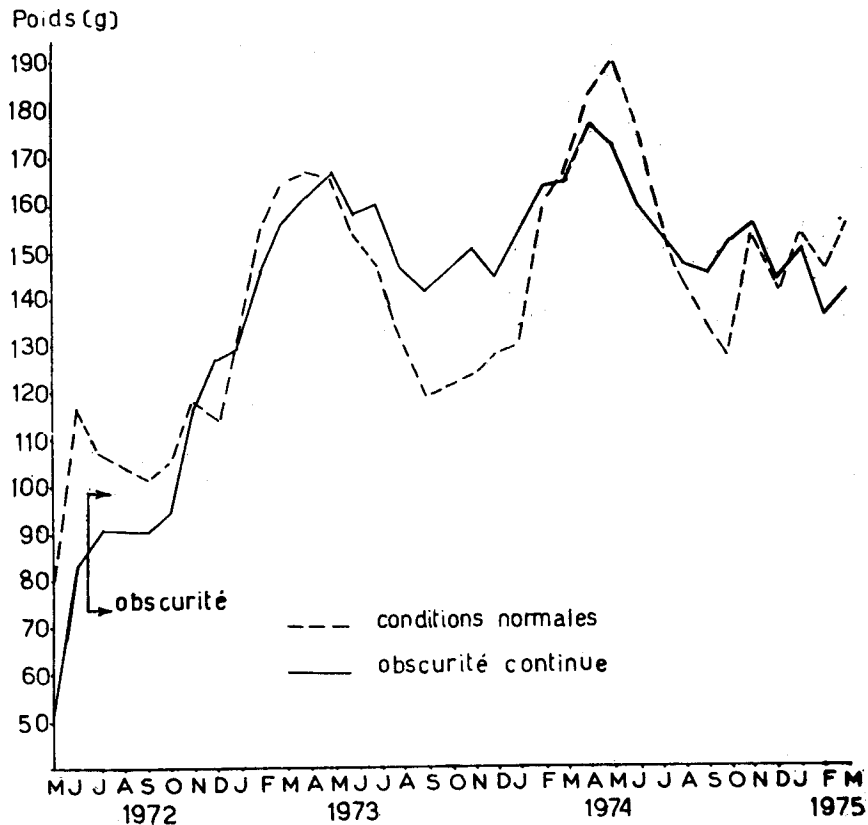


Fig. 5. — Effets de l'obscurité sur le cycle annuel du poids corporel du Microcèbe

Quel est le mode d'action de l'obscurité ?

— Le manque de lumière agit-il au niveau de l'hypothalamus, sur les centres de la faim et de la satiété ? En effet, le Microcèbe étant un animal nocturne, le fait d'être continuellement à l'obscurité l'incite-t-il à manger sans rythme nycthéral, c'est-à-dire continuellement, donc à augmenter la quantité d'aliments consommés ?

Ou bien l'annulation du facteur photopériode supprime-t-elle une stimulation du complexe hypothalamo-hypophysaire qui se répercuterait sur tout le système endocrinien ?

La comparaison des consommations alimentaires de septembre 1972 à février 1975 (fig. 6) montre que les animaux vivant dans l'obscurité continue consomment davantage en hiver. Dans l'ensemble, leur courbe de consommation alimentaire varie avec moins d'ampleur au cours de l'année que chez l'animal soumis à la photopériode naturelle ; toutefois, ces variations de la consommation alimentaire rendent compte des variations pondérales observées.

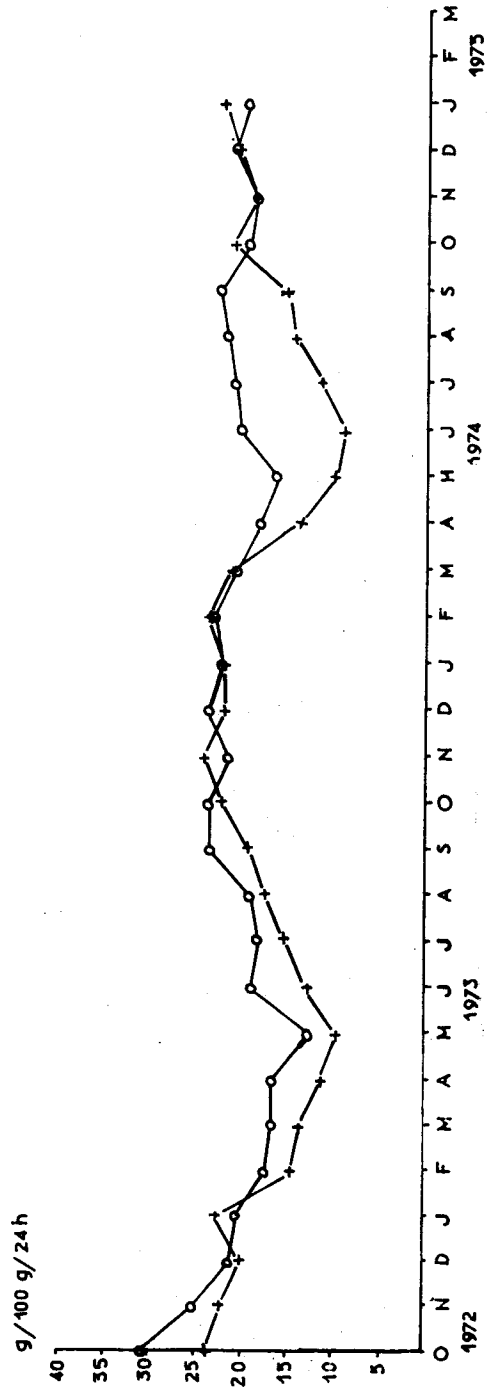


Fig. 6. — CONSOMMATION ALIMENTAIRE moyenne mensuelle de 1972 à 1975

animaux dans l'obscurité continue

animaux dans conditions normales de photopériode

II. Consommation alimentaire

Le Microcèbe étant un animal nocturne, la nourriture est distribuée tous les jours en fin d'après-midi. Les divers composants sont pesés séparément au moment où on les donne et au moment où on retire les restes le lendemain.

Nous rapportons ici les résultats de quatorze mois d'observations qui ont porté sur 26 individus adultes des deux sexes, répartis en 6 cages.

Bien qu'arrivés au laboratoire à des époques différentes, les animaux des 6 cages ont eu le même comportement quant à l'alimentation. Leur consommation alimentaire varie au cours de l'année. La courbe présente trois sommets : le premier en juillet (hiver austral), le second en septembre-octobre (printemps austral) et le troisième en décembre-janvier (été austral). Elle varie en moyenne de 7 g/100 g de poids vif/24 h à 32 g/100 g/24 h. La *figure 7* représentant les courbes obtenues avec une cage de 5 animaux, nous permettra une analyse détaillée.

La comparaison de la consommation alimentaire à la courbe de poids montre que :

- l'accroissement de la consommation alimentaire du mois de juillet n'a pas de répercussion sur la courbe de poids ;
- celui de septembre-octobre et celui de janvier précèdent un gain de poids rapide des animaux.

La comparaison de la courbe de consommation alimentaire à celle de la température montre que :

- sauf au mois de juillet-août (hiver austral), il y a un parallélisme dans l'ensemble, entre les deux courbes ;
- les grandes consommations de nourriture correspondent, d'une part à l'installation de l'hiver, et d'autre part à la première moitié de la saison chaude.

L'élévation de la consommation alimentaire au mois de juillet se produit trois semaines environ après la baisse de la température ambiante de 24,1°C - 20,9°C à 19,3°C - 14,7°C. Par la suite, la température ambiante continue de baisser ainsi que la consommation alimentaire. C'est après le réchauffement de l'atmosphère que la consommation alimentaire s'accroît de nouveau.

Discussion

Le fait que la courbe de consommation alimentaire suive de près la courbe de température, montre la dépendance de l'ingestion de nourriture vis-à-vis de facteurs extérieurs. Dès 1902, RUBNER M. [4] a montré la

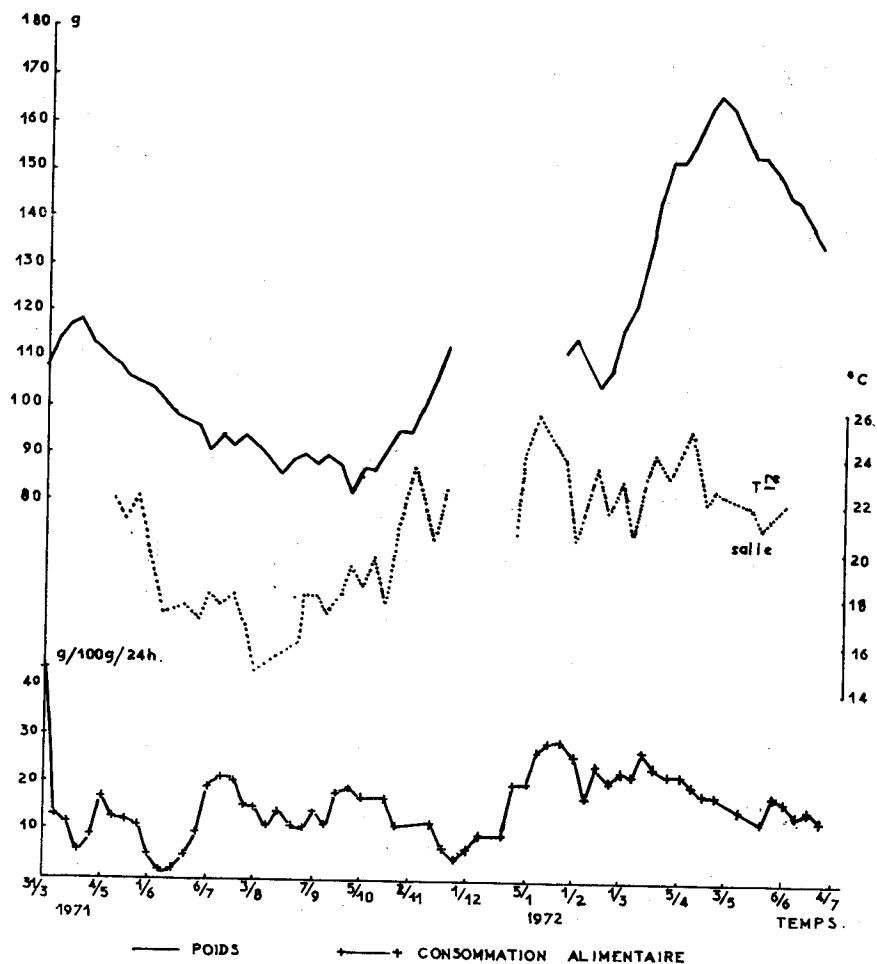


Fig. 7. — Variations saisonnières de la consommation alimentaire.

relation qui existe entre l'alimentation et la production de chaleur. Par la suite, de nombreux auteurs se sont penchés sur la régulation de la nutrition, sur les relations entre l'alimentation et la température ou la thermorégulation : GASNIER A. et MAYER A.[5] ; BROBECK J.-R.[6-7] ; CAHN T. et HOUGET J.[8] ; HAMILTON C.-L.[9] etc... En ce qui nous concerne, nous avons noté que l'augmentation de la consommation alimentaire du *Microcèbe*, après une baisse de la température ambiante n'entraîne pas de modification de sa courbe de poids. Il est fort probable que cet accroissement de l'apport énergétique ait servi à des fins thermorégulatri- ces.

En cela, le comportement du Microcèbe rejoint celui des homéothermes connus : Rat (BROBECK J.-R. [7], HAMILTON C.-L. [9]), Lapin (GASNIER A. et MAYERA. [5], RUBNER M. [4]), Chèvre (APPLEMAN R.-D. et DELAUCHE J.-C. [10]), Homme (BURTON A.-C. et EDHOLM A.-G. [11], JOHNSON R.-E. et KARK R.-M. [12]), bien que l'imperfection de l'homéothermie ait déjà été signalée chez les Lémuriens [13-14]. Remarquons cependant que si le Microcèbe répond au froid par une variation de son comportement alimentaire, cette réaction n'est pas immédiate (3 semaines) et qu'elle est consécutive à une baisse relativement faible de la température (de l'ordre de 5 degrés).

La réaction du Microcèbe au froid varie en fonction du temps. Alors que la température ambiante continue de baisser, la consommation alimentaire, non seulement cesse d'augmenter, mais baisse aussi, puis se stabilise. Il semble donc y avoir adaptation. Par la suite, la consommation alimentaire n'augmente qu'après le réchauffement de l'atmosphère. Cette réaction caractéristique des Poïkilothermes [15] semble contradictoire à première vue [9]. Mais elle précède un gain de poids des animaux, gain de poids qui, chez la femelle, est vite arrêté dans l'éventualité d'une mise bas. En fait donc, cet accroissement de la consommation alimentaire correspond à la période d'activité sexuelle des animaux. Là encore, il faudrait vérifier si seule l'activité des gonades est en cause, ou si d'autres glandes endocrines interviennent aussi (thyroïde et surrénales principalement). En janvier, nous retrouvons exactement les mêmes accidents de courbes, traduisant les mêmes réactions et les mêmes états physiologiques : accroissement de la consommation alimentaire correspondant à la gestation. S'il y a mise bas en février, la consommation alimentaire reste élevée, et nous voyons les animaux prendre rapidement du poids et engraisser : il s'agit donc d'une accumulation de réserves lipidiques.

L'observation de la consommation alimentaire du Microcèbe montre donc l'existence d'une régulation de l'ingestion par des facteurs extrinsèques et intrinsèques. La consommation alimentaire du Microcèbe varie au cours de l'année. Les variations sont en relation avec la thermorégulation, soit avec l'activité sexuelle (ou l'activité des glandes endocrines dans leur ensemble), soit avec le métabolisme (accumulation de réserves lipidiques).

III. Température rectale

La température est prise à l'aide d'une sonde à thermocouple [16]. Les mesures ont porté sur tous les animaux de notre élevage dès que leur taille a permis l'introduction de la sonde. Elles sont toujours faites dans les mêmes conditions :

— dans la matinée, de 8 heures à 11 h 30 ;

— toujours dans le même ordre de numéro des cages de sorte que pour les animaux d'une même cage, elles se fassent toujours à la même heure.

Courbe générale

En rassemblant toutes les données obtenues à partir des adultes, malgré quelques interruptions dues à des pannes techniques, il apparaît nettement que la température rectale a un rythme circannien (*fig. 8*).

Pour une étude plus détaillée des variations de la température rectale au cours de l'année, nous avons retenu les observations concernant 23 Microcèbes adultes (15 femelles et 8 mâles) et 17 jeunes de moins d'un an (8 femelles et 9 mâles). Pendant les six premiers mois d'observations, la température a été prise deux fois par semaine, puis une fois par semaine les dix mois suivants.

Variations de la température chez les adultes (fig 9)

a. En construisant une courbe avec la moyenne des températures des adultes, nous voyons que la température rectale du Microcèbe varie au cours de l'année de 30°C à 38°C. La courbe annuelle décrit une sinusoïde dont la partie inférieure correspond grosso modo aux mois frais de l'année et la partie supérieure aux mois chauds.

Malgré un décalage, on note un certain parallélisme entre les courbes de température rectale et la courbe de température de l'air. Le décalage consiste en une remontée de la température rectale des animaux avant le réchauffement de l'air. De même, la température commence à baisser environ deux mois avant que la température ambiante baisse.

b. En considérant les écart-types ou les courbes individuelles (*fig. 10*), nous remarquons que l'année peut être aussi divisée en deux parties quant à la variabilité de la température rectale de chaque individu :

- de mars à septembre, la température rectale d'un individu, tout en étant basse, varie énormément d'une semaine à l'autre. Les écarts de température entre individus de même cage sont aussi importants ;
- de septembre à mars, par contre, la température d'un individu est stable, et les écarts individuels sont aussi insignifiants.

c. Influence du sexe (fig. 9)

En faisant la moyenne des températures des mâles d'une part, des femelles d'autre part, on voit que :

- dans l'ensemble, les mâles ont une température plus stable que les femelles ;

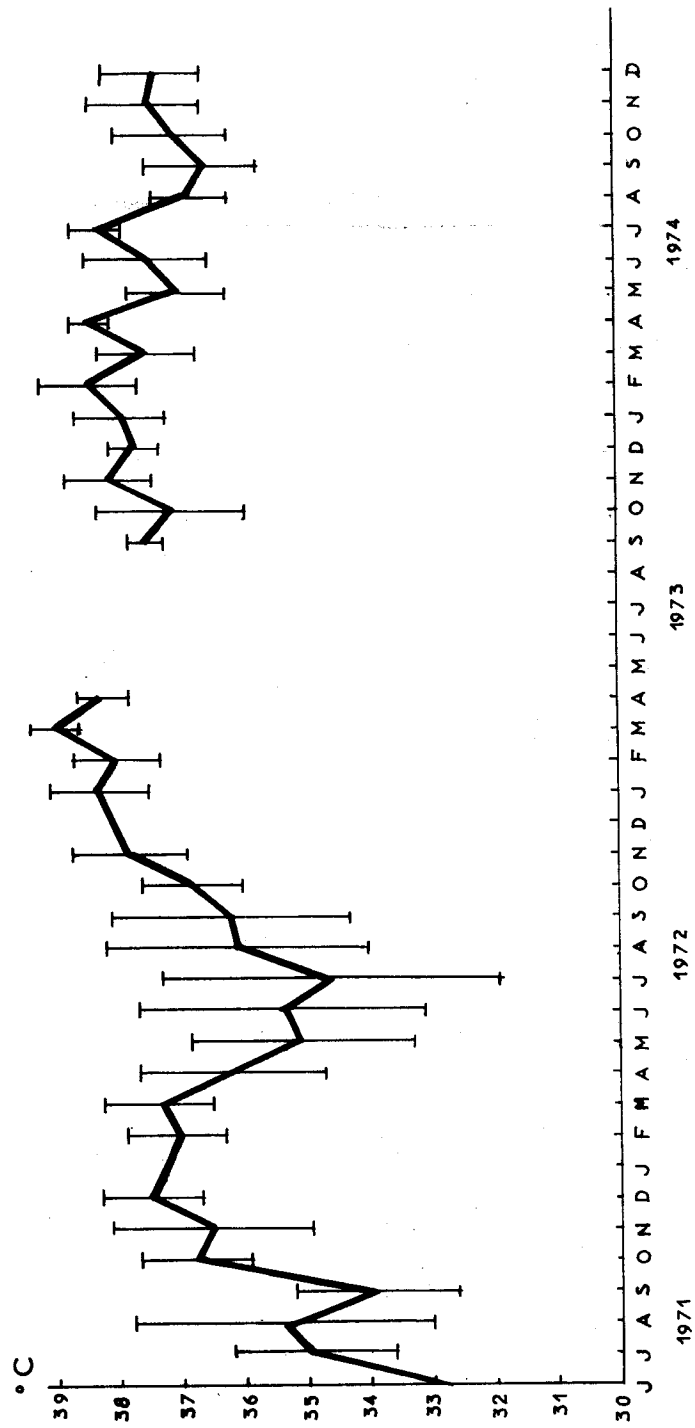
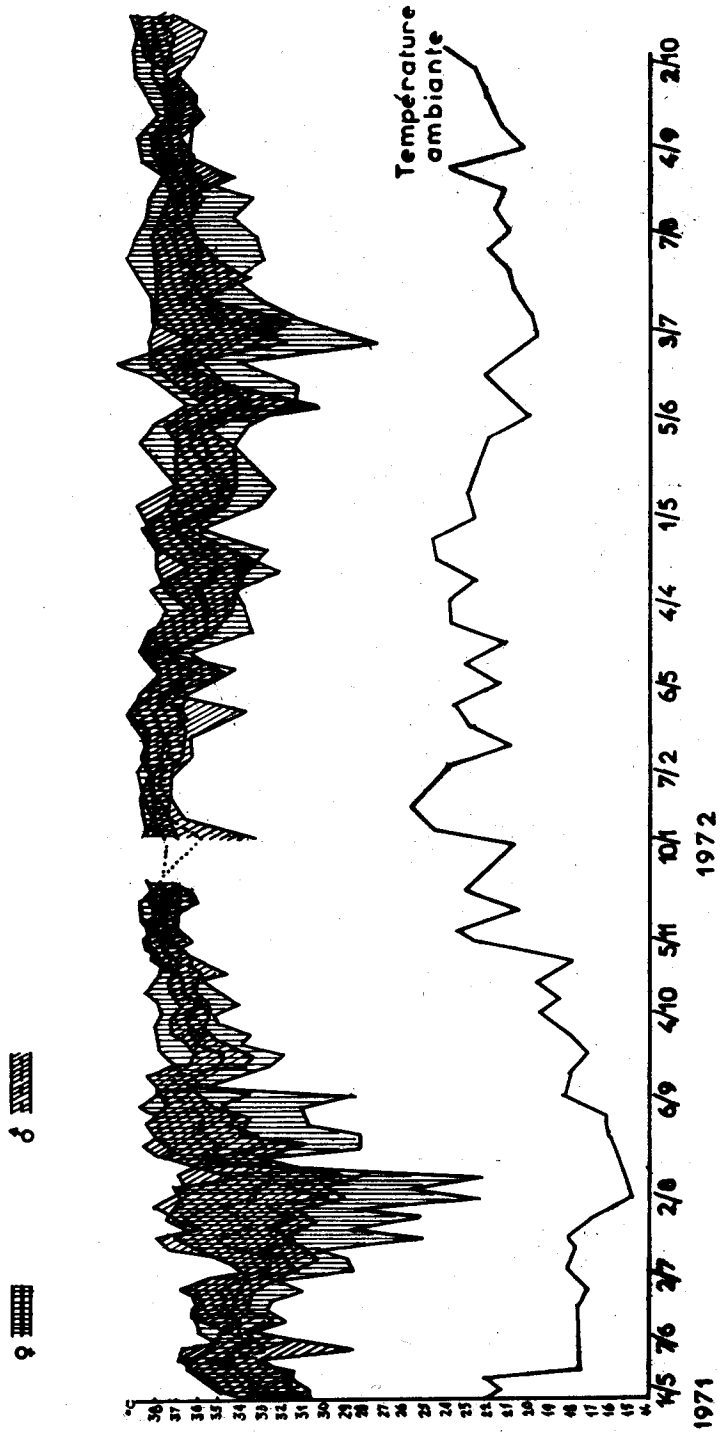


Fig. 8. — Variations circanniennes de la température rectale de Microcèbes adultes.

Fig. 9. — Température rectale moyenne de Microcèbes adultes



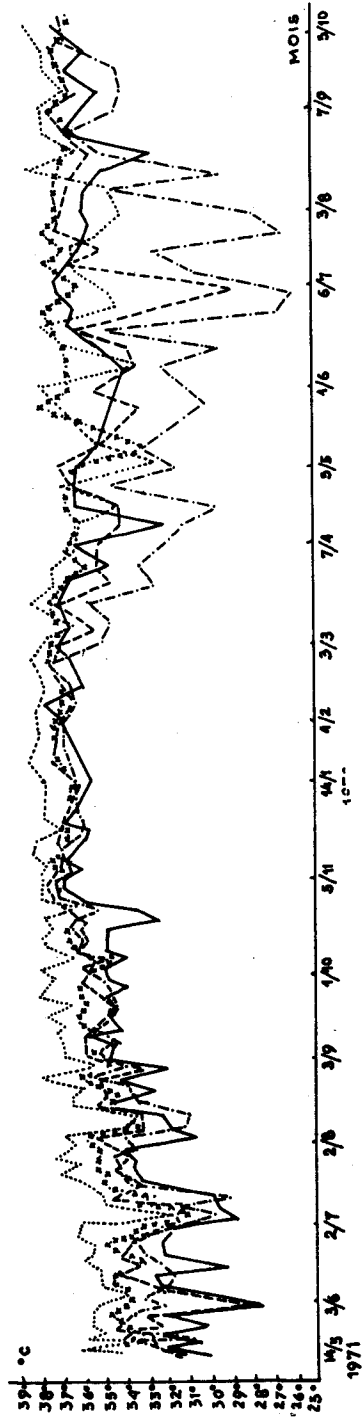


Fig. 10. — Températures rectales de Microcèbes adultes : courbes individuelles.

- en dehors de la période de reproduction, les femelles ont une température plus basse que les mâles ;
- dès que le cycle oestrien démarre, la température des femelles s'élève et atteint ou dépasse le niveau de celle des mâles.

Variations de la température rectale chez les jeunes prépubertaires (moins d'un an).

Leur température rectale est plus élevée en moyenne que chez les adultes. Elle varie aussi au cours de l'année (de 33° à 38°5).

Pendant les mois d'hiver, la température des jeunes Microcèbes subit une variation cyclique. Et les individus d'une même cage réagissent simultanément. Pendant les mois chauds, on assiste à une stabilisation des températures rectales (fig. 11).

Les écarts individuels sont beaucoup plus faibles que chez les adultes.

Discussion

Puisque la marge de variation de la température rectale du Microcèbe au long de l'année est de l'ordre de 8°C, le Microcèbe semble être un homéotherme imparfait. Toutefois, cette température rectale ne semble pas être directement ni uniquement sous l'influence de la température ambiante. En effet la température rectale remonte en juillet alors que l'air ne se réchauffe qu'en novembre. Or, en étudiant la consommation alimentaire au long de l'année, nous avons vu qu'elle était accrue de juillet à novembre. Nous pouvons donc affirmer que l'ingestion accrue de nourriture sert bien à des fins thermorégulatrices. Par la suite, en mars, la température rectale baisse, deux mois avant que la température ambiante fraîchisse. Mais c'est à ce moment aussi que la consommation alimentaire commence à diminuer. Cette étroite relation entre la thermorégulation et la nutrition semble par ailleurs confirmée par le fait que les jeunes qui consomment plus que les adultes [16] ont une température rectale plus élevée.

Mais si la nutrition joue un rôle important dans la thermorégulation, nous avons vu aussi que le niveau de la consommation alimentaire variait sous l'influence de nombreux facteurs intrinsèques [17]. La question est donc de savoir si la nutrition est une étape primaire ou secondaire dans le mécanisme de la thermorégulation du Microcèbe. LE MAGNEN J. et DEVOS M. [18], LE MAGNEN J. et TALLON S. [19] ont étudié les relations entre la prise alimentaire *ad libitum* et le métabolisme lipidique chez le Rat. Bien que leurs travaux concernent le rythme nycthémeral, il est intéressant de souligner que la prise d'aliments se déclenche la nuit à un niveau maximal

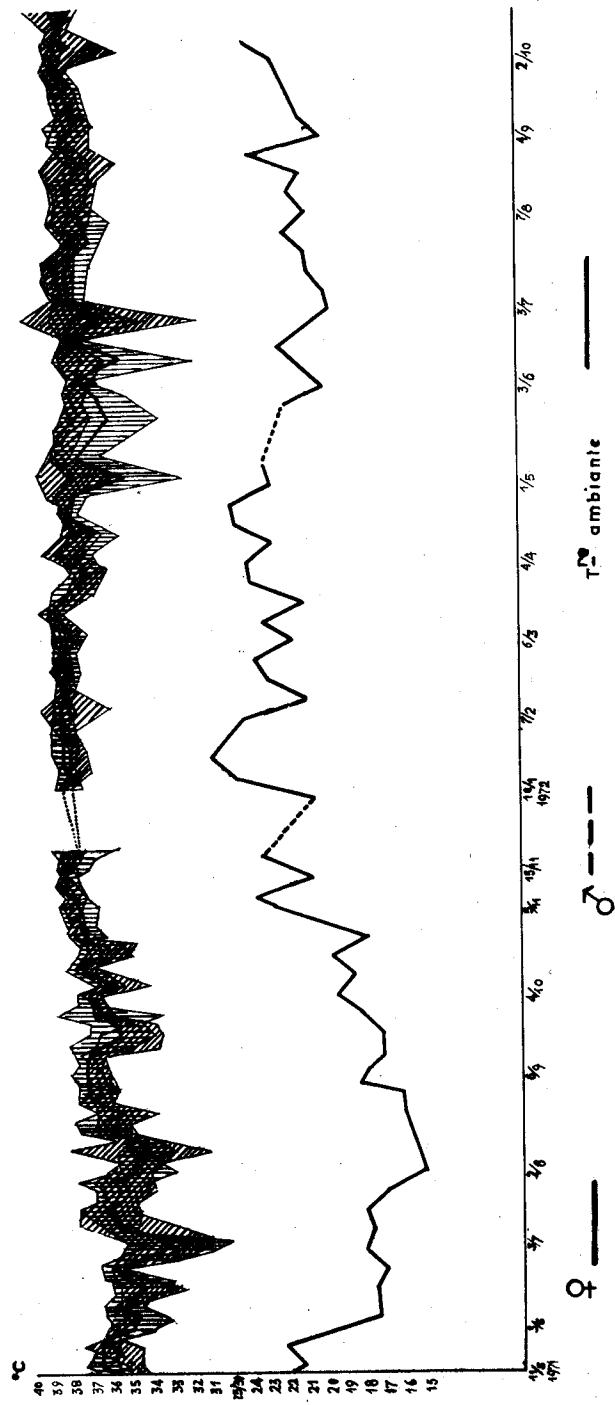


Fig. 11. — Température rectale moyenne de jeunes Microcèbes.

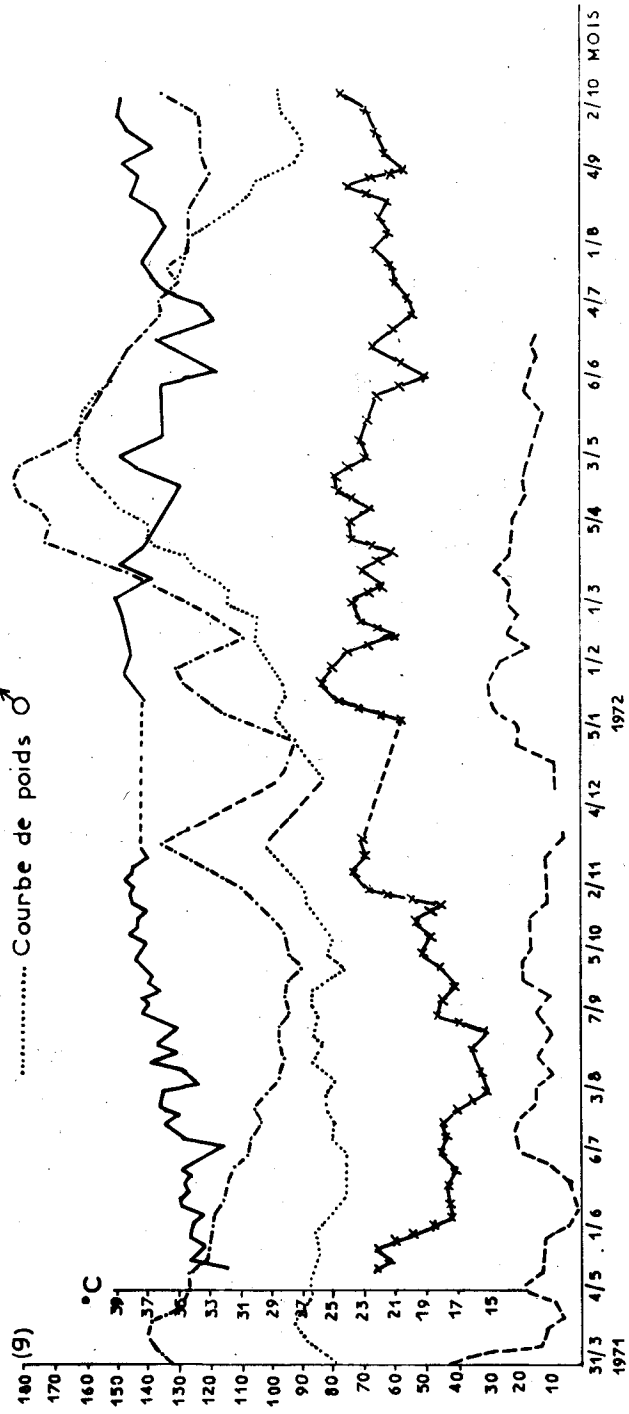
de lipogenèse, et le jour, à un niveau maximal de lipolyse. En examinant de près les courbes de poids, de température rectale, de consommation alimentaire et de température de l'air (fig. 12), nous voyons que :

— en février-mars, pour une température extérieure élevée et stable, la température rectale baisse, la consommation alimentaire est élevée et l'accumulation des graisses se fait rapidement. Or la constitution des réserves lipidiques détourne une partie importante de l'apport énergétique de l'alimentation. Par suite, si l'apport alimentaire ne couvre pas simultanément la dépense énergétique normale assurant la stabilité thermique et la mise en réserve d'énergie sous forme de lipides, un déficit énergétique peut apparaître conduisant à une instabilité thermique. Toutefois, seul un bilan énergétique (apport alimentaire, dépense énergétique, mise en réserve) permettrait de donner quelque élément de réponse à cette hypothèse ;

— lorsque la température ambiante baisse, le gain de poids est arrêté : tout se passe comme si la perte de calories occasionnée par le froid, non seulement freine la lipogenèse, mais stimule la lipolyse. Toutefois, malgré l'énergie libérée par la lipolyse, la température rectale est instable et basse. Comme la consommation alimentaire n'augmente qu'après quelques semaines, au moment où les animaux vont atteindre leur poids minimal, on pourrait penser, à la lumière des travaux de LE MAGNEN J. et coll. que ce moment coïncide avec le niveau maximal de lipolyse. Les calories apportées par l'alimentation peuvent alors être utilisées dans la thermorégulation : nous assistons à une hausse de la température rectale des animaux bien que la température ambiante soit encore basse (juillet).

Il semblerait donc que la nutrition soit une étape secondaire dans la thermorégulation. Or, GELINEO [20] a déjà montré que la consommation d'oxygène externe chez les homéothermes permanents dépend non pas de la température externe, mais d'un rythme interne, probablement endocrinien. L'instabilité thermique étant beaucoup plus accentuée chez les animaux adultes que chez les impubères, on peut envisager un rôle éventuel des hormones sexuelles dans la thermorégulation. Il est toutefois peu probable qu'il en soit ainsi. En effet chez les adultes, la période de reproduction (chez le mâle juillet-janvier ; chez la femelle août-février) qui est caractérisée par une augmentation de l'activité sexuelle et donc du taux circulant des hormones sexuelles correspond à une phase de stabilité thermique. Par contre, une semblable stabilité thermique s'observe chez l'impubère alors que les variations du taux des hormones sexuelles sont certainement très limitées. Il ne nous est donc pas possible de faire une relation de cause à effet entre la stabilité thermique et l'état endocrinien sexuel. Toutefois, il est à noter qu'il y a une différence sexuelle au niveau de la régulation de la température chez l'adulte. Ce fait a déjà été remarqué et étudié chez les Rongeurs (HART -S. [21]). Les mâles ont une température plus stable. Or il est bien connu que le taux

- Temperature rectale.
- - - Consommation alimentaire en g/100g/24 h.
- *—*—* Temperature de la salle.
- - - - - Courbe de poids ♀
- Courbe de poids ♂



des hormones mâles est relativement stable et constant, alors que celui des hormones femelles subit des variations cycliques. D'autre part, les courbes de poids montrent que les mâles accumulent moins de réserves que les femelles et leurs poids varient dans des limites plus étroites. La qualité de la thermorégulation semble donc dépendre beaucoup de la constance du taux d'hormones en circulation. Par ailleurs, nous remarquons aussi que l'instabilité thermique augmente avec l'importance des réserves adipeuses.

IV. **Activité motrice**

Le Microcèbe dort dans la journée et commence à être actif au coucher du soleil. Pour connaître son activité motrice, nous nous sommes servi d'un actographe d'une part, et nous avons fait des observations visuelles d'autre part.

a. *Actographie*

L'animal est introduit dans l'actographe à 16 heures et l'enregistreur est mis en route à 17 heures. Il a été en effet noté que malgré les manipulations et la présence de nourriture dans l'actographe, l'animal testé commence à être actif en même temps que les autres animaux de l'élevage, soit vers 17 heures.

L'enregistreur est arrêté le lendemain à huit heures, moment où tous les animaux sont aussi endormis.

b. *Observations visuelles*

Nous avons choisi les nuits de pleine lune pour entreprendre ces observations. Un côté de la salle d'élevage étant entièrement vitré, la nuit y est sensiblement de la même intensité qu'à l'extérieur. N'ont fait l'objet de mesures précises que deux grandes cages abritant l'une un Microcèbe, et l'autre deux.

Mais l'activité générale dans toute la salle a été approximativement évaluée et notée également. L'observateur est installé pour la meilleure visibilité des cages étudiées, mais le plus loin possible. Toute activité est notée en fonction du temps.

Résultats

a. Actographe

Le nombre total d'enregistrement s'élève à deux cent six qui se répartissent comme suit :

— *de mai à novembre 1971*

- vingt-deux enregistrements sur quinze jeunes (six mâles et neuf femelles), âgés de moins d'un an ;
- trente enregistrements sur vingt-neuf adultes (huit mâles et vingt et une femelle).

— *de janvier à décembre 1972*

- douze enregistrements sur un jeune, âgé d'un an ;
- douze enregistrements sur un adulte.

— *de février 1973 à mars 1974*

- quarante-trois enregistrements sur quatre mâles ;
- soixante et onze enregistrements sur cinq femelles.

— *mars-avril 1975*

- seize enregistrements sur deux mâles et deux femelles.

Rythme nycthéral de l'activité motrice

Tous les enregistrements ont montré que chaque individu a son modèle propre d'activité. Mais on peut en distinguer schématiquement trois types :

- l'activité est étalée tout au long de la nuit : de petites phases d'activité sont alors séparées par de petites phases de repos (*fig. 13*) ;
- l'activité va croissant du coucher du soleil au matin ;
- l'activité est concentrée en deux, trois ou quatre périodes de la nuit séparées par des phases de repos (*fig. 13*).

Mais malgré ces différents modèles, il apparaît une certaine homogénéité pour la dernière partie de la nuit où l'activité est la plus importante. C'est dans le second tiers de la nuit qu'apparaissent les phases d'accalmie. Dans tous les cas, l'activité cesse brusquement sans qu'il y ait décroissance progressive de sa fréquence.

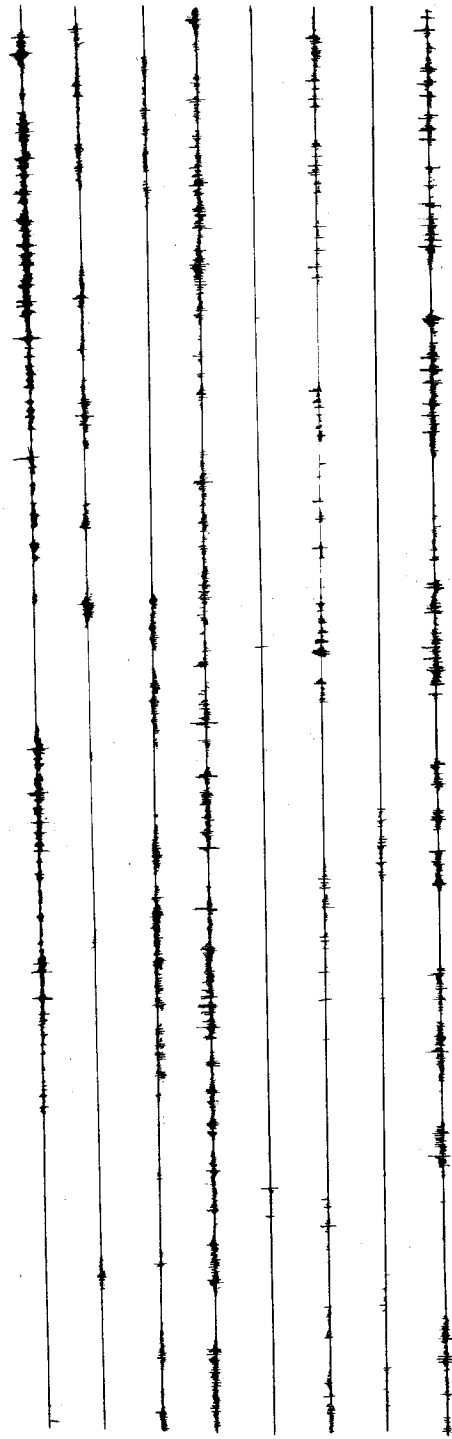


Fig. 13. — Différents types d'octogrammes chez le Microcèbe.

Malgré les variabilités des modèles, nous avons cherché à avoir une idée globale de la répartition de l'activité motrice au cours de la nuit. De l'ensemble de nos enregistrements, il ressort que (fig. 14) :

- l'activité débute entre 17 et 18 heures où elle ne dure que six à sept minutes ;
- elle devient ensuite plus importante et présente trois pics :
 - entre 18 et 20 heures : 15 à 20 minutes d'activité par heure ;
 - entre 22 et 23 heures : 15 à 25 minutes d'activité par heure ;
 - entre 3 et 6 heures : 25 à 35 minutes par heure.

Influence du sexe

En rassemblant d'une part les enregistrements obtenus avec les mâles et d'autre part ceux obtenus avec les femelles (fig. 14), il apparaît que la femelle est plus active que le mâle (cinq heures vingt-cinq d'activité par vingt-quatre heures contre trois heures cinquante par vingt-quatre heures) bien que la répartition de cette activité au cours de la nuit soit sensiblement la même.

Le sexe intervient sur la masse globale d'activité et sur son intensité et non sur la forme de répartition de cette activité au cours de la nuit.

Influence de l'âge (figs 15 et 16)

Quel que soit le moment de l'année où est effectué l'enregistrement, le jeune est plus actif que l'adulte. Cette activité dure cinq heures trente à douze heures par vingt-quatre heures chez le jeune, alors que chez l'adulte, elle varie de deux heures à huit heures.

Influence de la saison

L'activité motrice varie au cours des saisons. Des enregistrements obtenus de février 1973 à mars 1974, il ressort (fig. 17) que de novembre à mai, l'activité est supérieure à cinq heures par vingt-quatre heures, tandis que de juin à octobre, elle est inférieure à quatre heures. C'est en août-septembre que l'activité est la plus réduite : deux heures par vingt-quatre heures.

b. Observations visuelles

Elles confirment exactement les enregistrements actographiques.

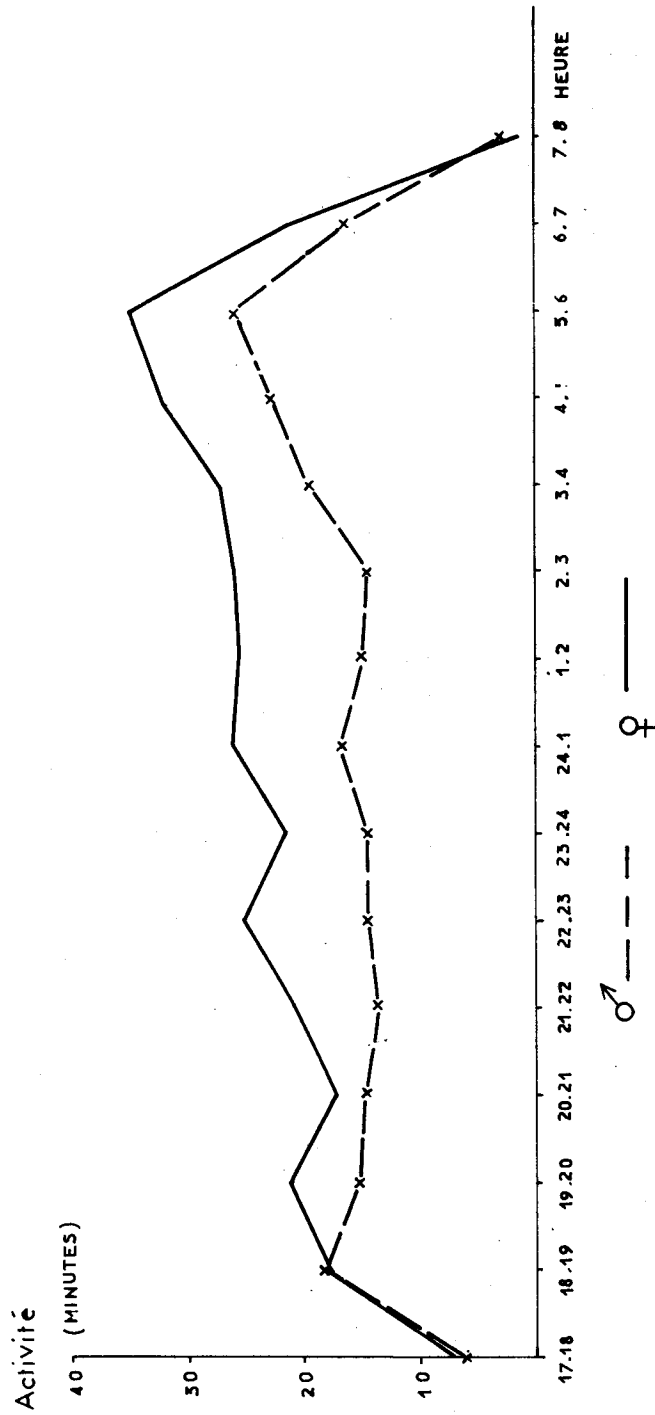


Fig. 14. — Activité motrice du Microcèbe au cours du nycthémère (en minutes/heure)

Discussion

D'après les observations de MARTIN R.-D. [22], le Microcèbe dans son biotope naturel, sort de son nid après le coucher du soleil et y retourne au lever du jour. Nos enregistrements et observations ont montré qu'en captivité, le Microcèbe commence à être actif quand le jour décline (entre 17 et 18 heures), avant qu'il ne fasse nuit. Et son activité se poursuit un peu après le lever du jour (entre 6 et 7 heures).

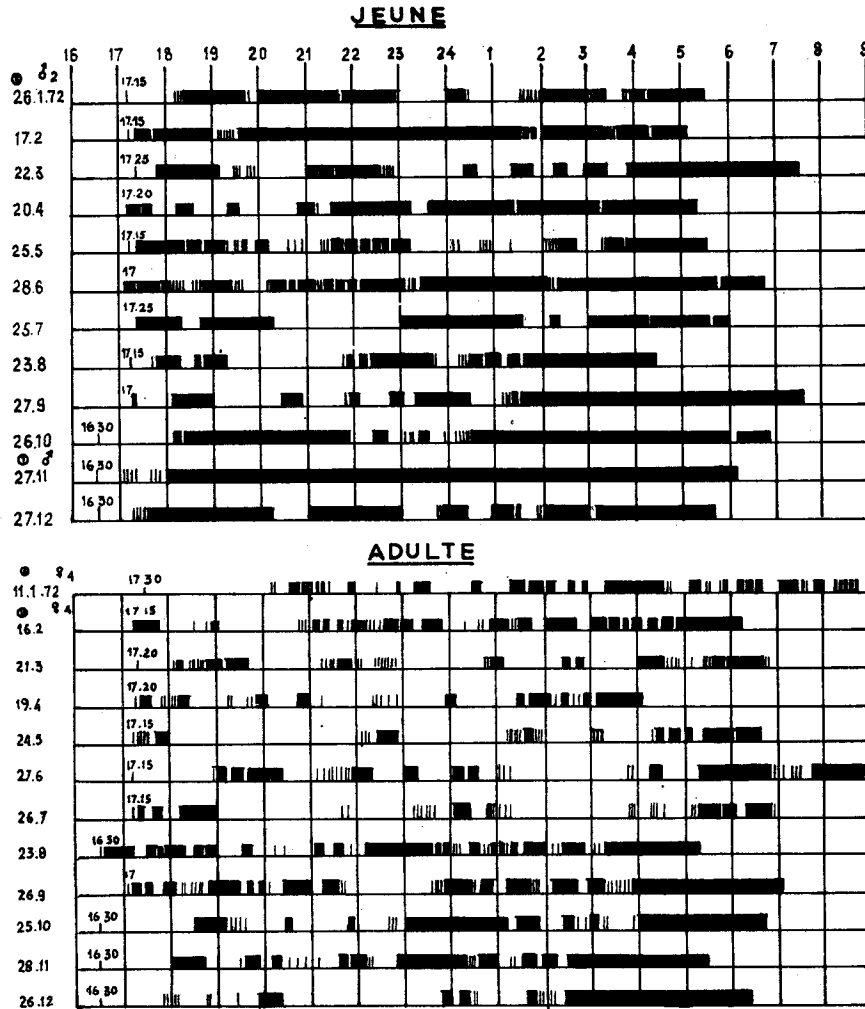


Fig. 15. — Influence de l'âge sur l'activité motrice

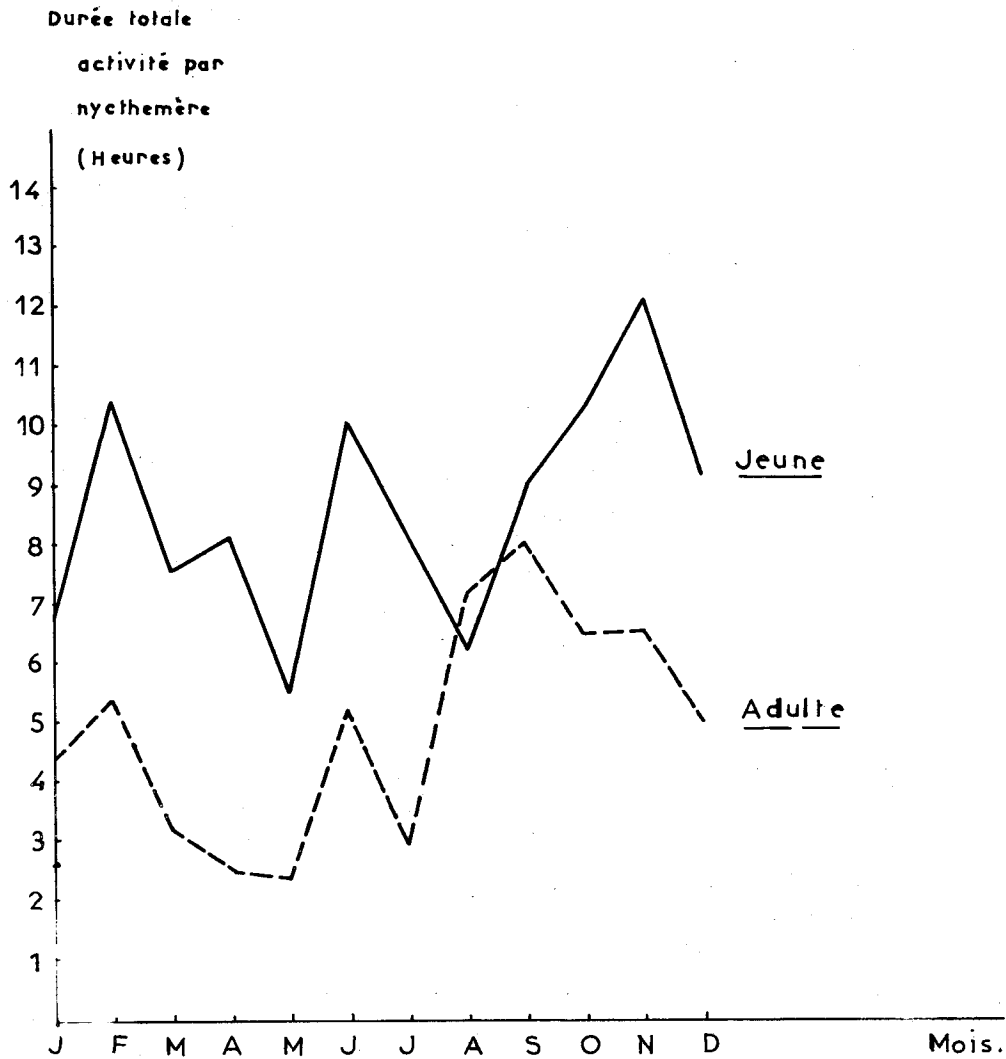


Fig. 16. — Influence de l'âge sur l'activité motrice.

Mais par ailleurs, compte tenu des moyens d'appréciation de l'activité dans la nature et des modèles d'activité variables d'un individu à l'autre, nos résultats semblent concorder avec les observations de MARTIN R.-D. [22] sur le terrain. La captivité ne semble donc pas modifier le déroulement général de l'activité du Microcèbe.

Mais il semble que nos résultats diffèrent de ceux obtenus par PINTO D., DOYLE G.-A. et BEARDER S.-K. [23] en Afrique du Sud, sur des

Microcèbes mis dans des conditions semi-naturelles. La phase obscure allant de 12 à 23 heures, ces auteurs ont observé l'activité motrice à 12 heures (période II), 16 heures (période III) et 22 h 30 (période IV) pendant trente minutes chaque fois. D'après leurs résultats, il semble que l'activité motrice soit aussi importante pendant la période I que pendant la période IV. Pendant les périodes II et III, elle est relativement plus faible.

Or, nos actogrammes comme nos observations visuelles ont montré que l'activité motrice pendant le premier tiers de la nuit est nettement plus faible que dans le dernier tiers.

Cette différence de comportement du Microcèbe trouverait sans doute une explication dans les différences de conditions d'expérimentation (qualité de la lumière par exemple).

— Il existe une différence d'activité entre le mâle et la femelle. Le mâle, de moindre corpulence, a une activité motrice plus faible. Cette différence est observée surtout :

- en juin, où le cycle d'activité sexuelle des mâles a démarré ;
- en novembre, début du deuxième cycle oestrien ;
- en janvier, début du troisième cycle oestrien.

Il semble donc que le complexe neuroendocrinien responsable de la vie sexuelle du Microcèbe chez le mâle diminue l'activité motrice, alors qu'il l'exagère chez la femelle.

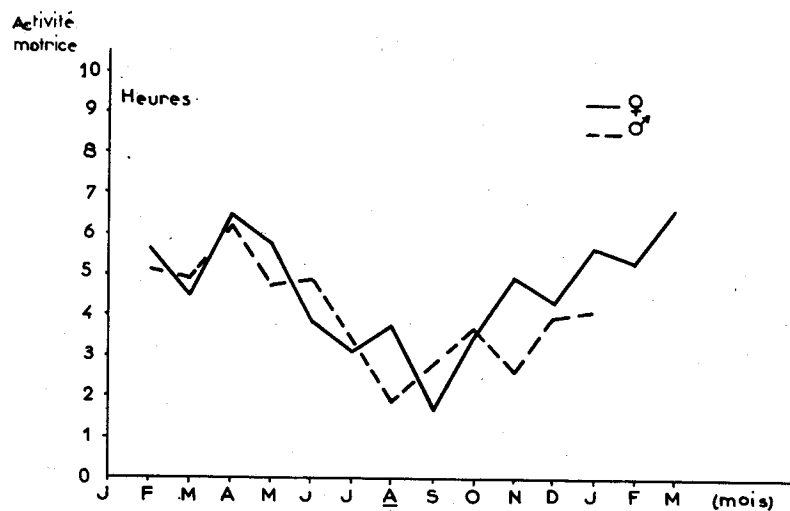


Fig. 17. Influence de la saison sur l'activité motrice

Ces résultats semblent pouvoir être rapprochés des observations faites dans la nature par MARTIN R.-D. [24]. L'étude de la répartition des domaines vitaux y a montré que le domaine des mâles sédentaires est généralement moins étendu que celui des femelles. Ceci impliquerait des déplacements plus réduits, et par conséquent une activité motrice moindre.

Les études de CHARLES-DOMINIQUE P. [24] sur un prosimien africain nocturne, *Galago demidovii*, conduisent aux mêmes constatations. Le Galago mâle est de taille plus grande que la femelle. Et parmi les mâles sédentaires, ce sont les plus gros qui ont des rapports avec les femelles et qui ont de vastes domaines couvrant plusieurs domaines de femelles.

Il semble donc qu'il existe une relation entre déterminisme neuroendocrinien contrôlant la taille de l'animal et son activité motrice.

L'influence de l'âge est la même que ce qui se rencontre dans l'espèce humaine: le juvénile, impubère a une activité motrice beaucoup plus importante que l'adulte.

— Mais ces enregistrements ont surtout permis de chiffrer l'activité motrice au cours des différentes saisons. En effet, il était souvent dit que le Microcèbe présenterait un rythme d'activité saisonnier et qu'il avait une période de léthargie comparable à l'hibernation de certains mammifères des régions tempérées [25, 26, 27, 28]. Or, les auteurs qui ont travaillé sur le terrain (PETTER J.-J., MARTIN R.-D., RUSSELL R.-J.) n'ont jamais observé cette activité réduite ou cette hibernation, pendant la saison fraîche.

Et les enregistrements ont montré qu'effectivement l'activité motrice du Microcèbe varie au cours de l'année: pendant la saison chaude, elle est importante; elle présente un maximum en mars-avril. Puis elle diminue progressivement et atteint un minimum en août-septembre.

L'activité motrice, tout comme les autres aspects du métabolisme présente donc des variations saisonnières. Dans les conditions de température de notre élevage cependant, qui ne doivent pas être bien différentes de celles du biotope d'origine, il n'a jamais été observé d'arrêt total de l'activité ou de phénomène d'hibernation.

Conclusion

Les différents paramètres pris en considération (poids corporel, consommation alimentaire, température rectale, activité motrice) présentent tous des variations rythmiques annuelles. L'accumulation périodique de réserves lipidiques entraînant des oscillations annuelles de la courbe pondérale est un phénomène inéluctable, évoluant toujours dans le même

sens malgré des perturbations externes provoquées (enrichissement de l'alimentation, froid brusque hors saison). Il est ainsi montré l'existence d'une régulation de la courbe pondérale, régulation d'origine endogène essentiellement, puisque l'annulation de la photopériode (séjour à l'obscurité continue) ne supprime pas les variations circanniennes du poids.

La consommation alimentaire varie également au cours de l'année. Ainsi l'abaissement progressif de la température vers la saison fraîche et sèche entraîne d'abord une inhibition de la consommation alimentaire. Ce n'est que lorsque le froid est installé que la consommation alimentaire s'élève et que toute variation négative de la température la stimule.

Les enregistrements de la température rectale montrent que le Microcèbe présente une grande instabilité thermique : de 30 à 38°C de température rectale. Il semble donc être un homéotherme imparfait. Au cours du cycle annuel, cette instabilité thermique revêt deux aspects :

— tout d'abord, le niveau de la température rectale varie au cours de l'année et suit dans ses grandes lignes l'évolution de la température ambiante. Toutefois, un examen plus approfondi montre que la température rectale baisse bien avant que la température ambiante fraîchisse, de même, elle s'élève alors que la température ambiante est encore basse ;

— d'autre part, l'amplitude des variations de la température rectale change au cours de l'année. En été, ces variations sont de faible amplitude, témoignant de la stabilité de la température rectale. En hiver, par contre les variations de la température rectale ont de grandes amplitudes.

L'étude parallèle de la température rectale, de la consommation alimentaire et de la courbe pondérale montre que des relations existent entre ces divers paramètres. En première approximation, il semble que la réaction enregistrée soit au niveau du poids, soit au niveau de la température rectale, résulte d'un bilan énergétique : apport alimentaire, dépense énergétique, mise en réserves. Mais comme les oscillations de la courbe pondérale sont déterminées essentiellement par des facteurs endogènes et suivent invariablement le même rythme, il est vraisemblable que l'évolution des régulations métaboliques soit à l'origine des modifications de la prise alimentaire. Et comme celle-ci constitue la principale source d'énergie de l'organisme, elle est impliquée dans la thermorégulation.

Ces différents aspects du cycle annuel du Microcèbe sont des phénomènes typiques des animaux hibernants. C'est ce qui nous a incité à examiner de plus près la thermorégulation dans la suite de nos travaux.

BIBLIOGRAPHIE

1. BOURLIERE (F.) et PETTER-ROUSSEAU (A.). — Existence probable d'un rythme métabolique saisonnier chez les Cheirogaleinae (Lemuroïdea). *Folia primat.*, **4**, (1966), 249-256.
2. ANDRIANTSIFERANA (R.) et RAHANDRAHA (T.). — Contribution à l'étude de la biologie de *Microcebus murinus* élevé en captivité. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, D, **277**, (1973), 1787-1790.
3. BARNES (D.-S.) et MROSOVSKY (N.). — Body weight regulation in ground squirrels and hypothalamically lesioned Rats: slow and sudden set point changes. *Physiol. Behav.*, **12**, (1974), 251-258.
4. RUBNER (M.). — Die Gesetze des Energieverbrauchs bei der Ernährung. Leipzig, 1902.
5. GASNIER (A.) et MAYER (A.). — Recherches sur la régulation de la nutrition. Part. III. Mécanismes régulateurs de la nutrition chez le Lapin domestique. *Ann. Physiol. physicochim. biol.*, **15**, (1939), 186-194.
- BROBECK (J.-R.). — Food intake as a mechanism of temperature regulation. *Yale, J. Biol. Med.*, **20**, (1948), 545-552.
7. BROBECK (J.-R.). — Food and temperature. In: «Recent progress in hormone research». G. Pincus, Academic Press; New York, 1960, 439-466.
8. CAHN (T.) et HOUGET (J.). — L'influence de l'alimentation sur la production de chaleur. In: «Le comportement des homéothermes vis-à-vis du stimulus froid». *Colloques nationaux du CNRS*, Strasbourg 1955, pages C141-C169.
9. HAMILTON (C.-L.). — Food and temperature. In: *Handbook of Physiology*. Ed. C.F. Code, Baltimore, 1967, section 6, volume I, pages 303-317.
10. APPLEMAN (R.-D.) et DELAUCHE (J.-C.). — Behavioral, physiological and biochemical responses of goats to temperature, 0° to 40°C. *J. anim. Sc.*, **17**, (1958), 326-335.
11. BURTON (A.-C.) et EDHOLM (A.-G.). — *Man in a cold environment*. Ed. Arnold, London, 1955.
12. JOHNSON (R.-E.) and KARK (R.-M.). — Environment and food intake in men. *Sciences*, **105**, (1947), 378-379.
13. BOURLIERE (F.) et PETTER-ROUSSEAU (A.). — L'homéothermie imparfaite de certains Prosimiens. *C.R. Soc. Biol.*, **147**, (1953), 1594-1595.

14. BOURLIERE (F.), PETTER (J.-J.) et PETTER-ROUSSEAU (A.). — Variabilité de la température centrale chez les Lémuriens. *Mém. Inst. Sc. Madagascar*, A.10, (1956), 303-304.
15. HARRIS (N.-R.). — Factors influencing the food intake of a poikilothermic vertebrate, the toad, *Bufo woodhouse fowleri*. *Ph. D. dissertation*. University of Pennsylvania, Philadelphia 1959.
16. ANDRIANTSIFERANA (R.) et RAHANDRAHA (T.). — Variations saisonnières de la température centrale du Microcèbe *Microcebus murinus*. *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, **277**, (1973), 2215-2218.
17. ANDRIANTSIFERANA (R.) et RAHANDRAHA (T.). — Influence de quelques facteurs intrinsèques (espèce, âge, gestation et lactation) sur la consommation alimentaire de *Microcebus murinus murinus* et *Microcebus murinus rufus*. *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, **277**, (1973), 1893-1896.
18. LE MAGNEN (J.) et DEVOS (M.). — Les facteurs métaboliques de l'initiation de la prise d'aliments chez le Rat nourri *ad libitum*. *J. Physiol., Paris*, **61**, suppl. 2, (1969), 340.
19. LE MAGNEN (J.) et TALLON (S.). — Rôle de la synthèse et de la mobilisation des graisses dans le contrôle de la prise alimentaire *ad libitum* du Rat. *J. Physiol., Paris*, **61**, Suppl. 2, (1969), 341.
20. GELINEO (S.). — Organ systems in adaptation: the temperature regulating system. in: *Handbook of Physiology*. Ed. C.F. CODE, Baltimore, 1967, section 4, pages 259-282.
22. HART (J.-S.). — Rodents, in: *Comparative physiology of thermoregulation*. Ed. G. Causey Whittow, Academic Press, New York and London, 1971, VOL. II., p. 125.
22. MARTIN (R.-D.). — Adaptive radiation and behavior of the Malagasy lemurs. *Philosophical. Trans. r. Soc., London, B*, **264**, 862, (1972), 295-352.
23. PINTO (D.), DOYLE (G.-A.) and BEARDER (S.-K.). — Patterns of activity in three nocturnal prosimian species: *Galago senegalensis moholi*, *G. crassicaudatus umbrosus*, and *Microcebus murinus murinus*, under semi-natural conditions. *Folia primat., 21*, (1974), 135-147.
24. CHARLES-DOMINIQUE (P.). — Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808, Prosimii). *Z. Tierpsychol. Beiheft*, (1971), 7-42.
25. KAUDERN (W.). — Einige beobachtungen über die Zeit der Fortpflanzung der madaqassischen Säugetierte. *Ark. Zool.*, **9**, (1914), 1-22.

26. VALLOIS (G.). — Ordre des Primates, in: *Traité de Zoologie, XVII, Mammifères*. Grassé P.-P., Masson et Cie, Paris, 1955, pages 1854-2206.
27. WALKER (E.-P.). — *Mammals of the World*. John Hopkins Press, Baltimore, 1968, VOL. 1, pages 646.
28. KAYSER (C.). — *The physiology of natural hibernation*. Pergamon Press, New York, Oxford, London, Paris, 1961.