

**CONTRIBUTION A L'ETUDE
DE LA THERMOREGULATION CHEZ LE MICROCEBE
(MICROCEBUS MURINUS MILLER, 1777)**

par Rabodo ANDRIANTSIFERANA

Laboratoire de Physiologie animale
EES Sciences, Université de Madagascar
BP 906, Antananarivo

Résumé

Il est montré que dans des conditions bien déterminées de nutrition et de température, le Microcèbe peut présenter, en hiver, un comportement d'hibernant : hypothermie suivie de réveils spontanés.

Par ailleurs, les mesures de consommation d'oxygène ont mis en évidence la dépendance de la thermorégulation de l'évolution des régulations métaboliques.

Abstract

In determined conditions of nutrition and temperature, the Dwarf lemur may show in winter a behavior of hibernator: hypothermia followed by spontaneous arousals.

On the other hand, the measurements of oxygen consumption show that thermoregulation depends on the changes of metabolic regulations.

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

INTRODUCTION

L'étude du cycle annuel du Microcèbe dans une première partie de notre travail [1, 2, 3] a montré que le poids corporel, la consommation alimentaire et la température rectale varient au cours des saisons.

Les variations circanniennes de la courbe de poids sont caractérisées par une accumulation de réserves lipidiques à la veille de la saison fraîche.

Les variations de la consommation alimentaire sont en rapport d'une part avec les variations circanniennes du niveau général de la température rectale et d'autre part avec l'accumulation de réserves.

L'instabilité thermique, surtout accentuée pendant la saison fraîche, est grande : de 30 à 38° de température rectale.

Ces divers phénomènes sont typiques des animaux hibernants. Comme déjà divers auteurs [4, 5, 6] ont laissé entendre que le Microcèbe présentait une certaine torpeur pendant la saison fraîche, nous avons pensé qu'il serait intéressant d'examiner de plus près la thermorégulation.

I. Hypothermie expérimentale

Pour mieux connaître les réactions du Microcèbe au stimulus froid, nous avons entrepris diverses expériences.

A. HYPOTHERMIE EXPERIMENTALE

Technique. Chaque animal est mis dans une cage individuelle en grillage métallique de 32 × 25 × 18 cm, contenant un morceau de bambou en guise de nichoir. Il dispose de nourriture et d'eau. Les cages sont posées sur la paille de la chambre froide maintenue à +7°C ± 0,5 et dans l'obscurité continue. Les animaux sont pesés au début et à la fin de l'expérience.

a. *Expériences réalisées pendant la saison fraîche*

Elles ont eu lieu pendant la phase descendante de la courbe pondérale, du mois de mai au mois d'août. Pendant cette période, les températures rectales sont naturellement basses et variables.

Une première série d'expériences préliminaires entreprises au cours de l'hiver 1971 sur six femelles adultes ont montré que le Microcèbe peut entrer en hypothermie (MARK J., RUMPLER Y., ANDRIANTSIFERANA R., résultats inédits). Lors de cette première série d'expériences, les animaux ont été manipulés tous les jours pour mesurer leur température et pour

apprécier leur état de vigilance ou la profondeur de leur sommeil. La baisse de la température rectale se fait progressivement et lentement (trois jours à plus de huit jours) jusqu'à 28°C, période pendant laquelle les animaux gardent toute leur vivacité. Puis ils passent par une brève période d'engourdissement (un jour) amenant leur température aux environs de 15°C. Quand ils dorment profondément, leur température rectale est égale à la température ambiante. La durée maximale de survie en hypothermie a été de cinq jours.

— En reprenant les expériences au cours de l'hiver 1972, pour perturber le moins possible les processus d'une éventuelle hibernation, nous avons évité de toucher aux animaux pendant leur séjour au froid et nous nous sommes contenté de simples examens visuels. L'ensemble de nos observations est consigné dans le tableau 1.

L'analyse de ce tableau montre que :

— La durée du séjour au froid, nécessaire pour induire une hypothermie varie énormément. Bien que le nombre d'observations soit limité, il semble que moins l'animal est gras, plus il lui faut un séjour prolongé au froid pour entrer en hypothermie. D'autre part, il semble y avoir une différence sexuelle : seuls les deux mâles de cette série d'expériences ne sont pas entrés en hypothermie.

— La période d'engourdissement qui précède le sommeil profond n'est pas toujours observée ; et quand elle est constatée, elle ne dure pas plus de vingt-quatre heures. C'est donc un état fugace.

— Pendant l'hypothermie, la température rectale des animaux est égale à la température ambiante.

— Après leur séjour au froid, même s'ils sont restés bien éveillés et actifs, les animaux ont beaucoup maigri. La perte de poids journalière est de l'ordre de 2 p. 100 chez les animaux qui sont entrés en hypothermie, et de 3 p. 100 chez ceux qui sont restés éveillés. Il semble que les mâles maigrissent plus vite que les femelles. Cette vitesse d'amaigrissement est la même que le séjour au froid soit de cinq jours ou de treize jours.

Nous n'avons jamais observé de réveil spontané. La résistance maximale de l'animal à l'hypothermie étant de cinq jours, pour réveiller l'animal, nous le sortons de la chambre froide le troisième jour d'hypothermie au plus tard.

— Un seul animal a été exposé une deuxième fois au froid. Mais il a succombé, et l'expérience n'a pas été multipliée.

A titre de comparaison, nous avons mis cinq rats (trois femelles et deux mâles) dans les mêmes conditions. Au bout de quinze jours, ils étaient tous encore éveillés et très actifs.

Date de l'expérience	Sexe et numéro des animaux	Durée totale du séjour au froid (jour)	Comportement au froid			Température rectale en °C		Poids en g		Perte de poids journalière en g p. 100	Réaction à la sortie du froid
			Activ. (jour)	Torpour (jour)	Hypot. (jour)	Init.	Finale	Init.	Finale		
30 juin 1972 au 3 juillet 1972	♀ 13/42	3	1		2	35° 5	7° 0	146,7	137,7	2,0	Réveil puis activité normale.
1 juillet 1972 au 5 juillet 1972	♀ 13/2	4	1		3	36° 5	7° 0	126,7	119,5	1,4	Réveil puis activité normale.
14 juillet 1972 19 juillet 1972	♀ 13/41	5	4		1	28° 9	8° 0	96,4	85,0	2,3	Réveil puis activité normale.
14 juillet 1972 au 19 juillet 1972	♀ 13/8	5	1	1	3	31° 0	7° 5	116	104,0	2,0	Partie postérieure gelée. réveil inachevé, mort.

Date de l'expérience	Sexe et numéro des animaux	Durée totale du séjour au froid (jour)	Comportement au froid			Température rectale en °C		Poids en g		Perte de poids journalière en g p. 100	Réaction à la sortie du froid
			Activ. (jour)	Torpour (jour)	Hypot. (jour)	Init.	Finale	Init.	Finale		
14 juillet 1972 au 19 juillet 1972	♂ 13/42	5	5			33° 0	34° 5	89,5	75,0	3,2	Activité normale.
12 juillet 1972 au 18 juillet 1972	♀ 3/5	6	4	1	1	37° 0		146,5	136,0	1,1	Mort.
21 juin 1972 au 30 juin 1972	♀ 3/5	9	7	1	1	31° 9	8° 5	168,3	133,0	2,1	Réveil puis activité normale.
4 juillet 1972 au 17 juillet 1972	♂ 13/1	13	13			38° 1	34° 0	116,8	69,7	3,0	Activité normale.
4 juillet 1972 au 19 juillet 1972	♀ 3/4	15	14		1	37° 9	7° 5	141,0	86,0	2,6	Réveil puis activité normale.

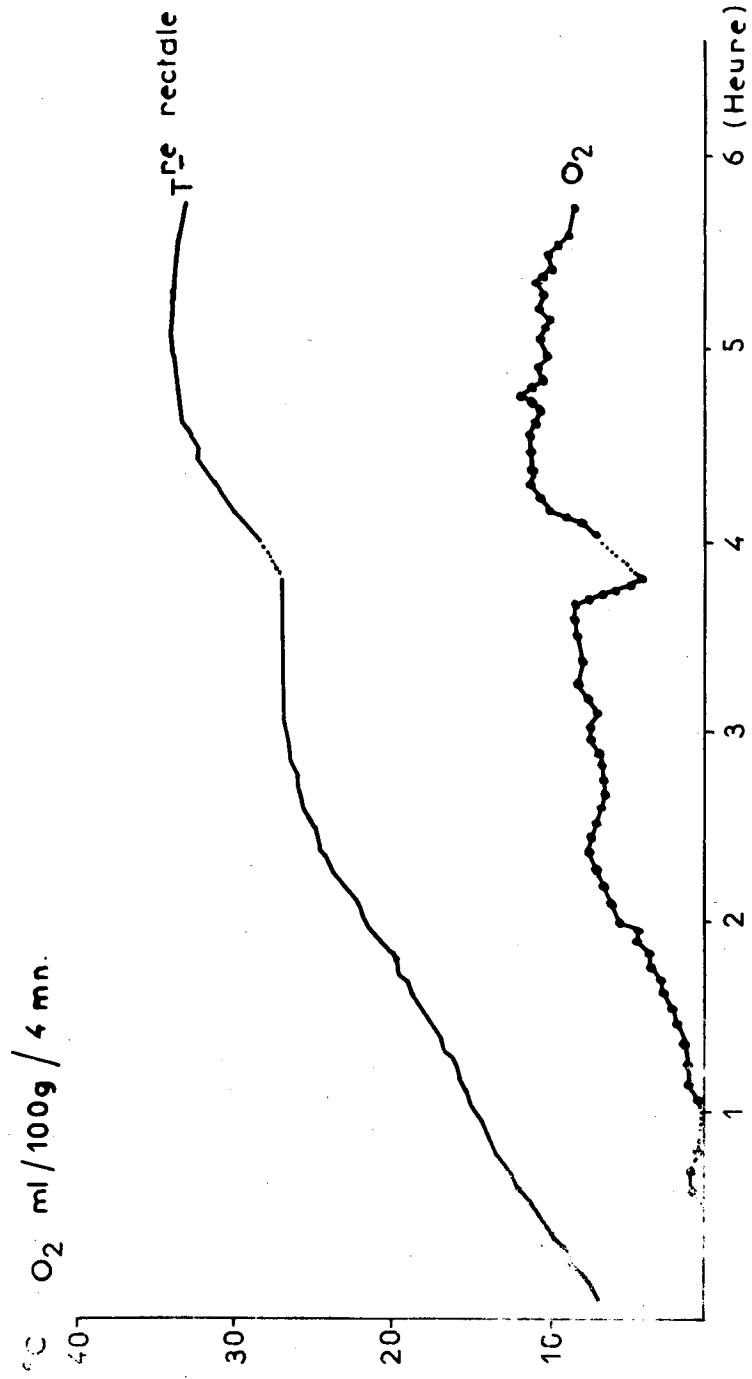


Fig. 1. — Réveil provoqué au cours d'une hypothermie expérimentale.

Processus de réveil (fig. 1)

En même temps que l'observation de l'animal, nous avons mesuré simultanément la température rectale et la consommation d'oxygène

Température rectale

Au moment où on sort l'animal de la chambre froide, sa température rectale est égale à celle de la chambre froide. Au contact de l'air du laboratoire (18-20°C) il se réchauffe: la température rectale s'élève régulièrement jusqu'à 28°C en deux heures. Elle y reste pendant environ une heure. Puis elle s'élève de nouveau progressivement et en une heure atteint un second palier à 34-35°C.

Consommation d'oxygène

Dans l'heure qui suit la sortie de la chambre froide, la consommation est très faible: on assiste à un réchauffement passif lié au gradient de température entre l'animal et le milieu ambiant. Puis l'activité métabolique reprend, la consommation d'oxygène reste constante ou diminue tout le temps que la température rectale ne change pas. Puis elle s'élève de nouveau, parallèlement à la reprise de la hausse de la température rectale. Elle se stabilise lorsque l'animal atteint sa température normale habituelle.

Comportement de l'animal

Lorsque la température rectale est encore basse et que la consommation d'oxygène est imperceptible, l'animal est immobile: de temps à autre seulement, il bâille paresseusement et étire ses membres. La consommation d'oxygène s'élève quand l'animal s'éveille. Elle devient de plus en plus importante au fur et à mesure que l'animal tremble. Les tremblements commencent par la tête, se transmettent au tronc et gagnent en dernier le train postérieur.

La stabilisation de la température et de la consommation d'oxygène à un palier correspond à l'immobilité de l'animal éveillé.

La consommation d'oxygène s'élève rapidement lorsque les tremblements réapparaissent, violents et secouant l'animal. La température rectale s'élève alors jusqu'au palier définitif.

Après ces expériences d'hypothermie, les animaux ont retrouvé leurs activités habituelles immédiatement après le réveil. Leur santé n'a pas été perturbée. Les femelles sont entrées en oestrus à partir du mois de septembre en même temps que les autres Microcèbes femelles du laboratoire, mais seule la n° 3/4 a mis bas.

Discussion

En hiver, le seul séjour au froid entraîne chez le Microcèbe un état d'hypothermie profonde et de léthargie. Cette facilité pour le Microcèbe d'entrer en hypothermie est très remarquable et la différence nettement de l'Homeotherme, le Rat par exemple où on ne peut pas obtenir un état hypothermique spontané. Il est nécessaire d'une part d'inhiber en partie les processus de thermogénèse (suppression du frisson par anesthésie), et d'autre part, il faut réduire la quantité d'oxygène disponible (méthode du confinement [7] ; dans ces conditions, le Rat ne pouvant lutter contre le froid peut entrer en hypothermie. Chez l'hibernant, lors de la mise au froid, l'hypothermie apparaît par un mécanisme fort différent : c'est-à-dire que l'animal ne met pas en jeu ses moyens de lutte contre le froid (frisson, augmentation de la dépense énergétique), et donc entre en hypothermie. Il apparaît que le Microcèbe présente le même type de comportement : mis au froid pendant un temps variable de un à quatorze jours, il maintient sa température corporelle normale ou subnormale, sans doute avec une élévation de métabolisme. Puis spontanément, il doit y avoir arrêté des mécanismes de thermogénèse et par suite, hypothermie.

Un autre aspect rapproche le Microcèbe de l'hibernant : c'est son comportement lors du réveil. Dès la sortie de la chambre froide, il met en jeu les mécanismes de thermogénèse en particulier le frisson. Ce même comportement est typique de l'hibernant vrai (Lérot, Loir, Marmotte) qui se réchauffe (tout en étant léthargique) par le frisson. Toutefois, l'hibernant vrai est susceptible spontanément de se réchauffer bien qu'en étant maintenu froid. Chez nos animaux exposés à une température de 7°C, ce phénomène ne s'est pas manifesté. Et là, par suite, il apparaît une différence nette entre le Microcèbe et l'hibernant. Toutefois, il est possible que la température choisie (7°C) soit trop basse. Nous verrons plus loin qu'à des températures de l'ordre de 15°C, le Microcèbe peut entrer spontanément en hypothermie et présenter alors des réveils périodiques.

Le Microcèbe perd 2 à 3 p. 100 de son poids chaque jour d'exposition au froid. Ces valeurs sont inférieures à celles obtenues chez un hibernant (le Lérot) en hypothermie l'été [8] mais sont nettement plus élevées que celles observées dans l'hibernation d'hiver (de l'ordre de 0,1 à 0,6 p. 100 [9]). Toutefois, dans notre expérimentation, nous avons uniquement à notre disposition le poids initial et le poids final, et donc nous donnons une chute de poids moyenne par vingt-quatre heures qui ne reflète certainement pas l'évolution réelle de la perte de poids lors de l'exposition au froid. Il nous sera nécessaire de contrôler la chute pondérale de l'animal exposé au froid, actif et à température rectale normale, et celle de l'animal léthargique en hypothermie. Il nous paraît fort probable que c'est pendant la vie active en normothermie que la perte doit être élevée. Par contre, en hypothermie, elle doit être très diminuée. L'examen du tableau 1 montre que la perte de poids moyenne semble plus considérable

lorsque la durée de la vie active en normothermie est la plus prolongée. Par suite, le Microcèbe s'apparente encore une fois à l'hibernant par cet aspect-là.

Lors d'une hypothermie, le Microcèbe présente une différence sexuelle qu'on rencontre généralement chez les vrais hibernants : hamster doré [9]. La femelle semble entrer en hypothermie plus facilement que le mâle.

Lors du réveil provoqué, le Microcèbe retrouve l'état physiologique normal en deux étapes. Or l'entrée en hypothermie s'est aussi faite en deux étapes. Et dans les deux cas la stabilisation temporaire de la température rectale a lieu à 28°C. Il est intéressant de rappeler à ce sujet que POPOVIC [10], en étudiant l'autostimulation intracrânienne au cours du refroidissement progressif chez le Rat, a trouvé un palier des réactions stimulatrices pour une température corporelle de 30 à 26°C. La signification physiologique de ce palier est-elle la même chez le Microcèbe et chez le Rat ? Nous ne pouvons pas y répondre pour le moment.

b. Expériences réalisées pendant la saison chaude
(mois de février)

Chez les hibernants vrais, l'entrée en hibernation concomitante d'une intense hypothermie survient à un état endocrinien particulier, caractéristique d'une époque déterminée de l'année. Normalement, l'hypothermie apparaît en automne mais il est possible d'observer aussi des hypothermies en été (phénomène d'estivation [11, 12, 13]).

Si chez le Microcèbe, l'hypothermie expérimentale facilement réalisable en hiver est une manifestation de la capacité d'hiberner, peut-on encore l'obtenir aussi facilement en été, ce qui le rapprocherait encore des hibernants vrais ?

Nous avons donc repris les expériences d'exposition au froid alors que les microcèbes sont en pleine accumulation de réserves (phase ascendante de la courbe pondérale) quand leur température rectale est élevée et stable (mois de février).

Malheureusement, il ne nous a été possible de travailler qu'à $4^{\circ}\text{C} \pm 1$, c'est-à-dire à une température nettement plus basse que dans les précédentes expériences.

Sur les dix animaux mis en expérience, un est tombé en léthargie profonde au bout de vingt-quatre heures avec une température rectale égale à 4°C ; un autre au bout de quarante-huit heures et un troisième au bout de soixante-douze heures. Comme la température de la chambre froide est très basse, nous avons sorti les animaux dès constatation de la léthargie profonde. Et nous avons limité la durée du séjour au froid à quatre jours.

Sur les trois animaux endormis, deux ont succombé après le réveil. Il est probable que le choc thermique était trop important. Remarquons que dans la nature, un tel choc ne peut pas se produire.

Les autres animaux, tout en restant vifs, ont quand même présenté une hypothermie. Après quarante-huit heures, leurs températures rectales ont baissé de $5^{\circ}\text{C} \pm 1,1$. Au bout de quatre jours, elles se sont un peu relevées mais restent inférieures de $3,3^{\circ}\text{C} \pm 0,6$ à leurs valeurs initiales.

Donc, même en été, une simple exposition au froid suffit à induire une hypothermie chez le Microcèbe. Cependant les accidents après le réveil laissent penser que pendant cette saison, le Microcèbe s'épuise plus vite au froid et résiste moins bien au choc du réveil.

B. RECHERCHE DE LA TEMPERATURE OPTIMALE POUR UNE HYPOTHERMIE REVERSIBLE SPONTANEMENT

Dans les expériences de séjour au froid faites en hiver et en été, nous avons travaillé à des températures basses ($+7^{\circ}\text{C}$ et $+4^{\circ}\text{C}$) qui ne se rencontrent pas dans la nature, dans les régions où vivent les Microcèbes. Nous nous sommes donc demandé, s'il n'existait pas une température plus élevée à laquelle le réveil spontané est possible.

Techniques

Les expériences ont été réalisées au cours de l'hiver 1974 sur 20 Microcèbes (14 femelles et 6 mâles). Ces animaux ont été répartis par trois dans des cages de $32 \times 25 \times 18$ cm ou par quatre dans des cages de $40 \times 30 \times 27$ cm. Ils disposent d'un morceau de bambou en guise de nichoir et de paille comme litière. Ils reçoivent de la nourriture et de l'eau *ad libitum*, distribuées tous les jours en fin de l'après-midi. La quantité consommée est évaluée quotidiennement. La température rectale est mesurée une fois par semaine à dix heures du matin, de même que le poids.

La chambre froide est éclairée douze heures sur vingt-quatre.

L'expérience a été commencée pour une température de la chambre froide de 15°C . Au bout de six semaines, les animaux n'ayant présenté aucun signe d'engourdissement, nous avons abaissé la température à 12°C . Six semaines à cette température n'ayant encore entraîné aucun signe de diminution d'activité ou de léthargie, nous avons de nouveau baissé la température à 10°C . Malheureusement, au bout d'une semaine, des ennuis d'ordre technique nous ont obligé à arrêter l'expérience.

Résultats (fig. 2)

Température

Une semaine de séjour à 15°C abaisse la température rectale de $36^{\circ}\text{C} \pm 2,1$ à $29^{\circ}\text{C} \pm 6,3$. Mais après, la température remonte progressivement et au bout de six semaines elle est de $34^{\circ}\text{C} \pm 3,0$.

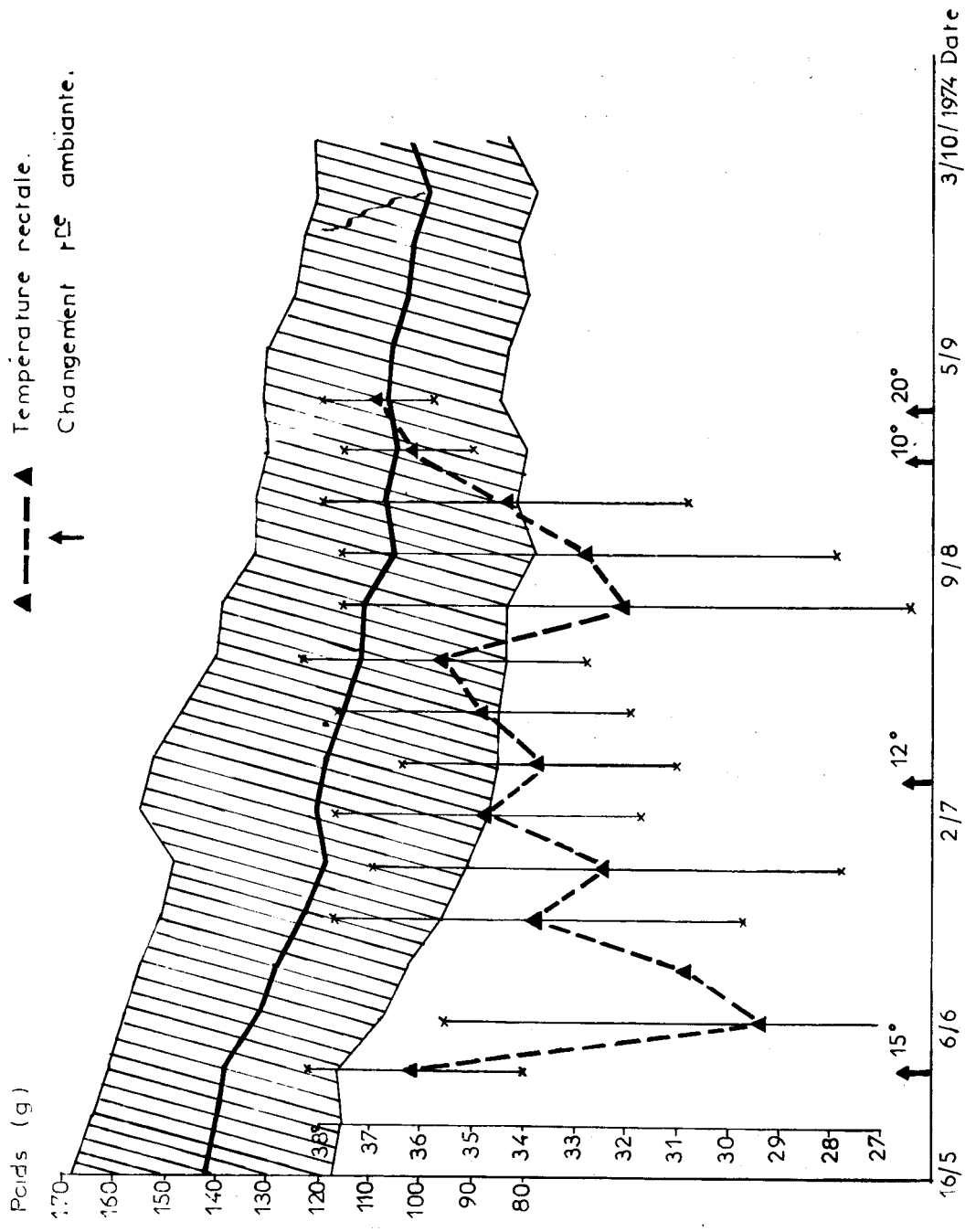


Fig. 2. — Exposition à un froid d'intensités différentes pendant l'hiver : effets sur la température rectale et le poids.

Lorsqu'on abaisse ensuite la température ambiante à 12°, la température rectale des Microcèbes ne descend que d'un degré (de 34⁰⁷ ± 3,0 passe à 33⁰⁷ ± 2,7) la première semaine et continue ensuite la remontée amorcée les dernières semaines du séjour à 15°. C'est à la troisième semaine d'exposition à 12° qu'on note un refroidissement de l'ordre de 3° (de 35⁰⁶ ± 2,8 à 32⁰ ± 5,6). Mais cette hypothermie ne persiste pas car après quatre semaines à 12°, la température s'élève de nouveau pour atteindre 36⁰³ ± 1,3 à la sixième semaine.

Le refroidissement de la température ambiante de 12° à 10° n'a aucune répercussion sur la température rectale des Microcèbes, tout au moins pendant l'unique semaine d'observation (36⁰³ ± 1,3 à 36⁰⁹ ± 1'1).

Donc, si nous récapitulons pour ce qui concerne la température rectale :

— c'est la première exposition à une variation de température qui entraîne la plus importante chute de température rectale (≈ 7°) : de 24⁰⁴ max. et 22⁰⁵ min. (température normale de la saison) à 15° (température de la chambre froide.)

— les variations de température ambiante ultérieures (15°C moins 3°C, puis 12°C moins 2°C), d'amplitude plus faible n'entraînent que des réactions très atténuées ou retardées, bien que le froid soit de plus en plus intense ;

— enfin, si on examine l'allure générale de la courbe de température rectale pendant les treize semaines de séjour en chambre froide, on remarque une remontée progressive après la chute de la première semaine. C'est comme si les animaux s'adaptaient de mieux en mieux au froid.

Discussion

Lors de l'exposition à une température de 15°C, il apparaît une hypothermie spontanée chez le Microcèbe dont la température rectale passe de 36°C à 29°C. Cet animal présente donc un comportement thermique très comparable à celui des Hibernants vrais. Toutefois, chez les Hibernants, il n'est pas rare de constater que la température rectale tend à se rapprocher de la température ambiante. Chez le Microcèbe, la chute thermique est importante, mais nous n'avons jamais observé de température rectale proche de la température ambiante. Malgré tout, il apparaît que la réaction initiale du Microcèbe mis au froid n'est pas de lutter contre le froid, mais plutôt de diminuer sa production calorifique. Il s'agit là d'un comportement très proche de celui des Hibernants. Le Microcèbe, après quelques jours d'exposition au froid, augmente sa thermogénèse et relève donc sa température sans toutefois retrouver son niveau normal. Il y a là un phénomène d'adaptation au froid très intéressant.

II. Variation de la consommation d'oxygène

Afin de mieux apprécier les variations du niveau de métabolisme au cours des différentes saisons et d'avoir ainsi un élément complémentaire pour l'étude de la thermorégulation, nous avons mesuré la consommation d'oxygène.

Les mesures ont été effectuées de janvier à août 1972, c'est-à-dire pendant la période de repos sexuel, et ont porté sur deux mâles et deux femelles. Elles ont été faites le matin à partir de 7 heures, à la température ambiante et ont duré trente à quarante-cinq minutes.

RÉSULTATS

Mâles (fig. 3 et 4)

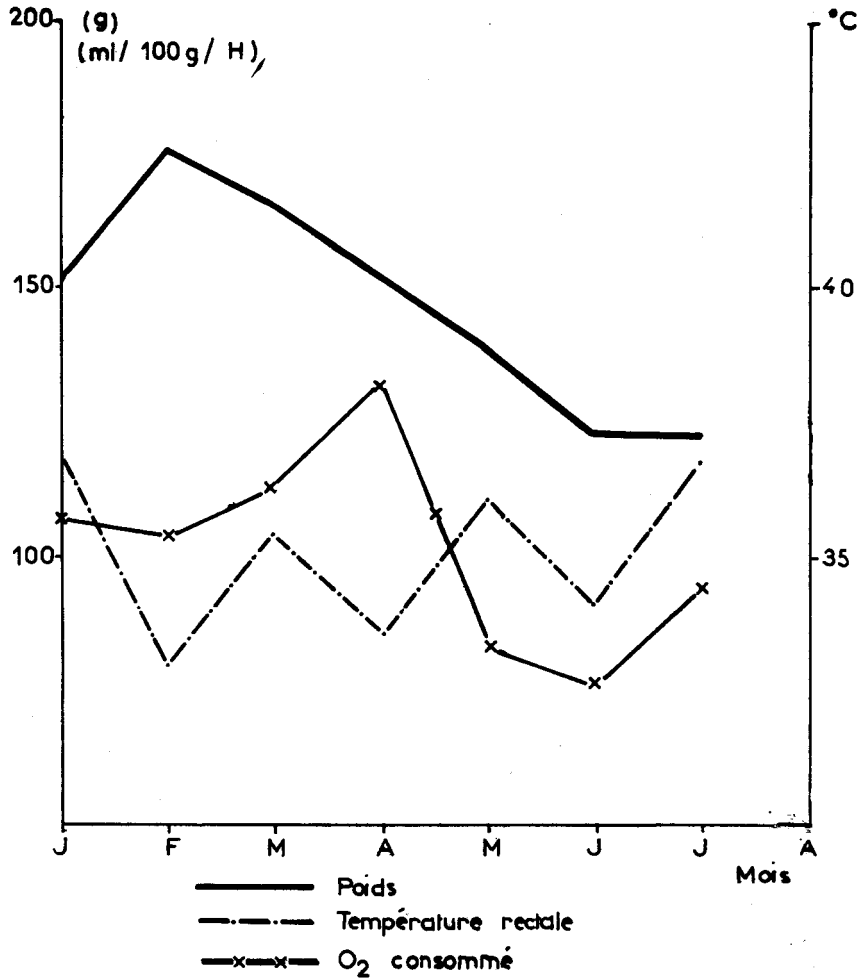


Fig. 3. — Variations de la consommation d'oxygène d'un Microcèbe (n° 15).

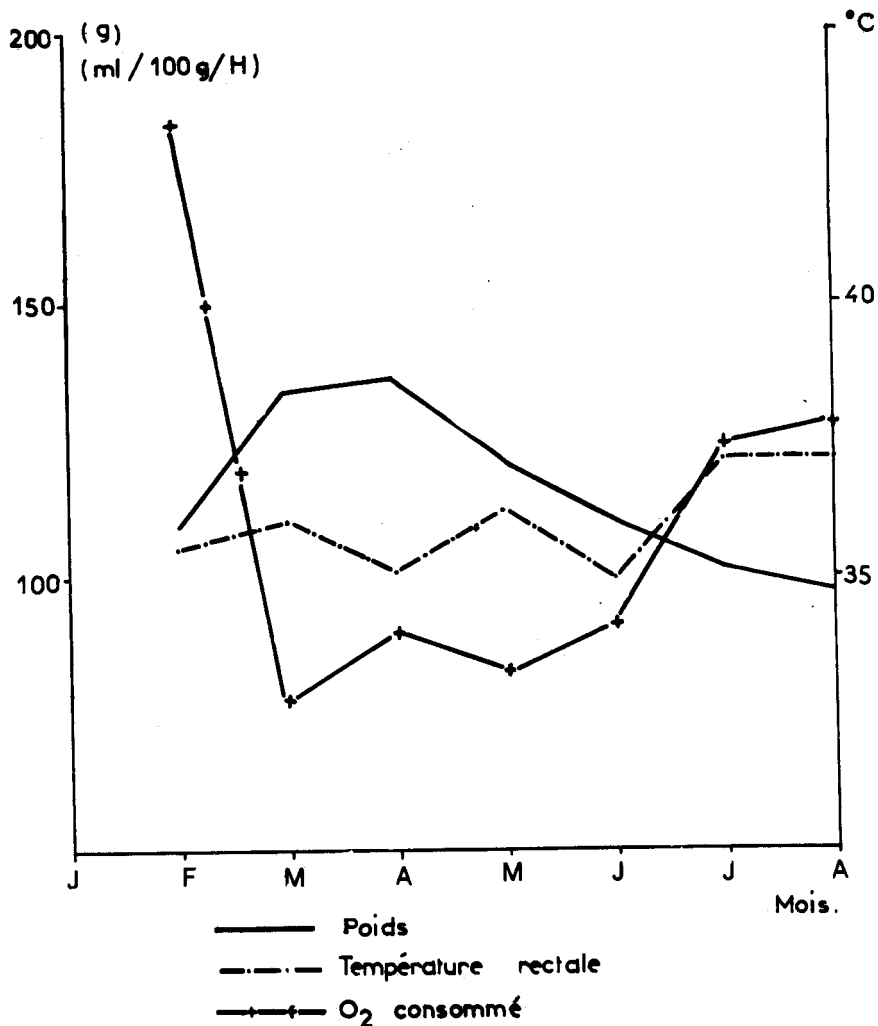


Fig. 4. — Variations de la consommation d'oxygène d'un microcète (n° 39).

En été, pendant que la température ambiante est élevée (janvier-février), et que les animaux accumulent des réserves, la consommation d'oxygène est élevée (1 830 ml/kg/h pour le n° 39 et 1 310 ml/kg/h pour le n° 15). En mars, bien que l'accumulation de réserves continue et que la température ambiante soit encore élevée et stable, la consommation d'oxygène baisse respectivement à 780 millilitres et 820 millilitres.

Par la suite, au fur et à mesure que la température ambiante baisse, la consommation d'oxygène augmente.

Les deux mâles étudiés ont dans l'ensemble le même comportement. La seule différence est que le n° 39 a atteint son poids maximum en avril et le n° 15 en mai.

Femelles

Pendant la période où ont été effectuées les mesures, la consommation d'oxygène a varié de 620 ml/kg/h à 1 125 ml/kg/h pour le n° 23 et de 760 à 1 325 ml/kg/h pour le n° 41, soit approximativement, dans les deux cas, du simple au double.

Pour essayer de comprendre ces variations, voyons leurs rapports avec la courbe pondérale d'une part, la température rectale et la température ambiante d'autre part.

Numéro 23 (fig. 5).

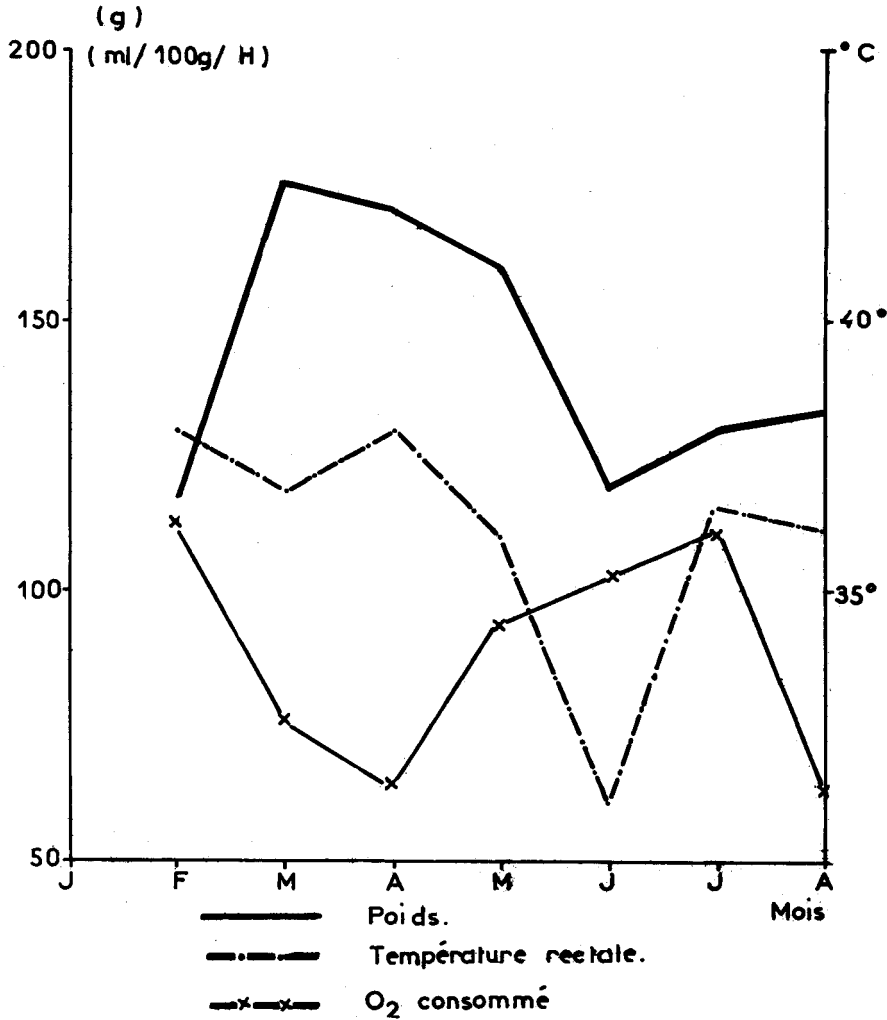


Fig. 5. — Variations de la consommation d'oxygène d'un Microcèbe (n° 23)

En février, alors que la température ambiante est élevée et que l'animal accumule des réserves, la consommation d'oxygène est importante (1 125 ml/kg/h).

En mars, alors que la température ambiante est encore élevée, et que le poids maximal est atteint, la consommation d'oxygène descend jusqu'à 760ml/kg/h.

En avril, lorsque la courbe pondérale amorce sa phase descendante et que la température ambiante commence à baisser, la consommation d'oxygène continue de baisser (640 ml/kg/h).

En mai, l'amaigrissement est important; le refroidissement de l'air se poursuit; la consommation d'oxygène continue à s'élever (1 025 ml/kg/h).

En juillet, le froid s'intensifie, mais la courbe pondérale remonte et la consommation d'oxygène s'élève.

En août, l'air se réchauffe un peu; le poids continue à s'élever; la consommation d'oxygène se réduit énormément (625 ml/kg/h).

Numéro 41 (fig. 6).

Pendant que la température ambiante est élevée et stable, et que la courbe pondérale achève sa phase ascendante, la consommation d'oxygène est constante et assez importante (1 110 ml/kg/h).

Lorsque l'amaigrissement commence, bien que la température ambiante n'ait pas changée, la consommation d'oxygène augmente. Par la suite, au fur et à mesure que l'amaigrissement se poursuit, la consommation d'oxygène s'élève.

Lorsque l'amaigrissement approche de sa fin, la consommation d'oxygène baisse énormément (800 ml/kg/h). Elle ne s'élève ensuite que lorsque l'abaissement total de la température ambiante aura atteint 6°

Discussion

Il semble y avoir rapport :

- d'une part, entre l'état métabolique et la consommation d'oxygène,
- d'autre part, entre la température ambiante et la consommation d'oxygène.

Dans les deux sexes, pendant l'accumulation de réserves, alors que la température ambiante est élevée et stable, que la température rectale baisse, la consommation d'oxygène qui était élevée au début de l'été tend à baisser avant la fin de la période d'engraissement.

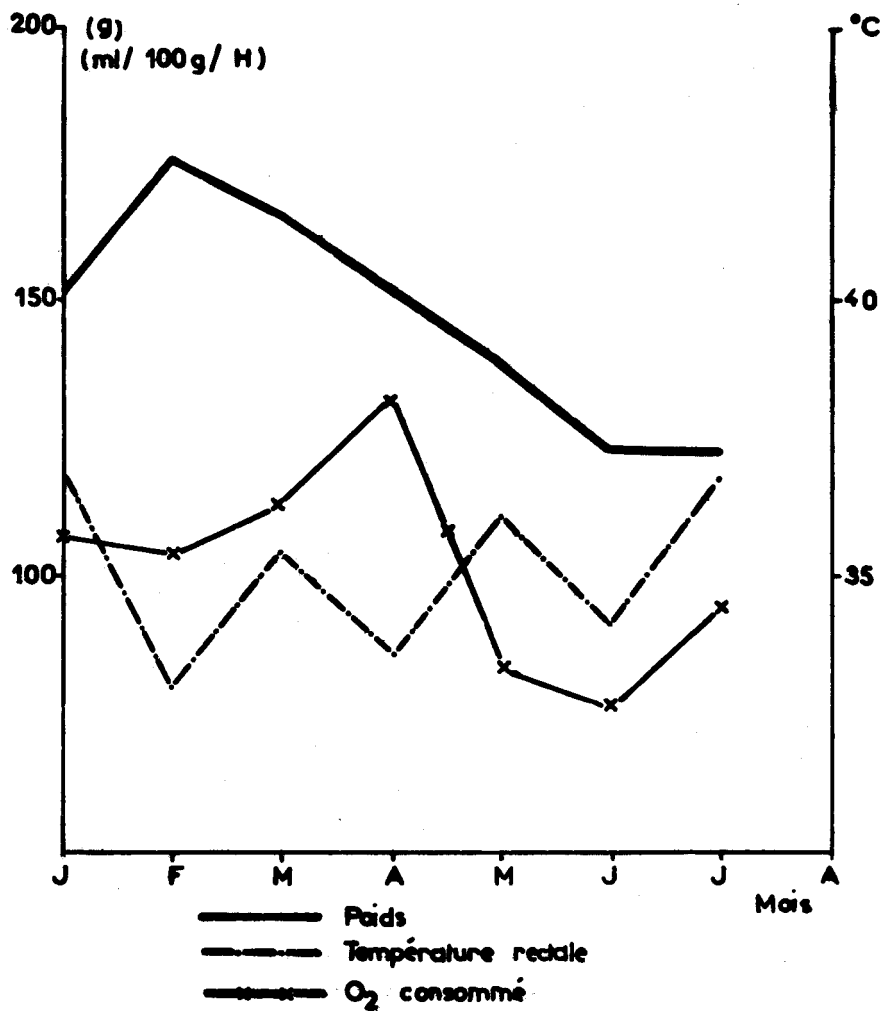


Fig. 6. — Variations de la consommation d'oxygène d'un Microcèbe (n° 41).

Alors que la température ambiante est élevée, la consommation d'oxygène baisse énormément et le poids est sensiblement stationnaire.

Lorsque la température ambiante baisse, la consommation d'oxygène augmente et le poids diminue.

Lorsque la température est basse et stable, que le poids est stationnaire et que la température rectale est instable, la consommation d'oxygène est en général basse.

Il apparaît donc que c'est pendant les périodes de remaniements structuraux (accumulation de réserves ou amaigrissement) et les variations de conditions de milieu (température ambiante) que la consommation d'oxygène est élevée.

Pendant les états d'équilibre (pondéral et thermique associés) la consommation d'oxygène est faible.

De légères différences semblent exister cependant entre les deux sexes :

- chez le mâle, il semble que l'amaigrissement n'est pas accompagné d'une augmentation de la consommation d'oxygène, alors que celle-ci est nette chez la femelle ;
- les femelles atteignent leur poids maximal un peu plus tôt que les mâles (femelles : février-mars ; mâles : avril-mai).

Par ailleurs, il est à remarquer que le Microcèbe peut présenter une température rectale matinale basse aussi bien en été, pendant la phase d'accumulation de réserve, qu'en hiver, pendant la phase d'amaigrissement. De ce fait, l'instabilité thermique se traduisant par une hypothermie s'observe aussi bien en hiver qu'en été. Il ne nous paraît donc pas exclu que le Microcèbe puisse présenter le phénomène d'estivation en été, et d'hibernation en hiver, la première manifestation correspondant à un bespin calorique. C'est le déséquilibre entre l'apport alimentaire et le bilan mise en réserve et dépense énergétique qui explique le déficit calorique conduisant à l'hypothermie.

En effet, en été, pendant la phase d'accumulation de réserves, si la consommation d'oxygène n'est pas augmentée, la température rectale est abaissée. Il semble donc que lorsque l'apport énergétique exogène n'est pas augmenté, les synthèses métaboliques se fassent aux dépens de la thermorégulation. C'est ce qui pourrait être, pensons-nous, à l'origine d'une estivation, bien que celle-ci n'ait pas été effectivement observée.

Cette explication plausible d'une estivation probable semble confirmer celle avancée par AMBID pour le Lérot [13]. Dans leur élevage soumis aux variations habituelles du milieu environnant, AMBID et collaborateurs ont induit la léthargie estivale simplement en privant les Lérots de nourriture, et sans les soumettre au froid. Cette expérience a ainsi montré que le jeûne favorise l'apparition des phases d'hypothermie estivale et leur durée. Par ailleurs, pendant la période de l'année où se manifeste habituellement l'estivation, il y aurait, chez le Lérot, un conditionnement interne de l'animal qui se traduirait sur le plan nutritionnel par une perte relative de l'appétit.

L'amaigrissement paraît être la conséquence de l'accroissement du besoin calorique lié à la diminution de la température extérieure. Il faut remarquer que chez la femelle, l'ampleur des variations des paramètres physiologiques étudiés (variations de poids, instabilité thermique, consommation d'oxygène) est bien plus grande que chez le mâle. Cette observation s'accorde aussi avec le fait que c'est chez la femelle que nous avons pu le plus facilement induire des phases d'hypothermie expérimentale ; le mâle semble avoir une régulation plus stricte et moins susceptible d'écart.

III. Stimulus froid et consommation alimentaire

Nous avons vu que les baisses de la température ambiante dans les conditions naturelles avaient des répercussions sur la consommation alimentaire du Microcèbe, c'est-à-dire que la réaction au point de vue comportement alimentaire diffère suivant l'intensité du stimulus froid. Nous avons alors cherché à connaître avec plus de précision les effets :

- 1° D'un froid intense, à différents moments de l'année ;
- 2° D'un froid de différentes intensités pendant la saison fraîche.

A. EFFETS D'UN FROID INTENSE A DIFFERENTS MOMENTS DE L'ANNEE (FIG. 7)

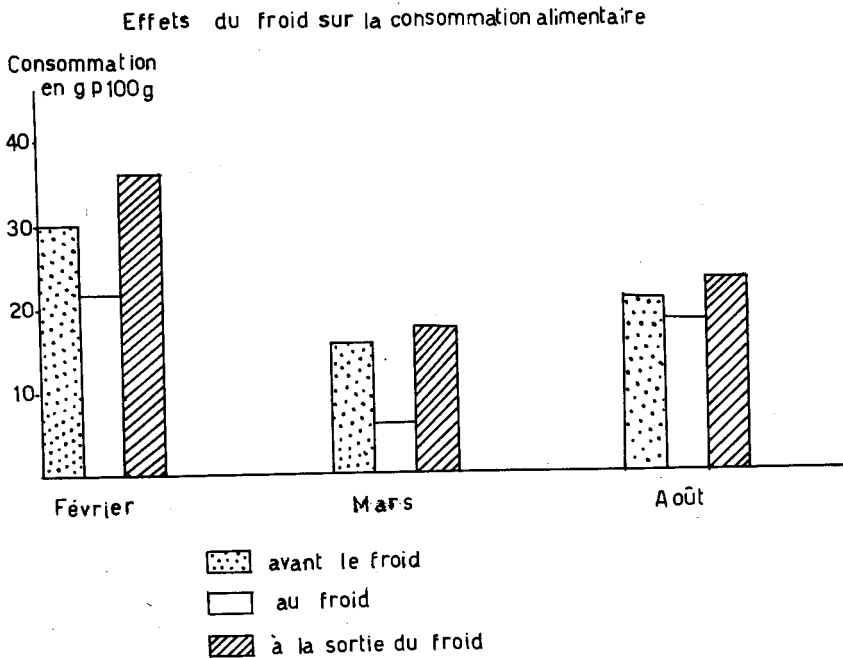


Fig. 7

Les expériences ont été faites en février (été), avril-mai (automne) et août (hiver), et ont porté sur un total de 40 Microcèbes adultes des deux sexes. A titre de comparaison, 14 Rats Wistar adultes ont été placés dans les mêmes conditions.

Les animaux sont mis dans de petites cages de $32 \times 25 \times 18$ cm, soit individuellement, soit par trois. Dans ce dernier cas, ils proviennent de la même grande cage et sont donc déjà habitués à vivre ensemble. La consommation alimentaire est mesurée pendant deux à quatre jours dans ces conditions avant d'introduire les animaux dans la chambre froide à 7°C . Le séjour au froid a été de un à quatre jours. La consommation alimentaire est mesurée pendant tout le séjour au froid pendant les trois jours qui suivent la sortie du froid. Dans certaines expériences, le poids corporel et la température rectale ont été également mesurés quotidiennement.

Les résultats confirment d'abord que la consommation alimentaire varie au cours des saisons : de l'ordre de $30 \text{ g}/100 \text{ g}/24 \text{ h}$ en février, elle passe à $16 \text{ g}/100 \text{ g}/24 \text{ h}$ en avril-mai et en août.

Le transfert des animaux dans la chambre froide entraîne dans tous les cas une baisse de la consommation alimentaire. La différence est significative en février ($0,05 > t > 0,02$) et en avril-mai ($0,001 > t$) mais non significative en août.

Dès qu'on sort les animaux du froid, la consommation alimentaire augmente et retrouve le niveau initial (en mai et août) ou les dépasse (en février).

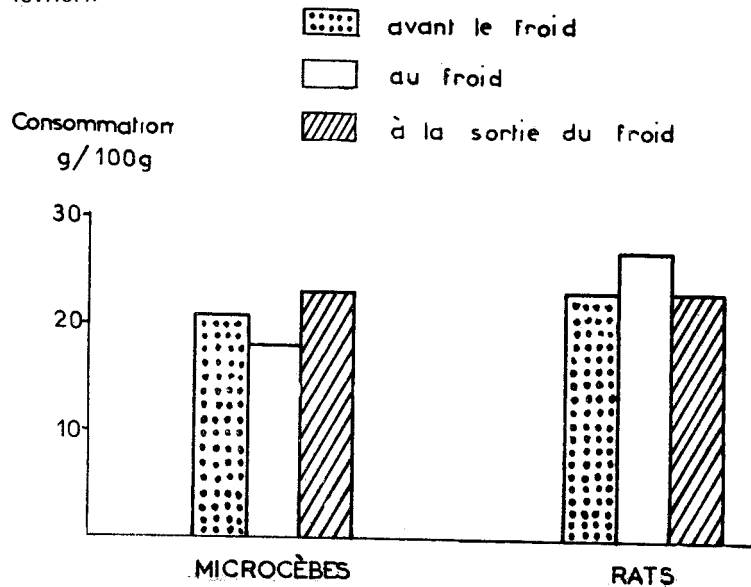


Fig. 8. — Effets du froid sur la consommation alimentaire en août (hiver).

Les Rats mis dans les mêmes conditions augmentent légèrement leur consommation au froid. Mais la différence n'est pas significative. Le retour à la température initiale ramène la consommation alimentaire à son niveau initial (Fig. 8).

Le froid a donc une action directe sur la consommation alimentaire. Mais le comportement du Microcèbe diffère de celui du Rat.

Selon MAYER [14], chez les Homéothermes, la première réaction à un froid intense et soudain est une inhibition de l'appétit. Ce n'est que dans un deuxième temps que la consommation est stimulée, puis ajustée aux besoins énergétiques dictés par les conditions de température ambiante. Dans nos expériences, nous assistons d'emblée chez le Rat à la deuxième phase de la réaction, d'ailleurs de faible amplitude. Chez le Microcèbe au contraire, la phase primaire d'inhibition de l'appétit par le froid est relativement longue.

Il semble donc qu'en été, lors de l'exposition au froid, le Microcèbe ne se comporte pas comme un homéotherme. L'hiver, comme son niveau de consommation peut être bas, l'exposition soudaine à un froid intense paraît ne plus modifier les quantités d'aliments consommés.

L'alimentation constitue la source première de calories. Si elle est réduite et que les déperditions caloriques sont constantes ou accrues, soit la température rectale va s'abaisser, soit le poids de l'animal va diminuer.

L'inhibition de l'appétit par le froid peut être considérée comme une première étape dans l'établissement de l'hypothermie chez le Microcèbe.

Puisque cette inhibition de l'appétit est la première réaction des Homéothermes au froid intense, sa durée plus prolongée chez le Microcèbe trouverait-elle une explication dans une différence de sensibilité ou de réactivité du système nerveux, qui lui permettrait d'adopter dans certaines conditions extrêmes un comportement du type hibernant ?

B. EFFETS DE L'INTENSITÉ DU FROID SUR LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE EN HIVER (FIG. 9)

Au cours de la recherche d'un thermopréférendum pour une éventuelle hibernation, nous avons également suivi l'évolution de la consommation alimentaire.

L'entrée dans la chambre froide (donc le passage d'une atmosphère de 24°4 max — 22°5 min. à 15°) entraîne la première semaine une baisse de la consommation alimentaire de 35 p. 100. Mais dès la deuxième semaine de séjour à cette température, la consommation s'est accrue de 46 p. 100 par rapport à sa valeur initiale. Elle se stabilise à ce niveau tant que la température ambiante reste constante.

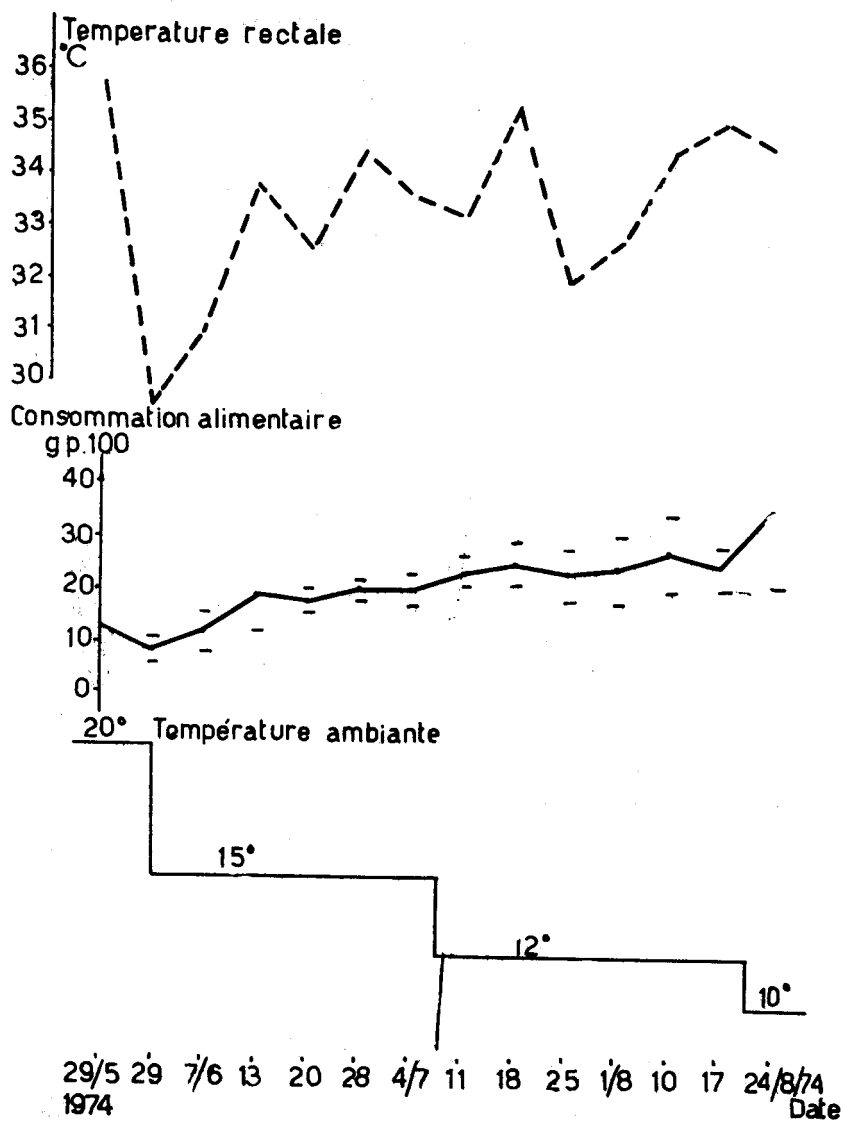


Fig. 9. — Effets de l'exposition à un froid de différentes intensités en hiver sur la consommation alimentaire.

Mais par la suite, chaque variation négative de température (-3° d'abord, puis -2° ensuite) entraîne une stimulation de la consommation alimentaire.

Or, rappelons qu'en étudiant la consommation alimentaire au cours du cycle annuel [1, 3], nous avons vu exactement à la même époque de l'année, qu'un abaissement progressif de la température d'assez faible

intensité (5°C) a eu pour conséquence une inhibition de la consommation alimentaire. Toujours dans les conditions naturelles, les refroidissements ultérieurs ont aussi entraîné une stimulation de la consommation alimentaire. Il semble donc :

- que la réaction du Microcèbe au stimulus froid dépende en premier lieu de l'époque de l'année, donc de son état physiologique et métabolique ;
- que l'intensité absolue du stimulus froid, à partir d'un certain seuil, n'intervienne pas ;
- que la durée d'application de ce stimulus (lente et progressive dans les conditions naturelles, soudaine et d'emblée intense au cours de l'expérimentation) n'influe pas sur le sens de la réponse au niveau du comportement alimentaire.

Il ressort de toutes ces observations que c'est l'inhibition primaire de la consommation alimentaire par le froid qui est susceptible de conduire le Microcèbe à l'hypothermie. Mais comme assez rapidement, il s'adapte au froid en augmentant sa consommation alimentaire comme les Homéothermes, pour induire un comportement d'hibernant, il faudrait réduire ou supprimer l'apport alimentaire.

Donc il faudrait qu'à une époque bien déterminée de l'année qui correspond à la phase d'amaigrissement rapide et probablement à une lipolyse, le Microcèbe soit capable d'hiberner, mais à condition d'y être contraint par manque de nourriture. C'est ce qui nous a conduit à entreprendre les expériences suivantes.

IV. Jeûne et température rectale

L'étroite relation entre la consommation alimentaire et la température rectale, observée au cours du cycle annuel [1, 3] a été confirmée par les expériences d'exposition au froid. Mais pour mieux distinguer les rôles respectifs de la température et de l'alimentation dans la thermorégulation, nous avons entrepris des expériences de jeûne.

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Les expériences ont été réalisées à différents moments de l'année de façon à avoir des animaux se trouvant dans des états métaboliques différents :

- *février* (été) : animaux en cours d'engraissement ;
- *mars-avril* (changement de saison : fin de l'été) : animaux au maximum d'engraissement ;

— août (hiver) : animaux en cours d'amaigrissement.

La température est prise la veille de la mise à jeûne et pendant la durée du jeûne. Pour plus de sécurité, un lot témoin est aussi suivi de la même façon.

L'ensemble des observations a porté sur 39 Microcèbes adultes des deux sexes.

Les résultats sont consignés dans le tableau suivant.

Epoque \ Baisse de température rectale	1 ^{er} jour $t_0 - t_1$ °C	2 ^e jour $t_0 - t_2$ °C	3 ^e jour $t_0 - t_3$ °C
Février (été)	2,2 $0,02 < t < 0,05$		
Mars (fin été)	0,5 $0,30 < t < 0,50$	1,4 $0,02 < t < 0,05$	1,1 $0,05 < t < 0,10$
Avril (fin été)	0,8 $t < 0,001$	0,8 $0,02 < t < 0,05$	
Août (hiver)	4,3 $0,001 < t < 0,01$	1,4 $0,10 < t < 0,20$	
t_0 = température le jour de la mise à jeûne ; t_1 = température après 24 heures de jeûne ; t_2 = température après 48 heures de jeûne ; t_3 = température après 72 heures de jeûne.			

Ce tableau montre que dans tous les cas, après vingt quatre heures de jeûne, tous les animaux ont leur température rectale abaissée.

— L'amplitude de la chute varie suivant l'époque de l'année ou est réalisée l'expérience. En été, la baisse est de 2,2°C. En mars-avril, elle est seulement de 0,5 à 1,6°. En hiver, elle atteint 4°3. La variabilité de l'amplitude de la chute en hiver (de 1,6° à 7,6°) nous a incité à examiner de près l'état métabolique des animaux. Il apparaît ainsi que ce sont les animaux ayant atteint leur poids minimum et se trouvant à un niveau pondéral stable, qui ont les plus faibles variations de température rectale.

— Dès le deuxième jour, la température rectale remonte ; et le troisième jour, elle atteint le niveau initial.

Discussion

Ces expériences de jeûne ont montré l'étroite relation entre la température rectale et l'alimentation. De telles relations ont déjà été mises en évidence et étudiées chez un hibernant, le Lérot [8].

Par le jeûne, l'animal est obligé de brûler ses réserves. C'est pourquoi l'état métabolique de l'animal devrait intervenir sur l'amplitude de sa réaction. En hiver, l'amaigrissement des animaux montre qu'ils utilisent leurs réserves adipeuses sous l'effet du froid. Lorsqu'à ce moment-là le jeûne s'y ajoute, la production de chaleur deviendrait insuffisante et la température rectale baisse. Toutefois, il faut souligner le fait apparemment paradoxal que ce sont les animaux les plus maigres (ou plus exactement ayant achevé leur amaigrissement) qui abaissent le moins leur température.

Cependant, à la fin de l'été, lorsque les animaux ont achevé d'accumuler leurs réserves adipeuses, ils semblent mieux résister au jeûne : c'est à ce moment que la baisse de température rectale consécutive au jeûne est la plus faible.

De ces observations, il ressort que la qualité ou l'efficacité de la thermorégulation paraisse dépendre avant tout de l'état métabolique. Lorsque les remaniements métaboliques sont intenses (lipolyse en hiver ou lipogenèse en été), les moyens dont pourraient disposer les mécanismes thermorégulateurs seraient limités. Mais lorsque le métabolisme représente un équilibre, une certaine stabilité, les mécanismes thermorégulateurs peuvent fonctionner au maximum.

Par ailleurs, comme c'est surtout le premier jour que le jeûne induit une baisse de la température rectale, indice d'une diminution de la production calorifique, il semble que les mécanismes thermorégulateurs soient lents à se mettre en action.

Mais comme dès le deuxième jour de jeûne, la température rectale tend à remonter, donc que la production calorifique s'accroît, cela suggère qu'un nouvel équilibre neuroendocrinien s'établit à la suite de l'agression due au jeûne.

V. Effets combinés du froid et du jeûne

Après avoir vu d'une part que c'est l'inhibition primaire de la consommation alimentaire par le froid qui pourrait conduire le Microcèbe à l'hypothermie, et d'autre part, qu'il existe une étroite relation entre la température rectale et l'alimentation, nous avons entrepris des expériences combinant le froid et le jeûne.

Ces expériences ont été réalisées au mois de mai, c'est-à-dire :

- au début de la baisse de la température ambiante ;
- pendant la phase d'amaigrissement rapide des Microcèbes.

Treize Microcèbes adultes (10 femelles et 3 mâles), répartis dans des cages individuelles comme dans les expériences d'hypothermie, ont été exposés à une température de 15°C (chambre climatisée), et à une photopériode naturelle. Aucune nourriture n'est donnée ; mais les animaux disposent d'eau *ad libitum*.

Pour perturber le moins possible les animaux, nous nous sommes contenté d'examens, en début de matinée et en fin d'après-midi.

Pour suivre leur comportement la nuit, de la poudre blanche est répandue à l'entrée de chaque nichoir. Par ailleurs, un animal a été placé dans l'actographe.

Après deux semaines de séjour dans ces conditions, la température a été prise : à 9 heures et à 17 heures.

Résultats (fig. 10).

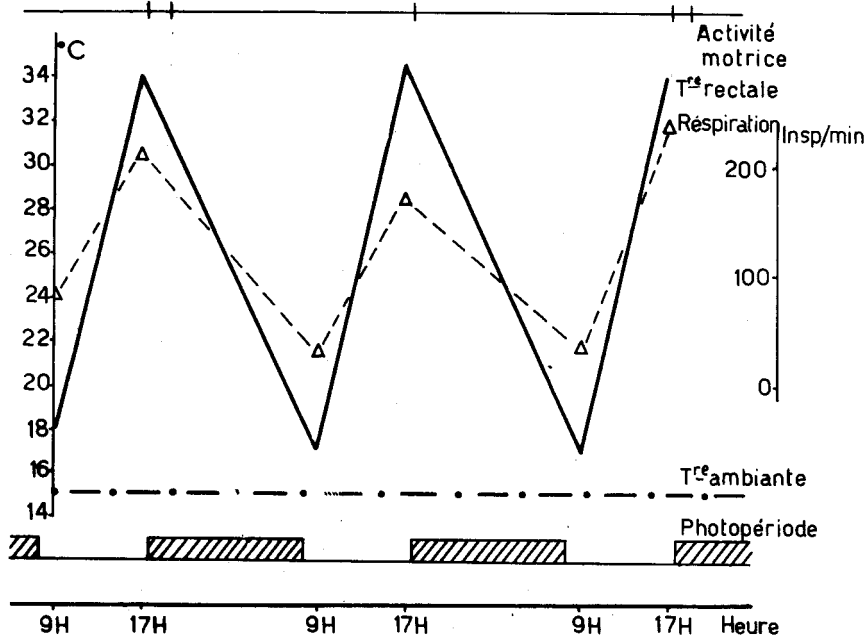


Fig. 10. — Effets combinés du jeûne et du froid (15° C) sur le Microcèbe.

Dès le lendemain de l'exposition au froid combiné au jeûne, les Microcèbes présentent dans la matinée la posture caractéristique des animaux hypothermiques : enroulé en boule, immobile. Cette posture est différente de celle qu'ils prennent pendant leur sommeil journalier où ils sont plus redressés. En fin d'après-midi, les animaux sont pour la plupart éveillés, mais inactifs.

Le dérangement de la poudre devant le nichoir, le cristalliseur d'eau retrouvé au fond du nichoir témoignent d'une activité nocturne. Les actogrammes cependant montrent que cette activité est bien réduite: seulement de l'ordre d'une heure trente par nycthémère.

Les mesures de température ont montré que dans la matinée, les animaux roulés en boule, engourdis, dont les mouvements sont très lents quand on les touche, ont une température rectale de 17° à 18°C (9 animaux sur 13). Leur respiration est de 28 par minute. Par ailleurs trois d'entre eux avaient la respiration de Cheyne-Stokes.

Trois animaux qui ont esquissé une réaction de défense et ont poussé de faibles cris lors de leur manipulation avaient une température comprise entre 18°5 et 20°.

En fin d'après-midi, lorsque les animaux sont éveillés, vifs, mais immobiles, leur température est de l'ordre de 34°.

L'expérience a duré 26 jours (du 14 mai au 9 juin 1975). Un mâle a été trouvé mort le 5 juin. Les autres animaux ont parfaitement résisté et ont retrouvé leur activité normale après l'arrêt de l'expérience.

Donc il est possible d'induire chez le Microcèbe :

- une instabilité thermique de grande amplitude ;
- une alternance de léthargie et d'éveil.

Or, entrée spontanée en léthargie suivie d'un réveil spontané sont caractéristiques des hibernants. Dans notre expérimentation, la léthargie est de courte durée (inférieure à 10 h/24 h), sans doute du fait de la faible intensité du froid

Conclusion

Cette étude a montré que dans des conditions bien déterminées (privation de nourriture combinée au froid pendant la saison fraîche), le Microcèbe peut présenter un comportement d'hibernant: hypothermie suivie de réveils spontanés.

Il semble donc que le Microcèbe soit un intermédiaire entre les vrais hibernants et les homéothermes.

Les mesures de consommation d'oxygène confirment les conclusions tirées de l'étude du cycle annuel: les remaniements structuraux (accumulation de réserves ou amaigrissement) sont des phénomènes inéluctables, se faisant même aux dépens de la thermorégulation. Elles soulignent d'autre part la dépendance de la thermorégulation de l'évolution rythmique des régulations métaboliques.

C'est pourquoi, nous nous proposons dans la suite de nos travaux :

— l'étude du rôle des hormones dans le déterminisme de l'accumulation et de la mobilisation des graisses, et donc indirectement dans la thermorégulation ;

— et l'étude, au cours du cycle annuel et lors d'expériences d'hypothermie, de la régulation hormonale de la lipolyse et de la lipogenèse des cellules adipeuses isolées

BIBLIOGRAPHIE

1. 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.
2. ANDRIANTSIFERANA (R.) et RAHANDRAHA (T.). — Variation saisonnière du choix alimentaire spontané chez *Microcebus murinus*. *C.R. Acad. Sc. Paris, D*, **277**, (1973), 2025-2028.
3. 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.
4. KAUDERN (W.). — Säugtiere aus Madagaskar. *Ark. Zool.*, **9**, (1915), 1-101.
5. KAUDERN (W.). — Einige beobachtungen über die Zeit der Fortpflanzung der madagassischen Säugtiere. *Ark. Zool.*, **9**, (1914), 1-22.
6. RUSSELL (R.-J.). — Body temperatures and behavior of captive Cheirogaleids. In : « Lemur biology ». *Tattersall I. and Sussman R.W. Eds*, Plenum Press, New York, 1975.
7. GIAJA (I.). — Léthargie obtenue chez le Rat par la dépression barométrique. *C.R. Acad. Sc., Paris, D*, **210**, (1940), 80-82.
8. LACHIVER (F.) et KAYSER (C.). — Hypothermie et hibernation : effet du jeûne et du séjour au froid sur l'induction d'une hypothermie profonde chez un hibernant en été. *C.R. Soc. Biol.* **152**, (1958), 1807-1809.
9. KAYSER (C.). — The physiology of natural hibernation. *Pergamon Press*, New York, Oxford, London, Paris, 1961.
10. POPOVIC (P.). — Conditionnement instrumental du Rat en hypothermie. Thèse de Doctorat d'Université. Toulouse 1966.

11. AGID (R.), AMBID (L.), LAPORTE (P.) et SICART (R.). — Estivation du Lérot (***Ellomys quercinus* L.**). *C.R. Acad. Sc. Paris, D*, **260**, (1965), 677.
12. LAPORTE (P.). — *Quelques facteurs de variations du glycogène hépatique et de la glycémie chez un hibernant (***Ellomys quercinus* L.**)*. Thèse de spécialité, Toulouse, 1965.
13. AMBID (L.). — *Modifications métaboliques en relation avec l'hibernation et les réveils périodiques du Lérot (***Ellomys quercinus* L.**)*. Thèse Doctorat d'Etat, 1971.
14. MAYER (J.). — General characteristics of the regulation of food intake. In: *Handbook of Physiology*. Ed. C.F. Code, Baltimore, 1967, section 6, vol. I, 3-9.