

**Test de divers modèles d'horloge endogène contrôlant les rythmes d'activité reliés à la photopériode et à l'alimentation chez un poisson.**

Thèse présentée à  
la Faculté des Études Supérieures et de la Recherche de l'Université de Moncton  
pour l'obtention du grade de Maîtrise es Sciences (M.Sc.)

par  
Martin Laguë, B.Sc.

Département de Biologie  
Université de Moncton

1999 ©



National Library  
of Canada

Acquisitions and  
Bibliographic Services

395 Wellington Street  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

Bibliothèque nationale  
du Canada

Acquisitions et  
services bibliographiques

395, rue Wellington  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

*Your file* *Votre référence*

*Our file* *Notre référence*

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-47266-3

**Canada**

Je dédie ma thèse

À mes parents  
André et Cécile Laguë  
Pour m'avoir encouragé à poursuivre mes études.

## Résumé

La photopériode est reconnue comme étant le principal agent entraînant l'activité journalière chez les poissons, mais des recherches récentes indiquent que les cycles journaliers de disponibilité de la nourriture peuvent aussi être un agent d'entraînement important. Dans un premier temps (Chapitre II), pour vérifier les effets de ces cycles d'alimentation et de la photopériode sur la courbe d'activité de la Chattes de l'Est (*Notemigonus crysoleucas*), 108 groupes de quatre poissons ont été nourris durant une dizaine de jours à un des six temps suivants : 0200, 0700, 0900, 1400, 1900, 2100 h. Ils étaient sous une photopériode de 12h lumière/ 12h obscurité (0800/2000 h; période d'entraînement). Par la suite, durant une période de cinq jours (période expérimentale), la nourriture a été retirée et la photopériode a été conservée pour 36 groupes (-alim, +photo), la photopériode a été retirée et l'alimentation a été conservée pour 36 autres groupes (+alim, -photo) et, pour les 36 derniers groupes, la nourriture et la photopériode ont été retirées (-alim, -photo). Les périodes durant lesquelles la plupart des mouvements ont été notés chez la majorité des groupes (83 %) coïncidaient avec les temps d'alimentation durant la période d'entraînement. Presque tous les groupes (87 %) ont anticipé l'arrivée de la nourriture et presque tous (78%) ont maintenu ce rythme en l'absence de nourriture seulement (-alim, +photo). Cependant, lorsque la photopériode a été retirée, peu de groupes ont maintenu leur courbe d'activité et ont été capables d'anticiper l'arrivée de la nourriture, même lorsque celle-ci était donnée (+alim, -photo : 33 % et -alim, -photo : 25 %). Ceci suggère fortement que la disponibilité de la nourriture entraîne une horloge endogène en établissant la phase de cette dernière par rapport au cycle jour/nuit chez cette

espèce. De plus, ces résultats m'ont permis de conserver, parmi plusieurs modèles d'horloges biologiques existants, deux modèles d'horloges endogènes expliquant le mieux ces comportements : le modèle « compte à rebours » et le modèle de computation. Dans un deuxième temps (Chapitre III), une expérience a été effectuée afin de déterminer parmi les deux modèles d'horloges endogènes retenus suite à l'expérience précédente, lequel est utilisé par la Chatte de l'est. Soixante-douze groupes de quatre poissons ont été placés dans les mêmes conditions d'entraînement que celles décrites dans l'expérience précédente. Par la suite, pour la moitié des groupes, l'alimentation a été retirée et la photopériode a été avancée de 6h (-6h). Pour le deuxième groupe, l'alimentation a été retirée également, mais la photopériode a été reculée de 6h (+6h). Durant la période d'entraînement, les groupes ont montré des comportements similaires à ce qui a été observé durant cette même période à l'expérience précédente. Durant la période expérimentale, la majorité des groupes (64 %) ont montré un décalage graduel de leur anticipation de l'arrivée de la nourriture durant plusieurs jours. Ce décalage graduel a continué jusqu'à ce que l'anticipation coïncide avec l'ancien temps d'alimentation  $\pm 6h$  (selon le décalage de la photopériode), et s'est maintenu à cette position les jours suivants. Ceci indique que l'horloge endogène de la Chatte de l'Est fonctionne tel que décrit par le modèle computation. Dans un troisième temps (Chapitre IV), j'ai vérifié si les Chattes de l'Est étaient capables d'anticiper plus d'un temps d'alimentation répartis dans deux acrophases (portions de la photopériode) différentes. La période d'entraînement était semblable à celles des expériences précédentes, sauf que les temps d'alimentation étaient doublés et distancés de 12h : 0200/1400, 0700/1900 et 0900/2100 h. Durant la période expérimentale, seulement l'alimentation a été retirée. Durant la période d'entraînement, les groupes ont montré un comportement similaire à ce qui a été

observé lors des expériences précédentes et la majorité des groupes (78 %) ont été capables d'anticiper les deux temps d'alimentation. Pour la période expérimentale, la majorité des groupes ont maintenu leur courbe d'activité. Ceci démontre que cette espèce est capable d'anticiper plus d'un temps d'alimentation même si ceux-ci sont répartis dans deux acrophases différentes.

Donc, la Chatte de l'Est est capable d'anticiper des temps d'alimentation diurnes, nocturnes et crépusculaires et peut conserver cette anticipation en l'absence de l'alimentation, mais pas en l'absence de la photopériode. De plus, les résultats nous indique qu'elle posséderait une horloge de type computation.

**Mots-clés** : Chronobiologie, horloge endogène, horloge biologique, patron d'activité, cycle d'alimentation, Chatte de l'Est, *Notemigonus crysoleucas*.

## Remerciements

Je remercie mon superviseur, M. Stéphan Reeb, pour ses conseils toujours justes et pertinents qui m'ont été très utiles au cours des expériences et lors de la rédaction de cette thèse. Je remercie également les membres de mon jury de thèse et du comité de direction, qui ont accepté d'évaluer ce travail.

Je désire aussi remercier M. Robert Leblanc et Concept+ pour l'aide technique qu'ils m'ont apporté lors de la fabrication du système de détection de mouvements qui a été nécessaire pour l'acquisition de mes données durant mes expériences.

Et pour terminer, je remercie ma fiancée Josette Boudreau pour son support et sa patience.

## Table des matières

Résumé.....	iii
Remerciements.....	vi
Table des matières.....	vii
Liste des tableaux.....	ix
Liste des figures.....	x
Chapitre I - Introduction générale.....	1
Chapitre II - La disponibilité de la nourriture affecte-t-elle la courbe d'activité journalière chez la Chatte de l'Est ?.....	9
1. Introduction.....	9
2. Matériel et méthodes.....	16
2.1 Capture et soin des poissons.....	16
2.2 Condition des expériences.....	16
2.3 Système de détection des déplacements.....	18
2.4 Types d'expériences.....	19
2.5 Analyses.....	23
3. Résultats.....	28
3.1 Période d'entraînement (les 3 expériences confondues).....	28
3.1.1 Acrophase.....	28
3.1.2 Anticipation de l'arrivée de la nourriture.....	36
3.2 Période expérimentale.....	36
3.2.1 Courbes d'activités.....	36
3.2.2 Anticipation.....	39
4. Discussion.....	43
4.1 Période d'entraînement.....	43
4.2 Expérimentations.....	44
Chapitre III - Est-ce qu'un décalage de la photopériode peut entraîner un décalage de la courbe d'activité chez la Chatte de l'Est ?.....	50
1. Introduction.....	50
2. Matériel et méthodes.....	54
2.1 Capture et soin des poissons.....	54
2.2 Condition des expériences.....	54
2.3 Système de détection des déplacements.....	54
2.4 Types d'expériences.....	54
2.5 Analyses.....	56
3. Résultats.....	64
3.1 Période d'entraînement.....	64
3.1.1 Acrophase.....	64
3.1.2 Acrophase.....	64
3.2 Décalage horaire.....	71
3.2.1 Acrophase.....	71

3.2.2 Courbes d'activité .....	71
4. Discussion .....	77
4.1 Période d'entraînement .....	77
4.2 Décalage de la photopériode .....	78
4.2.1 Acrophase .....	78
4.2.2 Courbe d'activité.....	78
5. Conclusion .....	79
Chapitre IV - Les Chattes de l'Est peuvent-elles adapter leur courbe d'activité à plus d'un temps d'alimentation ?.....	80
1. Introduction.....	80
2. Matériel et méthodes.....	83
2.1 Capture et soin des poissons .....	83
2.2 Condition des expériences .....	83
2.3 Système de détection des déplacements .....	83
2.4 Expérience.....	83
2.5 Analyses .....	85
3. Résultats .....	86
3.1. Période d'entraînement .....	86
3.1.1 Acrophase .....	86
3.2. Période expérimentale.....	90
4. Discussion .....	92
5. Conclusion .....	94
Chapitre V - Discussion générale et conclusion .....	95
1. Flexibilité de l'horloge circadienne .....	95
2. Horloge endogène plutôt que réponse directes à l'environnement .....	99
2.2 Le modèle double horloge vs le modèle computation .....	103
2.3 Retrait de la photopériode.....	104
2.4 Décalage de la photopériode.....	105
2.5 Temps d'alimentation double .....	106
Références.....	108
Annexe 1 - Matériel électronique et module infrarouge utilisés dans cette étude. ....	113
Annexe 2 - Courbes d'activité de toutes les expériences présentées dans cette thèse.....	123

## Liste des tableaux

<b>Tableau 1.1</b> Réaction prédite des rythmes d'activité à différentes conditions expérimentales pour chacun des modèles de synchronisation de l'activité au cycle de disponibilité de la nourriture. ....	13
<b>Tableau 2.2</b> Description des 3 différentes conditions d'expérimentation ayant été utilisées dans cette étude. ....	22
<b>Tableau 2.3</b> Compilation des coefficients de corrélation des trois expériences du Chapitre II selon les temps d'alimentation. ....	38
<b>Tableau 2.4</b> Pourcentage du nombre de groupes ayant montré une anticipation de l'arrivée de la nourriture durant la période expérimentale par rapport à la période d'entraînement selon le temps d'alimentation. ....	40
<b>Tableau 2.5</b> Statistiques descriptives de la longueur d'anticipation, et résultats d'analyses de variances (Anova) entre les six temps d'alimentation pour la période d'entraînement et pour chacune des périodes d'expérimentation. ....	40
<b>Tableau 3.1</b> Compilation des coefficients de corrélation des deux expériences du Chapitre III selon les temps d'alimentation. ....	72
<b>Tableau 3.2.</b> Nombre de groupes ayant montré un décalage graduel, immédiat, indéterminé et sans décalage de leur courbe d'activité lors des premiers jours de la période d'expérimentation. ....	73
<b>Tableau 4.1</b> Compilation des coefficients de corrélation du Chapitre IV selon les temps d'alimentation. ....	91
<b>Tableau 5.1</b> Espèces de poissons possédant une horloge endogène flexible, les facteurs agissant sur cette horloge et les références aux articles scientifiques. ....	97

## Liste des figures

<b>Fig. 1.1</b> Catégories d'horloges biologiques. ....	3
<b>Fig. 1.2</b> Deux types de représentation graphique des déplacements journaliers : (a) actogramme et (b) courbe d'activité. ....	5
<b>Fig. 2.1</b> Emplacement de l'équipement autour et dans les aquariums, tel qu'il a été utilisé dans cette étude. ....	20
<b>Fig. 2.2</b> Temps d'alimentation utilisés dans les expériences du Chapitre II. ....	21
<b>Fig. 2.3</b> Distribution sur une journée des trois types d'acrophases fréquemment rencontrés chez les poissons et telle qu'utilisée dans cette étude.. ....	24
<b>Fig. 2.4</b> Principales courbes d'activité rencontrées pour chacune des catégories d'acrophase utilisées dans cette étude.....	25
<b>Fig. 2.5</b> Exemples de mesures de la longueur de l'anticipation de l'arrivée de la nourriture chez les principaux modèles de courbe d'activité rencontrés.....	27
<b>Fig. 2.6</b> Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant et après le retrait des nourrisseurs (expérience 1).. ....	29
<b>Fig. 2.7</b> Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs non-significatifs entre avant et après le retrait des nourrisseurs (expérience 1). ....	30
<b>Fig. 2.8</b> Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant et après le retrait de la photopériode (expérience 2).....	31
<b>Fig. 2.9</b> Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation non-significatifs entre avant et après le retrait de la photopériode (expérience 2).....	32
<b>Fig. 2.10</b> Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant et après le retrait de la photopériode et de l'alimentation (expérience 3).....	33
<b>Fig. 2.11</b> Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation non-significatifs entre avant et après le retrait de la photopériode et de l'alimentation (expérience 3).....	34
<b>Fig. 2.12</b> Nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon le temps d'alimentation en période d'entraînement toutes expériences. ....	35

<b>Fig. 2.13</b> Moyenne des longueurs de la période d'anticipation de l'arrivée de la nourriture en période d'entraînement toutes expériences confondues. ....	37
<b>Fig. 2.14</b> Moyenne des longueurs de la période d'anticipation de l'arrivée de la nourriture en période d'expérimentation. (a) Expérience 1, sans alimentation. (b) Expérience 2, sans photopériode. (c) Expérience 3, sans alimentation ni photopériode. ....	41
<b>Fig. 3.1</b> Les différents temps d'alimentation utilisés dans cette expérience.....	55
<b>Fig. 3.2</b> Décalages apportés à la photopériode entre la période d'entraînement et les périodes d'expérimentation (avance : -6h et recul : +6h). ....	57
<b>Fig. 3.3</b> Exemples fictifs des 3 différents types de décalages de la courbe d'activité que l'on pourrait rencontrer dans l'expérience du Chapitre III.....	58
<b>Fig. 3.4</b> Analyses de corrélation sur les courbes d'activité de la période d'entraînement et de la période d'expérimentation sans réajustement et avec réajustement de ces courbes.. ....	62
<b>Fig. 3.5</b> Distribution sur une journée des 3 types d'acrophase fréquemment rencontrés chez les poissons et telle qu'utilisée dans cette étude.....	63
<b>Fig. 3.6</b> Exemples de courbes d'activité sans coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant et après l'avance de la photopériode et le retrait des nourrisseurs.. ....	66
<b>Fig. 3.7</b> Exemples de courbes d'activité avec des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant et après l'avance de la photopériode et le retrait des nourrisseurs.. ....	65
<b>Fig. 3.8</b> Exemples de courbes d'activité sans coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant et après le recul de la photopériode le retrait des nourrisseurs.. ....	68
<b>Fig. 3.9</b> Exemples de courbes d'activité avec des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant et après le recul de la photopériode et le retrait des nourrisseurs.. ....	67
<b>Fig. 3.10</b> Graphiques présentant le nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon le temps d'alimentation avant et après l'avance de 6 h (-6h) de la photopériode.....	69
<b>Fig. 3.11</b> Graphiques présentant le nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon le temps d'alimentation avant et après le recul de 6 h (+6h) de la photopériode et le retrait de l'alimentation. ....	70

<b>Fig. 3.12</b> Exemples d'actogrammes rencontrés dans cette expérience montrant un décalage graduel lors de l'avance (-6h00) et du recul de la photopériode (+6h00)...	74
<b>Fig. 3.13</b> Exemples d'actogrammes rencontrés dans cette expérience montrant un décalage immédiat lors de l'avance (-6h00) et du recul de la photopériode (+6h00)..	75
<b>Fig. 3.14</b> Exemples d'actogrammes rencontrés dans cette expérience ne montrant aucun décalage lors de l'avance (-6h00) de la photopériode.....	76
<b>Fig. 4.1</b> Les différents temps d'alimentation utilisés dans l'expérience du Chapitre IV..	84
<b>Fig. 4.2</b> Exemples de courbes d'activité avec des coefficients de corrélation entre avant et après le retrait des nourrisseurs. ....	87
<b>Fig. 4.3</b> Graphiques présentant la nombre de groupes ayant montré zéro, une et deux anticipations de l'arrivée de la nourriture selon leur temps d'alimentation double avant et après le retrait des nourrisseurs. ....	88
<b>Fig. 4.4</b> Graphiques présentant le nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon leur temps d'alimentation double avant et après le retrait des nourrisseurs. ....	89
<b>Fig. 6.1</b> Montage du matériel utilisé dans cette étude pour détecter et enregistrer les déplacements des poissons.....	116
<b>Fig. 6.2</b> Circuit électronique que j'ai développé et qui se retrouve dans le module infrarouge servant à la détection des mouvements. ....	117
<b>Fig. 6.3</b> Circuit imprimé qui a été dessiné à partir du circuit présenté à la figure précédente (grandeur réelle).....	118
<b>Fig. 6.4</b> Dessin des pièces qui sert principalement de repère lors de l'assemblage et la vérification des plaquettes (grandeur réelle).....	120
<b>Fig. 6.5</b> Tracé de cuivre qui relie les pièces entre elles et qui a été dessiné à partir du circuit retrouvé à la figure 6.2 (grandeur réelle). ....	121
<b>Fig. 6.6</b> Masque utilisé pour couvrir la plaquette de circuit imprimé d'un verni pour protéger le tracé de cuivre de l'oxydation (grandeur réelle). ....	122
<b>Fig. 7.1</b> Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant et après le retrait des nourrisseurs (expérience 1, Chapitre II).....	124
<b>Fig. 7.2</b> Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant et après le retrait de la photopériode (expérience 2, Chapitre II)..	127

- Fig. 7.3** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant et après le retrait des nourrisseurs et de la photopériode (expérience 3, Chapitre II)..... 130
- Fig. 7.4** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant et après l'avance de la photopériode (-6h) et le retrait des nourrisseurs (Chapitre III)..... 133
- Fig. 7.5** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant et après le recul de la photopériode (+6h) et le retrait des nourrisseurs (Chapitre III). ..... 136
- Fig. 7.6** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant et après le retrait de l'alimentation double (Chapitre IV)..... 139

## Chapitre I - Introduction générale

Dans cette section, je vais présenter quelques notions de chronobiologie qui pourront être utiles à la lecture de cette thèse. D'autres notions seront présentées tout au long de la thèse lorsqu'elles seront utilisées la première fois.

Depuis quelques années, il y a une augmentation du nombre d'études sur les rythmes biologiques chez les animaux. Cette popularité provient en partie de la connaissance de plus en plus précise de l'endroit dans le cerveau où pourrait être située une horloge biologique. Cette horloge permet à l'animal d'ajuster ses comportements par rapport aux changements de la photopériode.

Par sa rotation sur elle-même en 24 h, la terre soumet les organismes à un cycle de variation de la lumière. La disponibilité de la nourriture ainsi que l'activité des prédateurs sont à leur tour affectées par ces variations. Il n'est donc pas surprenant de découvrir que les comportements et le métabolisme de beaucoup d'organismes suivent un cycle de 24 h. À première vue, il semblerait que ces organismes répondent passivement aux changements de la photopériode. En effet, chez certains d'organismes, il est possible de retrouver des rythmes qui ne se maintiennent qu'en présence de certains indicateurs de temps (déplacements chez le Centipède *Scolopendra cingulata*, Mead 1970; activité enzymatique de la glande pinéale chez le rat, Vollrath *et al.* 1975). Ces rythmes sont appelés exogènes (qui proviennent de l'extérieur) par opposition à endogènes (qui proviennent de l'organisme). Cependant, lorsqu'on isole ces organismes de toute influence de l'extérieur et qu'on les place dans un environnement constant, certains conservent toujours un cycle métabolique et comportemental d'environ 24 h, démontrant

bien la présence d'un mécanisme interne de mesure du temps. Un organisme qui, dans ces conditions, conserve un cycle est dit en « free-run » et ce cycle suit une période de près de, mais rarement exactement, 24 heures (Moore-Ede *et al.* 1982).

Le système physiologique qui est responsable de la mesure du temps et de la synchronisation du métabolisme et des comportements de l'organisme avec les changements journaliers de l'environnement, comme la photopériode ou la disponibilité de la nourriture, est l'horloge circadienne (du latin *circa* : environ, et *dies* : jour). Cette horloge permet à l'organisme de s'adapter aux variations environnementales qui suivent un cycle de 24 h. Du fait de son origine interne à l'organisme, cette est de type endogène. Une horloge circadienne endogène peut conserver son cycle de 24 h même en l'absence d'événements extérieurs pour lui indiquer le temps (*Zeitgebers*, indicateurs de temps en allemand). Les rythmes endogènes sont l'expression de cette horloge endogène.

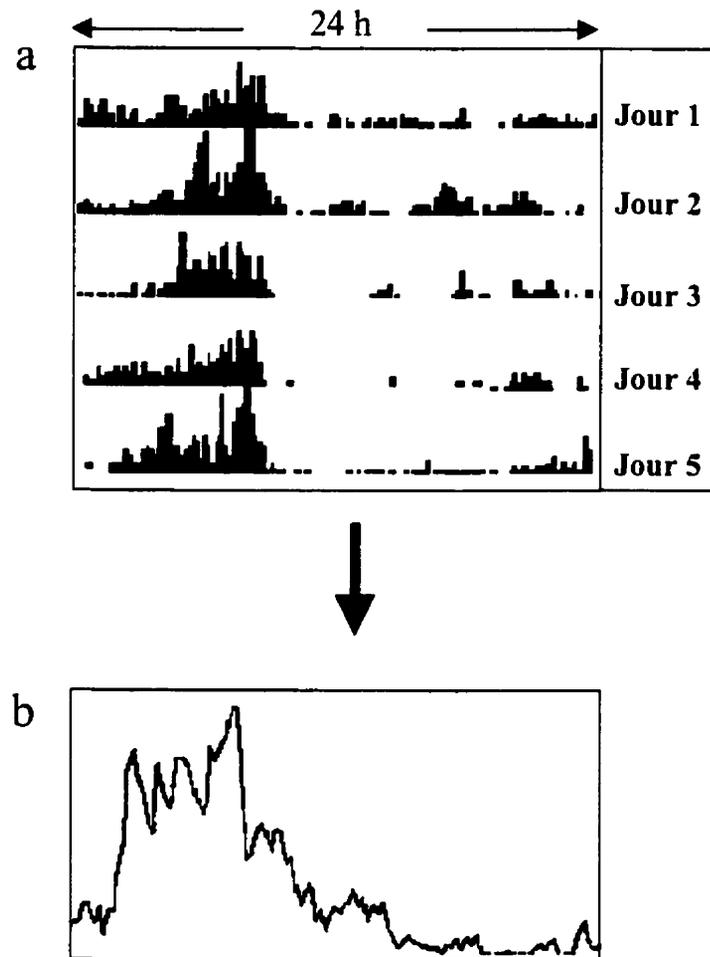
Plusieurs types d'horloges endogènes existent (Ali 1992, Fig. 1.1) : horloge circannuelle (suivant un cycle annuel), horloge circalunaire (suivant le cycle lunaire), horloge circa-semilunaire (suivant un demi cycle lunaire) et horloge circatidale (suivant le cycle des marées) et horloge circadienne (qui suit les cycles de la photopériode). Ces horloges sont biologiques puisqu'elles utilisent des mécanismes biochimiques pour fonctionner. Chez les animaux, il semble de plus en plus certain que l'horloge circadienne soit située dans le noyau suprachiasmatique (SCN) qui se trouve à l'intérieur de l'hypothalamus (Mistlberger 1994). En effet, plusieurs expériences sur les rats et les hamsters ont montré que cette région du cerveau était nécessaire au maintien des rythmes circadiens (voir Aschoff 1981, Aschoff *et al.* 1982, Mistlberger 1994 et Moore-Ede *et al.* 1982 pour une synthèse).

Horloge exogène	
Horloge biologique endogène	Horloge circannuelle (365 jours)
	Horloge circalunaire (29 jours)
	Horloge circa-semilunaire (14.7 jours)
	Horloge circadienne (24 h)
	Horloge circatidale (12.4 h)

**Fig. 1.1** Catégories d'horloges biologiques. Les horloges biologiques se divisent en deux catégories : horloges exogènes et horloges endogènes. Les horloges endogènes se subdivisent en plusieurs sous catégories selon la longueur de temps qu'elles aident à mesurer.

Plusieurs types de comportements et de mécanismes physiologiques peuvent suivre des rythmes circadiens (Moore-Ede *et al.* 1982). Dans cette thèse, ce sont les rythmes d'activité qui seront étudiés. Les rythmes de déplacement peuvent être influencés à la fois par la photopériode et par la disponibilité de nourriture, comme cela sera décrit aux chapitres suivants. Pour visualiser les effets de ces *Zeitgebers* sur les rythmes d'activité, plusieurs méthodes peuvent être utilisées. Pour afficher les déplacements sur plusieurs jours, les chronobiologistes emploient un actogramme. Un actogramme est la représentation du nombre de déplacements par période de 24 h à l'aide d'histogrammes (Fig. 1.2a). Chacune des barres verticales représente le total des déplacements sur une période d'une journée. Les actogrammes sont utiles pour visualiser les variations journalières de l'activité. Ils sont aussi très utiles pour évaluer l'impact sur l'activité d'une modification d'un *Zeitgeber*, i.e. qu'on peut visuellement comparer les changements survenus dans les déplacements avant et après la modification. Cependant, une autre méthode d'analyse a aussi été très utilisée dans cette thèse : la courbe d'activité. La courbe d'activité est la représentation à l'aide d'une courbe de l'activité moyenne sur 24 h, par période de temps (12 minutes dans cette thèse), sur plusieurs jours (Fig. 1.2b). En plus de nous montrer si un patron d'activité est présent, il facilite la comparaison entre avant et après une modification à un *Zeitgeber*.

Un des comportements qu'on peut déceler en observant les actogrammes et les courbes d'activité est l'anticipation. L'anticipation est une augmentation du nombre des déplacements quelques heures avant l'arrivée d'un *Zeitgeber*. Étant donné que ce phénomène débute avant le *Zeitgeber*, il nous indique que l'activité de cet animal est sous le contrôle d'une horloge biologique. Si l'anticipation se maintient pendant plusieurs



**Fig. 1.2** Deux types de représentations graphiques des déplacements journaliers : (a) actogramme et (b) courbe d'activité. Un actogramme montre la somme des déplacements sur de petites périodes de temps (aux 12 minutes ici) sur une ligne qui représente 24 h. Une courbe d'activité indique la moyenne de chacune des sommes sur 12 minutes de l'actogramme, sur cinq jours dans ce cas-ci.

jours après le retrait de ce *Zeitgeber*, cela nous indique que l'horloge biologique est endogène (Aschoff 1981, Moore-Ede *et al.* 1982).

L'anticipation est couramment observée lorsque la disponibilité de nourriture est utilisée comme *Zeitgeber*. L'anticipation de l'arrivée de la nourriture a été observée chez beaucoup d'animaux. Certains de ces animaux ont montré une anticipation de la disponibilité de la nourriture seulement lorsque celle-ci était disponible de jour, mais n'étaient pas capables de l'anticiper de nuit (pigeon: Abe et Sugimoto 1987). D'autres animaux, au contraire, ont été capables d'anticiper l'arrivée de la nourriture de jour autant que lorsque celle-ci était disponible de nuit (Poisson rouge (*Carassius auratus*), Sánchez-Vázquez *et al.* 1996; *Silurus glanis*, Boujard 1995). C'est dans le but de vérifier si l'anticipation de l'arrivée de la nourriture ne se limite qu'au jour ou à la nuit que j'ai nourri des groupes de Chatte de l'Est (*Notemigonus crysoleucas*) à différentes heures du jour ou de la nuit (un seul temps d'alimentation par groupe) dans la présente étude. Par la suite, j'ai vérifié si les groupes devenaient nocturnes ou diurnes selon le temps d'alimentation auquel ils étaient soumis (Chapitre II).

Chez le rat, le mécanisme qui permet l'anticipation de l'arrivée de la nourriture ne semble pas être situé à l'intérieur du SCN (Marchant et Mistlberger 1997, Stephan 1981, Stephan *et al.* 1979a et 1979b) et semble indépendant de l'horloge qui contrôle les rythmes liés aux changements de la photopériode (Mistlberger et Marchant 1995, Stephan *et al.* 1979b). Ce mécanisme serait similaire à celui du rat chez le hamster (Mistlberger 1993) et le pigeon (Phillips *et al.* 1993). Cependant, il semblerait que le mécanisme d'anticipation de l'arrivée de la nourriture et l'horloge contrôlant les rythmes liés à la photopériode seraient reliés entre eux chez le rat et le pigeon de manière à ce que, lorsque la photopériode change, l'anticipation de l'arrivée de la nourriture reflète ce changement

(rat : Rosenwasser *et al.* 1984, pigeon : Rashotte et Stephan 1996). De plus, chez le rat, le mécanisme permettant l'anticipation de l'arrivée de la nourriture aurait la capacité de se diviser pour permettre l'anticipation de plusieurs repas (Stephan 1992). Chez le moineau domestique (*Passer domesticus*), les rythmes liés à la photopériode et l'anticipation de l'arrivée de la nourriture semblent être sous le contrôle de la même horloge (Hau et Gwinner 1992, 1997). Afin de déterminer si la Chatte de l'Est utilise deux horloges séparées (comme chez le rat) ou si elle n'en utilise qu'une seule (comme chez le moineau domestique), j'ai soumis des individus à différentes combinaisons de présence ou d'absence de photopériode et d'alimentation (Chapitre II), et de décalages de la photopériode (Chapitre III). Enfin, des groupes ont été soumis à un cycle d'alimentation double : un temps d'alimentation de jour et un autre de nuit, afin de vérifier s'ils seront diurnes, nocturnes ou s'ils distribueront également leurs déplacements entre ces deux comportements (Chapitre IV). En vérifiant quelles seront les conditions nécessaires pour que cette espèce puisse anticiper les différents temps d'alimentation, j'ai estimé être en mesure de savoir quel est le type d'horloge que la Chatte de l'Est utilise.

La Chatte de l'Est (ou Mené jaune) est un cyprinidé qui vit dans des eaux douces, chaudes, calmes et peu profondes comme les étangs, les lacs et les réservoirs (Bernatchez et Giroux 1991). Elle mesure en moyenne entre 7,5 et 12,5 cm de longueur, mais atteint exceptionnellement 23,4 cm. Cette espèce fraie n'importe quand durant l'été, de mai à août. La Chatte de l'Est peut se nourrir de plantes, de zooplancton, de petits mollusques, d'insectes et de petits poissons (Scott et Crossman 1973). La Chatte de l'Est est reconnue pour être une espèce crépusculaire, se nourrissant principalement en dedans d'une heure après le coucher du soleil (Hall *et al.* 1979). Elle se nourrit très peu le reste de la journée. De jour, la Chatte de l'Est se retrouve surtout en surface à 3,5 m du bord de l'eau et elle

se retrouve au centre du lac et en eau profonde la nuit (Keast et Fox 1992). D'un autre côté, elle représente une proie importante pour des espèces prédatrices comme les Dorés, les Achigans et les Brochets. Elle est une espèce très populaire de poisson-appât et, pour cette raison, on en fait l'élevage en étang de façon intensive aux États-Unis. Elle se retrouve dans tout le sud-est du Canada (Bernatchez et Giroux 1991).

Cette thèse a été écrite dans un format d'articles, i.e. que chacun des chapitres est un article en soi, comportant son introduction, ses résultats et sa discussion.

## **Chapitre II - La disponibilité de la nourriture affecte-t-elle la courbe d'activité journalière chez la Chatte de l'Est ?**

### **1. Introduction**

Ayant été soumis à une photopériode à tous les jours depuis les débuts de la vie, les organismes ont développé un mécanisme leur permettant de prévoir des événements aussi réguliers que l'arrivée du jour et de la nuit (Daan 1981). L'utilisation d'un tel mécanisme interne de mesure du temps, ou horloge biologique, a permis à beaucoup d'animaux d'adapter leur comportement à ces phénomènes réguliers. Chez certaines espèces de poissons, cette horloge possède une flexibilité particulière qui ne se retrouve qu'exceptionnellement chez les vertébrés supérieurs. Cette caractéristique leur permet de changer d'acrophase, i.e. de devenir diurnes ou nocturnes selon les besoins (Sánchez-Vázquez *et al.* 1995a). Donc, un poisson diurne peut devenir nocturne et vice versa dans certaines situations, généralement sur une base saisonnière. Des études ont montré de tels changements de phases reliés aux variations saisonnières de la photopériode (Müller 1978), à l'intensité de la lumière (Eriksson 1978), à la température de l'eau (Fraser *et al.* 1993) et au cycle d'alimentation (Sánchez-Vázquez *et al.* 1995b). De plus, au moins chez quelques espèces, des poissons diurnes et nocturnes ont pu coexister dans les mêmes conditions expérimentales (Sánchez-Vázquez *et al.* 1995a). Le nombre d'espèces chez qui on découvre cette flexibilité de l'horloge augmente tous les ans, laissant croire que cette caractéristique pourrait être commune chez les poissons.

Pour les poissons et beaucoup d'autres animaux, la photopériode est reconnue comme étant le principal facteur environnemental contrôlant leurs rythmes circadiens

(Tabata *et al.* 1988). Cependant, la disponibilité spatio-temporelle de nourriture peut elle aussi jouer un rôle (Boujard et Leatherland 1992). En effet, il arrive parfois que la disponibilité de nourriture varie à l'intérieur d'une journée mais de façon consistante d'une journée à l'autre. Cette variation journalière est particulièrement importante pour les poissons qui se nourrissent d'invertébrés aquatiques puisque ces derniers ont une distribution variable selon le moment de la journée (Bruslé 1969). Cette disponibilité de la nourriture peut affecter directement la survie de l'animal. Il n'est donc pas surprenant que beaucoup de mécanismes physiologiques et comportementaux suivent ces cycles de disponibilité de nourriture. Beaucoup d'animaux, lorsqu'ils sont nourris à des temps réguliers (i.e. toujours au même moment de la journée), synchronisent leurs comportements, leurs niveaux d'hormones et beaucoup d'autres variables physiologiques avec l'arrivée de la nourriture (Boujard et Leatherland 1992; Davis 1963; Davis et Bardach 1965; Mistlberger 1994; Moore-edé *et al.* 1982; Spieler et Clougherty 1989; Spieler et Noeske 1984; Weber et Spieler 1987). Donc, lorsque la disponibilité de la nourriture est limitée à une courte période de temps, son utilisation est maximale (Sánchez-Vázquez *et al.* 1995b).

Plusieurs modèles ont été développés afin d'expliquer cette synchronisation au cycle de disponibilité de nourriture. Ces modèles sont classés en trois catégories. Dans la première catégorie se retrouve un modèle faisant appel à un mécanisme non-endogène qui utilise un indicateur de temps externe, signalant à l'animal l'instant où il doit commencer la recherche de nourriture. Par exemple, la position du soleil agirait comme la clochette de Pavlov indiquant au chien qu'il va recevoir de la nourriture. En l'absence de cet indicateur, l'animal sera incapable de connaître le moment où la nourriture est disponible.

Dans la deuxième catégorie on retrouve des modèles de mécanismes endogènes mais non-cycliques (*not self-sustaining*). Un premier modèle de cette deuxième catégorie, qu'on pourrait appeler « sablier énergétique », utilise un mécanisme endogène fonctionnant comme un sablier qui permet à l'animal de régler son comportement et son métabolisme de façon à s'adapter à un cycle journalier de perte et de gain d'énergie. En d'autres mots, l'animal mangera suffisamment et gèrera ses dépenses d'énergie pour ne pas avoir faim durant 24 h, ce qui l'amènera à ressentir la faim seulement au prochain repas qui sera environ au même moment de la journée où il a débuté son dernier repas.

Dans le deuxième modèle, le sablier réglé par la photopériode, l'animal mesure la longueur de la période de temps entre un événement particulier du cycle environnemental (exemple : aube et aurore) et le temps où la nourriture est disponible (Sánchez-Vázquez *et al.* 1995b). Par la suite, lorsque le signal environnemental est repéré de nouveau, le « compte à rebours » se met en marche et prévient l'animal de l'arrivée prochaine de la nourriture. On peut concevoir ce modèle comme celui d'un sablier réglé par un signal externe. En nature, ce signal pourrait être photopériodique puisque le cycle jour/nuit varie de façon très prévisible.

La troisième catégorie fait intervenir une horloge endogène ayant un cycle d'environ 24 h (horloge circadienne). Dans cette catégorie se classent les deux derniers modèles d'horloges. Le modèle « double-horloge » fait appel à deux horloges : une première entraînée par la photopériode et une seconde reliée au cycle d'alimentation. Ces horloges sont inter-reliées plus ou moins intimement. Donc, lorsque la nourriture est absente, l'animal peut encore prédire le moment où elle sera disponible les jours suivants puisqu'une horloge endogène uniquement reliée au cycle d'alimentation a été entraînée. D'un autre côté, si la photopériode est changée (décalage de la photopériode ou

allongement du jour ou de la nuit) et que la nourriture n'est plus disponible ou disponible à volonté (absence de cycle), l'horloge reliée à l'alimentation pourrait suivre l'horloge reliée à la photopériode lorsque cette dernière se réentraînera à la nouvelle photopériode puisque ces deux horloges sont inter-reliées (Mistlberger 1994; Rosenwasser *et al.* 1984).

Le dernier modèle, le modèle « computation » développé par Gallistel (1990), n'implique qu'une seule horloge biologique, une horloge entraînée par la photopériode. Un mécanisme permet à l'animal de mémoriser le moment de la journée (la position sur l'horloge) où la nourriture est disponible. Étant une horloge endogène, elle a la capacité de se maintenir en l'absence de la photopériode (Moore-Ede *et al.* 1982). Donc, si la photopériode disparaît, l'animal peut toujours connaître le moment où la nourriture sera présente puisque cette horloge a la capacité de fonctionner pendant un certains temps sans le signal qui l'entraîne.

On retrouve au tableau 1.1 une description de la réaction prédite des rythmes d'activité à différentes conditions expérimentales selon chacun de ces modèles. On remarque qu'aucun modèle ne réagit exactement de la même façon à toutes les conditions expérimentales. Le premier modèle, le modèle du signal externe, ne permet pas au rythme d'activité de se maintenir lors des retraits de la photopériode et/ou de l'alimentation si ce sont les signaux utilisés pour le maintien de ces rythmes. Le deuxième modèle, le sablier énergétique, ne se maintient que lorsque la nourriture est présente. Le troisième modèle, le sablier réglé par un signal externe photopériodique, contrairement au modèle précédent, ne se maintient qu'en présence de la photopériode. Le quatrième modèle, le modèle double-horloge, permet au rythme d'activité de se maintenir dans toutes les conditions mais sur une courte période seulement en l'absence

de la photopériode et de l'alimentation. Le dernier modèle, le modèle de computation, ne peut maintenir les rythmes d'activité qu'à court terme en l'absence de la photopériode.

**Tableau 1.1** Réaction prédite des rythmes d'activité à différentes conditions expérimentales pour chacun des modèles de synchronisation de l'activité au cycle de disponibilité de la nourriture.

Modèle	Retrait de :		
	L'alimentation (exp. 1)	La photopériode (exp. 2)	La photo. et l'alim. (exp. 3)
Signal externe	Disparition immédiate si lié à la nourriture	Disparition immédiate si lié à la photopériode	Disparition immédiate
Sablier énergétique ancré par le dernier repas	Disparition immédiate	Maintien	Disparition immédiate
Sablier réglé par un signal externe photopériodique	Maintien	Disparition immédiate	Disparition immédiate
Double-horloge	Maintien	Maintien	Disparition à court terme <sup>1</sup>
Computation	Maintien	Disparition à court terme <sup>1</sup>	Disparition à court terme <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Disparition à court terme puisque les horloges endogènes peuvent se maintenir sans l'effet entraînant de signaux externes, mais seulement pendant quelques jours chez les poissons.

Certaines expériences chez les mammifères ont démontré la présence d'une horloge reliée à l'alimentation qui semble fonctionner indépendamment de celle contrôlant les activités reliées à la lumière. Ceci laisse croire qu'il y a une horloge

entraînée par les cycles d'alimentation qui ne serait pas située au même endroit que celle entraînée par la photopériode. Mais ces horloges semblent tout de même partiellement couplées afin de maintenir une cohérence dans les rythmes circadiens (Sánchez-Vázquez 1995b). Ceci correspond au modèle double-horloge. Contrairement aux mammifères, l'information sur ce sujet chez les poissons est rare.

Il a été démontré que, chez le Poisson rouge (*Carassius auratus*), le rythme des déplacements journaliers (i.e. la variation du nombre de déplacements sur 24 h) peut être entraîné par le cycle d'alimentation et par la photopériode (Spieler et Noeske 1984). Des Poissons rouges qui étaient alimentés durant une courte période de temps et toujours au même moment la nuit ont montré un comportement nocturne tandis que le contraire s'est produit chez ceux qui étaient alimentés de la même façon mais le jour. En fait, les poissons concentraient leurs déplacements au moment où la nourriture était disponible. Le même phénomène s'est produit chez *Dicentrarchus labrax* (Sánchez-Vázquez *et al.* 1995a). De plus, lorsque cette dernière espèce a été soumise à une contradiction entre la longueur du cycle d'alimentation (24 h) et celle de la photopériode (26 h), le rythme des déplacements a suivi celui du cycle d'alimentation, démontrant la prédominance de ce dernier. Ces études sont, à ma connaissance, les seules qui ont porté sur les effets de la photopériode et du cycle d'alimentation chez les poissons.

Le premier but de mon étude était de confirmer les effets des cycles d'alimentation sur la distribution des déplacements journaliers et de tester la flexibilité du système circadien chez une espèce qui n'a jamais été utilisée auparavant dans ce genre d'étude, la Chatte de l'est. Cependant, j'ai utilisé plus de temps d'alimentation que dans les études citées plus haut et j'ai mesuré la longueur de la période de temps précédent

l'arrivée de la nourriture où l'animal augmente ses déplacements (anticipation de l'arrivée de la nourriture) afin de déterminer si celle-ci variait selon les temps d'alimentation.

Le deuxième but de cette étude était de déterminer si la courbe d'activité, une fois établie par la disponibilité de la nourriture, maintient sa phase par rapport à l'arrivée de la nourriture comme telle, ou par rapport à la photopériode, ou les deux. J'ai aussi vérifié si ces trois changements pouvaient affecter la longueur de la période d'anticipation. À partir de ces résultats, il sera peut-être possible d'éliminer certains modèles expliquant la synchronisation au cycle d'alimentation.

## **2. Matériel et méthodes**

### **2.1 Capture et soin des poissons**

Tous les poissons utilisés dans cette étude ont été capturés à l'aide de nasses à menés au lac Folly, à 12 km au sud de Moncton, Nouveau-Brunswick, Canada. Les poissons ont été capturés de juin à septembre, mais les expériences se sont déroulées à l'année longue. Tous mesuraient entre 50 et 120 mm (longueur totale). Les poissons ont été gardés en laboratoire dans des aquariums de 180 l (120 x 30 x 50 cm) sous une photopériode naturelle à une température de  $16 \pm 2$  °C (variations dues à la variation annuelle de la température à l'extérieur de la pièce). Les poissons capturés à des dates différentes étaient gardés dans des aquariums différents. Les poissons étaient nourris cinq fois par jour (nourriture pour poissons tropicaux, Hagen®) à l'aide de nourrisseurs automatiques à des temps répartis aléatoirement entre 6h00 et 18h00. Donc, si les cycles d'alimentation affectaient les patrons d'activité, tous devaient avoir sensiblement le même patron au début des expériences. Il a été démontré que cette espèce ne peut pas anticiper plus de trois temps d'alimentation dans une journée (Reebs 1996).

### **2.2 Condition des expériences**

Le laboratoire où se sont déroulé les expériences était isolé du bruit ainsi que de la lumière extérieurs et contenait 24 aquariums de 40 l (50 x 25 x 30 cm; 4 de haut et 6 de large) placés sur des étagères d'aluminium presque accolées sur un des murs. La photopériode (12:12 h jour:nuit ou 12 :12 LD) était contrôlée par une minuterie mécanique ayant une précision d'environ 15 minutes. Le moment réel des changements de la photopériode était vérifié par un montage électronique photosensible relié à un

ordinateur (le même qui a servi à enregistrer les déplacements de poissons; voir plus bas). Si nécessaire, des ajustements étaient faits avant le début de l'expérience. La lumière provenait de deux ampoules de 200 W au plafond de la pièce. Les deux ampoules s'allumaient au même moment, ne créant pas de transition graduelle entre le jour et la nuit. L'intensité de la lumière variait entre 700 et 900 lux environ (mesure de l'intensité maximale retrouvée près de la paroi extérieure des aquariums les plus près et les plus éloignés de la source de lumière).

La lumière pénétrait dans les aquariums principalement par la paroi face aux ampoules. Aucun aquarium n'était placé sur la tablette la plus haute de l'étagère ce qui signifie que tous les aquariums étaient couverts par des tablettes situées 20 cm au-dessus. Les aquariums étaient recouverts par des morceaux de verres afin de limiter l'évaporation de l'eau. Chaque aquarium était visuellement séparé de son voisin par des morceaux de carton.

Les poissons ont été dérangés le moins possible et chaque fois que je devais entrer dans la pièce où se déroulaient les expériences, l'heure et la date étaient notées afin de vérifier si cette visite avait eu un effet notable sur l'activité des poissons. Ces dérangements étaient limités autant que possible à une ou deux fois au début de la période d'entraînement (première partie des expériences, 7-10 jours) afin de vérifier les nourrisseurs ainsi que les poissons, et une à deux fois à la dernière journée de la période d'entraînement afin de changer les conditions expérimentales (retrait des nourrisseurs et/ou élimination de la photopériode, voir plus bas). Personne n'est entré durant la deuxième partie des expériences. Étant donné qu'aucun changement de l'activité n'a été noté sur les actogrammes lors des visites, cette variable n'a pas été considérée lors des analyses.

Tous les tests ont été faits à l'aide de bancs de 4 poissons. Les sexes étant identiques chez cette espèce, les mâles et les femelles ont été mélangés sans pouvoir tenir compte du rapport des sexes. Des bancs ont été utilisés au lieu de poissons solitaires puisque (1) cette espèce est grégaire, (2) ceci permet d'augmenter potentiellement la vitesse d'apprentissage du temps d'alimentation, ainsi que (3) ceci permet d'augmenter le nombre de déplacements enregistrés par le système de détection utilisé. De plus, l'utilisation de groupes peut réduire les variations individuelles de certaines variables circadiennes. En effet, les congénères peuvent entraîner les rythmes de déplacements et diminuer la variation de la période circadienne, tel que démontré chez un autre cyprinidé (*Leucaspius delineatus* : Siegmund and Wolf 1973 : dans Kavaliers 1980a), le Meunier noir (*Catostomus commersoni* : Kavaliers 1980a), le Choquemort (*Fundulus heteroclitus* : Kavaliers 1980b), et la Truite brune (*Salmo trutta* : Perez 1987).

La température de l'eau était de  $18 \pm 2$  °C lors des expériences. Chaque aquarium possédait son propre filtreur (Aquaclear® 150) dont le débit était ajusté au maximum. L'eau des aquariums était changée à moitié ou en totalité selon la propreté de l'eau entre chaque expérience.

### **2.3 Système de détection des déplacements**

Les déplacements ont été enregistrés par un système utilisant une barrière infrarouge reliée à un ordinateur. Ce système de détection de mouvement est similaire à celui utilisé par Ooka-souda *et al.* (1985), Perez (1987) et Tabata *et al.* (1989). La barrière infrarouge était modulée (ajustée à une fréquence) pour en augmenter la puissance et pour mettre le système à l'abri des infrarouges émis par la lumière ambiante (voir annexe 1 pour de plus amples détails). Le système de détection infrarouge était relié

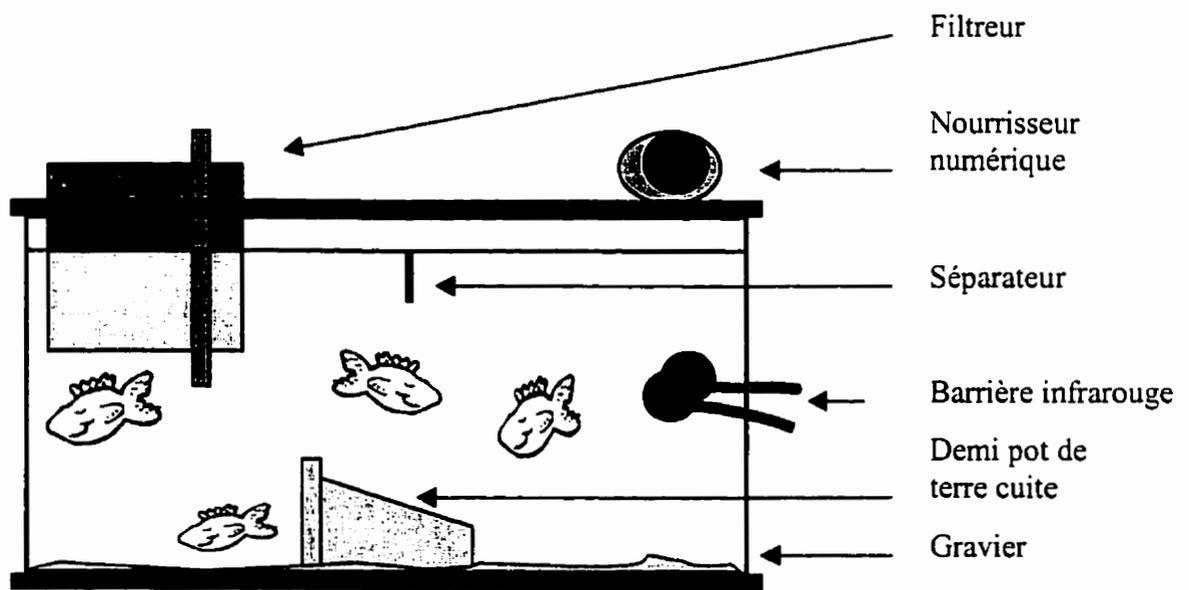
à une interface (BCM100, Data Science Inc.) qui elle-même était reliée à un ordinateur. Un programme (Dataquest III) compilait le nombre de coupures de la barrière infrarouge à toutes les six minutes. Un autre programme (Tau, Minimitter) a été utilisé pour l'analyse des données ainsi recueillies.

Une seule barrière a été utilisée par aquarium. La barrière infrarouge a été placée à la moitié de la hauteur et à 4 cm de la paroi opposée au filtreur de l'aquarium (Fig. 2.1). La nourriture a été distribuée par des nourrisseurs numériques (Nutrimatic®) à raison de  $38 \pm 11$  mg (moyenne  $\pm$  écart-type) de flocons à la surface de l'eau. Le nourrisseur numérique était placé au-dessus de la barrière infrarouge et un séparateur en Plexiglas empêchait la nourriture relâchée d'être entraînée au fond de l'aquarium par le filtreur. Le séparateur, de 4 cm de hauteur, était placé à la surface de l'eau et à la moitié de la longueur de l'aquarium (Fig. 2.1). Le fond des aquariums était couvert de gravier et un abri (demi pot de terre cuite) était placé au centre de l'aquarium, l'entrée face à la paroi opposée à la barrière infrarouge.

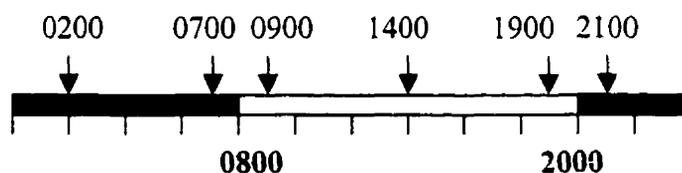
#### **2.4 Types d'expériences**

Trois types d'expériences ont été effectuées. Pour chacune des expériences, six bancs de quatre poissons ont été nourris pendant 7 à 12 jours (période d'entraînement) à chacun des six temps suivants (pour un total de 36 bancs): 1 h après le début, au milieu et 1 h avant la fin de la photophase (jour) et de la scotophase (nuit) (Fig 2.2). La période d'entraînement était de 12 jours pour les premiers groupes, mais elle a été raccourcie par la suite puisque seulement quelques jours sont nécessaires pour que les poissons montrent des signes d'entraînements au temps d'alimentation. Ces temps d'alimentation ont été

choisis afin de vérifier si l'écart entre le moment de l'arrivée de la nourriture et le changement de la photopériode précèdent le temps d'alimentation peut



**Fig. 2.1** Emplacement de l'équipement autour et dans les aquariums tels qu'ils ont été utilisés dans cette étude.



**Fig. 2.2** Temps d'alimentation utilisés dans les expériences. Les flèches représentent les différents temps d'alimentation. Les traits pleins indiquent la partie nocturne de la photopériode tandis que le trait vide indique la partie diurne. La combinaison des traits pleins et vides forme 24 heures. Les heures sous les traits indiquent les temps des changements de la photopériode tandis que ceux au-dessus des flèches représentent les temps où la nourriture était donnée.

affecter la précision de l'anticipation de l'arrivée de la nourriture et, par conséquent, le patron d'activité. Donc, trois temps d'alimentation ont été choisis par phase de la photopériode : un très près du changement de la photopériode, un au centre de la phase et un autre tout juste avant le changement suivant de la photopériode.

Suite à la période d'entraînement, un des trois changements suivants a été fait (Tableau 2.2). Pour la première expérience, l'alimentation seulement a été retirée. Pour la seconde expérience, la photopériode seulement a été éliminée. Pour la dernière expérience, l'alimentation et la photopériode ont été retirées. Les groupes ont été maintenus dans ces nouvelles conditions durant au moins six jours. La noirceur constante a été préférée à la clarté constante puisque cette dernière condition n'est pas reconnue pour favoriser le maintien de la courbe d'activité chez les poissons (Tabata *et al.* 1989). Trente-six bancs de quatre poissons ont été testés pour chacune des trois expériences, ce qui fait un total de 108 bancs (six bancs x six temps x trois expériences = 108 bancs).

**Tableau 2.2** Description des 3 différentes conditions d'expérimentation ayant été utilisées dans cette étude. La période d'entraînement précédait la période d'expérimentation.

No.	Période d'entraînement (7-10 jours)		Expérimentation (6 jours)	
	Alimentation <sup>1</sup>	Photopériode <sup>2</sup>	Alimentation <sup>1</sup>	Photopériode <sup>2</sup>
1	+	LD 12 :12	-	LD 12 :12
2	+	LD 12 :12	+	DD
3	+	LD 12 :12	-	DD

<sup>1</sup> + = groupes nourris à un des 6 temps d'alimentation.

- = groupes non-nourris.

<sup>2</sup> LD 12 :12 = 12h de lumière et 12h d'obscurité.

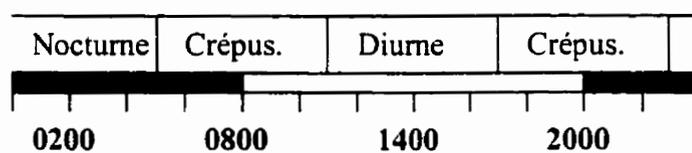
DD = obscurité continue

## 2.5 Analyses

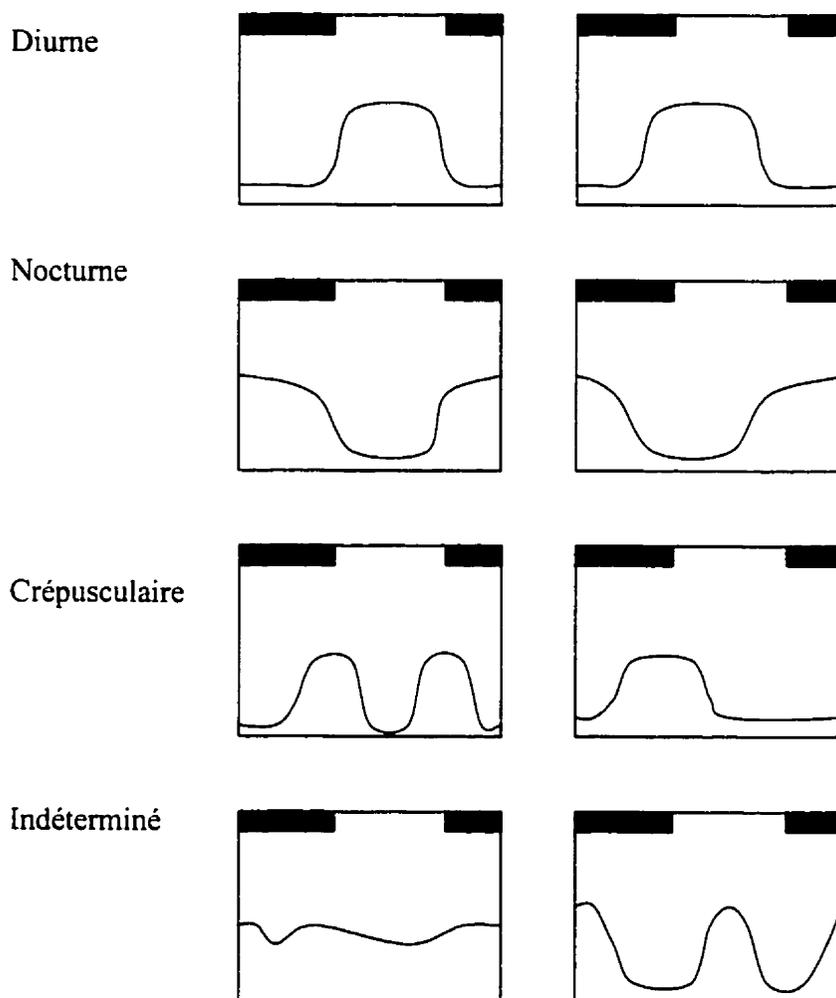
Pour chaque aquarium de chacune des expériences, deux courbes d'activité ont été tracées à l'aide du logiciel TAU (Mini-Mitter Co, Sunriver, OR) : la première courbe a été tracée avec la moyenne des cinq derniers jours de la période d'entraînement et la deuxième a été tracée avec la moyenne des cinq premiers jours de la période d'expérimentation (absence de nourriture, de la photopériode, ou de la photopériode et de la nourriture).

Afin de déterminer si la deuxième courbe d'activité a changé lors de l'expérimentation par rapport à celle de la période d'entraînement, une analyse de corrélation a été calculée entre ces deux moyennes d'activité en comparant le total des déplacements à toutes les ½ heures. Une analyse de variance à deux facteurs (Systat 5.0, Systat) a été utilisée pour comparer ces coefficients selon les temps d'alimentation et selon les expériences. Un  $\chi^2$  a été utilisé pour comparer la proportion de coefficients de corrélation positifs significatifs entre chacune des expériences.

Un test de G avec correction de Williams (Sokal et Rohlf 1981) a été utilisé pour comparer le choix des acrophases des groupes selon les temps d'alimentation. Trois types d'acrophases régulièrement rencontrés chez les poissons ont été utilisés pour classer les groupes. Ces types sont : diurne, nocturne et crépusculaire (Fig. 2.3). Les groupes ne pouvant pas être classés dans une de ces catégories ont été classés dans une quatrième catégorie appelée indéterminé. Le choix de l'acrophase était déterminé à l'aide de la courbe d'activité, i.e. la section de la journée où la majeure partie de l'activité se concentrait représentait l'acrophase préférée. La figure 2.4 montre des courbes d'activité modèles selon les catégories d'acrophase utilisées dans cette étude.



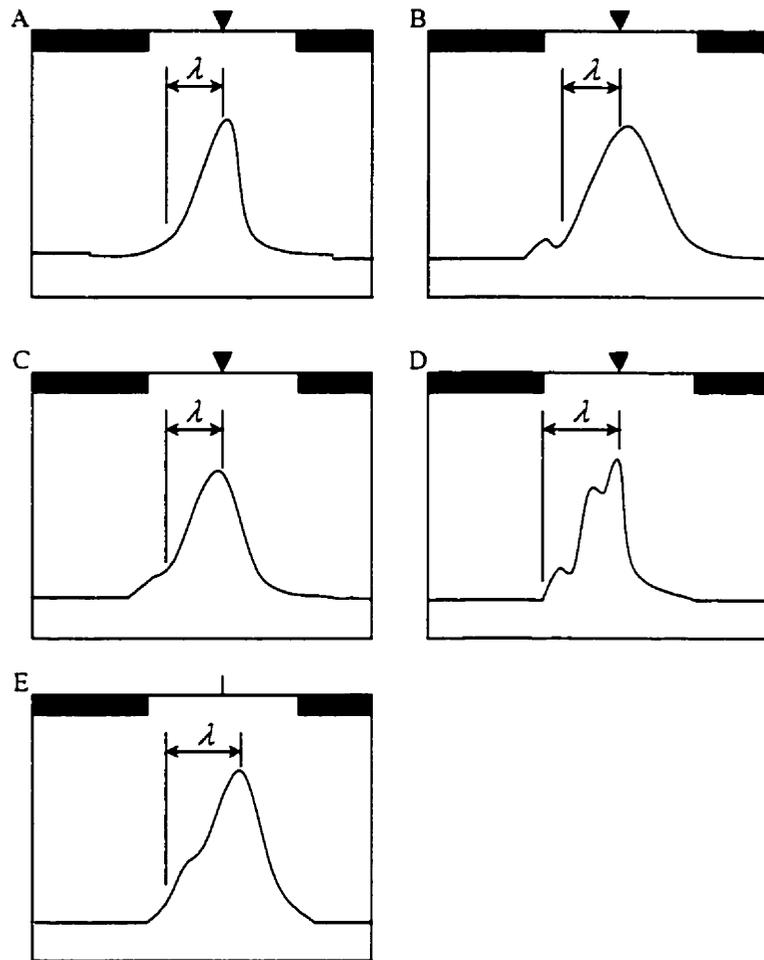
**Fig. 2.3** Distribution sur une journée des trois types d'acrophase fréquemment rencontrés chez les poissons et qui a été utilisée dans cette étude. (Crépus. = crépusculaire).



**Fig. 2.4** Principales courbes d'activité rencontrées pour chacune des catégories d'acrophase utilisées dans cette recherche. Les traits foncés horizontaux en haut de chacun des graphiques représentent la partie de la journée sous obscurité. L'axe des y représente le nombre des déplacements.

Une analyse de variance (Anova; Systat 5, Systat) suivie d'un test de comparaisons multiple de Tukey (Systat 5, Systat) ont été utilisés pour déterminer s'il y avait des différences significatives au niveau des longueurs d'anticipation de chacun des temps d'alimentation. Un modèle générale linéaire (Systat 5, Systat) a été utilisé pour comparer la période d'entraînement et les périodes d'expérimentation. La figure 2.5 montre les principales formes d'anticipation rencontrées dans cette étude.

L'augmentation subite et maintenue de l'activité précédant un temps d'alimentation ont été considérées comme le début d'une anticipation de l'arrivée de nourriture. La fin de cette anticipation était le temps d'alimentation.



**Fig. 2.5** Exemples de mesures de la longueur de l'anticipation de l'arrivée de la nourriture chez les principaux modèles de courbe d'activité rencontrés. Les courbes d'activité représentent la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés horizontaux en haut de chacun des graphiques représentent la partie de la journée sous obscurité. La longueur de la période d'anticipation est représentée par  $\lambda$ . Les graphiques A-D présentent des mesures lorsqu'il y a un cycle d'alimentation, tandis que le graphique E présente une mesure en l'absence d'alimentation. Les flèches indiquent le temps d'alimentation et le trait court indique l'ancien temps d'alimentation.

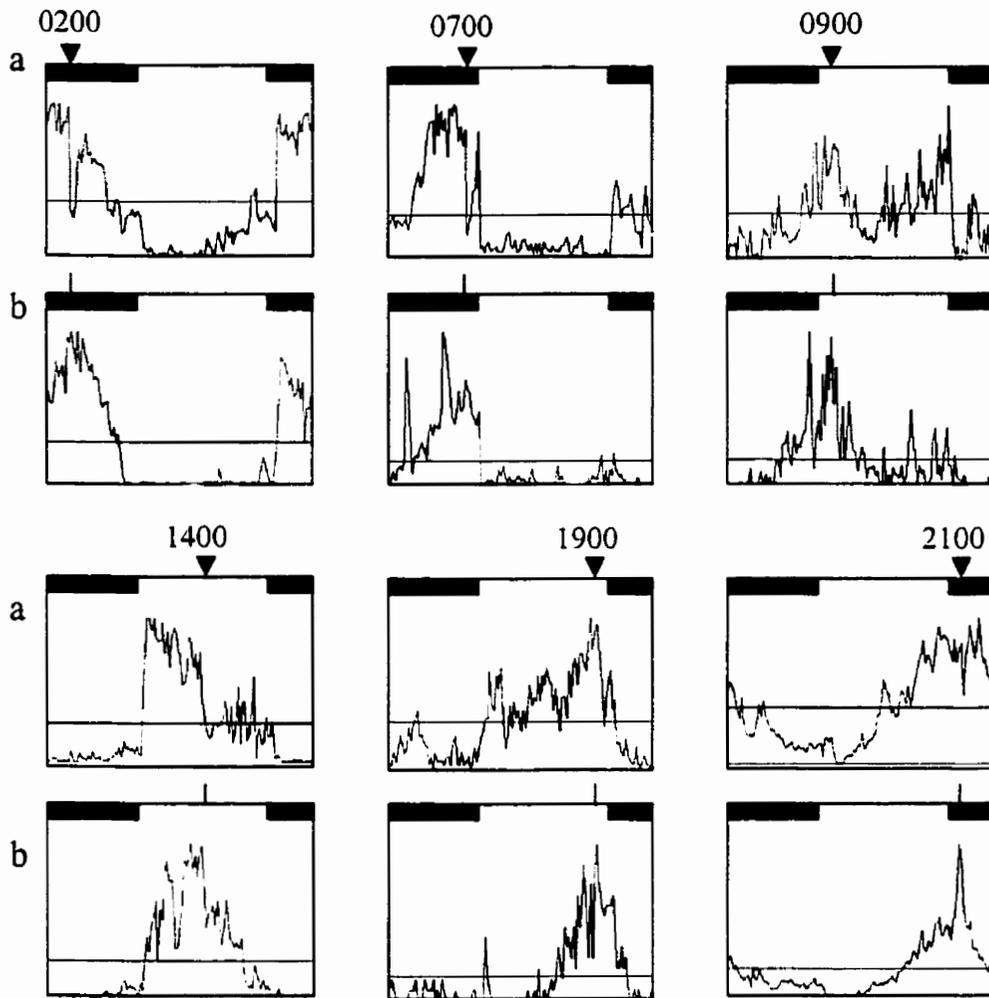
### **3. Résultats**

#### **3.1 Période d'entraînement (les 3 expériences confondues)**

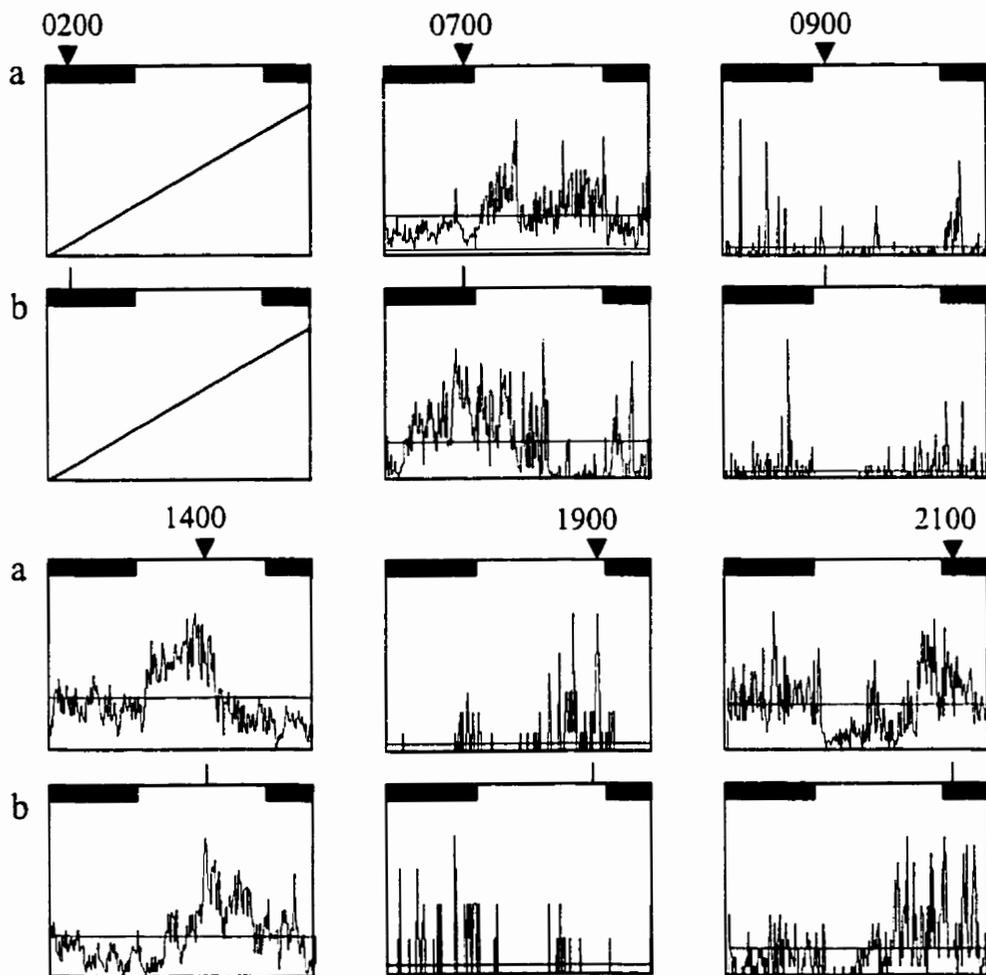
Avec une photopériode de 12:12 LD et un cycle d'alimentation, les poissons ont montré un patron d'activité modulé selon le temps d'alimentation (toutes expériences confondues Fig. 2.6a; Fig. 2.7a, Fig. 2.8a, Fig. 2.9a, Fig. 2.10a et Fig. 2.11a; Fig. 7.1a, Fig. 7.2a, Fig. 7.3a à l'annexe 2 pour l'ensemble des groupes). Une augmentation des déplacements était visible quelques heures avant le temps d'arrivée de la nourriture (anticipation) et était à son plus haut niveau vis-à-vis ce dernier. Par la suite, la quantité des déplacements enregistrés a diminué parfois brusquement pour le reste de la journée.

##### **3.1.1 Acrophase**

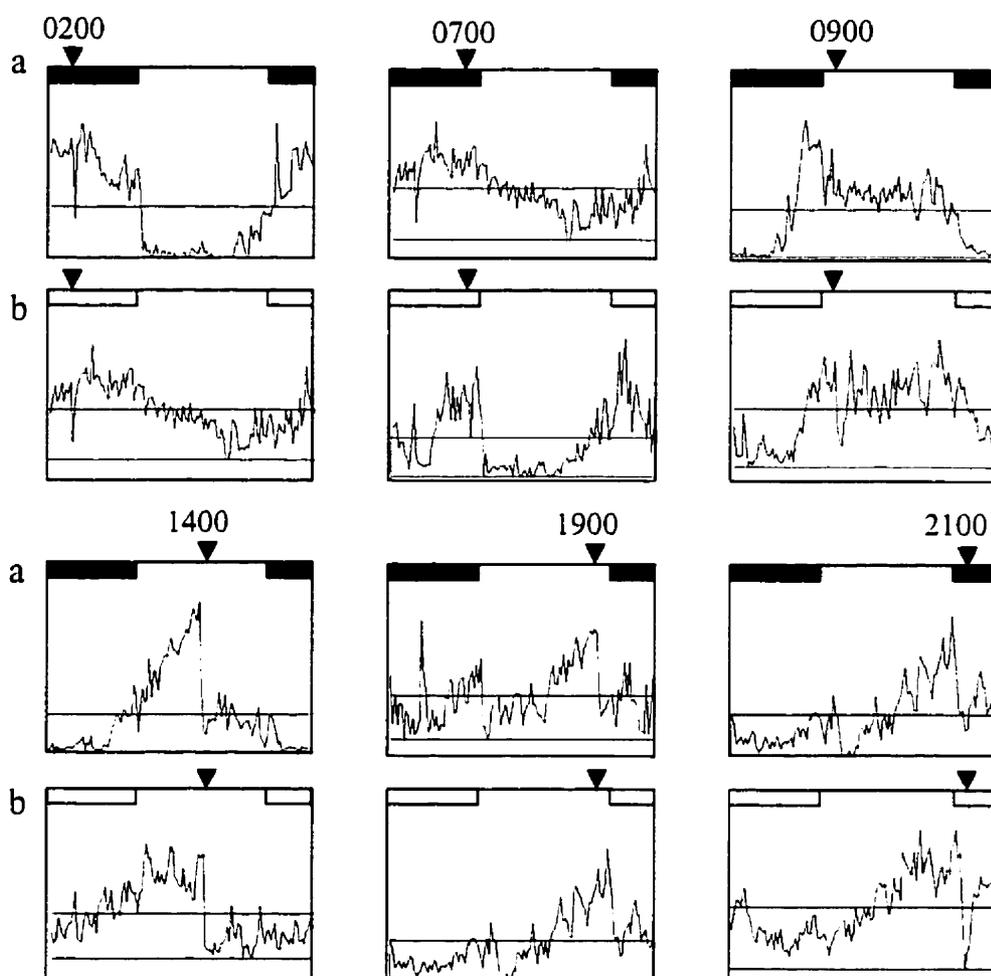
L'analyse de la distribution journalière de l'activité des cinq derniers jours de la période d'entraînement montre que l'activité se concentrait principalement dans l'acrophase contenant le temps d'alimentation (toutes expériences confondues, Fig. 2.12). Un test G a montré une différence significative entre les différents temps d'alimentation au niveau de la distribution des acrophases ( $P$  ajusté  $< 0,001$ ). Les groupes des temps d'alimentation 0200 et 1400 h ont montré des choix d'acrophases très différents, les groupes de 0200 h étant nocturnes et ceux de 1400 h étant majoritairement diurnes. Moins de différences ont été notées entre les autres temps d'alimentation (0700, 0900, 1900 et 2100 h). Toutefois, les groupes à ces temps d'alimentation crépusculaires avaient une distribution d'activité dans les phases près de leur temps d'alimentation respectif : crépusculaires ou nocturnes pour 0700 et 2100 h, crépusculaires ou diurnes



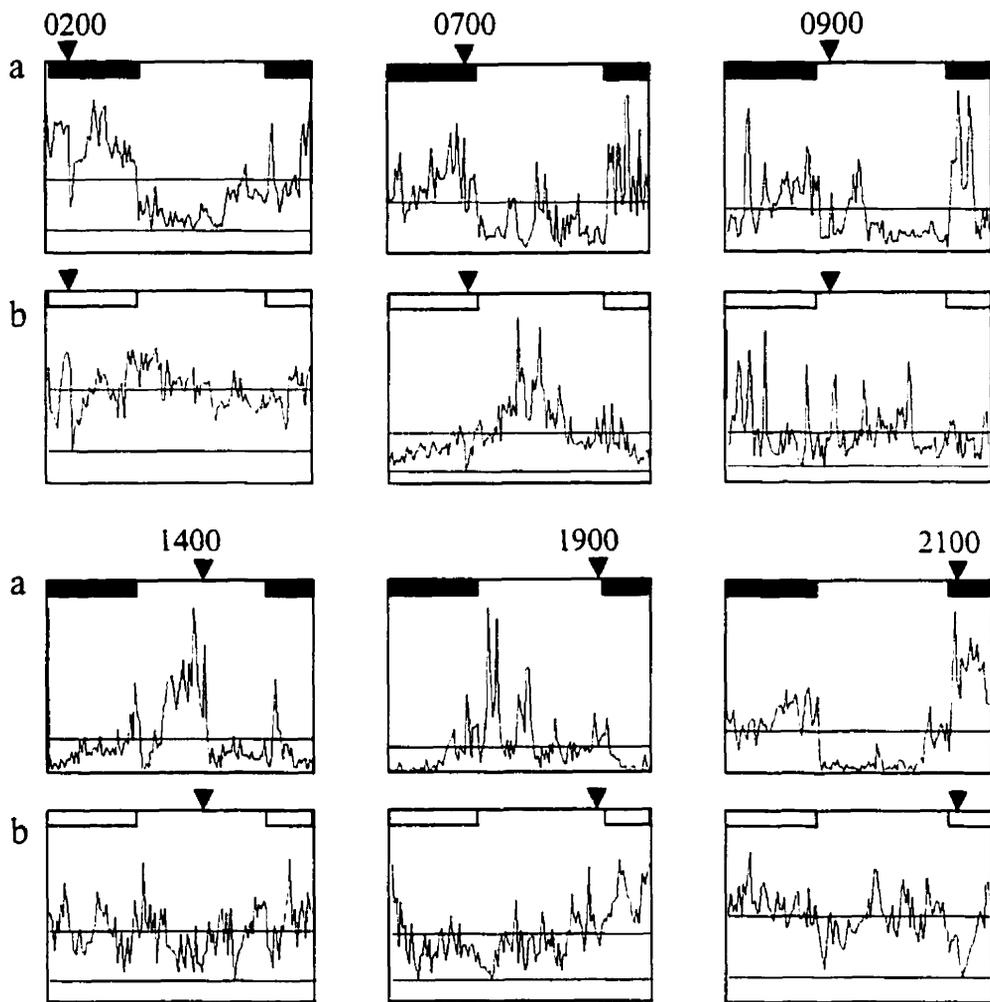
**Fig. 2.6** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant (a) et après (b) le retrait des nourrisseurs (expérience 1). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.



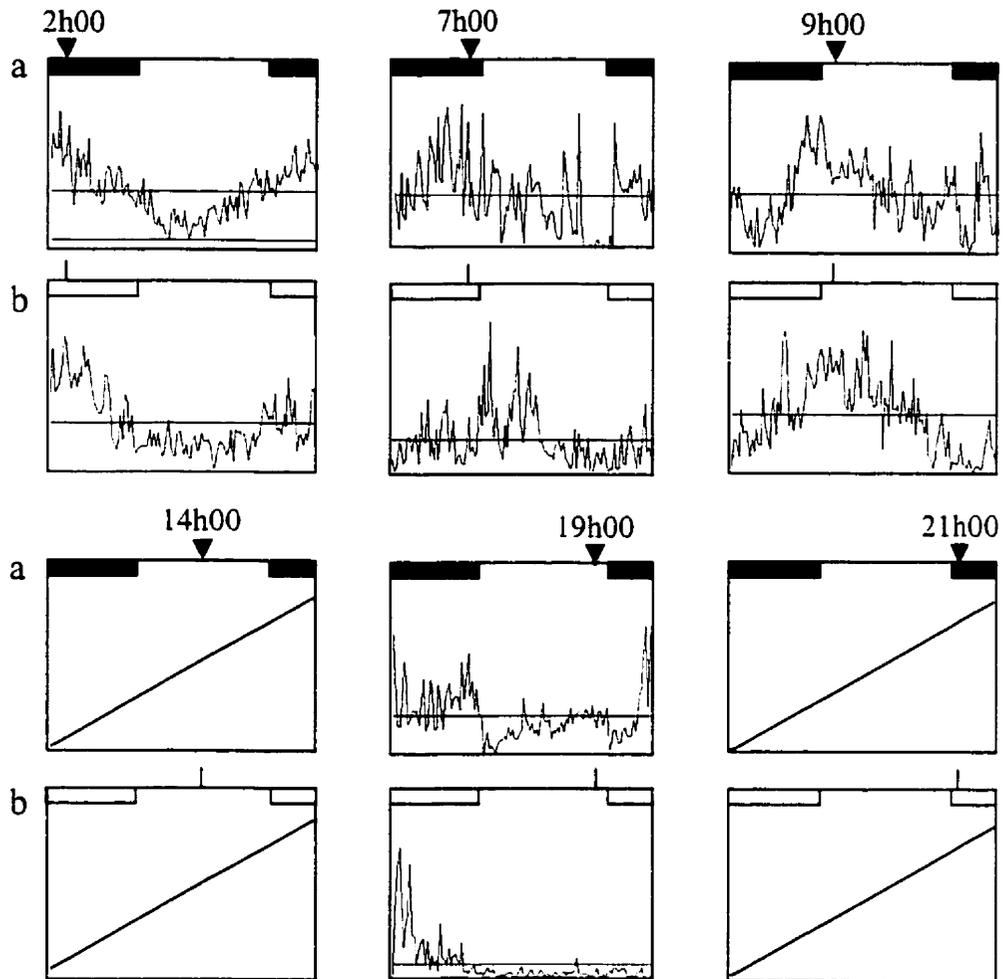
**Fig. 2.7** Exemples de courbes d'activité avec des coefficients de corrélation positifs non-significatifs entre avant (a) et après (b) le retrait des nourrisseurs (expérience 1). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe. Au temps d'alimentation 0200 h, aucun groupe n'a obtenu de coefficient de corrélation positif non-significatif.



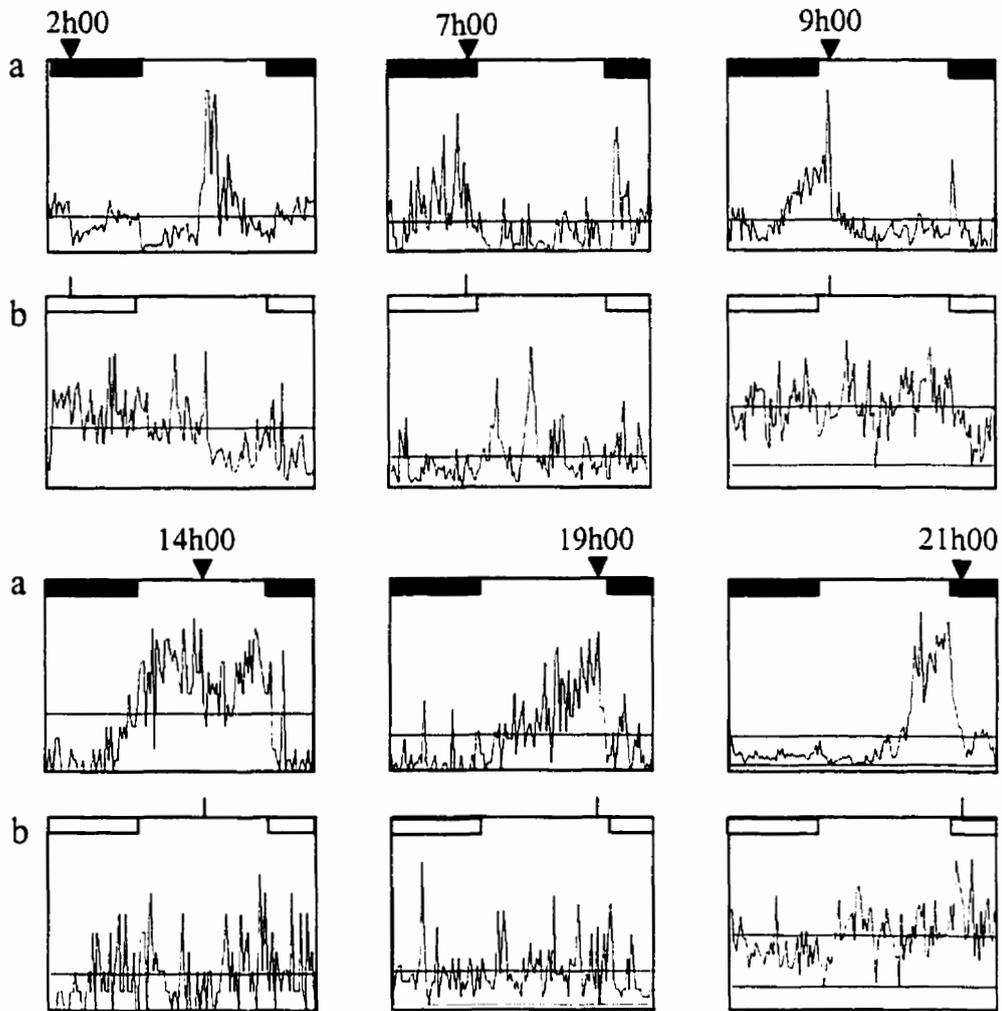
**Fig. 2.8** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant (a) et après (b) le retrait de la photopériode (expérience 2). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent les parties de la journée sous obscurité tandis que les boîtes vides représentent celles-ci lorsque la photopériode a été retirée. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.



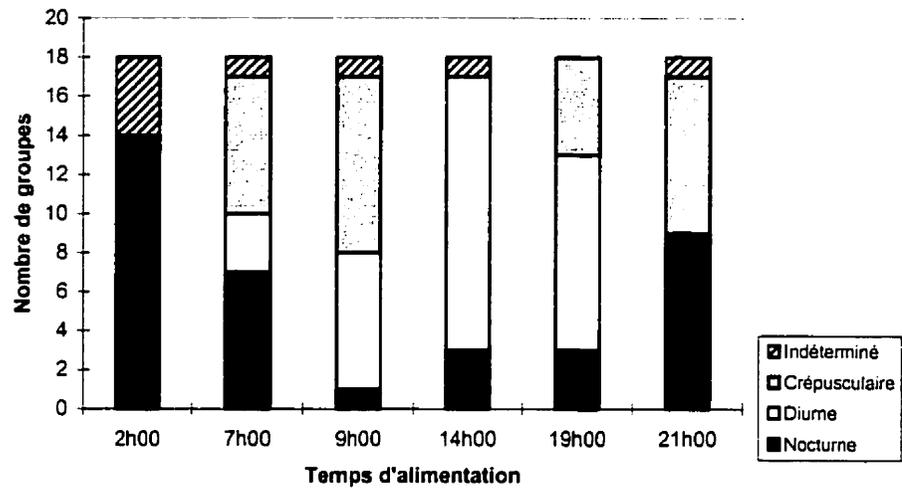
**Fig. 2.9** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation non-significatifs entre avant (a) et après (b) le retrait de la photopériode (expérience 2). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité tandis que les boîtes vides représentent celles-ci lorsque la photopériode a été retirée. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est parfois absente) représente le minimum des déplacements du groupe.



**Fig. 2.10** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant (a) et après (b) le retrait de la photopériode et de l'alimentation (expérience 3). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité tandis que les boîtes vides représentent celles-ci lorsque la photopériode a été retirée. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe. Aux temps d'alimentation 1400 et 2100, aucun groupe n'a obtenu de coefficient de corrélation positif significatif.



**Fig. 2.11** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation non-significatifs entre avant (a) et après (b) le retrait de la photopériode et de l'alimentation (expérience 3). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité tandis que les boîtes vides représentent celles-ci lorsque la photopériode a été retirée. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.



**Fig. 2.12** Nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon le temps d'alimentation en période d'entraînement (108 groupes au total).

pour 0900 et 1900 h. Il est à noter que les groupes crépusculaires ne se retrouvent qu'à ces temps d'alimentation. De plus, 29 % (21/72) de ces patrons crépusculaires présentaient 2 pics d'activités (un le matin et un le soir), même s'il n'y avait qu'un seul temps d'alimentation (le matin ou le soir; ex : Fig. 2.6a à 0900 h; Fig. 7.1a, annexe 2).

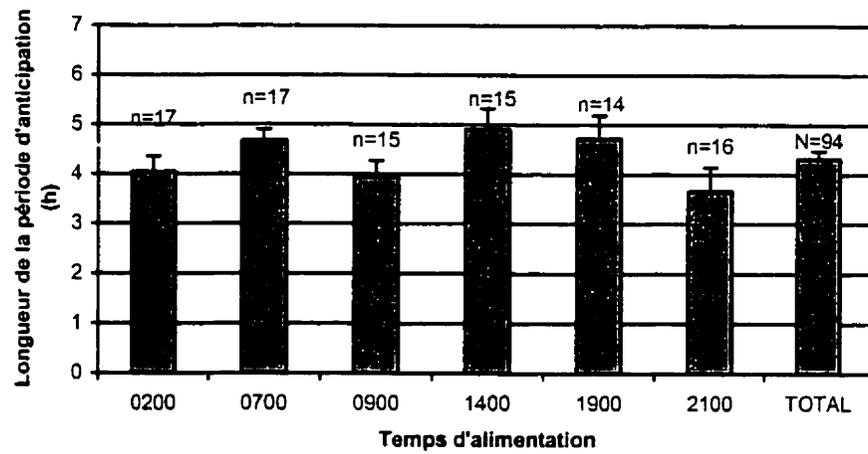
### **3.1.2 Anticipation de l'arrivée de la nourriture**

Quatre-vingt quatorze groupes sur les 108 ont montré une anticipation de l'arrivée de la nourriture (Fig 2.13). En moyenne, 3.76 jours (écart-type : 1.02 jour, N = 94 groupes) ont été nécessaires pour qu'apparaisse une anticipation de l'arrivée de la nourriture. La longueur de la période d'anticipation de l'arrivée de la nourriture en présence d'alimentation a été de 4.30 h en moyenne (écart-type : 1.51 h, N = 94) (Fig. 2.13). Aucune différence significative n'a été décelée entre les temps d'alimentation (Anova,  $F= 1.81$ ,  $p = 0.12$ ).

## **3.2 Période expérimentale**

### **3.2.1 Courbes d'activités**

Lors du retrait de l'alimentation seulement (expérience 1), la courbe d'activité s'est maintenue chez la majorité des groupes (Fig. 2.6b et 2.7b; Fig. 7.1b, Annexe 2 pour l'ensemble des courbes). Vingt-huit des 36 groupes (78%, Tableau 2.3) ont montré une corrélation positive significative ( $p < 0,05$ ) entre les courbes d'activité avant et après le retrait du cycle d'alimentation.



**Fig. 2.13** Moyenne (et erreur-type) des longueurs de la période d'anticipation de l'arrivée de la nourriture en période d'entraînement toutes expériences confondues (108 groupes testés à l'origine, mais l'anticipation n'a été présente que chez 94 d'entre eux).

**Tableau 2.3** Compilation des coefficients de corrélation des trois expériences selon les temps d'alimentation. \*significatifs à  $p < 0.05$ . \*\* significatifs à  $p < 0.01$ .

Temps d'alimentation (h)	Retrait de :			Moyenne ± écart-type
	L'alimentation	La photopériode	L'alim. et la photo.	
0200	0.51**	-0.04	0.73**	0.38±0.40
	0.87**	0.07	0.59**	
	0.63**	0.50**	-0.31	
	0.65**	-0.35	0.40**	
	0.61**	0.60**	-0.26	
Moyenne ± écart-type	0.71±0.18	0.16±0.35	0.28±0.45	
0700	0.74**	-0.32	0.35*	0.21±0.40
	0.76**	0.12	-0.03	
	0.80**	-0.02	0.20	
	0.76**	0.33*	-0.33	
	-0.10	-0.20	0.15	
Moyenne ± écart-type	0.62±0.35	-0.02±0.23	0.03±0.25	
0900	0.43**	0.09	-0.18	0.28±0.31
	0.22	0.52**	0.56**	
	0.62**	-0.33	0.42**	
	0.10	-0.16	0.03	
	0.52**	0.69**	0.39**	
Moyenne ± écart-type	0.40±0.19	0.23±0.43	0.22±0.28	
1400	0.78**	0.69**	-0.09	0.17±0.34
	0.69**	0.13	-0.18	
	0.48**	-0.11	-0.04	
	0.25	-0.21	-0.10	
	0.37**	-0.22	-0.06	
Moyenne ± écart-type	0.52±0.20	0.07±0.34	-0.07±0.07	
1900	0.03	-0.33	0.12	0.18±0.32
	0.64**	0.13	0.18	
	0.79**	-0.35	0.16	
	0.16	-0.30	0.05	
	0.50**	0.36**	0.30*	
Moyenne ± écart-type	0.45±0.29	-0.03±0.34	0.13±0.12	
2100	0.41**	0.69**	0.23	0.26±0.36
	0.84**	-0.12	-0.43	
	0.06	-0.11	0.24	
	0.87**	0.31*	0.15	
	0.77**	0.02	-0.09	
Moyenne ± écart-type	0.53±0.34	0.21±0.33	0.04±0.26	
Moyenne ± écart-type (expérience)	0.53±0.27	0.09±0.33	0.10±0.28	
% de coefficients positifs significatifs	78	33	25	

Moins de groupes ont maintenu une courbe d'activité similaire à celle de la période d'entraînement lors du retrait de la photopériode (expérience 2; Fig. 2.8b et 2.9b) et lors du retrait de la photopériode et de l'alimentation (expérience 3; Fig. 2.10b et 2.11b). En effet, seulement 12 groupes sur les 36 (33%) ont eu une corrélation positive significative lors du retrait de la photopériode et seulement neuf sur 36 (25 %) lors du retrait de la photopériode et de l'alimentation (Tableau 2.3). Un Anova à deux facteurs sur l'ensemble des coefficients de corrélation montre une différence significative entre les des expériences ( $F=26,10$ ;  $p<0,001$ ) mais aucune au niveau des temps d'alimentation ( $F=1,28$ ;  $p=0,28$ ) ni d'interaction entre ces facteurs ( $F=0,82$ ;  $p=0,61$ ). Un test de  $\chi^2$  entre les expériences montre qu'il y avait une plus grande proportion de groupes avec un coefficient de corrélation significatif lors de l'expérience du retrait de l'alimentation que pour les deux autres expériences où la photopériode était retirée ( $\chi^2 =23,39$ ;  $p<0,001$ ).

### 3.2.2 Anticipation

Plus de groupes ont maintenu une anticipation lors du retrait de l'alimentation seulement (33 sur 36 pour l'expérience 1) que pour les autres expérience (17 sur 36, et 16 sur 36, pour l'expérience 2 et 3 respectivement; Tableau 2.4).

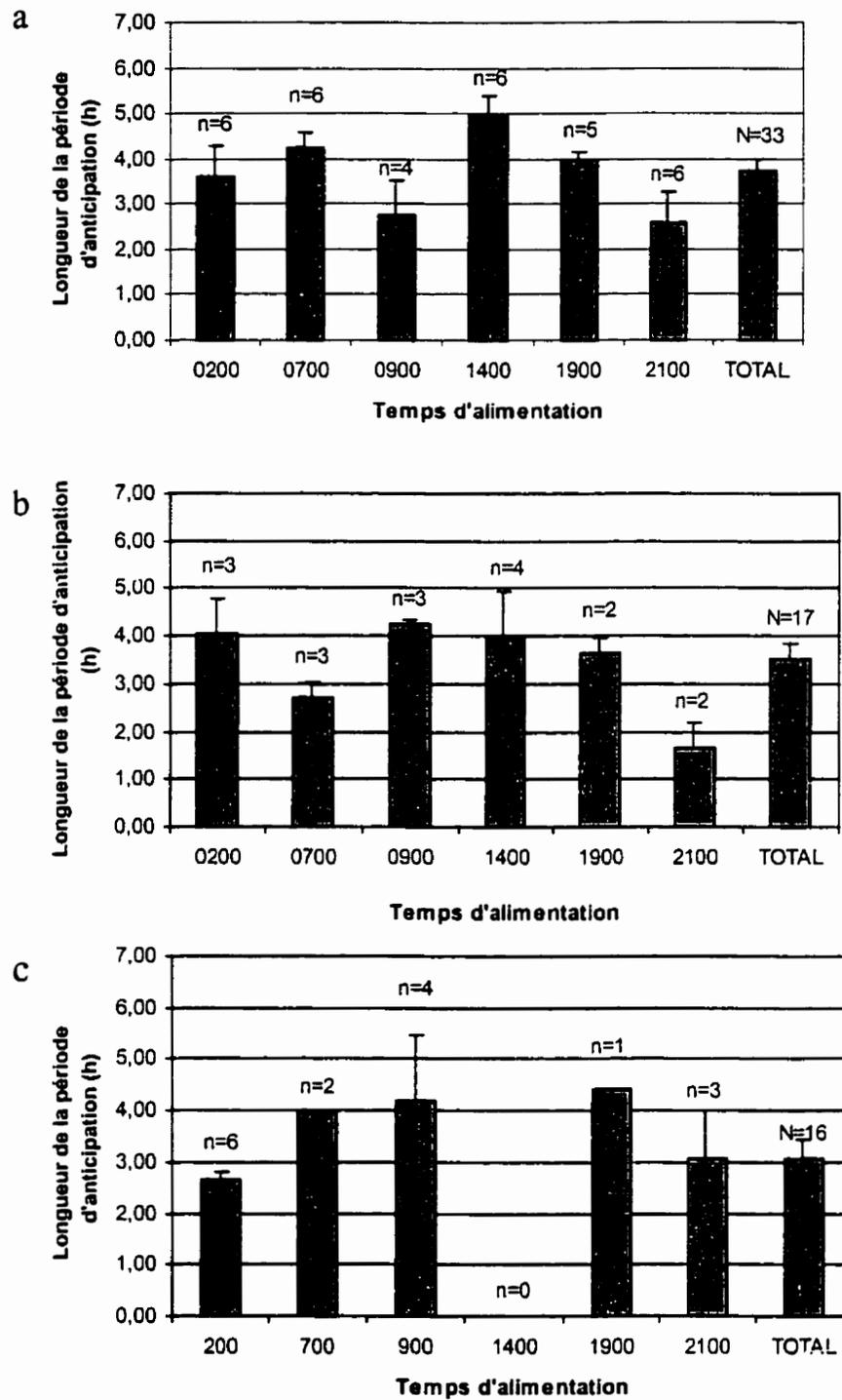
Il n'y a eu une différence significative entre les temps d'alimentation que lors du retrait de l'alimentation seulement (expérience 1; Anova,  $F=2,98$ ,  $p=0,03$ ; Tableau 2.5). Cette différence se situe entre les temps d'alimentation 1400 et 2100 (test de comparaison multiple de Tukey =  $-2,36$ ;  $p=0,03$ )(Fig 2.14a). De plus, il y a une différence presque significative entre 1400 et 0900 (Tukey= $-2,21$ ;  $p=0,09$ ). La période d'anticipation semble être plus courte lorsque le temps d'alimentation est

**Tableau 2.4** Pourcentage du nombre de groupes ayant montré une anticipation de l'arrivée de la nourriture durant la période expérimentale par rapport à la période d'entraînement selon le temps d'alimentation. Certains temps d'alimentation ont un pourcentage plus élevé que 100 % puisque certains groupes n'ont montré une anticipation que durant la période expérimentale et pas durant la période d'entraînement.

Expériences	Temps d'alimentation (h)					
	0200	0700	0900	1400	1900	2100
1 (+photo -alim)	100	100	80	100	100	150
2 (-photo +alim)	50	50	50	80	50	50
3 (-photo -alim)	120	40	80	0	20	50

**Tableau 2.5** Statistiques descriptives de la longueur d'anticipation, et résultats d'analyses de variances (Anova) entre les six temps d'alimentation pour la période d'entraînement et pour chacune des périodes d'expérimentation.

Expérience	Moyenne (heures)	Éc-type	N	F	p
Période d'entraînement	4,30	1,51	94	1,81	0,12
Expérience 1 (+photo -alim)	3,75	1,41	33	2,98	0,03
Expérience 2 (-photo +alim)	3,51	1,30	17	1,86	0,18
Expérience 3 (-photo -alim)	3,42	1,70	16	0,52	0,72



**Fig. 2.14** Moyenne des longueurs de la période d'anticipation de l'arrivée de la nourriture en période d'expérimentation. (a) Expérience 1, sans alimentation. (b) Expérience 2, sans photopériode. (c) Expérience 3, sans alimentation ni photopériode.

tout juste après le changement de la photopériode que lorsqu'il est plus loin. Aucune différence significative n'a été décelée entre les temps d'alimentation des autres expériences ni durant la période d'entraînement (Tableau 2.5). La longueur de la période d'anticipation était significativement plus longue durant la période d'entraînement que durant la période d'expérimentation ( $F=1,80$ ;  $p=0,02$ ). Ceci pourrait être attribuable à une baisse de l'activité que j'ai remarqué durant la période d'expérimentation, mais que je n'ai cependant pas quantifié.

## 4. Discussion

### 4.1 Période d'entraînement

Cette partie de l'expérience confirme la présence d'un rythme journalier d'activité chez les petits groupes de Chattes de l'Est, ce qui n'avait pas été détecté auparavant chez cette espèce. Durant la période d'entraînement, le cycle de disponibilité de nourriture a agi comme un *Zeitgeber* (indicateur de temps) fort, entraînant l'activité locomotrice chez la Chatte de l'Est. En effet, on peut remarquer, en observant les figures 2.6a, 2.7a, 2.8a, 2.9a, 2.10a et 2.11a ainsi que les graphiques de la période d'entraînement en annexe 2, que la courbe d'activité de la majorité des groupes a été modulée selon le temps d'alimentation. L'analyse du choix des acrophases nous montre que la majorité des groupes (90/108) ont concentré leurs déplacements dans la phase de la photopériode où la nourriture était disponible. De plus, on remarque la présence d'une période d'anticipation de l'arrivée de la nourriture chez la majorité des groupes (94/108, Fig 2.13). Aucun temps d'alimentation n'a montré plus d'effet que les autres sur ces courbes d'activité, indiquant que l'efficacité de l'entraînement de la courbe ne varie pas selon le moment de la journée ou sa proximité des changements de la photopériode où ce *Zeitgeber* est donné.

Toutefois, la photopériode n'est pas sans effet sur les rythmes d'activité journaliers de la Chatte de l'Est. Certains groupes nourris près des changements de la photopériode (i.e. 0700, 0900, 1900 et 2100 h) ont montré une préférence pour une des deux phases (diurne ou nocturne; majoritairement celui dans laquelle la nourriture était disponible), démontrant ainsi une influence de ce facteur. Mais la photopériode semble quand même avoir un impact moins important que le cycle de disponibilité de nourriture sur le rythme d'activité de cette espèce puisque les groupes ont adapté leur rythme

d'activité au temps d'alimentation, pouvant devenir diurne, nocturne ou crépusculaire au besoin; ce changement s'opérant en moins de quatre jours en moyenne. Cette flexibilité dans le choix de l'acrophase a été retrouvée chez quelques autres espèces de poissons (par exemple : *Dicentrarchus labrax*, Sánchez-Vázquez *et al.* 1995b) et peut être aussi causée par les saisons (*Cottus poecilopus* : Müller 1969, cité dans Andreasson 1969; Truite brune (*Salmo trutta*) : Heggenes *et al.* 1993; Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) : Landless 1976; Lotte (*Lotta lotta*) : Müller 1978), par l'intensité lumineuse (*Cottus poecilopus* : Andreasson 1969; Barbotte brune (*Ictalurus nebulosus*) : Eriksson 1978), par la température de l'eau (Truite brune (*Salmo trutta*) : Fraser *et al.* 1993) et même sans raison apparente (*Dicentrarchus labrax* : Sánchez-Vázquez *et al.* 1995a; Poisson rouge (*Carassius auratus*) : Sánchez-Vázquez *et al.* 1996). Cependant, ce comportement ne semble pas se retrouver chez d'autres vertébrés, ce qui fait dire à certains auteurs que cette flexibilité du système circadien est probablement caractéristique des poissons (Sánchez-Vázquez *et al.* 1996).

Il est probable que l'entraînement de la courbe d'activité au cycle d'alimentation chez cette espèce soit une adaptation permettant à l'animal de s'auto-programmer à une source temporaire de nourriture afin d'avoir un minimum de perte d'énergie, i.e. qu'il reste au repos en dehors de la période où la nourriture est disponible (Spieler et Noeske 1984). De plus, l'anticipation pourrait lui permettre d'être le premier à obtenir la nourriture en étant sur place quelques temps avant que celle-ci ne soit disponible.

## 4.2 Expérimentations

Comme nous l'avons vu à la section précédente, les groupes ont adapté leur courbe d'activité selon le temps d'arrivée de la nourriture et ont montré des capacités

d'anticipation. Lors du retrait du cycle d'alimentation seulement (expérience 1), il y a eu maintien de la courbe d'activité chez la majorité des groupes (78 %). Cependant, lorsqu'il y a eu retrait de la photopériode, moins de groupes ont maintenu cette courbe d'activité, que ce soit en présence d'alimentation (expériences 2 : 33 %) ou en l'absence d'alimentation (expérience 3 : 25 %).

Qu'est-ce qui permet à cette espèce d'anticiper l'arrivée de la nourriture même en son absence, mais qui ne lui permet pas d'anticiper aussi bien l'arrivée de celle-ci lorsque la photopériode est absente ? Plusieurs modèles, basés sur des observations effectuées chez plusieurs espèces d'animaux, ont été développés (voir introduction). On peut les classer en trois grandes catégories selon leur dépendance ou leur indépendance aux indicateurs de temps (*Zeitgeber*) externes (voir Mistlberger 1994 pour une synthèse).

(1) Dans la première catégorie se retrouve un mécanisme utilisant un indicateur de temps externe (i.e. n'étant pas endogène), signalant à l'animal l'instant où il doit commencer la recherche de nourriture. Le principe est le même que le conditionnement de Pavlov sauf qu'ici, la cloche est remplacée par un phénomène environnemental (ex. : photopériode, son, présence d'une personne près de l'aquarium). En l'absence de cet indicateur, l'animal est incapable de connaître le moment où la nourriture est disponible. Durant la période d'entraînement, on a remarqué que l'animal pouvait anticiper les temps d'alimentation longtemps avant ou après les changements de la photopériode (0200, 0700, 1400 et 1900 h). Étant donné qu'aucun autre changement pouvant servir de point de repère n'était disponible (pièce isolée) et, surtout, qu'il y a eu le maintien d'un certain nombre de rythmes après le retrait de la photopériode et de la nourriture, ce modèle ne peut donc pas s'appliquer à cette espèce.

La deuxième catégorie fait appel à l'utilisation d'un mécanisme de mesure du temps qui diffère selon les modèles. Ce mécanisme permet à l'animal de connaître à l'avance l'arrivée prochaine de la nourriture (anticipation). Plusieurs modèles sont classés dans cette catégorie.

(2) Dans le premier modèle de cette catégorie, le mécanisme fonctionne comme un sablier énergétique (*hourglass* ou *interval timer*) qui permet à l'animal de régler son comportement et son métabolisme de façon à s'adapter à un cycle journalier de perte et de gain d'énergie. La recherche de nourriture est déclenchée à chaque jour lorsque la réserve d'énergie tombe sous un seuil critique. Étant donné que ce cycle de gain et de perte est réglé sur une journée, ce seuil est ajusté pour être atteint au moment où la nourriture est disponible. Lorsque la nourriture n'est pas disponible, le cycle ne peut pas redémarrer (pas de gain) et l'animal continue la recherche de celle-ci, même en dehors du temps où cette nourriture est généralement disponible. Ce modèle peut être éliminé puisque les groupes ont été capables de maintenir une anticipation de l'arrivée de la nourriture en l'absence de celle-ci (expérience 1). En l'absence de nourriture, le cycle de gain et de perte d'énergie est rompu et les poissons auraient dû chercher continuellement la nourriture, ce qui n'a pas été le cas.

(3) Dans le deuxième modèle de la deuxième catégorie, l'animal mesure la longueur de la période de temps entre un événement particulier du cycle environnemental (exemple : aube et aurore) et le temps où la nourriture est disponible (Sánchez-Vázquez *et al.* 1995b). Par la suite, lorsque le signal environnemental est repéré de nouveau, le « compte à rebours » se met en marche et prévient l'animal de l'arrivée prochaine de la nourriture. Ce modèle explique bien les résultats obtenus lors de la période d'entraînement et d'expérimentation, mais explique mal le maintien de quelques rythmes dans les expériences 2 et 3. En effet, il

est difficile de croire qu'un compte à rebours serait aussi précis pour un temps d'alimentation 1 h après le début de la photophase que 1 h après. Dans presque tous les cas, les résultats n'étaient pas significativement différents entre les divers temps d'alimentation. De plus, une observation faite dans une autre étude me permet de croire que ce modèle ne s'applique pas pour cette espèce. Cette étude (Reebs 1996), qui a été effectuée sur la même espèce, fait mention d'une transition graduelle (sur plusieurs jours) de l'estimation des temps d'arrivée de la nourriture suite à un décalage des temps d'alimentation (voir figure 3.3a et 3.3b au chapitre suivant). Cette transition graduelle est provoquée par une estimation de la longueur de la journée différente de 24 h. Une telle transition ne peut être effectuée que par une horloge de type endogène. Donc, d'une journée à l'autre, le cycle de l'horloge raccourcit ou allonge (si la journée estimée est, respectivement, plus courte ou plus longue) la période entre les temps d'alimentation estimé jusqu'à ce qu'un de ceux-ci concorde avec le nouveau temps d'alimentation. Pour un test plus approfondi de cette idée, voir le chapitre suivant.

La troisième catégorie fait intervenir une horloge endogène réglée à une périodicité d'environ 24 h (circadienne). Contrairement aux modèles précédents, cette horloge permettrait à l'animal de maintenir sa courbe d'activité ainsi que son anticipation lorsque le cycle d'alimentation viendrait à manquer. Dans cette catégorie se classent les deux derniers modèles.

(4) Le modèle double-horloge (*entrainment model*) fait appel à deux horloges, une première reliée à la photopériode et une seconde reliée au cycle d'alimentation. Ces horloges sont inter-reliées plus ou moins intimement afin de permettre des interactions. Donc, les horloges étant plus ou moins indépendantes, lorsque la photopériode est manquante, l'animal peut encore prédire le moment où la nourriture sera disponible grâce

à l'horloge entraînée par le cycle d'alimentation. Le faible taux de maintien de la courbe d'activité et de l'anticipation des groupes en présence du cycle d'alimentation n'appuie pas ce modèle. En effet, l'utilité première d'une horloge endogène est de permettre à l'animal d'anticiper le *Zeitgeber* en présence de celui-ci. Mais le faible taux d'anticipation de l'arrivée de la nourriture de l'expérience 2 nous permet de douter de la présence d'une horloge endogène unique au cycle d'alimentation.

(5) Le dernier modèle, le modèle de computation (*non-entrainment* ou *computational model*) développé par Gallistel (1990), n'implique qu'une seule horloge biologique, une horloge qui se règle sur la photopériode et sur laquelle le temps d'alimentation peut être « gravé » par un cycle de disponibilité de nourriture. Étant une horloge endogène, elle a la capacité de se maintenir jusqu'à un certain point en l'absence de la photopériode (Moore-Ede *et al.* 1982). Cette horloge donne la possibilité à l'animal de connaître à l'avance quand cette nourriture sera disponible. Ainsi l'animal peut anticiper son arrivée et tenter d'augmenter la quantité de nourriture qu'il capturera en commençant sa recherche plus tôt. Mais, comme peu d'espèces de poissons peuvent maintenir un rythme d'activité en environnement constant (Boujard et Leatherland 1992), il est possible que plusieurs poissons ne puissent plus anticiper l'arrivée de la nourriture lorsque le ou les indicateurs de temps (*Zeitgebers*) sont absents. Puisque le fonctionnement de ce modèle se base sur la présence de la photopériode, l'absence de celle-ci pourrait donc entraîner la perte d'anticipation de l'arrivée de la nourriture chez plusieurs poissons.

Ce modèle peut donc expliquer l'anticipation de l'arrivée de la nourriture en présence de la photopériode mais en l'absence du cycle d'alimentation (expérience 1). Le nombre faible mais non-négligeable de groupes ayant une anticipation ainsi qu'un

maintien des courbes d'activité en l'absence de photopériode (avec ou sans alimentation), est aussi expliqué par la faible capacité de « Free-run » de la simple horloge de ce modèle. Le modèle est de plus consistant avec le décalage progressif de l'activité observé par Reebbs (1996) sur cette même espèce, puisque l'horloge du modèle est circadienne.

Donc, selon les résultats obtenus dans cette étude, deux des six modèles peuvent être retenus : les modèles de « compte à rebours » puisqu'il n'a pu être complètement éliminé par les résultats de cette étude et le modèle de computation (5). Cependant, lorsqu'on prend en considération l'observation faite par Reebbs (1996), c'est le dernier modèle qui semble être favorisé. Cependant, étant donné le faible nombre de groupes utilisés dans l'expérience de Reebbs (1996), il faudrait refaire l'expérience avec un plus grand nombre de groupes. Ceci fait l'objet du prochain chapitre.

# **Chapitre III - Est-ce qu'un décalage de la photopériode peut entraîner un décalage de la courbe d'activité chez la Chatte de l'Est ?**

## **1. Introduction**

Depuis plus d'une vingtaine d'année, beaucoup d'articles ont été publiés sur les rythmes circadiens chez les animaux et les revues de littérature sur ce sujet sont nombreuses (Aschoff 1981, Aschoff *et al.* 1982, Gallistel 1990, Moore-Ede *et al.* 1982, Menaker 1971). Cet intérêt est compréhensible puisque les rythmes circadiens sont directement impliqués dans l'organisation spatiale et temporelle des organismes; c'est le mécanisme qui permet à ces organismes de prévoir et de se préparer à l'arrivée prochaine d'un événement (arrivée de la nourriture, arrivée de la nuit ou du jour, etc.; Boujard et Leatherland 1992; Davis 1963; Davis et Bardach 1965; Mistlberger 1994; Moore-ede *et al.* 1982; Spieler et Clougherty 1989; Spieler et Noeske 1984; Weber et Spieler 1987).

Chez les poissons et la plupart des animaux, la photopériode est reconnue comme étant le principal facteur environnemental contrôlant les rythmes circadiens (Tabata *et al.* 1988). Cependant, la disponibilité spatio-temporelle de la nourriture peut elle aussi jouer un rôle (Boujard et Leatherland 1992). Chez plusieurs espèces de poissons, le cycle de disponibilité de la nourriture peut avoir une influence plus importante que le cycle de la photopériode, les poussant même à devenir nocturnes ou diurnes selon la disponibilité de nourriture, dans certains cas (Boujard et Leatherland 1992, Sanchez-Vazquez *et al.* 1995a, chapitre précédent). Il existe trois grandes catégories de rythmes circadiens : les rythmes exogènes, les rythmes endogènes non-cycliques et les rythmes endogènes

cycliques (voir l'introduction du chapitre précédent). La méthode la plus couramment employée pour déterminer la provenance du rythme (endogène ou exogène) est de placer les animaux dans un environnement constant suite à un entraînement et de vérifier s'ils conservent leur rythme d'activité. Ce genre d'étude est rare chez les poissons parce que peu d'espèces peuvent maintenir un rythme d'activité en environnement constant sur une longue période (Boujard et Leatherland 1992). Au chapitre précédent, il a été démontré que la Chatte de l'Est (*Notemigonus crysoleucas*) a besoin de la photopériode pour prévoir le moment où la nourriture sera disponible. Par contre on ne sait pas si l'animal se sert directement de cet indicateur (modèle « compte à rebours ») ou s'il s'en sert indirectement par l'intermédiaire d'une horloge endogène (modèle computation). Dans ce dernier cas, cet indicateur serait utilisé pour maintenir une cohérence entre le moment où la nourriture est disponible et les changements de la photopériode.

Un moyen de déterminer laquelle de ces deux horloges pourrait être utilisée par cette espèce serait de décaler la photopériode suite à une période d'entraînement. La façon dont la courbe d'activité, qui aura été entraînée par un cycle d'alimentation, réagira à ce décalage de la photopériode devrait nous donner des indications sur la présence ou non d'une horloge endogène contrôlant les rythmes d'activité reliés au cycle d'alimentation. Une étude effectuée avec la Chatte de l'Est par Reeb (1996) mentionne la présence d'une transition graduelle (sur plusieurs jours) de l'estimation des temps d'arrivée de la nourriture suite à un décalage des temps d'alimentation (voir Fig. 3.3 a et 3.3b de la section matériel et méthodes). Cette transition graduelle proviendrait d'une estimation de la longueur de la journée (donc du cycle d'alimentation) différente de 24 h. Une transition graduelle ne peut être provoquée que par une horloge endogène.

Cependant, étant donné le faible nombre de groupes utilisés dans l'expérience de Reebbs (1996), on n'a que peu d'indications claires de la présence de ce type d'horloge.

Les deux autres réactions possibles de la courbe d'activité seraient un décalage immédiat (sans transition graduelle, typique d'un modèle compte à rebours) et l'absence de décalage (la courbe d'activité ne suit pas le décalage de la photopériode, typique des modèles basés sur l'alimentation seulement).

Les décalages de la photopériode ont été bien étudiés, chez les mammifères en particulier, mais peu d'expérience ont été effectuées chez les poissons. On en connaît peu sur les effets de tels décalages sur l'anticipation de l'arrivée de la nourriture et l'évaluation du temps d'alimentation. Ce genre d'étude pourrait nous révéler la présence d'une horloge endogène. Ooka-Souda *et al.* (1985) et Sánchez-Vázquez *et al.* (1995a) ont montré de cette façon la présence de ce type d'horloge chez *Eptatretus burgeri* et *Dicentrarchus labrax* respectivement. Cependant, Boujard *et al.* (1990) et Tabata *et al.* (1989) ont conclu à l'absence de ce type d'horloge chez *Hoplosternum littorales* et *Silurus asotus*.

Plusieurs rythmes peuvent être entraînés par des cycles d'alimentation dont, l'activité locomotrice (voir Boujard et Leatherland 1992 pour une synthèse). L'activité locomotrice a montré des capacités d'entraînement aux cycles d'alimentation chez plusieurs espèces, dont la Chatte de l'Est (*Notemigonus crysoleucas*, Chapitre II). Cette espèce a démontré une très grande capacité d'adaptation de son activité circadienne selon le moment de la journée où la nourriture était disponible, pouvant même devenir diurne ou nocturne selon le temps d'alimentation (Chapitre II). Dans cette même étude, cette espèce a démontré une très bonne capacité d'anticipation de l'arrivée de la nourriture, ce qui en fait un très bon sujet pour des études plus poussées. Cependant, dans cette même

étude, cette espèce n'a pas démontré de capacité à maintenir une anticipation de l'arrivée de la nourriture en l'absence de photopériode, ce qui suggère soit que ce poisson ne posséderait pas une horloge endogène (modèle « compte à rebours ») ou que cette horloge, si présente, serait très liée aux cycles de la photopériode (modèle computation; Chapitre II).

Les buts de cette expérience étaient (1) de vérifier si une horloge endogène est impliquée dans le maintien des courbes d'activité entraînées par un cycle d'alimentation chez la Chatte de l'Est et (2) de comparer les effets sur le rythme circadien d'activité de l'avance et du recul de la photopériode. Pour cela, j'ai avancé ou reculé la photopériode de 6 h (-6h ou +6h) chez des groupes de Chattes de l'Est préalablement entraînés à un des six temps d'alimentation utilisés. Les groupes n'avaient plus accès à de la nourriture suite au décalage de la photopériode.

Si une horloge endogène est présente, on devrait s'attendre à obtenir un décalage graduel de l'activité d'une journée à l'autre suite au décalage de la photopériode (avance ou recul). Donc, la courbe d'activité devrait prendre plusieurs jours pour s'adapter à la nouvelle photopériode. Dans le cas contraire, s'il y a compte à rebours déclenché par un signal photopériodique, la courbe d'activité devrait s'adapter immédiatement à la nouvelle photopériode, sans qu'on puisse observer de transition. Les résultats de cette expérience devraient permettre de déterminer qu'elle est le modèle d'horloge, parmi les deux qui ont été conservés au chapitre précédent, qui est utilisé par cette espèce.

## **2. Matériel et méthodes**

### **2.1 Capture et soin des poissons**

La capture et le soin des poissons étaient les mêmes que dans l'expérience décrite au chapitre précédent.

### **2.2 Condition des expériences**

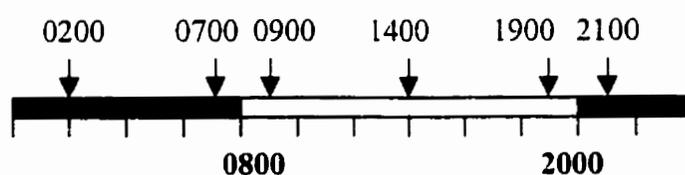
Les conditions expérimentales étaient les mêmes que pour l'expérience décrite au chapitre précédent.

### **2.3 Système de détection des déplacements**

Le système de détection des déplacements était le même que celui décrit au chapitre précédent et en Annexe 1, et était similaire à celui utilisé par Ooka-souda *et al.* (1985), Perez (1987) et Tabata *et al.* (1989).

### **2.4 Types d'expériences**

Deux types d'expériences ont été effectuées. Pour chacune des expériences, six groupes de quatre poissons ont été nourris de 11 à 20 jours (période d'entraînement) à un des six temps suivant: 1 h après le début, au milieu et 1 h avant la fin du jour et de la nuit (Fig. 3.1). Ces temps d'alimentation sont les mêmes que ceux qui ont été utilisés au chapitre précédent et pour les même raisons, et aussi pour comparer les résultats



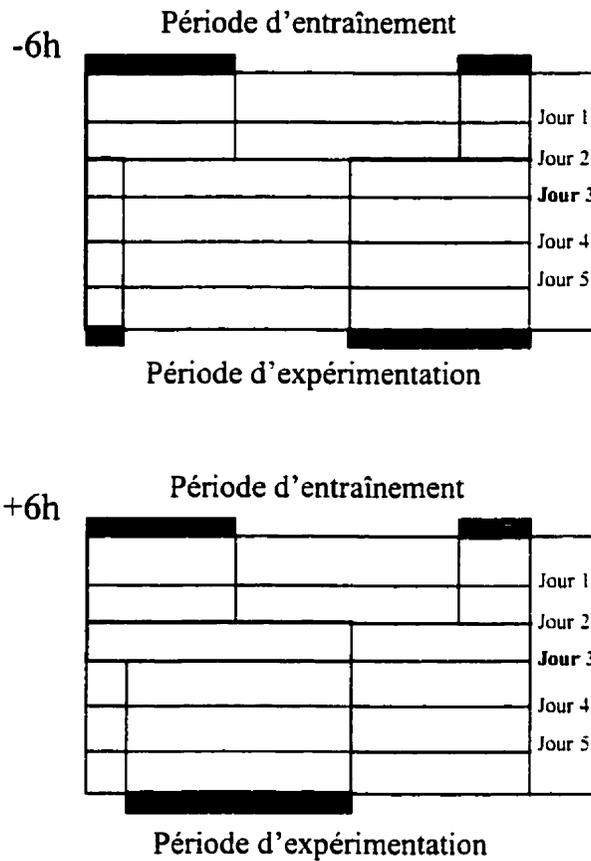
**Fig. 3.1** Les différents temps d'alimentation utilisés dans cette expérience. Les flèches représentent les différents temps d'alimentation. Les traits pleins indiquent la partie nocturne de la photopériode tandis que le trait vide indique la partie diurne. La combinaison des traits pleins et vides forme 24 heures. Les heures sous les traits indiquent les temps des changements de la photopériode tandis que ceux au-dessus des flèches représentent les temps où la nourriture était donnée.

obtenus dans cette étude avec l'étude précédente.

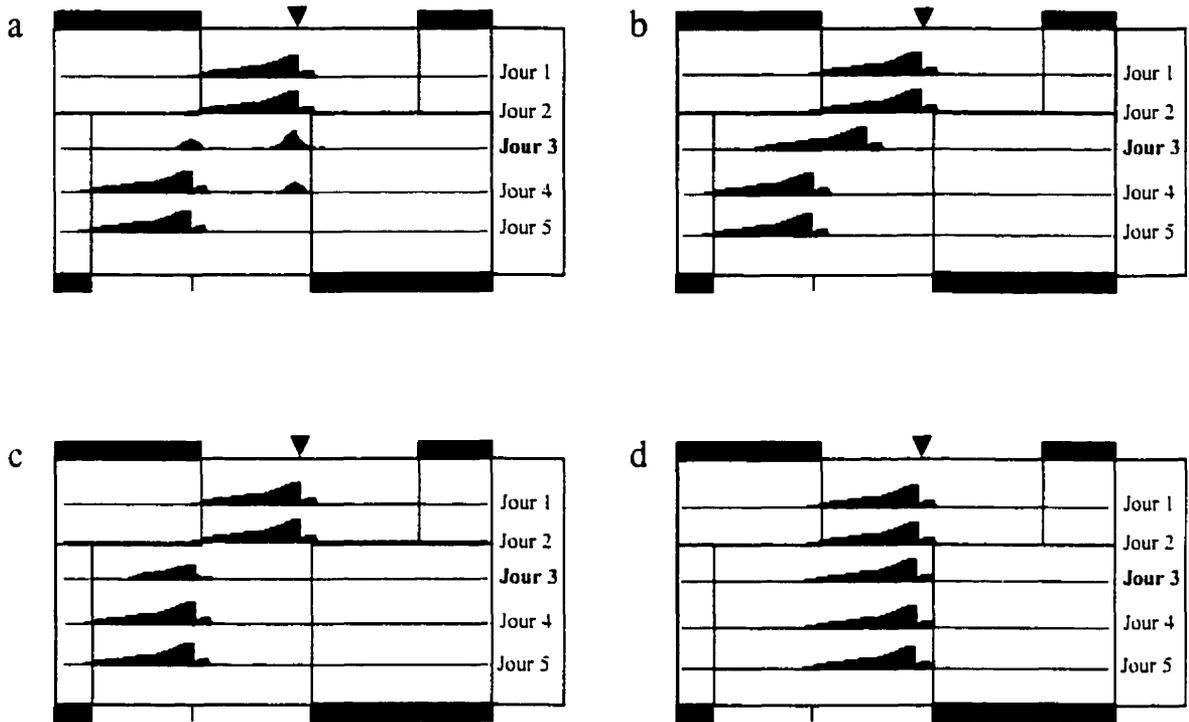
Suite à la période d'entraînement, un des deux changements suivants a été fait. Pour la première expérience, la photopériode a été avancée de 6 h (i.e. que les lumières s'allumaient à 0200 h et qu'elles s'éteignaient à 1400 h) en raccourcissant la nuit suite à la période d'entraînement, et le cycle d'alimentation a été retiré (Figure 3.2). Pour la seconde expérience, la photopériode a été reculée de 6 h (i.e. que les lumières s'allumaient à 1400 h et qu'elles s'éteignaient à 0200 h) en allongeant la nuit, et le cycle d'alimentation a été retiré. Les groupes ont été maintenus dans ces nouvelles conditions durant au moins sept jours. Trente-six groupes de quatre poissons ont été testés pour chacune des deux expériences ce qui fait un total de 72 groupes (six groupes x six temps x deux expériences = 72 groupes).

## 2.5 Analyses

Pour déceler la présence d'une horloge endogène dans le maintien de la courbe d'activité, une attention a été portée à la portion des actogrammes durant les jours suivant immédiatement le décalage de la photopériode. Un actogramme est une représentation journalière de l'activité d'un ou plusieurs animaux (Figure 3.3). Si une horloge endogène est impliquée dans le maintien de la courbe d'activité (voir Chapitre II), l'animal prendra plusieurs jours pour s'adapter à cette horloge, et par conséquent ses déplacements, à la nouvelle photopériode. À la Figure 3.3a, on retrouve un pic d'activité résiduel vis-à-vis



**Fig. 3.2** Décalages apportés à la photopériode entre la période d'entraînement et les périodes d'expérimentation (avance : -6h et recul : +6h). Comme à la figure précédente, les traits pleins représentent la partie sous obscurité de la photopériode et les traits vides représentent la partie illuminée de la photopériode. L'avance de la photopériode c'est fait en raccourcissant la scotophase tandis que le recul c'est fait en allongeant celle-ci.



**Fig. 3.3** Exemples fictifs des 3 différents types de décalages de la courbe d'activité que l'on pourrait rencontrer dans l'expérience. A et b représentent un décalage graduel, c montre un décalage immédiat de la courbe d'activité et d représente une absence de décalage. Au jour 3, la photopériode est décalée et le cycle d'alimentation est retiré. La photopériode et le cycle d'alimentation de la période d'entraînement (2 premiers jours) se retrouve au dessus de chacun des actogrammes et la photopériode décalée ainsi que le temps d'alimentation estimé par rapport à la nouvelle photopériode se retrouvent dessous. La représentation de la photopériode ainsi que des temps d'alimentation sont décrits plus en détails aux figures précédentes.

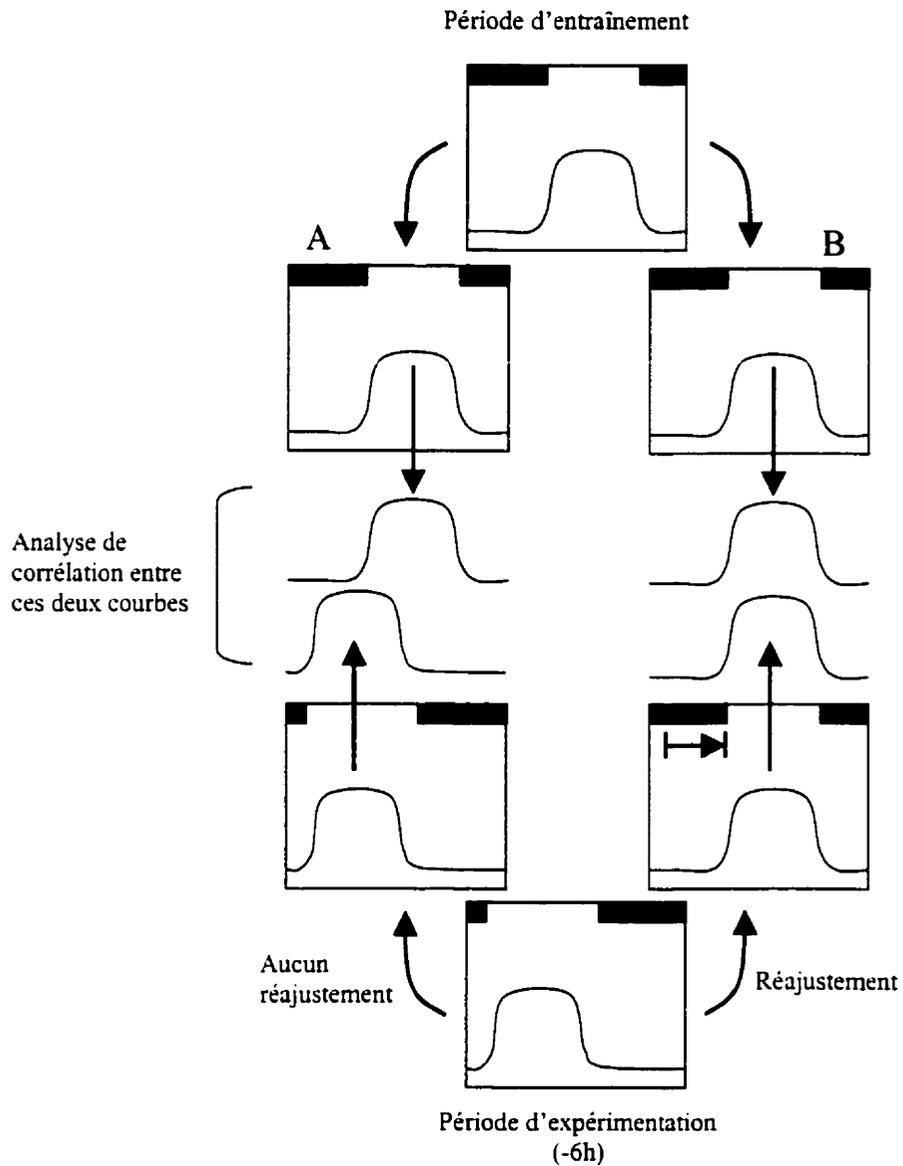
l'ancien temps d'alimentation au jour 3 malgré le décalage de la photopériode déjà présent. Ceci indique la présence d'un horloge endogène sous-jacente à l'anticipation de l'arrivée de la nourriture. Cette nouvelle horloge se ré-entraîne au nouveau temps d'alimentation les jours suivants. À la figure 3.3b, on retrouve un décalage graduel, i.e. que la photopériode étant décalée et n'ayant plus le cycle d'alimentation, l'animal décale légèrement d'une journée à l'autre son estimation du temps d'arrivée de la nourriture afin qu'il coïncide, après un certain nombre de jours, avec le même endroit (phase) de la photopériode où il la recevait durant la période d'entraînement. Un tel changement graduel ne peut se produire qu'en présence d'une horloge endogène. Si aucune horloge endogène n'est impliquée mais que la réponse est directement reliée à la photopériode, on peut s'attendre à ce que la majorité des poissons démontrent un décalage immédiat de l'activité présente durant la période d'entraînement (Figure 3.3c), i.e. qu'au premier jour sous la nouvelle photopériode, l'animal décale son estimation du temps d'arrivée de la nourriture pour le remettre en phase avec cette nouvelle photopériode. À la figure 3.3d, on retrouve une courbe d'activité ne montrant aucun décalage, c'est à dire que le décalage de la photopériode n'a eu aucun effet sur la courbe d'activité des groupes. Chaque groupe a été classé dans une des quatre catégories suivantes : décalage graduel (Fig. 3.3a et 3.3b), décalage immédiat (Fig. 3.3c), aucun décalage (Fig. 3.3d) et indéterminé lorsqu'il a été impossible de les classer dans une des trois catégories précédentes. Dans cette dernière catégorie on retrouve des groupes qui n'ont montré aucun entraînement au temps d'alimentation ou un nombre de déplacement enregistré trop faible pour déceler un décalage.

Pour chaque aquarium de chacune des expériences, deux courbes d'activité ont été tracées à l'aide du logiciel TAU (Minimitter) : la première courbe a été tracée avec la moyenne des cinq derniers jours de la période d'entraînement et la deuxième a été tracée avec la moyenne des cinq jours à partir de la 3<sup>e</sup> journée de la période d'expérimentation. Les deux premiers jours de la période d'expérimentation n'ont pas été utilisés puisque plusieurs jours sont parfois nécessaires pour que les poissons décalent leur courbe d'activité. Ce choix a été fait suite à l'observation des actogrammes de la période d'expérimentation.

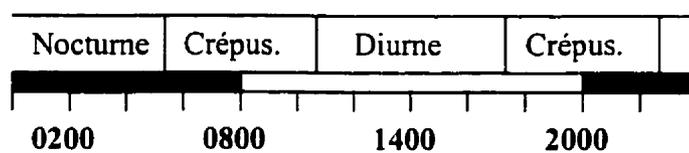
Afin de déterminer si la deuxième courbe d'activité a changé lors de l'expérimentation par rapport à celle de la période d'entraînement, nous avons examiné les corrélations entre ces deux moyennes d'activité en comparant le total des déplacements à toutes les ½ heures (Fig. 3.4a). Pour vérifier si les courbes d'activité ont suivi le décalage de la photopériode, une deuxième analyse de corrélation a été faite suite à un décalage des courbes de la période expérimentale équivalant à celui de la photopériode (Fig. 3.4b).

Un test de G (test G,  $P < 0,05$ ; Sokal et Rohlf 1981) a été utilisé pour comparer le choix des acrophases des groupes selon les temps d'alimentation. Le classement des groupes dans une des acrophases a été effectuée de la même façon qu'au chapitre précédent. Ces types d'acrophases sont : diurne, nocturne et crépusculaire (Fig. 3.5). Les groupes ne pouvant pas être classés dans une de ces catégories ont été classés dans une quatrième catégorie appelée indéterminé. Le choix de l'acrophase était déterminé à l'aide de la courbe d'activité, i.e. la section de la journée où la majeure partie de l'activité se concentrait représentait l'acrophase préféré. La figure 2.4 du chapitre précédent montre

des courbes d'activité modèles selon les catégories d'acrophase utilisées dans cette recherche.



**Fig. 3.4** Analyses de corrélation sur les courbes d'activité de la période d'entraînement et de la période d'expérimentation sans réajustement (a) et avec réajustement (b) de ces courbes. Lors du réajustement, les courbes d'activité étaient décalées afin de faire coïncider les photopériodes. Une corrélation positive significative dans l'analyse de gauche indiquerait une absence de décalage du rythme d'activité; une corrélation positive significative dans l'analyse de droite indiquerait un décalage du rythme d'activité équivalent au décalage de la photopériode.



**Fig. 3.5** Distribution sur une journée des 3 types d'acrophase fréquemment rencontrés chez les poissons et qui ont été utilisée dans cette étude. (Crépus. = crépusculaire).

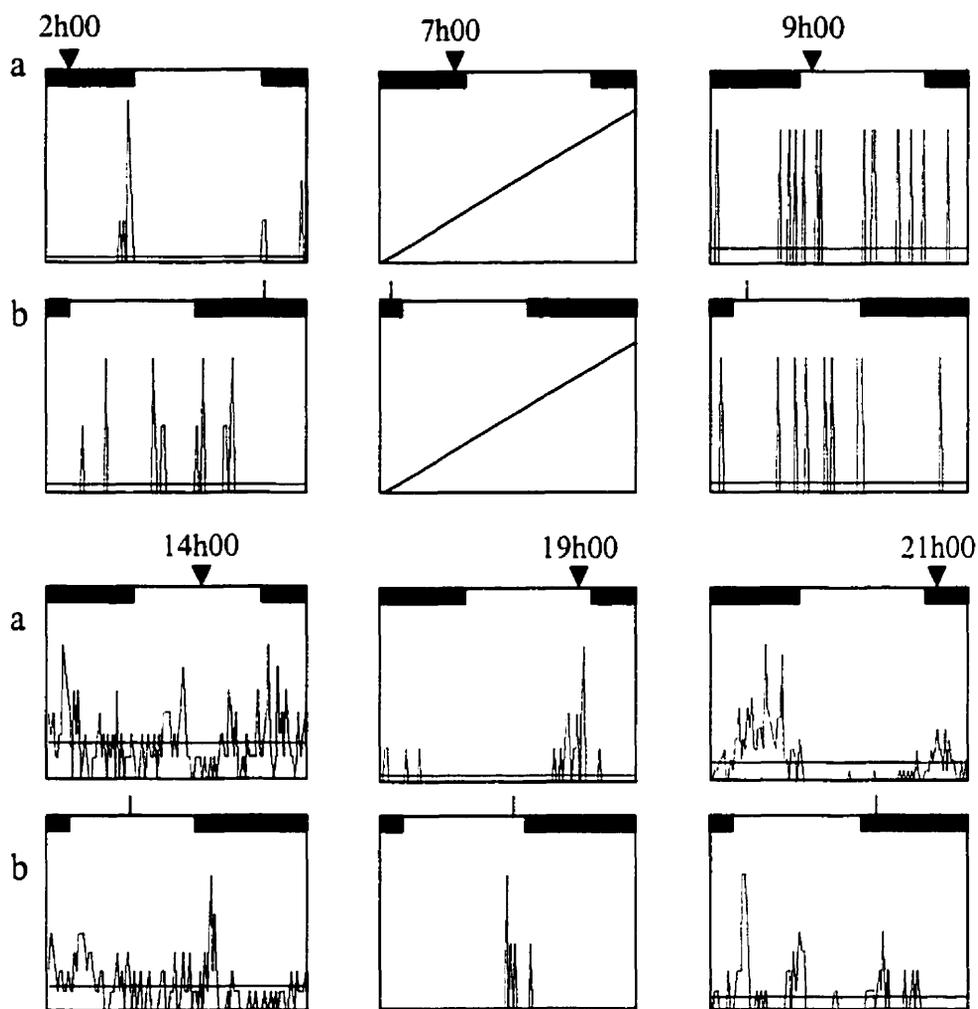
### **3. Résultats**

#### **3.1 Période d'entraînement**

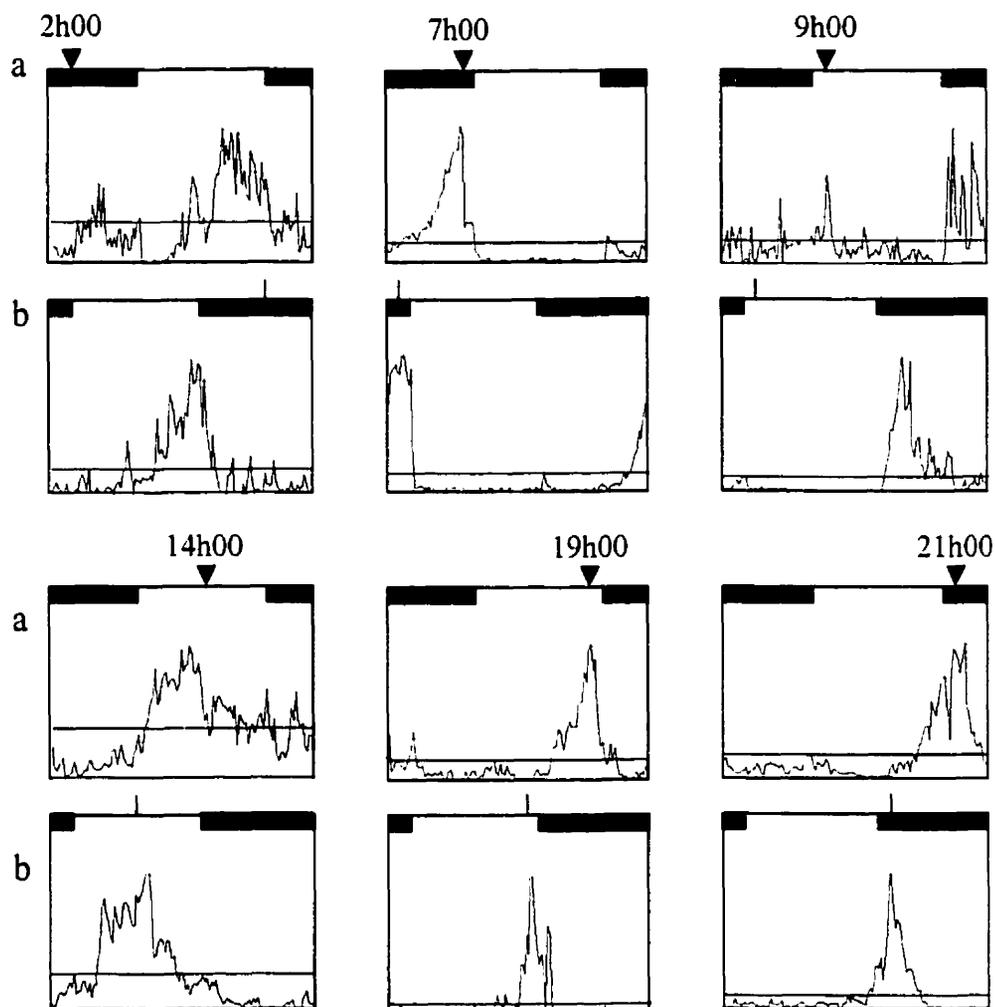
Tel qu'observé au chapitre précédent, les poissons ont montré une courbe d'activité modulée selon le temps d'alimentation (Fig. 3.6a, 3.7a, 3.8a et 3.9a; Fig. 7.4a et 7.5a à l'annexe 2). Une augmentation des déplacements était visible quelques heures avant le temps d'arrivée de la nourriture (anticipation) et ces déplacements étaient à leur plus haut niveau vis-à-vis ce dernier. L'activité des groupes tendait aussi à se concentrer dans la phase de la photopériode où la nourriture était disponible.

##### **3.1.2 Acrophase**

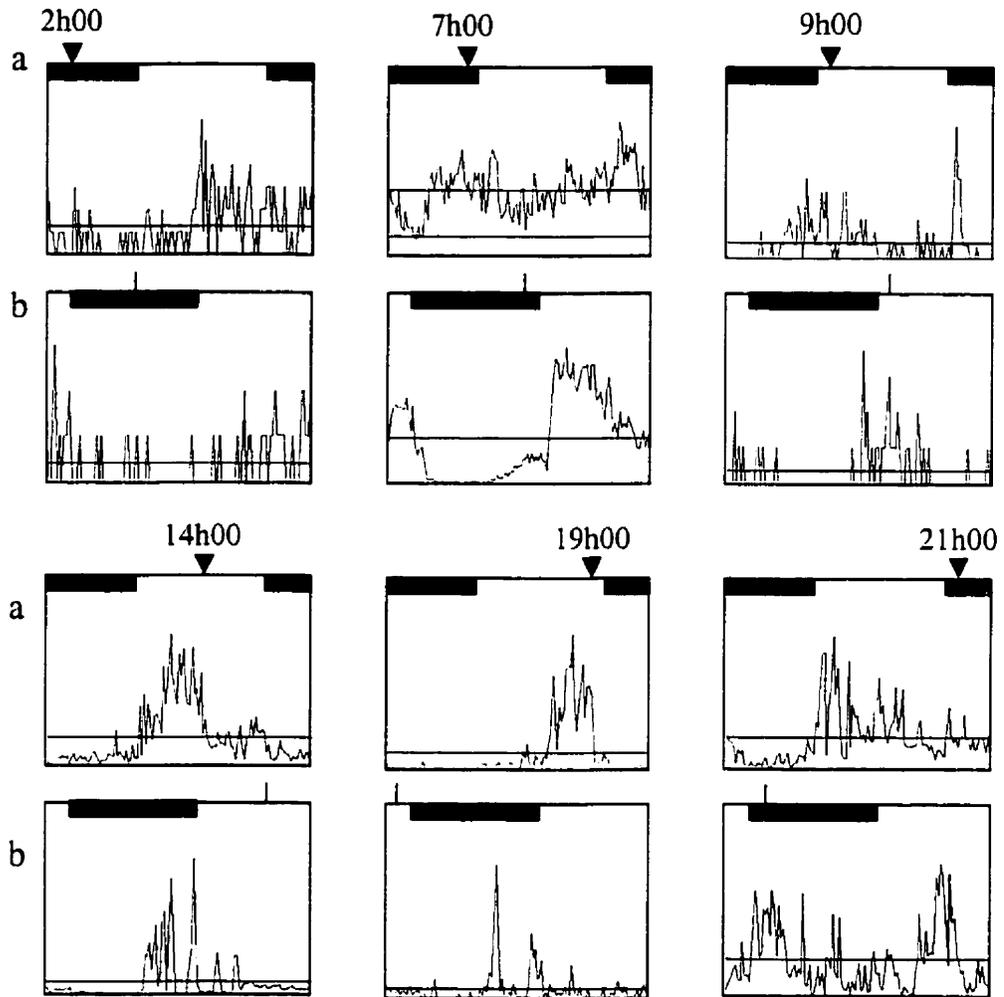
L'analyse de la distribution journalière de l'activité des cinq derniers jours de la période d'entraînement montre, comme au chapitre précédent, que l'activité se concentrait principalement dans l'acrophase contenant le temps d'alimentation (Fig. 3.10a et 3.11a). Un test G a démontré une différence significative entre les temps d'alimentation pour chacune des expériences ( $P$  ajusté  $< 0,001$ ). Pour les temps d'alimentation près des changements de la photopériode, les groupes ont montré un comportement crépusculaire et nocturne (0700 et 2100 h) ou crépusculaire et diurne (0900 et 1900 h). Les groupes au temps d'alimentation 1400 ont été majoritairement diurnes. Cependant, contrairement aux résultats du chapitre II les groupes au temps d'alimentation 0200 h n'ont pas été majoritairement nocturnes. Aucune hypothèse satisfaisante n'a pu être retenue pour expliquer cette différence.



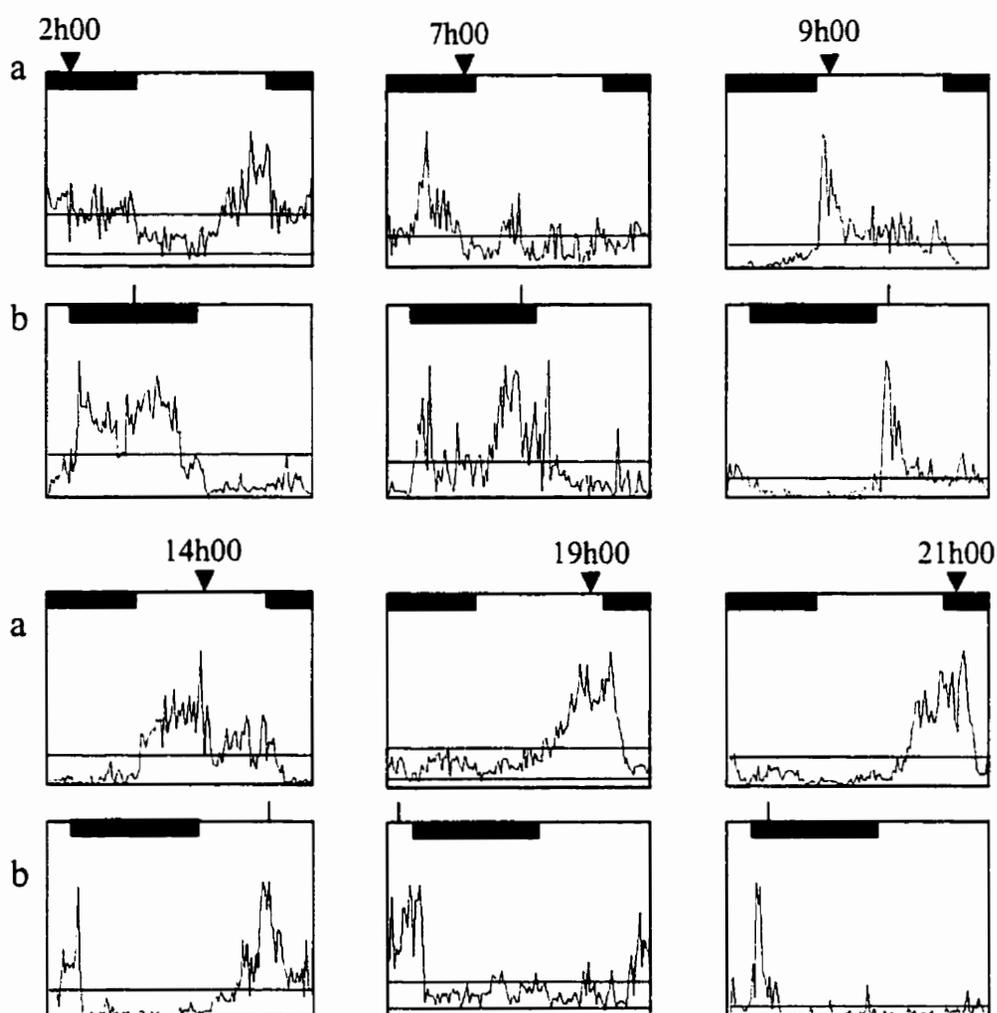
**Fig. 3.6** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant (a) et après (b) l'avance de la photopériode et le retrait des nourrisseurs. Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques qui traverse les courbes représente la moyenne des déplacements du groupe.



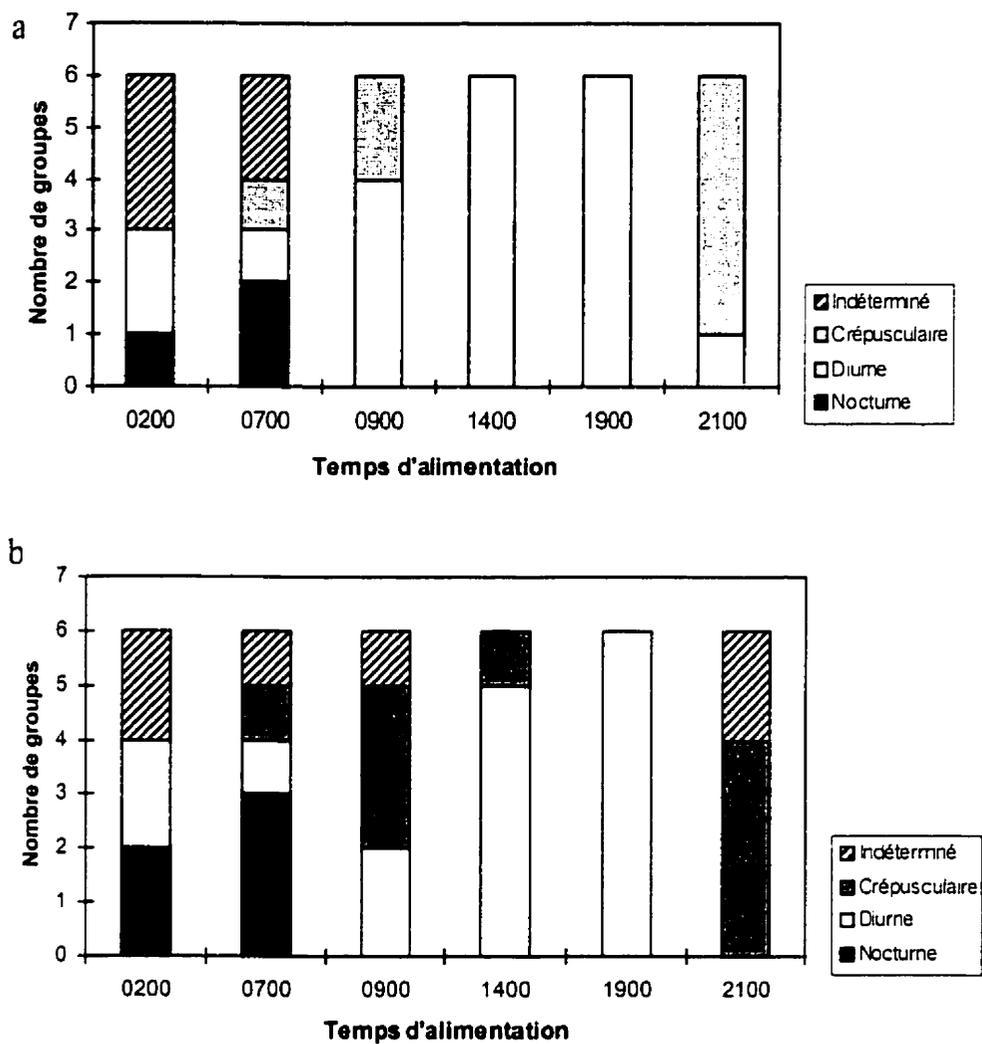
**Fig. 3.7** Exemples de courbes d'activité sans coefficients de corrélation positifs non-significatifs entre avant (a) et après (b) l'avance de la photopériode et le retrait des nourrisseurs. Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques qui traverse les courbes représente la moyenne des déplacements du groupe.



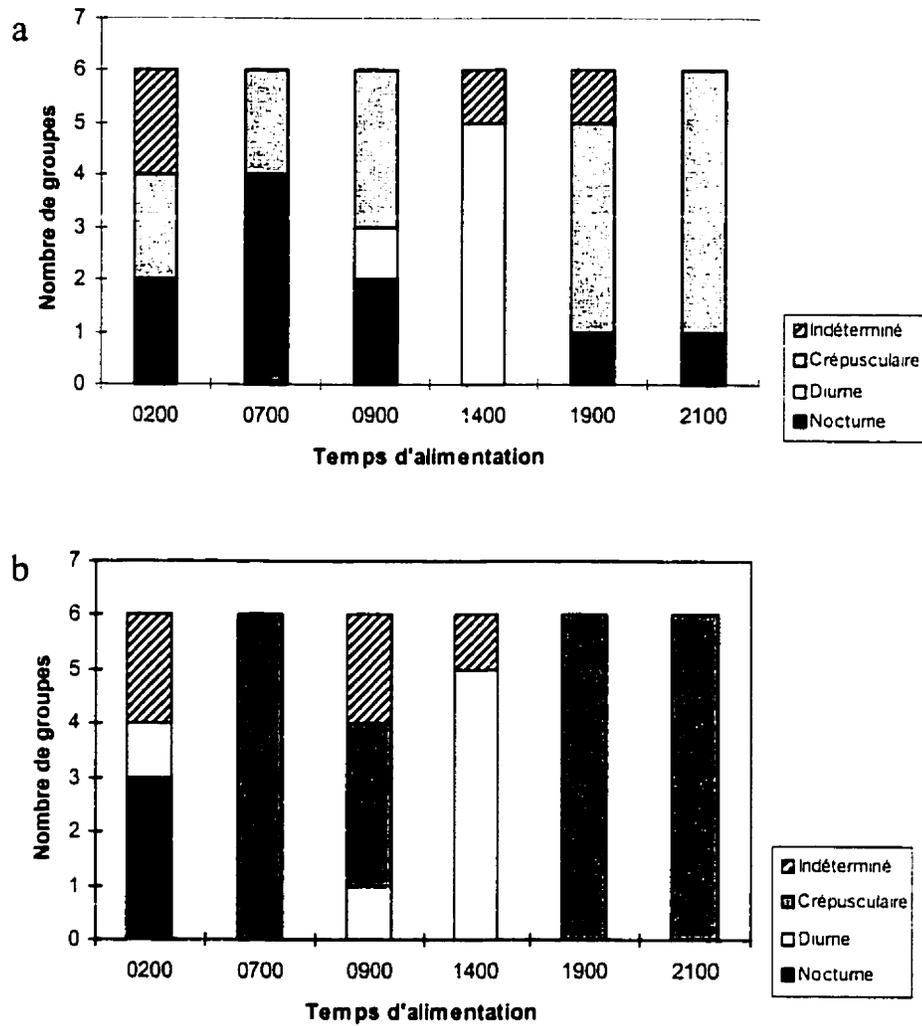
**Fig. 3.8** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant (a) et après (b) le recul de la photopériode et le retrait des nourrisseurs. Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.



**Fig. 3.9** Exemples de courbes d'activité sans coefficients de corrélation positifs non-significatifs entre avant (a) et après (b) le recul de la photopériode le retrait des nourrisseurs. Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques représente la moyenne et la seconde ligne (qui est présente seulement à 0700 h) représente le minimum des déplacements du groupe.



**Fig. 3.10** Graphiques présentant le nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon le temps d'alimentation avant (a) et après (b) l'avance de 6 h (-6h) de la photopériode.



**Fig. 3.11** Graphiques présentant le nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon le temps d'alimentation avant (a) et après (b) le recul de 6 h (+6h) de la photopériode et le retrait de l'alimentation.

## **3.2 Décalage horaire**

### **3.2.1 Acrophase**

Le choix des acrophases, suite au décalage de la photopériode, semble être resté semblable à ce qu'on a observé durant la période d'expérimentation (Fig. 3.10b et 3.11b). Cependant, il y a eu une augmentation du nombre de groupes nocturnes au temps d'alimentation 0200 h.

### **3.2.2 Courbes d'activité**

Chez 58 % des groupes, la courbe d'activité s'était maintenue lors de l'avance de la photopériode (-6h) en considérant un décalage équivalent de la courbe d'activité (Tableau 3.1). Vingt et un des 36 groupes ont montré une corrélation positive significative ( $p < 0,05$ ) en comparant les courbes d'activité avant et après le décalage de la photopériode. Aucune différence significative n'a été observée entre les coefficients de corrélation des temps d'alimentation (ANOVA;  $F=1.545$ ;  $p=0.206$ ). Lorsque l'on compare les courbes d'activité avant et après l'avance de la photopériode, mais sans décaler la seconde courbe d'activité, seulement deux groupes obtiennent une corrélation positive significative.

Lors du recul de la photopériode (+6h), 53 % des groupes ont montré une corrélation positive significative de leurs courbes d'activité en considérant un décalage équivalent de la seconde courbe d'activité (Tableau 3.1). Encore ici, aucune différence significative n'a été décelée avec une ANOVA entre les coefficients de corrélation des temps d'alimentation ( $F=1.792$ ;  $p=0.145$ ). Lorsqu'on compare les courbes d'activité avant et après le décalage

**Tableau 3.1** Compilation des coefficients de corrélation des deux expériences selon les temps d'alimentation. \*Significatif à  $p < 0.05$ . \*\* Significatif à  $p < 0.01$ . <sup>1</sup> Avec décalage : les calculs des coefficients de corrélation incluent un décalage horaire de la courbe d'activité équivalent à celle de la photopériode (i.e. -6h ou +6h). <sup>2</sup> Sans décalage : aucun décalage n'a été appliqué sur les courbes avant les calculs des coefficients de corrélation.

Temps d'alimentation (h)	Décalage de :				Moyenne ± écart-type	
	-6h		+6h		Avec décalage	Sans décalage
	Avec décalage <sup>1</sup>	Sans décalage <sup>2</sup>	Avec décalage <sup>1</sup>	Sans décalage <sup>2</sup>		
0200	0.66**	-0.26	0.42**	-0.30	0.27±0.29	0.01±0.26
	0.59**	-0.26	0.12	0.43**		
	-0.02	-0.18	0.40**	0.06		
	0.10	-0.03	0.34*	0.16		
	0.70**	-0.15	0.00	-0.03		
	0.20	0.31*	-0.23	0.38**		
Moyenne ± écart-type	0.37±0.31	-0.10±0.22	0.17±0.26	0.12±0.27		
0700	0.59**	-0.04	0.36**	0.18	0.49±0.29	-0.14±0.14
	0.47**	0.01	0.17	0.19		
	0.76**	-0.08	-0.10	0.02		
	0.59**	-0.09	0.20	0.08		
	0.33*	-0.26	-0.24	-0.05		
	0.41**	0.11	0.19	-0.15		
Moyenne ± écart-type	0.19±0.48	-0.07±0.12	0.10±0.22	0.05±0.13		
0900	-0.01	0.20	0.70**	-0.33	0.19±0.32	-0.03±0.27
	-0.23	0.06	-0.20	-0.26		
	0.14	-0.40	0.25	-0.24		
	-0.06	-0.10	0.40**	-0.14		
	0.63**	-0.27	0.66**	-0.34		
	0.07	-0.02	0.92**	-0.06		
Moyenne ± écart-type	0.52±0.15	-0.06±0.12	0.46±0.40	-0.23±0.11		
1400	0.78**	-0.05	0.60**	-0.03	0.14±0.36	-0.01±0.13
	0.72**	-0.07	0.49**	-0.11		
	0.26	-0.19	-0.08	-0.18		
	0.01	0.06	-0.09	0.66**		
	-0.35	0.07	0.69**	-0.20		
	-0.27	-0.22	0.15	0.03		
Moyenne ± écart-type	0.09±0.29	-0.09±0.22	0.29±0.35	0.03±0.32		
1900	0.73**	-0.27	0.66**	-0.17	0.43±0.38	-0.16±0.17
	-0.18	-0.14	0.81**	-0.20		
	-0.16	-0.14	0.63**	-0.29		
	0.35*	-0.08	0.87**	-0.30		
	0.71**	-0.12	0.28*	-0.41		
	0.55**	0.28*	-0.03	-0.12		
Moyenne ± écart-type	0.33±0.41	-0.08±0.19	0.53±0.34	-0.25±0.10		
2100	0.73**	-0.22	0.12	-0.25	0.48±0.31	-0.18±0.23
	0.91**	-0.26	0.20	-0.39		
	0.74**	-0.23	0.51**	0.00		
	-0.13	0.09	0.26	-0.42		
	0.69**	-0.31	0.65**	-0.15		
	0.72**	-0.34	0.37**	0.37**		
Moyenne ± écart-type	0.61±0.37	0.21±0.15	0.35±0.20	-0.14±0.30		
Moyenne ± écart-type (expérience)	0.37±0.37	-0.11±0.17	0.34±0.32	-0.08±0.25		
% de coefficients positifs significatifs	58	5	53	11		

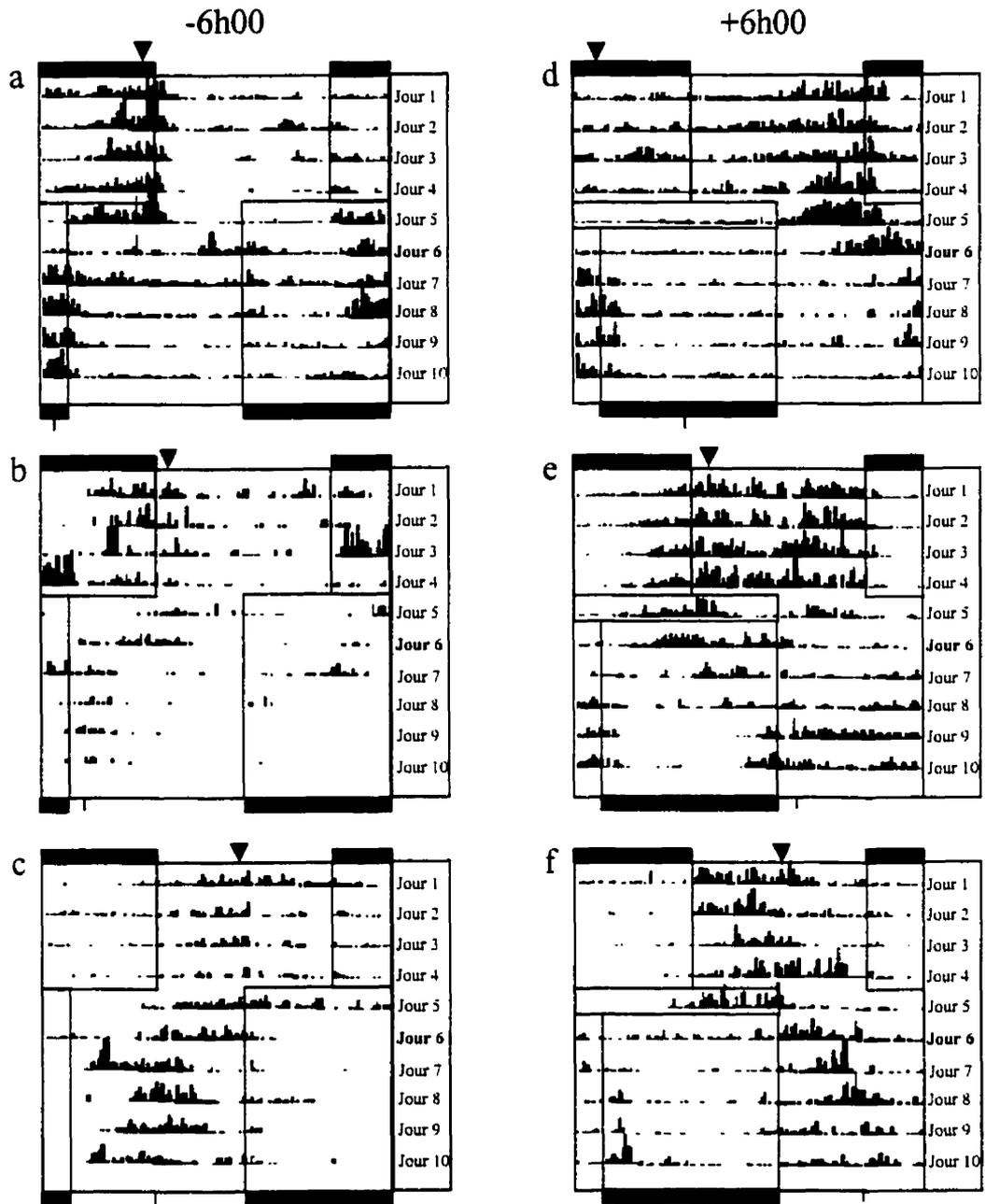
de la photopériode sans appliquer un décalage équivalent à la seconde courbe d'activité, seulement quatre des 36 groupes montrent un coefficient de corrélation positif significatif.

Les moyennes et écarts-types des deux expériences sont presque identiques. On ne distingue aucune différence entre les coefficients de corrélation avec décalage des courbes d'activité lors de l'avance et du recul de la photopériode. La même remarque s'applique lorsqu'on compare les coefficients de corrélation sans un décalage de la photopériode.

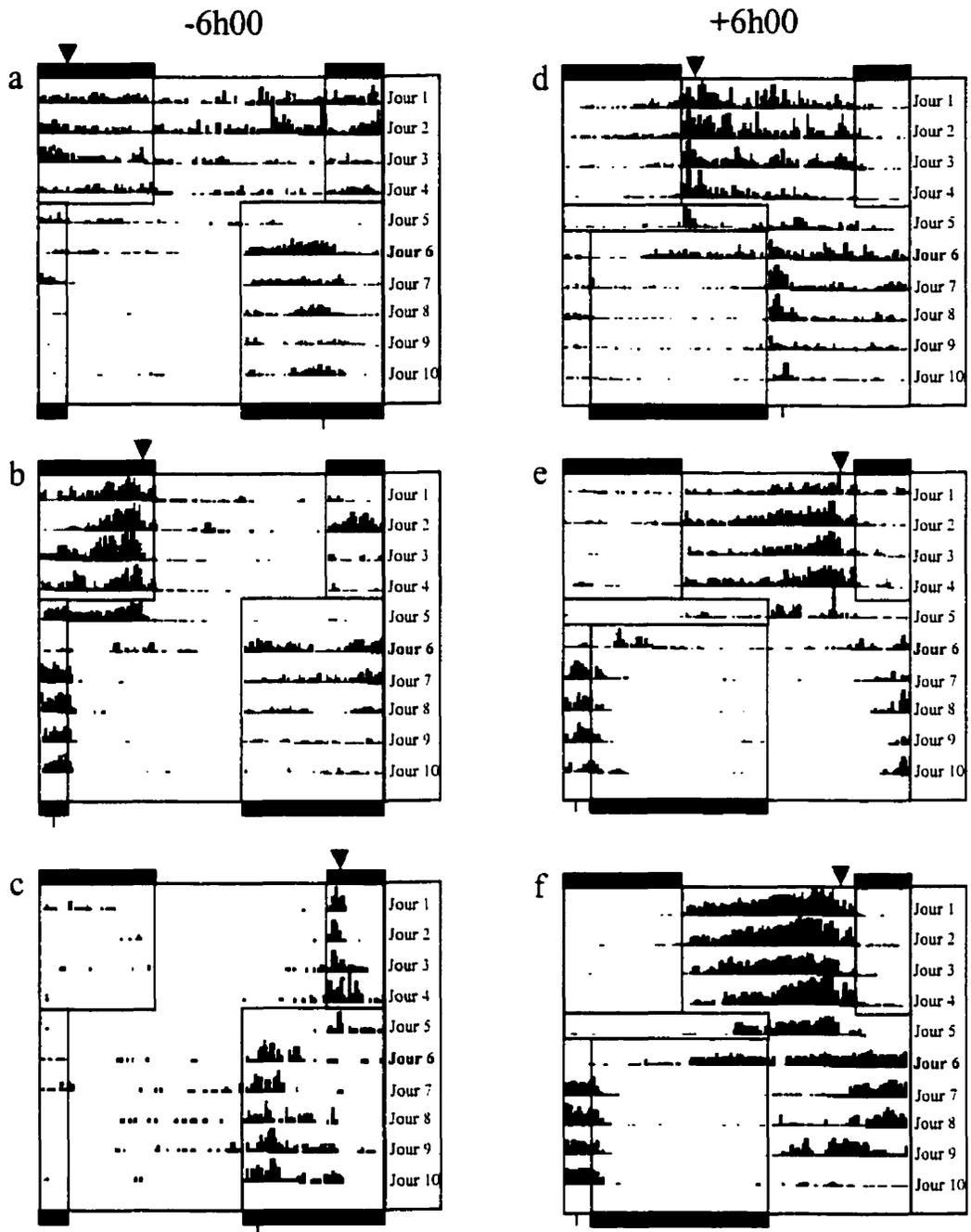
Lors de l'avance de la photopériode, la majorité des groupes (61 %, 22/36) ont montré un décalage graduel de leur courbe d'activité (Fig. 3.12 et Tableau 3.2). Seulement six groupes ont montré un décalage immédiat de leur courbe d'activité (Fig. 3.13). Lors du recul de la photopériode, la majorité des groupes (67 %, 24/36) ont montré un décalage graduel de leur courbe d'activité. Trois groupes ont montré un décalage immédiat (Fig. 3.13) de leur courbe d'activité et deux groupes ont montré aucun décalage (Fig. 3.14).

**Tableau 3.2.** Nombre de groupes ayant montré un décalage graduel, immédiat, indéterminé et sans décalage de leur courbe d'activité lors des premiers jours de la période d'expérimentation.

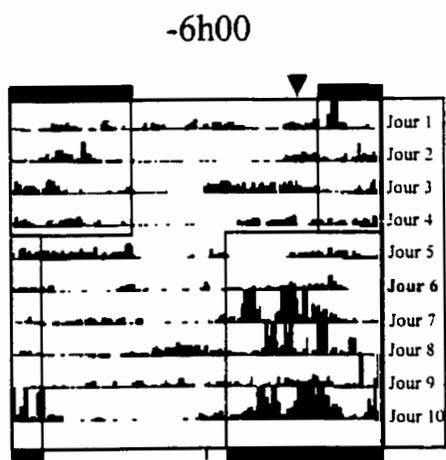
Expérience	Décalage graduel	Décalage immédiat	Indéterminé	Aucun décalage
Avance (-6h)	22	6	8	0
Recul (+6h)	24	3	7	2



**Fig. 3.12** Exemples d'actogrammes rencontrés dans cette expérience montrant un décalage graduel lors de l'avance (-6h; a - c) et du recul de la photopériode (+6h; d - f). La photopériode a été décalée au jour 6 en raccourcissant (-6h) ou en allongeant (+6h) la nuit précédente. La photopériode et le cycle d'alimentation de la période d'entraînement (cinq premiers jours) se retrouvent au dessus de chacun des actogrammes et la photopériode décalée ainsi que le cycle d'alimentation par rapport à la nouvelle photopériode se retrouvent dessous.



**Fig. 3.13** Exemples d'actogrammes rencontrés dans cette expérience montrant un décalage immédiat lors de l'avance (-6h; a - c) et du recul de la photopériode (+6h; d - f). La photopériode a été décalée au jour 6 en raccourcissant (-6h) ou en allongeant (+6h) la nuit précédente. La photopériode et le cycle d'alimentation de la période d'entraînement (cinq premiers jours) se retrouvent au dessus de chacun des actogrammes et la photopériode décalée ainsi que le cycle d'alimentation par rapport à la nouvelle photopériode se retrouvent dessous.



**Fig. 3.14** Exemples d'actogrammes rencontrés dans cette expérience ne montrant aucun décalage lors de l'avance (-6h) de la photopériode. La photopériode a été décalée au jour 6 en raccourcissant (-6h) la nuit précédente. La photopériode et le cycle d'alimentation de la période d'entraînement (cinq premiers jours) se retrouvent au dessus de chacun des actogrammes et la photopériode décalée ainsi que le cycle d'alimentation par rapport à la nouvelle photopériode se retrouvent dessous.

## **4. Discussion**

### **4.1 Période d'entraînement**

Tout comme au chapitre précédent, l'activité des groupes de Chattes de l'Est a été entraînée par les cycles d'alimentation, ce qui confirme la présence d'un rythme journalier d'activité. Le cycle d'alimentation a agit comme un *Zeitgeber* fort, influençant l'activité locomotrice chez cette espèce durant la période d'entraînement. L'analyse des courbes d'activité nous montre que la majorité des groupes ont concentré leurs déplacements au moment de l'arrivée de la nourriture. Donc, les observations faites durant la période d'entraînement sont similaires à celles obtenues au chapitre précédent.

Les choix des acrophases selon les temps d'alimentation étaient similaires à ce qui a été observé au chapitre précédent sauf pour le temps d'alimentation 0200 h, pour qui les groupes n'ont pas montré un comportement majoritairement nocturne (Fig. 3.10a et 3.11a). Il faut cependant remarquer que c'est le temps d'alimentation pour lequel le plus grand nombre de groupes a montré un comportement indéterminé. De plus, suite aux décalages de la photopériode (avance et recul combinés), le nombre de groupes ayant un comportement nocturne à ce temps d'alimentation augmente pour devenir le comportement le plus fréquent rencontré (cinq groupes nocturnes, trois diurnes et quatre indéterminés; Fig. 3.10b et 3.11b). Donc, en gros, les résultats du choix de l'acrophase selon les temps d'alimentation restent semblables au chapitre précédent.

## **4.2 Décalage de la photopériode**

### **4.2.1 Acrophase**

Même après les décalages de la photopériode (avance et recul), les choix des acrophases semblent être restés semblables à la période d'entraînement. Cela nous indique que l'activité pourrait avoir suivi les décalages de la photopériode.

### **4.2.2 Courbe d'activité**

La majorité des groupes des deux décalages de la photopériode (-6h : 58 % et +6h : 53 %) ont montré un plus grand nombre de coefficients de corrélation positifs significatifs lorsqu'un décalage équivalent à celui de la photopériode (-6h ou +6h) était appliqué à la courbe d'activité lors de la comparaison des courbe d'activité des périodes d'entraînement et expérimentale. Ceci démontre que la courbe d'activité des groupes de Chattes de l'Est a suivi les décalages de la photopériode et que très peu de groupes ont conservé la même courbe d'activité (aucun décalage) durant la période expérimentale. Cela indique qu'il existe un lien très fort entre la courbe d'activité déterminée par les cycles d'alimentation et la photopériode. Ce lien a déjà été démontré au chapitre précédent, mais il est confirmé ici par un autre type d'expérience.

La majorité des groupes ont montré un décalage de type graduel (-6h : 61 %, +6h : 67 %), ce qui nous suggère que le maintien des patrons d'activité déterminés par les cycles d'alimentation observé au chapitre précédent est bien d'origine endogène. Cependant, la présence de quelques groupes avec un décalage immédiat indique que cette horloge n'est probablement pas très rigide chez certains individus, puisqu'elle est suffisamment flexible pour être resynchronisée de 6h en une seule journée. Des résultats comparables ont été observés par Sánchez-Vázquez *et al.* (1995a), qui ont conclu à la

présence d'une horloge endogène chez *Dicentrarchus labrax* suite à un décalage de la photopériode de 12 h. Ooka-Souda *et al.* (1985) montrent une transition sur plusieurs jours de l'activité de *Eptatretus burgeri* suite à des décalage de la photopériode de 12 h. De leur côté, Boujard *et al.* (1990) avaient conclu à l'absence d'une telle horloge chez *Hoplosternum littorale* puisque cette espèce a montré une transition immédiate de son activité suite à un décalage de la photopériode de 9 h. Cependant, l'expérience n'ayant été réalisée qu'avec six groupes, les auteurs concluaient qu'il faudrait faire d'autres expériences avant de conclure en l'absence d'une horloge endogène réglant les rythmes d'activité reliés à l'alimentation chez cette espèce. Tabata *et al.* (1989) sont arrivés à la même conclusion avec *Silurus asotus* bien que plusieurs poissons aient pris deux jours pour s'adapter à un décalage de 6 h de la photopériode.

## **5. Conclusion**

Donc, selon les résultats de cette étude et du chapitre précédent, c'est le modèle de computation (Gallistel 1990) qui doit être retenu parmi les deux modèles d'horloge biologique expliquant la synchronisation de l'activité au cycle d'alimentation retenus au chapitre précédent.

## **Chapitre IV - Les Chattes de l'Est peuvent-elles adapter leur courbe d'activité à plus d'un temps d'alimentation ?**

### **1. Introduction**

Il est reconnu de nos jours que les rythmes reliés à l'alimentation sont contrôlés par une horloge biologique chez les mammifères (Aschoff 1981). L'alimentation étant un des besoins primaires qu'un animal doit combler, les animaux ont développé un système leur permettant de prévoir l'arrivée prochaine de nourriture, de s'adapter aux variations temporelles de sa disponibilité et de se préparer à l'arrivée de cette nourriture. Cette préparation est autant d'ordre physiologique (préparation du système digestif, état d'alerte, etc.) que d'ordre comportemental (déplacement vers le lieu d'alimentation, recherche de nourriture, etc.). Un tel système, plus flexible cependant, se retrouve aussi chez les poissons tel que discuté aux chapitres précédents.

Les rythmes d'activité des poissons sont connus des pêcheurs sportifs et commerciaux ainsi que des aquaculteurs. Depuis longtemps, les pêcheurs ont appris que les poissons mordent plus à l'aube et au crépuscule qu'en toute autre période de la journée. Des tables spéciales (solaire-lunaire) basées sur la relation de la phase de la lune par rapport à celle du soleil sont utilisées par des pêcheurs pour anticiper les déplacements des poissons depuis plusieurs années (Parker 1984). Du côté de l'aquaculture, certaines espèces ont montré une augmentation de leur taux de croissance lorsque leur alimentation était répartie sur deux repas ou plus par jour et cette croissance était affectée par le temps de la journée où la nourriture était donnée (Kono et Nose 1971; dans Noeske et Spieler 1984).

D'autres études ont démontré l'effet d'entraînement sur l'activité locomotrice d'une alimentation répétée au même moment de la journée chez plusieurs espèces (voir Boujard et Leatherland 1992 pour une synthèse) incluant la Chatte de l'Est (*Notemigonus crysoleucas* ; Chapitres II et III). En plus d'avoir la capacité de prévoir jusqu'à trois temps d'alimentation pendant le jour, la Chatte de l'Est possède la capacité de reconnaître deux lieux d'alimentation (Reebs 1996). Cette espèce a démontré une très grande capacité d'adaptation de son activité circadienne selon le moment de la journée où la nourriture était disponible, pouvant même devenir diurne ou nocturne selon le temps d'alimentation simple (Chapitre II et II). Cette espèce a démontré une très bonne capacité d'anticipation de l'arrivée de la nourriture, ce qui en fait un très bon sujet pour des études plus poussées. Est-ce que la Chatte de l'Est peut prévoir plus d'un temps d'alimentation si ces derniers sont espacés de 12 h (donc un le jour et l'autre la nuit) ? Reebs (1996) a étudié des temps d'alimentation multiples, mais tous de jour. Les chapitres II et III ont examiné des temps d'alimentation de jour et de nuit, mais jamais simultanément.

C'est le modèle de computation qui a été retenu au chapitre précédent comme modèle d'horloge contrôlant les déplacements chez la Chatte de l'Est. Une force de ce modèle d'horloge est qu'il explique très bien l'anticipation de l'arrivée de la nourriture à plus d'un temps d'alimentation. En effet, la période d'alimentation étant « programmée » sur l'horloge entraînée par la photopériode, il est donc possible d'enregistrer plus d'une période d'alimentation sur cette horloge. Ceci pourrait donc permettre à la Chatte de l'Est d'anticiper plusieurs temps d'alimentation. En soumettant cette espèce à plus d'un temps d'alimentation, il sera possible de vérifier si la Chatte de l'Est possède ces propriétés. De plus, étant donné que la Chatte de l'Est n'a pas montré de préférence pour l'une des trois acrophases auxquelles elle a été soumise aux chapitres précédents,

qu'arrivera-t-il lorsqu'elle sera en présence de deux temps d'alimentation dans deux acrophases différentes (un temps d'alimentation de jour et l'autre de nuit) ? Est-ce qu'un des temps d'alimentation sera préféré à l'autre ? Les deux temps d'alimentation seront-ils anticipés également ? Si l'un des deux temps d'alimentation est préféré, est-ce qu'elle préférera celui de jour ou celui de nuit ?

Afin de vérifier les effets sur la courbe d'activité de la Chatte de l'Est d'un cycle d'alimentation double, l'expérience suivante a été effectuée. Pendant une période d'entraînement, j'ai enregistré les déplacements de groupes de poissons nourris deux fois par jour à des temps distants de 12 h et sous une photopériode de 12 h de lumière/ 12 h d'obscurité (12 :12 LD). J'ai déterminé si les poissons ont anticipé les deux temps d'alimentation. Suite à l'entraînement, l'alimentation a été retirée afin de déterminer si elle avait entraîné une horloge biologique et si les rythmes de déplacements pouvaient se maintenir en l'absence des temps d'alimentation multiples.

## **2. Matériel et méthodes**

### **2.1 Capture et soin des poissons**

La capture et le soin des poissons étaient les mêmes que dans les expériences décrites aux chapitres précédents.

### **2.2 Condition des expériences**

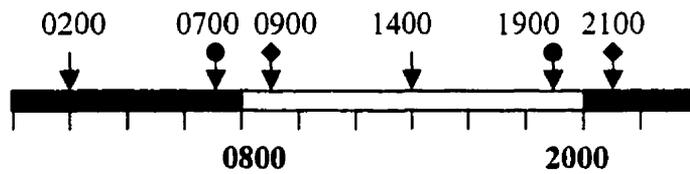
Les conditions expérimentales étaient les mêmes que pour les expériences décrites aux chapitres précédents, sauf pour la nourriture qui, étant distribuée par les nourrisseurs deux fois par jour, a été diminuée à  $21 \pm 7$  mg par temps d'alimentation pour éviter l'accumulation de nourriture dans l'aquarium.

### **2.3 Système de détection des déplacements**

Le système de détection des déplacements était le même que celui décrit aux chapitres précédents et en annexe 1, et était similaire à celui utilisé par Ooka-souda *et al.* (1985), Perez (1987) et Tabata *et al.* (1989).

### **2.4 Expérience**

Six groupes de quatre poissons ont été nourris deux fois par jours à 12 h d'intervalle durant la période d'entraînement, soit : au milieu de la nuit et au milieu du jour; ou 1 h avant l'arrivée de la lumière et 1 h avant l'arrivée de l'obscurité; ou 1 h après l'arrivée de la lumière et 1 h après l'arrivée de l'obscurité; pour un total de 18 groupes (six groupes x trois temps d'alimentation; Fig. 4.1).



**Fig. 4.1** Les différents temps d'alimentation utilisés dans cette expérience. Les flèches représentent les différents temps d'alimentation (la forme des flèches indiquent les combinaisons de temps utilisées : 0200/1400, 0700/1900 et 0900/2100 h). Les traits pleins indiquent la partie nocturne de la photopériode tandis que le trait vide indique la partie diurne. La combinaison des traits pleins et vide forme 24 heures. Les heures sous les traits indiquent les heures des changements de la photopériode tandis que ceux au-dessus des flèches indiquent les temps d'alimentation.

La période expérimentale a débuté après une période d'entraînement de deux semaines. Durant la période expérimentale, la nourriture a été retirée mais la photopériode a été conservée. L'expérience a été effectuée sous une photopériode de 12 h de lumière et 12 h d'obscurité (12 :12 LD).

## **2.5 Analyses**

Deux courbes d'activité ont été tracées à l'aide du logiciel TAU (Minimitter) : la première courbe a été tracée avec les cinq derniers jours de la période d'entraînement et la deuxième a été tracée avec les cinq premiers jours de la période expérimentale. Ces courbes d'activité représentent la moyenne des déplacements de ces cinq jours à toutes les 12 minutes.

Afin de déterminer si ces courbes d'activité ont changé lors du retrait des nourrisseurs, une analyse de coefficient de corrélation a été faite sur ces moyennes d'activité en comparant le total des déplacements à toutes les  $\frac{1}{2}$  heure.

Un test de G (test G,  $P < 0,05$ ) a été utilisé pour comparer le choix des acrophases des groupes selon les combinaisons de temps d'alimentation.

### **3. Résultats**

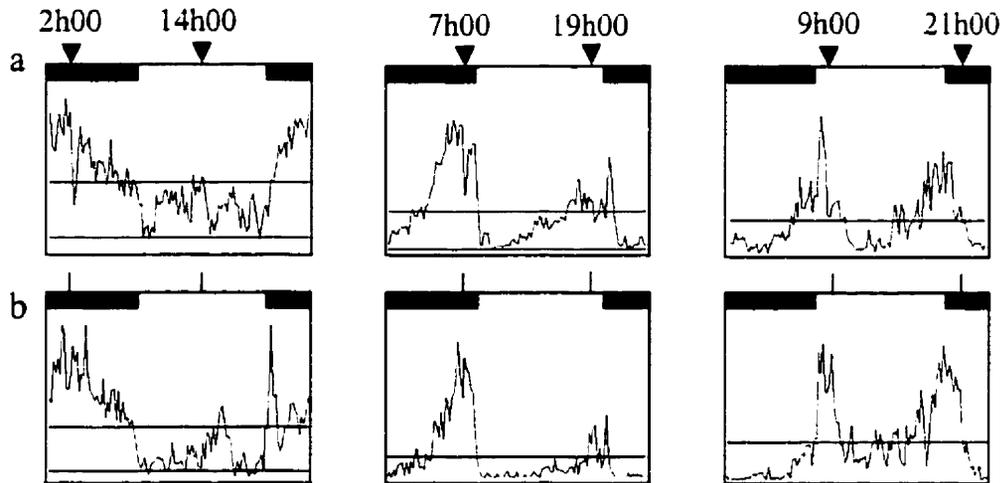
#### **3.1. Période d'entraînement**

Comme pour les temps d'alimentation simples, les poissons ont montré une courbe d'activité modulée selon les temps d'alimentation (Fig. 4.2a; Fig. 7.6a à l'annexe 2). Une augmentation des déplacements était visible quelques heures avant les temps d'alimentation (anticipation) et ceux-ci atteignaient leur plus haut niveau vis-à-vis ces temps. Cependant, trois types de distribution de l'activité des groupes ont été remarqués : (1) l'un des deux temps a été ignoré au profit de l'autre, ou (2) les deux temps d'alimentation ont été utilisés, ou (3) aucun des temps d'alimentation n'a eu d'effet sur la courbe d'activité.

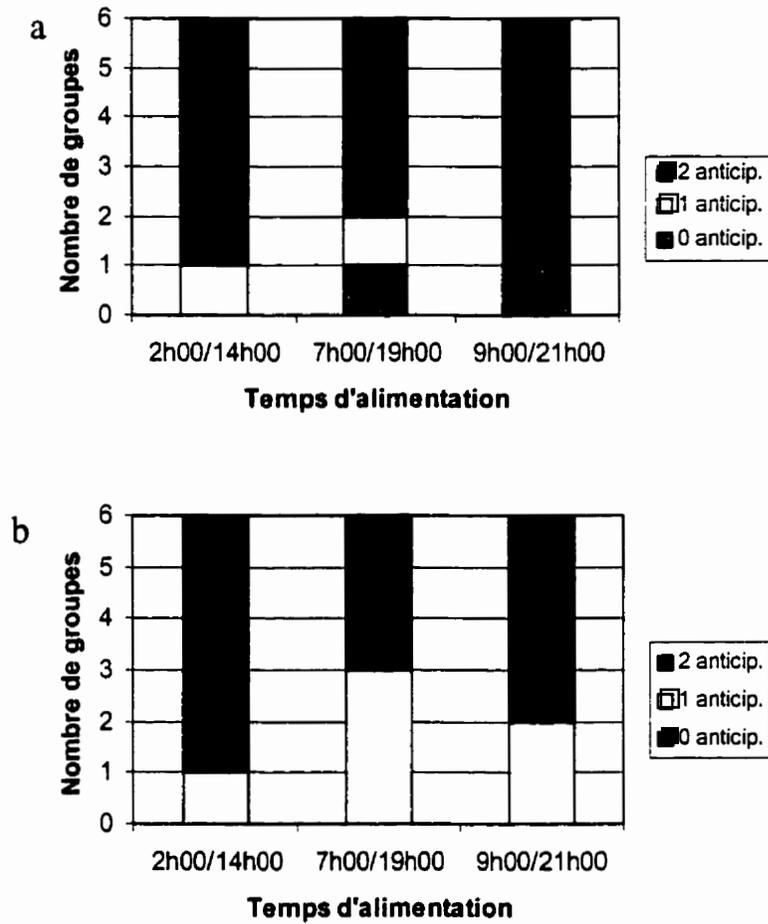
La majorité des groupes ont montré un pic d'activité (supérieur au niveau d'activité moyen) vis-à-vis les deux temps d'alimentation (14/18; Fig. 4.3a). Il n'y avait pas de différence dans la distribution de ces groupes entre les temps d'alimentation. Peu de groupes n'ont anticipé qu'un seul temps d'alimentation (2/18 : 0200 et 1900 h) ou n'ont montré aucun entraînement (2/18).

##### **3.1.1 Acrophase**

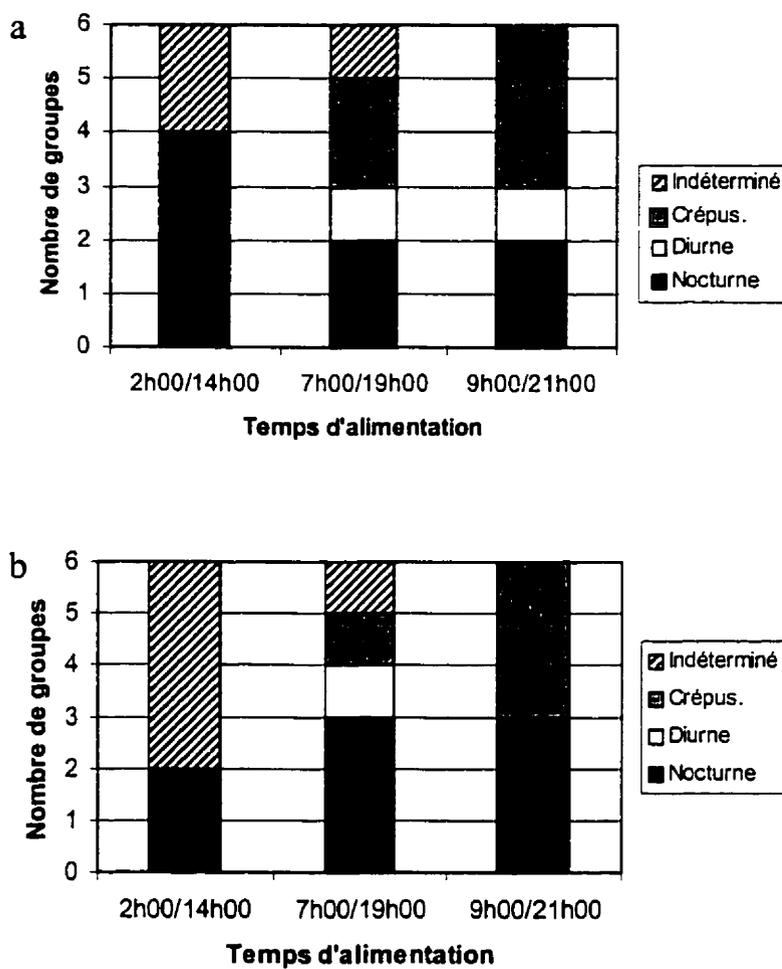
L'analyse de la distribution journalière de l'activité des cinq derniers jours de la période d'entraînement montre, qu'avec une alimentation double, plus de groupes ont montré un comportement majoritairement nocturne (8/18; Fig. 4.4a). Les groupes montrant un comportement crépusculaire ne se retrouvaient que chez les temps d'alimentation crépusculaire (5/18). Les comportements diurnes ont été ceux qui ont été



**Fig. 4.2** Exemples de courbes d'activité ayant des coefficients de corrélation positifs significatifs entre avant (a) et après (b) le retrait des nourrisseurs. Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par une flèche et les courts traits verticaux représentent les temps d'alimentation précédents. La première ligne horizontale à partir du haut des graphique représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.



**Fig. 4.3** Graphiques présentant la nombre de groupes ayant montré zéro, une et deux anticipations de l'arrivée de la nourriture selon leur temps d'alimentation double avant (a) et après (b) le retrait des nourrisseurs.



**Fig. 4.4** Graphiques présentant le nombre de groupes retrouvés dans chacun des types d'acrophase selon leur temps d'alimentation double avant (a) et après (b) le retrait des nourrisseurs.

les moins fréquents (2/18). Certains groupes ayant anticipé l'arrivée de la nourriture pour les deux temps d'alimentation ont montré une nette préférence pour une des deux acrophases et ont donc été classés dans une de ces catégories.

Les groupes nourris à 0200/1400 et 0900/2100 h montraient des différences significatives (test-G,  $P$  ajusté  $< 0,05$ ) entre eux, mais ne différaient pas de ceux nourris à 0700/1900 h (Fig. 4.4b).

### 3.2. Période expérimentale

Lorsque la nourriture n'était plus disponible, il y a eu un maintien du patron d'activité (Fig. 4.2b). Douze des 18 groupes ont anticipé les deux anciennes périodes d'alimentation tandis que cinq groupes n'ont anticipé qu'un seul temps d'alimentation de la période d'entraînement (Fig. 4.2b; Fig. 7.6b à l'annexe 2). Même sans nourriture, une augmentation des déplacements était toujours visible quelques heures avant les temps d'alimentation de la période d'entraînement.

Lorsque l'alimentation a été retirée, il y a eu une augmentation (+2) du nombre de groupes ayant un comportement indéterminé aux temps d'alimentations de 0200/1400 h (5/18; Fig. 4.4b). Peu de changements ont été observés pour les autres temps d'alimentation. Au total (tous les temps d'alimentation confondus), le même nombre de groupes nocturnes ont été observé que pour la période d'entraînement (8/18). Un groupe de moins a montré un comportement diurne (1/18) et crépusculaire (4/18). Encore une fois, la seule différence significative (Test-G,  $P$  ajusté  $< 0,05$ ) était entre les temps d'alimentation 0200/1400 et 0900/2100 h.

Tout comme il a été observé lors d'une alimentation simple, la courbe entière d'activité s'est maintenue lors du retrait de l'alimentation double. Seize des 18 groupes

avaient une corrélation significative ( $p < 0,05$ ) en comparant les courbes entières d'activité avant et après le retrait de la nourriture (Tableau 4.1). Aucune différence n'était visible entre les différents temps d'alimentation.

**Tableau 4.1** Compilation des coefficients de corrélation selon les temps d'alimentation. \* significatifs à  $p < 0.05$ . \*\*significatifs à  $p < 0.01$ . Les calculs des coefficients de corrélation ont été faits sur la courbe en entier.

Temps d'alimentation (h)	Courbe entière
0200 / 1400	0.72**
	0.61**
	0.85**
	0.30*
	0.60**
	0.78**
Moyenne $\pm$ écart-type	0.64 $\pm$ 0.19
0700 / 1900	0.50**
	0.39**
	0.73**
	0.85**
	0.85**
	0.75**
Moyenne $\pm$ écart-type	0.68 $\pm$ 0.19
0900 / 2100	0.58**
	0.26
	0.11
	0.67**
	0.60**
	0.74**
Moyenne $\pm$ écart-type	0.49 $\pm$ 0.25
Moyenne $\pm$ écart-type (expérience)	0.60 $\pm$ 0.22
% de coefficients positifs significatifs	89

#### **4. Discussion**

Encore une fois, tout comme aux chapitres précédents, les poissons ont montré un patron d'activité modulée selon les temps d'alimentation même si, cette fois, cette alimentation était double.

Les résultats nous démontrent que l'horloge endogène de cette espèce est capable de reconnaître plus d'un temps d'alimentation dans une journée. L'analyse des courbes d'activité nous montre que la majorité des groupes ont conservé cette courbe lors du retrait des deux temps d'alimentation. Étant donné que la nourriture était disponible à intervalle régulier de 12 h, serait-il possible que les groupes n'aient anticipé qu'un seul temps d'alimentation en réajustant la longueur de leur horloge biologique à une période de 12 h ? À première vue, il semble plus facile d'imaginer que l'horloge biologique de cette espèce ait pu s'adapter à un seul temps d'alimentation par période de 12 h qu'à deux par période de 24 h. Sauf qu'un tel réajustement de cette horloge circadienne serait très improbable. En effet, selon Moore-Ede *et al.* (1982), la longueur d'une horloge circadienne se situe entre 21 et 28 h. En général, elle se situe entre 22-24 h chez les vertébrés selon Mistlberger (1994). Il ne semble pas y avoir d'animaux qui soient capables de réajuster de la longueur du cycle de leur horloge circadienne à une période de 12h. Au lieu de réajuster son horloge, serait-il possible que la Chatte de l'Est ait utilisé une horloge circatidale (qui suit le rythme des marées de 12.4 h) ? Un argument contre cette hypothèse (et contre la première hypothèse) est l'anticipation de trois temps d'alimentation de jour que Reeb (1996) a obtenu avec la Chatte de l'Est. En effet, les trois temps d'alimentation étant tous de jour, ils n'étaient pas répartis également sur 24 h. Donc, si cette espèce a été capable d'anticiper ces temps d'alimentation sans réduire la

longueur de son horloge, elle a certainement utilisé le même mécanisme d'anticipation pour deux temps d'alimentation distancés de 12 h.

L'horloge qui permet l'anticipation de l'arrivée de la nourriture est une horloge de type circadienne, i.e. pouvant anticiper des phénomènes réguliers ayant des intervalles distancés d'au moins 21 h et d'au plus 28 h, tel que mentionné plus haut. Dans les chapitres précédents, il a été prouvé que c'est ce type d'horloge qui est utilisé par cette espèce pour anticiper l'arrivée de la nourriture. Étant donné que ce type d'horloge ne peut pas être réglé sur une période plus courte que 21 heures, les groupes ne peuvent qu'avoir anticipé deux temps d'alimentation durant la période d'entraînement. Cela est tout à fait compatible avec le modèle d'horloge qui serait utilisé par la Chatte de l'Est. En effet, le modèle computation permet l'anticipation de plus d'un temps d'alimentation par jour (Gallistel 1990). Le modèle fait appel à une horloge entraînée par la photopériode sur laquelle peut être inscrit, en quelque sorte, le ou les temps d'alimentation. Il est donc théoriquement possible pour cette espèce d'anticiper plus que deux temps d'alimentation. Reebbs (1996) a obtenu trois anticipations de l'arrivée de la nourriture avec la Chatte de l'Est.

## **5. Conclusion**

Tout semble indiquer que l'horloge endogène de cette espèce peut être entraînée à plus d'un temps d'alimentation. Cette horloge semble être très flexible et donc très bien adaptée à l'environnement dans lequel vivent les poissons d'eaux douces. En effet, sous nos latitudes, sous une couverture de glace et de neige l'hiver, le soleil n'est probablement plus visible et ne permet donc pas aux poissons de garder un rythme circadien. Cependant, c'est probablement durant les saisons plus chaudes que cette horloge leur est plus utile pour leur permettre d'anticiper l'émergence et les déplacements des invertébrés.

## **Chapitre V - Discussion générale et conclusion**

Cette étude nous a permis d'en apprendre plus au sujet des effets de la disponibilité de la nourriture sur la courbe d'activité journalière chez la Chatte de l'Est. L'horloge biologique de cette espèce s'est montrée très flexible, permettant aux poissons de synchroniser leurs déplacements aux différents temps d'alimentation auxquels ils ont été soumis, même lorsque deux de ces temps étaient simultanés. Lorsque le cycle d'alimentation a été retiré, la majorité des groupes ont conservé leur rythme d'activité. Cependant, ce rythme ne s'est pas bien maintenu en l'absence de la photopériode et la courbe d'activité a montré un décalage graduel chez la majorité des groupes lors d'un décalage de la photopériode, ce qui démontre la présence d'une horloge endogène de type computation chez cette espèce.

### **1. Flexibilité de l'horloge circadienne**

Cette espèce a montré une très grande capacité d'adaptation de son activité selon le moment où la nourriture était disponible, i.e. qu'elle concentrait ses déplacements près des temps d'alimentation. C'est la première fois qu'une telle observation est faite chez cette espèce. Cette flexibilité de l'horloge circadienne complique la classification de cette espèce dans une des trois catégories d'acrophase généralement acceptée chez les poissons (diurne, nocturne et crépusculaire; Boujard et Leatherland 1992). En effet, comment pourrait-on classer cette espèce dans l'une des acrophases lorsque l'on sait qu'elle peut en changer en moins de quatre jours si on change son cycle d'alimentation ? Le choix de l'acrophase où se

concentreront les déplacements de la Chatte de l'Est sera conditionné par son dernier type d'alimentation, plus particulièrement le moment de la journée où la nourriture était disponible. Si cette nourriture n'est en abondance qu'à certaines périodes de la journée, les Chattes de l'Est concentreront leurs activités vis-à-vis ces périodes et elles se déplaceront principalement à l'intérieur de l'acrophase où cette nourriture était disponible (Chapitre II). Si la nourriture est disponible dans plusieurs acrophases, il est possible que certains individus ne présentent pas de préférence pour l'une ou l'autre des acrophases (chapitre IV).

La Chatte de l'Est n'est pas la seule espèce de poisson à présenter cette caractéristique (Tableau 5.1). Quatre autres espèces adaptent aussi leurs déplacements selon la disponibilité de la nourriture. Il y a aussi des espèces qui changent d'acrophase selon la température de l'eau, la longueur de la photopériode, la saison, la présence ou non de congénères. Probablement que des espèces sont présentement classées dans une catégorie d'acrophase mais pourraient changer de comportement dans certaines conditions qui n'ont pas été vérifiées jusqu'à maintenant.

La classification dans une des catégories d'acrophase d'une espèce qui possède une horloge endogène flexible n'est pas utile sans une indication du facteur qui agit sur cette l'horloge. En effet, ce comportement est influencé par le milieu d'où les individus proviennent ou de celui dans lequel ils ont été étudiés. On pourrait tout de même tenter de classer des sous-populations de l'espèce selon leur lieu de capture. Si le nombre d'espèces qui montrent une telle flexibilité augmente de beaucoup, il faudrait peut-être même remettre en question cette catégorisation.

**Tableau 5.1** Espèces de poissons possédant une horloge endogène flexible, les facteurs agissant sur cette horloge et les références aux articles scientifiques.

Facteur qui agit sur l'horloge endogène	Espèce	Comportement	Référence
Inconnu / individualité	Poisson rouge <i>Carasius auratus</i>	Diurne : certains individus Nocturne: certains individus	Sanchez-Vazquez <i>et al.</i> 1996
Inconnu / individualité	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Diurne : certains individus Nocturne: certains individus	Sanchez-Vazquez <i>et al.</i> 1995a
Intensité lumineuse	<i>Cottus poecilopus</i>	Diurne : à faible luminosité Nocturne: à forte luminosité	Andreasson 1969
Intensité lumineuse	Barbotte brune ( <i>Ictalurus nebulosus</i> )	Diurne : à faible luminosité Nocturne: à forte luminosité	Ericksson 1978
Saison	<i>Cottus poecilopus</i>	Diurne : durant l'hiver Nocturne : durant l'été	Müller 1969
Saison	Lotte ( <i>Lotta lotta</i> )	Diurne : de Nov. à Mars Nocturne : d'Avril à Oct.	Müller 1978
Saison	Truite arc-en-ciel ( <i>Oncorhynchus mykiss</i> )	Diurne : durant l'été Nocturne : durant l'hiver	Landless 1976
Saison	Truite brune ( <i>Salmo trutta</i> )	Diurne : durant l'été Nocturne : durant l'hiver	Heggenes <i>et al.</i> 1993
Température de l'eau	Truite brune ( <i>Salmo trutta</i> )	Diurne : eau au-dessus 10°C Nocturne : eau sous 10°C	Fraser <i>et al.</i> 1993
Temps d'alimentation	Poisson rouge <i>Carasius auratus</i>	Diurne : nourrit de jour Nocturne : nourrit de nuit	Spieler et Noeske 1984
Temps d'alimentation	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Diurne : nourrit de jour Nocturne : nourrit de nuit	Sanchez-Vazquez <i>et al.</i> 1995b
Temps d'alimentation	Choquemort ( <i>Fundulus heteroclitus</i> )	Diurne : nourrit de jour Nocturne : nourrit de nuit	Davis et Bardach 1965
Temps d'alimentation	Crapet arlequin ( <i>Lepomis macrochira</i> )	Diurne : nourrit de jour Nocturne : nourrit de nuit	Davis et Bardach 1965

Boujard et Leatherland (1992) ont mentionné le manque d'information sur les conditions expérimentales fournies par les auteurs qui ont réalisé des études sur le comportement des poissons. Certains auteurs ne mentionnaient même pas les temps d'alimentation, une information qui pourrait être cruciale chez une espèce possédant une horloge circadienne pouvant être qui serait entraînée par l'alimentation. D'autres paramètres, qui doivent aussi être mentionnés à cause de leurs effets possibles sur l'horloge endogène de certaines espèces, sont parfois manquants dans ce genre

d'étude : température de l'eau, date et lieu d'expérimentation (saison et latitude), en groupe ou individuel, et la longueur de la photopériode.

Pourquoi l'horloge circadienne de certaines espèces de poissons est-elle flexible ? Chez les animaux phylogéniquement plus récents que les poissons, il semble exceptionnel de rencontrer des espèces ayant ce type d'horloge (Sánchez-Vázquez *et al.* 1996). Une explication pourrait justement être que certaines espèces de poissons posséderaient une horloge moins sophistiquée que les animaux apparus plus récemment. Mais cela n'explique pas pourquoi l'horloge biologique de ces poissons n'ait pas évolué vers une forme plus rigide (par opposition à flexible).

Pour répondre à cette question, il faut commencer par se demander : en quoi une horloge circadienne endogène rigide est-elle utile ? La très grande majorité des vertébrés supérieurs sont terrestres et c'est probablement pour cette raison qu'ils ont une horloge rigide. En effet, les variations de luminosité et de température sont plus grandes sur terre que dans l'eau. Pour éviter la prédation ou pour chasser, les proies et les prédateurs ont développé des comportements ou des adaptations physiologiques et sensorielles qui les limitent à un type d'acrophase seulement (ex : le Grand-duc est nocturne et possède une excellente vision de nuit tandis que l'Aigle à tête blanche, qui est diurne, peut voir sur de très grandes distances de jour). Puisqu'elles ne peuvent bien vivre que sous un seul type d'acrophase, ces espèces n'ont pas besoin d'une horloge flexible pouvant déplacer l'activité d'une acrophase à l'autre.

Dans un lac, les variations de la température et de la luminosité sont beaucoup moins grandes que sur terre. Les échanges thermiques entre l'air et l'eau ne sont pas très rapides et se limitent à la zone au-dessus de la thermocline. Mais, de ces deux

paramètres, ce sont les variations de la luminosité qui sont reconnues pour entraîner l'horloge circadienne chez la majorité des animaux (Tabata *et al.* 1988). Dans un lac, la lumière ne pénètre pas profondément et, sous nos latitudes, peut être absente pendant quelques mois l'hiver lorsque le lac est couvert de glace et de neige. Étant donné qu'il y a moins de différence entre le jour et la nuit dans un lac que sur terre, c'est possiblement pour cette raison que l'horloge des poissons est demeurée plus flexible que chez les animaux terrestres, certains espèces de poissons semblent même exploiter facilement plusieurs acrophases (ex.: Poisson rouge, Sánchez-Vázquez *et al.* 1996; Chatte de l'est). De plus, il semblerait que la prédation ne serait pas un facteur qui influencerait le choix de l'acrophase chez les poissons (Reebs 1999). En effet, des *Galaxius maculatus* auxquels un prédateur était présenté (silhouette d'un héron en bois) toujours au même endroit et au même moment de la journée ne semblaient pas être en mesure d'anticiper le moment ni le lieu de l'arrivée du prédateur comme ils ont été capables de le faire avec de la nourriture. Il ne semble pas que des *Zeitgebers* autres que l'alimentation et la photopériode puissent entraîner une horloge endogène chez la plupart des poissons (Reebs 1999).

## **2. Horloge endogène plutôt que réponse directes à l'environnement**

Le maintien des courbes d'activité en l'absence d'alimentation et la présence d'une transition graduelle de l'activité suite au décalage de la photopériode chez la majorité des groupes nous indiquent que les déplacements de la Chatte de l'Est sont sous le contrôle d'une horloge endogène de type circadien. Peu d'espèces de poissons ont montré la présence d'une horloge endogène contrôlant l'activité

(Boujard et Leatherland 1992). Une raison pourrait être que pour déceler la présence d'une telle horloge les animaux sont généralement placés dans des conditions constantes (pas de changements de luminosité ni d'alimentation) pendant plusieurs jours après une période d'entraînement. Seulement quelques espèces comme le Meunier noir (*Catostomus commersoni*, Kavaliers 1980a) ont été capables de maintenir pendant longtemps un rythme d'activité dans ces conditions. Certaines espèces n'ont été capables de maintenir un rythme d'activité que durant quelques jours (deux à trois jours : Saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*), Ali 1964) ou même pas du tout (Truite brune (*Salmo trutta*), Bachman *et al.* 1979). La plupart des groupes de Chattes de l'Est dans mes expériences n'ont pas été capables de maintenir leur courbe d'activité sans lumière ni alimentation. Il semble de plus en plus évident que les poissons qui possèdent une horloge endogène en possèdent une moins solide (i.e. qui ne peut se maintenir sur plus de quelques jours) que celle des vertébrés phylogéniquement supérieurs.

Une autre raison pourrait être que cette horloge leur serait moins utile que chez les animaux terrestres. Tel qu'expliqué plus haut, le milieu aquatique étant plus stable que le milieu terrestre (moins de variations de la lumière et de la température), la nourriture de beaucoup d'espèces de poissons ne connaît peut-être pas de variations de disponibilité. Donc, la nourriture étant souvent disponible continuellement, en plus d'être diversifiée (plantes aquatiques, phytoplancton, algues), une horloge circadienne endogène rigide deviendrait moins utile. Certains poissons qui se nourrissent d'espèces mobiles (zooplancton, insectes, poissons) peuvent profiter d'une telle horloge lorsque ces espèces suivent des cycles de

disponibilités journalières. Cela est le cas de la Chatte de l'Est qui s'alimente principalement de Cladocères, de Daphnies, de Bosmina, d'insectes adultes et de larves d'insectes, qui sont en plus grande abondance et plus faciles à capturer à certains moments de la journée qu'à d'autres (Gascon et Leggett 1977, Hall *et al.* 1979, Harnois *et al.* 1992, Keast et Fox 1992, Zaret et Suffern 1976).

Quels seraient les avantages pour une espèce de posséder une horloge circadienne endogène ? Le principal avantage pourrait être qu'elle permettrait à l'animal qui la possède d'apprendre quel est le meilleur moment de la journée pour se nourrir, i.e. où une proie est abondante et facile à capturer. Si l'animal peut être au bon endroit lorsque la proie commence à être disponible, ceci lui permettra d'augmenter le nombre de proies capturées en allongeant sa période de chasse. L'anticipation de l'arrivée de la nourriture permet à l'animal de se placer au bon endroit quelques temps avant que la nourriture (ou la proie) ne soit disponible. De cette façon l'animal peut préparer son métabolisme à la digestion afin de lui permettre une meilleure assimilation de la nourriture. Ce phénomène a été observé chez les poissons (Boujard et Leatherland 1992; Davis 1963; Davis et Bardach 1965; Mistlberger 1994; Spieler et Clougherty 1989; Spieler et Noeske 1984; Weber et Spieler 1987). Si l'animal est un prédateur, il pourra se préparer à la chasse (se placer à l'affût, faire le tour du terrain de chasse) ou chercher pour des proies présentes plus tôt à cet endroit. Cette horloge peut aussi lui éviter de chercher de la nourriture en dehors des temps où celle-ci est disponible, lui permettant d'économiser de l'énergie, ce qui est très utile lorsque les proies se font rares.

Beaucoup moins de groupes de Chattes de l'Est ont montré la capacité d'anticiper l'arrivée de la nourriture en l'absence de photopériode que lorsque celle-ci était présente (Chapitre II). Pour les Chattes de l'Est, il n'est probablement pas très important que l'horloge biologique soit capable de fonctionner en l'absence de lumière. Les cladocères, les Daphnies et les Bosmina, qui sont une partie importante de l'alimentation de la Chatte de l'Est, possèdent un rythme circadien de déplacements (Gascon et Leggett 1977, Hall *et al.* 1979, Keast et Fox 1992). Ces invertébrés perdent possiblement ce rythme d'activité sous noirceur constante. De plus, étant donné que la perte de la photopériode se produit durant les mois d'hiver, les insectes adultes et larvaires sont absents. Donc, la nourriture qui reste disponible l'hiver pour la Chatte de l'Est ne suit probablement pas un rythme circadien de disponibilité. Il y a quand même certains groupes qui ont été capables de maintenir leur courbe d'activité en l'absence de la photopériode (Chapitre II). Il serait donc possible pour certains individus de maintenir durant quelques temps un rythme d'activité lorsque le lac est gelé et couvert de neige. L'espèce étant grégaire (Bernatchez et Giroux 1991, Scott et Crossman 1973), ceux-ci pourraient entraîner le reste du groupe jusqu'à ce que leur nombre soit trop faible et qu'ils perdent leur effet d'entraînement.

L'obscurité ne semble pas nuire à l'alimentation de la Chatte de l'Est puisque, durant mes expériences, la moitié de mes groupes ont été nourris durant la nuit (0200, 0700, 2100 h) et ont montré des capacités d'entraînement similaires à ceux qui ont été nourris de jour (0900, 1400, 1900 h). En nature, étant donné que les Chattes de l'Est lacustres doivent vivre quelques mois en hiver sous une obscurité presque complète

(sinon complète si la couche de neige est suffisamment épaisse), il est tout à fait normal qu'elles aient cette capacité.

## **2.2 Le modèle double horloge vs le modèle computation**

En quoi la lumière peut affecter l'horloge endogène de la majorité de ces poissons mais pas de tous ? Tel que discuté au chapitre II, c'est parce que la Chatte de l'Est posséderait une horloge endogène qui serait de type circadien. En effet, cette horloge a la capacité de se maintenir jusqu'à un certain point en l'absence de la photopériode (Moore-Ede *et al.* 1982). Il est probable que l'horloge endogène de certains individus puisse se maintenir sur une longue période mais que chez d'autres, cette horloge perde cette capacité rapidement.

Ce n'est pas le modèle circadien computationnel, mais plutôt le modèle double-horloges qui possède le plus d'appui dans la communauté scientifique qui travaille sur des rongeurs (Mistlberger 1994). La principale différence entre ces deux modèles est le nombre d'horloges que chacun d'eux utilisent, le modèle computation n'en utilisant qu'une seule tandis que le modèle double-horloge en utilise deux. À cause de cette différence, les mécanismes qui permettront à l'animal d'anticiper l'arrivée de la nourriture ne sont pas les mêmes pour les deux modèles. Pour le modèle computation, l'unique horloge qui est entraînée par la photopériode est utilisée pour mémoriser le moment où la nourriture est disponible et peut être consultée par la suite pour connaître à l'avance la prochaine fois où la nourriture sera disponible. Le mécanisme pourrait être comparé à une minuterie que l'on branche dans une prise électrique et qui nous permet d'allumer automatiquement un appareil

qui y est branché. Cette minuterie, qui ne possède qu'un seul mécanisme d'horlogerie, peut être « programmée » en insérant des pièces de plastique au moment où l'on veut allumer l'appareil. Chez l'horloge endogène de type computation, un mécanisme d'apprentissage permet à l'animal d'apprendre l'endroit sur l'horloge où la nourriture est disponible.

Le modèle double horloge, comme son nom l'indique, utilise deux horloges : la première entraînée par le cycle de la photopériode et la deuxième entraînée par le cycle d'alimentation. Les deux horloges fonctionnent de la même façon sauf qu'elles ne sont pas sensibles aux mêmes *Zeitgebers*. Un lien, plus ou moins solide selon l'espèce, existe entre ces horloges, permettant à l'horloge contrôlée par l'alimentation de s'adapter à celle contrôlée par la photopériode lorsque la photopériode change (décalage, changement de la longueur de la photopériode). C'est le modèle d'horloge qui est le plus accepté par la communauté scientifique pour les mammifères, principalement chez le rat et le hamster (Mistlberger 1994).

### **2.3 Retrait de la photopériode**

Comme le modèle computation n'utilise qu'une seule horloge endogène et qu'elle est entraînée par la photopériode, un changement de photopériode peut affecter énormément l'estimation du temps d'alimentation selon ce modèle. C'est ce qui semble s'être passé lorsque la photopériode a été retirée au chapitre 2. Une baisse significative du nombre de groupes ayant conservé leur courbe d'activité a été remarquée, même en présence du cycle d'alimentation (voir Tableau 2.3, Chapitre II).

Le modèle double-horloges explique mal les résultats obtenus au chapitre II lorsque l'alimentation était présente mais que la photopériode a été retirée. En effet, le premier rôle d'une horloge endogène est de permettre à l'animal de prédire l'arrivée du *Zeitgeber* au moins lorsque celui-ci est présent. Cependant, comme nous avons vu au chapitre II, la majorité des groupes de Chattes de l'Est était incapable d'anticiper l'arrivée de la nourriture lorsque la photopériode était absente mais que le cycle d'alimentation était présent.

#### **2.4 Décalage de la photopériode**

Le modèle computation explique très bien la resynchronisation graduelle de l'estimation du temps d'arrivée de la nourriture suite à un décalage de la photopériode. Étant donné que ce modèle n'utilise qu'une seule horloge, cette horloge ne se réajuste que graduellement (i.e. durant quelques jours) au décalage de la photopériode. Durant cette période de réajustement, l'estimation du temps d'alimentation suivra le décalage graduel de l'horloge puisque ce temps d'alimentation est inscrit sur l'horloge. Cela pourrait être comparé à un réajustement graduel sur plusieurs jours d'une minuterie. Tout au long de ce réajustement, les temps où s'allumera et s'éteindra l'appareil branché à cette minuterie suivront le décalage de l'horloge.

Chacune des horloges du modèle double-horloges contrôlant un *Zeitgeber* différent, chacune d'elles aurait dû tomber en « free-run » suite au décalage de la photopériode et au retrait de l'alimentation. Après plusieurs jours de « free-run », lorsque l'horloge contrôlant les rythmes liés à la photopériode réussit à se réajuster

avec la nouvelle photopériode, cette horloge recommence à fonctionner normalement, permettant à l'animal de réajuster son comportement en fonction de la nouvelle photopériode. Il se passe à peu près la même chose du côté de l'horloge contrôlant les rythmes reliés à l'alimentation, i.e. qu'elle tombe elle aussi en « free-run » suite au retrait de l'alimentation, sauf qu'elle restera dans cet état tant qu'elle ne rencontre pas de nouveau un cycle d'alimentation. Donc, l'anticipation de l'arrivée de la nourriture devrait continuellement se décaler d'une journée à l'autre jusqu'à ce qu'un cycle d'alimentation réapparaisse. Les résultats obtenus au chapitre III montre que la majorité des groupes ont réajusté leur anticipation de l'arrivée de la nourriture vis-à-vis leur ancien temps d'alimentation en incluant le décalage de la photopériode (+6h ou -6h), ce qui démontre que le mécanisme contrôlant l'anticipation de la nourriture n'était pas en « free-run ». Il ne serait pas impossible qu'un lien suffisamment puissant existe entre les deux horloges de ce modèle et que le décalage de la photopériode ai entraîné l'horloge contrôlant les rythmes reliés à l'alimentation par l'intermédiaire de l'horloge contrôlant les rythmes reliés à la photopériode, ce qui expliquerait de tels résultats. Cependant, ce n'est pas le modèle d'horloge qui a été retenu pour cette espèce pour les raisons expliquées à la section 3.3 de ce chapitre.

## **2.5 Temps d'alimentation double**

Le modèle computation explique très bien la présence des deux périodes d'anticipation chez la majorité des groupes. La période d'alimentation étant « programmée » sur l'horloge entraînée par la photopériode, il permet aussi d'en enregistrer plus d'un, tout comme il nous est permis de programmer plus d'un

événement sur une minuterie. Là où le modèle a une faiblesse, c'est le fait que les animaux ont en général de la difficulté à anticiper plus de trois ou quatre temps d'alimentation (maximum de deux ou trois chez le rat : Bolles et Moot 1973, trois chez la Chatte de l'Est : Reeb 1996). En effet, rien dans le modèle ne semble limiter le nombre d'enregistrement qu'il serait possible d'ajouter à l'horloge entraînée par la photopériode.

Le modèle double-horloges utilise le fractionnement de l'horloge entraînée par l'alimentation pour expliquer la présence de plusieurs anticipations de l'arrivée de la nourriture (Mistlberger 1994). Chacun des temps d'alimentation est sous le contrôle d'une des horloges créées à la suite du fractionnement de l'horloge entraînée par l'alimentation. Chacune des horloges hérite donc de toutes les propriétés de l'horloge d'origine. Le nombre de temps d'alimentation que l'animal pourrait anticiper dans une journée proviendrait du nombre de fractionnement que l'horloge pourrait subir. Donc, c'est le modèle computation qui explique le mieux les résultats qui ont été obtenus tout au long de cette étude pour la Chatte de l'Est, surtout ceux obtenus lors du retrait de la photopériode en présence des cycles d'alimentation.

## Références

- Abe H. et S. Sugimoto. 1987. Food-anticipatory response to restricted food access based on the pigeon's biological clock. *Anim. Learn. Behav.* 15 : 353-359.
- Ali, M.A. 1964. Diurnal rhythm in the rates of oxygen consumption, locomotor and feeding activity of yearling Atlantic Salmon (*Salmo salar*) under various light conditions. *Proc. Ind. Acad. Sci. B.* 60:249-263.
- Ali, M. A. 1992. Rhythms in fishes. Plenum Press, New York. 348 p.
- Andreasson, S. 1969. Locomotory activity patterns of *Cottus poecilopus* Heckel and *C. Gobio* L. (Pisces). *Oikos* 20 : 78-94.
- Aschoff, J. (ed.). 1981. Handbook of behavioral neurobiology, Vol. 4 : Biological rhythms. Plenum Press, New York. 563 p.
- Aschoff, J., S. Daan et G.A. Groos. 1982. Vertebrate circadian systems, structure and physiology. Springer-Verlag, Berlin. 363 p.
- Bachman, R.A., W.W. Reynolds et M.E. Casterlin. 1979. Diel locomotor activity patterns of wild brown trout (*Salmo trutta* L.) in a electronic shuttlebox. *Hydrobiologia* 66:45-47.
- Bernatchez, L. et M. Giroux. 1991. Guide des poissons d'eau douce du Québec et leur distribution dans l'Est du Canada. Éditions Broquet inc., La Prairie, Québec, Canada. pp. 107-109.
- Bolles, R.C. et S. Moot. 1973. The Rat's anticipation of two meals a day. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 83:510-514.
- Boujard, T. 1995. Diel rhythms of feeding activity in the european catfish, *Silurus glanis*. *Physiol. Behav.* 58 : 641-645.
- Boujard, T., P. Keith et P. Luquet. 1990. Diel cycle in *Hoplosternum littorale* (Teleostei) : evidence for synchronization of locomotor, air breathing and feeding activity by circadian alternation of light and dark. *J. Fish Biol.* 36 :133-140.
- Boujard, T. et J. F. Leatherland. 1992. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Env. Biol. Fishes* 35 : 109-131.
- Bruslé, J. 1969. Les rythmes biologiques chez les invertébrés marins. *Ann. Biol., Fasc.* 5-6, pp. 281-318.

- Daan, S. 1981. Adaptive daily strategies in behaviour. Dans : Aschoff, J., ed., Handbook of behavioural neurobiology, vol 4, biological rhythms. Berlin : Springer-Verlag; pp. 275-298.
- Davis, R. E. 1963. Daily « predawn » peak of locomotion in blue-gill and largemouth bass. *Anim. Behav.* 12 : 272-283.
- Davis, R. E. et J. E. Bardach. 1965. Time-co-ordinated prefeeding activity in fish. *Anim. Behav.* 8 : 154-162.
- Eriksson, L. O. 1978. Nocturnalism vs. diurnalism-dualism within fish individuals. Dans : Thorpe, J. E., ed., Rhythmic activity of fishes. Academic Press, London. pp. 69-90.
- Fraser, N. H. C., N. B. Metcalfe et J. E. Thorpe. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proc. R. Soc. Lond.* 252 : 135-139.
- Gallistel, C. R. 1990. The organisation of learning. The MIT Press, Cambridge. 622 p.
- Gascon, D. et W. C. Leggett. 1977. Distribution, abundance, and resource utilization littoral zone fishes in response to a nutrient/production gradient in lake Memphremagog. *J. Fish. Res. Board Can.* 34 : 1105-1117.
- Hall, D.J., E. E. Werner, J. F. Gilliam, G. G. Mittelbach, D. Howard et C. G. Doner. 1979. Diel foraging behavior and prey selection in the Golden Shiner (*Notemigonus crysoleucas*). *J. Fish. Res. Board Can.* 36 : 1029-1039.
- Harnois, E., R. Couture et P. Magnan. 1992. Variation saisonnière dans la répartition des ressources alimentaires entre cinq espèces de poissons en fonction de la disponibilité des proies. *Can. J. Zool.* 70 : 796-803.
- Hau, M. et E. Gwinner. 1992. Circadian entrainment by feeding cycles in house sparrows, *Passer domesticus*. *J. Comp. Physiol. A.* 170 : 403-409.
- Hau, M. et E. Gwinner. 1997. Adjustment of house sparrow circadian rhythms to a simultaneously applied light and food Zeitgeber. *Physiol. Behav.* 62 : 973-981.
- Heggenes, J., O. M. W. Krog, O. R. Lindås, J. G. Dokk et T. Bremnes. 1993. Homeostatic behavioral responses in a changing environment : brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *J. Anim. Ecol.* 62 : 295-308.
- Kavaliers, M. 1980a. Circadian activity of the white sucker, *Catostomus commersoni* : comparison of individual and shoaling fish. *Can. J. Zool.* 58 : 1399-1403.
- Kavaliers, M. 1980b. Social grouping and circadian activity of the Killifish, *Fundulus heteroclitus*. *Biol. Bull.* 158 : 69-76.

- Keast, A. et M. G. Fox. 1992. Space use and feeding patterns of an offshore assemblage in a shallow mesotrophic lake. *Env. Biol. Fishes* 34 : 159-170.
- Kono, H. et Y. Nose. 1971. Relationship between the amount of food taken and growth in fishes, I. Frequency of feeding for a maximum daily ration. *Bull. of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 37 : 169-174.
- Landless P. J. 1976. Demand-Feeding behaviour of rainbow trout. *Aquaculture* 7 :11-25.
- Marchant, E.G. et R.E. Mistlberger. 1997. Anticipation and entrainment to feeding time in intact and SCN-ablated C57BL/6j mice. *Brain Research* 765 : 273-282.
- Mead, M. 1970. Sur l'obtention d'un rythme d'activité de période de sept jours chez *Scolopendra cingulata* (Chilipodes). *Revue du Comportement Animal* 4 : 75-76.
- Menaker, M. (ed.) 1971. *Biochronometry*. National Academy of Sciences, Washington, D.C. 662 p.
- Mistlberger, R. E. 1993. Effects of scheduled food and water access on circadian rhythms of hamster in constant light, dark, and light:dark. *Physiol. Behav.* 53 : 509-516.
- Mistlberger, R. E. 1994. Circadian food-anticipatory activity : formal models and physiological mechanisms. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 18 :171-195.
- Mistlberger, R.E. et E.G. Marchant. 1995. Computational and entrainment models of circadian food-anticipatory activity : evidence from non-24-hr feeding schedules. *Behav. Neuroscience* 109 : 790-798.
- Moore-Ede, M. C., F. M. Sulzman et C. A. Fuller. 1982. *The clocks that time us*. Harvard University Press, Cambridge, Ma. 448 p.
- Müller, K. 1969. Untersuchungen zur Tagesperiodik von Wasserorganismen am Polarkreis. *Umschau* 69 :18-19.
- Müller, K. 1978. The flexibility of the circadian system of fish at different latitudes. Dans : Thorpe, J. E., ed., *Rhythmic activity of fishes*. Academic Press, London. pp. 91-104.
- Noeske, T.A. et R.E. Spieler. 1984. Circadian feeding time affects growth of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113 : 540-544.
- Ooka-Souda, S., H. Kabasawa et S. Kinoshita. 1985. Circadian rhythms in locomotor activity in the hagfish, *Eptatretus burgeri*, and the effects of reversal of light-dark cycle. *Zool. Sci.* 2 : 749-754.
- Parker, N.C. 1984. Chronobiologic approach to aquaculture. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113 : 545-552.

- Perez, E. 1987. Rythme circadien d'activité chez la truite juvénile : influence de la perception de congénères. *Nat. Can.* 114 : 343-350.
- Phillips, D.L., W. Rautenberg, M.E. Rashotte et F.K. Stephan. 1993. Evidence for a separate food-entrainable circadian oscillator in the pigeon. *Physiol. Behav.* 53 : 1105-1113.
- Rashotte, M.E. et F.K. Stephan. 1996. Coupling between light- and food-Entrainable circadian oscillators in pigeons. *Physiol. Behav.* 59 : 1005-1010.
- Reebs, S. G. 1996. Time-place learning in Golden Shiners (Pisces : Cyprinidae). *Behav. Proces.* 36 : 253-262.
- Reebs, S.G. 1999. Time-place learning based on food but not on predation risk in a fish, the Inanga (*Galaxias maculatus*). *Ethology* 105 : Sous presse.
- Rosenwasser A.M., R.J. Pelchat et N.T. Adler. 1984. Memory for feeding time : possible dependence on coupled circadian oscillators. *Physiol. Behav.* 32 : 25-30.
- Sánchez-Vázquez, F. J., J. A. Madrid et S. Zamora. 1995a. Circadian rhythms of feeding activity in sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. : Dual phasing capacity of diel demand-feeding pattern. *J. Biol. Rhythms* 10 :256-266.
- Sánchez-Vázquez, F. J., S. Zamora et J. A. Madrid. 1995b. Light-Dark and food restriction cycles in Sea Bass : effects of conflicting Zeitgebers on demand-feeding rhythms. *Physiol. Behav.* 58 :705-714.
- Sánchez-Vázquez, F. J., J. A. Madrid, S. Zamora, M. Iigo et M. Tabata. 1996. Demand feeding and locomotor circadian rhythms in the Goldfish, *Carassius auratus* : dual and independent phasing. *Physiol. and Behav.* 60: 665-674.
- Scott, W.B. et E.J. Crossman, 1973. *Freshwater fishes of Canada. Fisheries research of Canada, Ottawa.* 966 pp.
- Siegmund. R. et D. L. Wolf. 1973. Circadian-Rhythmik und Gruppenverhalten bei *Leucaspis delineatus* (Pisces Cyprinidae). *Experientia* 29 : 54-58.
- Sokal, R. R. et F. J. Rohlf. 1981. *Biometry. Second edition.* W. H. Freeman and Company, New York. 859 p.
- Spieler, R. E. et J. J. Clougherty. 1989. Free-running locomotor rhythms of feeding-entrained Goldfish. *Zool. Sci.* 6 :813-816.
- Spieler, R. E. et T. A. Noeske. 1984. Effects of photoperiod and feeding schedule on diel variations of locomotor activity, cortisol, and thyroxine in Goldfish. *Trans. Am. Soc.* 113 :528-539.

- Stephan, F. K. 1981. Limits of entrainment to periodic feeding in rats with suprachiasmatic lesions. *J. Comp. Physiol.* 143: 401-410.
- Stephan, F.K. 1992. Resetting of a feeding-entrainable circadian clock in the rat. *Physiol. Behav.* 52 : 985-995.
- Stephan, F.K., J.M. Swann et C.L. Sisk. 1979a. Anticipation of 24-hr feeding schedules in rats with lesions of the suprachiasmatic nucleus. *Behav. Neural Biol.* 25: 346-363.
- Stephan, F.K., J.M. Swann et C.L. Sisk. 1979b. Entrainment of circadian rhythms by feeding schedules in rats with suprachiasmatic lesions. *Behav. Neural Biol.* 25: 545-554
- Tabata, M., M. Minh-Nyo et H. Niwa. 1989. Circadian rhythm of locomotor activity in a Teleost, *Silurus asotus*. *Zool. Sci.* 6 : 367-375.
- Tabata, M., M. Minh-Nyo et M. Oguri. 1988. Involvement of retinal and extraretinal photoreceptors in the mediation of nocturnal locomotor activity rhythms in the Catfish, *Silurus asotus*. *Exp. Biol.* 47 : 219-225.
- Vollrath, L., A. Kantarjian et C. Howe. 1975. Mammalian pineal gland : 7-day rhythmic activity ? *Experientia* 31 : 458-460.
- Weber, D. N. et R. E. Spieler. 1987. Effects of the light-dark cycle and scheduled feeding on behavioral and reproductive rhythms of the Cyprinodont fish, Medaka, *Oryzias latipes*. *Experientia* 43 : 621-624.
- Zaret, T. M. et J. S. Suffern. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limn. Ocean.* 21 : 804-813.

## **Annexe 1 - Matériel électronique et module infrarouge utilisés dans cette étude.**

Le matériel qui a été utilisé tout au long de cette étude pour la détection et l'enregistrement des déplacements est présenté à la figure 6.1 de cet annexe. Au niveau de l'aquarium (a), une LED infrarouge (Light Emetting Diode) et un récepteur infrarouge (le même modèle qui se retrouve dans les télévisions) ont été fixés sur des parois opposées de la portion la moins large de l'aquarium (voir au Chapitre II pour une description plus détaillée sur l'emplacement de la barrière infrarouge). La diode et le récepteur sont liés à un module infrarouge (b) qui peut recevoir trois autres diodes et récepteurs. À son tour, ce module infrarouge est relié à une interface BCM100 (Data Sciences, Inc.) par deux câbles. Cette interface, qui est reliée à un ordinateur (d), accumule le nombre de coupures de la barrière infrarouge. L'ordinateur consulte cette interface régulièrement (à toutes les six minutes pour cette étude) pour transférer et remettre à zéro ces valeurs.

La figure 6.2 présente le circuit électronique du module de détection de mouvements. Le circuit peut être divisé en cinq sections : quatre sections émetteur-récepteur infrarouges et une section alimentation. Chacune des quatre sections peuvent être à leur tour subdivisée en deux parties : un circuit émetteur et un circuit récepteur. Le circuit émetteur utilise deux chronomètres (les deux côtés d'un double chronomètre 556 (u1, u4, u7, u10)) pour piloter un LED infrarouge (d1, d3, d5, d7) et transmettre une tonalité. Le récepteur utilise un décodeur de tonalité 567 afin de fournir une indication sous/hors tension lorsque le circuit émetteur est activé. Le premier chronomètre de l'émetteur (556) est réglé pour osciller entre 100 et 1000 Hz. La sortie de ce

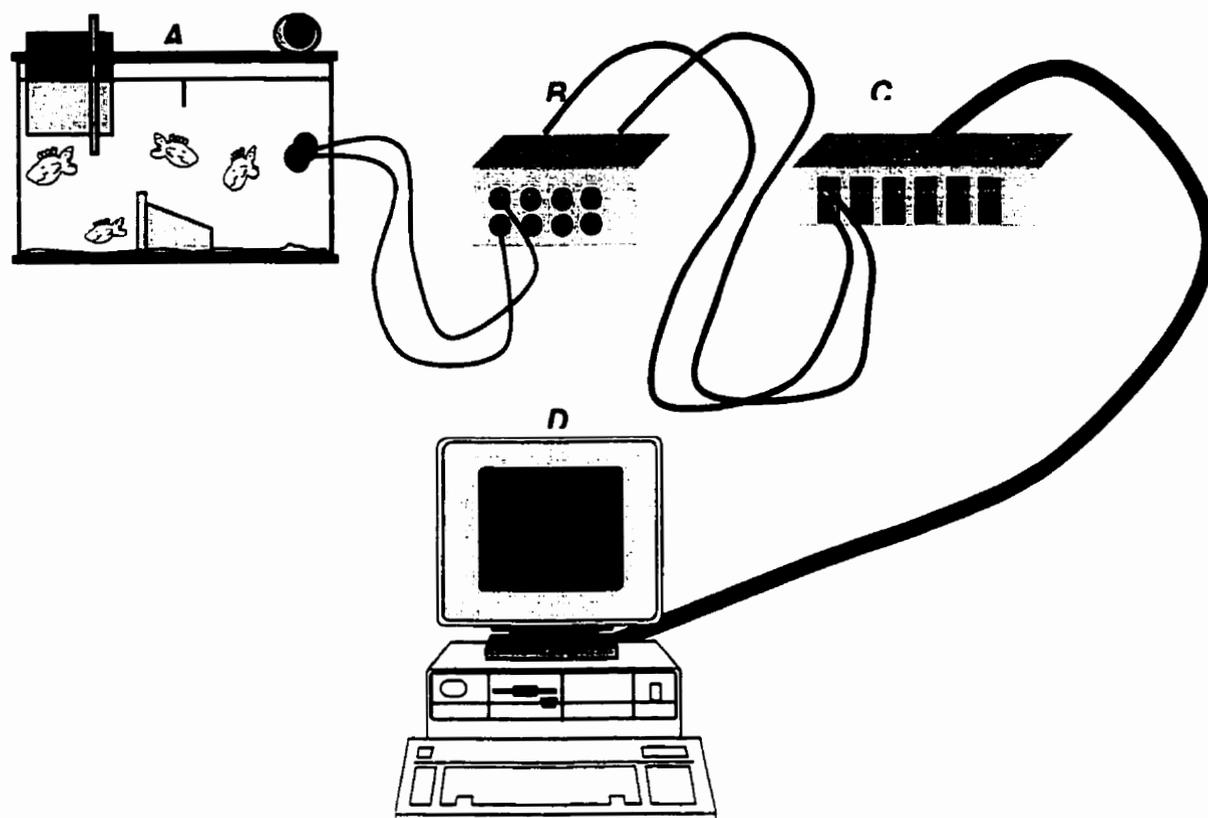
chronomètre empêche alors le fonctionnement du second chronomètre qui est réglé pour osciller à 40 kHz. La sortie du second chronomètre pilote un LED infrarouge.

La sortie du GP1U52X (x1 – x4) pilote un amplificateur simple à un seul transistor. Ce transistor est couplé à l'entrée d'un décodeur de tonalité 567. Dès que le 567 (u2, u5, u8, u11) détecte une fréquence dans sa bande passante (la fréquence à laquelle il a été réglé pour réagir), il envoie un signal haut vers sa sortie, ce qui allume une LED (d2, d4, d6, d8) et envoie un signal à l'interface BCM100 (Data Sciences, Inc.) par l'intermédiaire du TIL119 (u3, u6, u9, u12). Ce circuit intégré fonctionne comme un relais et permet d'isoler le module infrarouge de l'interface puisqu'il n'y a aucun échange de courant entre ces deux systèmes.

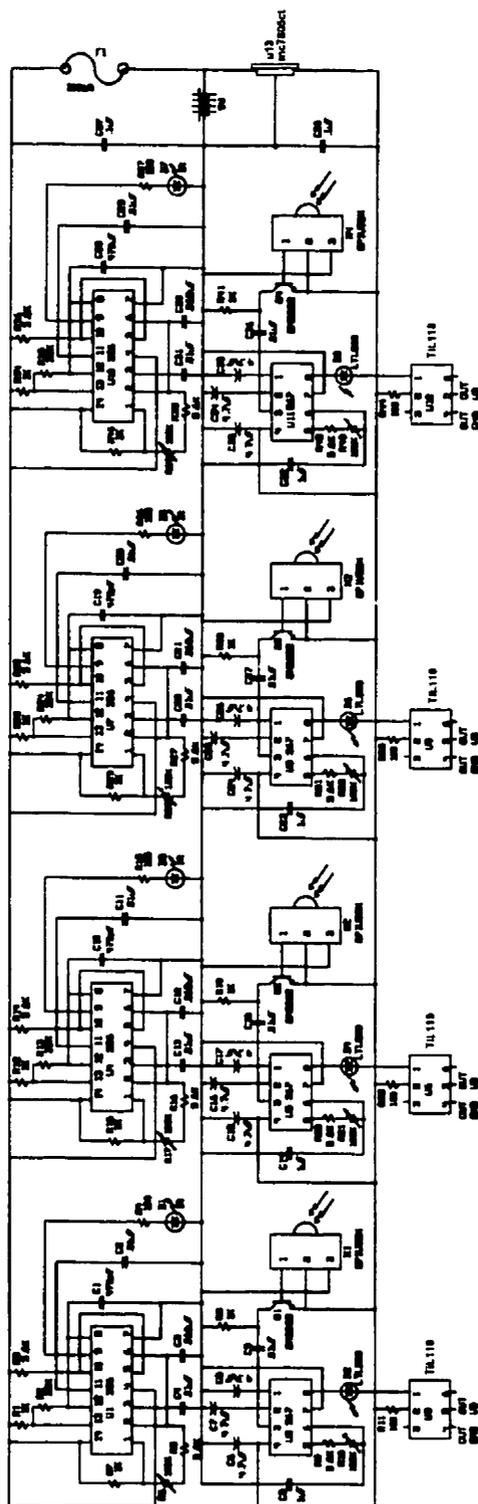
Dans la cinquième section, on retrouve un régulateur de voltage (u13) qui permet de maintenir la tension de la deuxième partie des autres sections (récepteurs) du circuits en dessous de cinq volts. On retrouve aussi un fusible de 300 mA. Les deux condensateurs (c37 et c37) sont utilisés pour atténuer les variations de tensions causées par la réponse d'un récepteur. Une grande variation de la tension du circuit pourrait provoquer une réponse de tous les récepteurs.

Les figures 6.3 à 6.6 montrent le circuit imprimé qui a été dessiné à partir du circuit présenté à la figure 6.2. La figure 6.3 montre toutes les couches à la fois tandis qu'on retrouve les couches séparées aux figures 6.4 à 6.6. Ce sont ces dernières figures qui ont été envoyées à la compagnie qui a fabriqué les plaquettes de circuits imprimés. La figure 6.4 montre le dessin des pièces qui sert principalement de repère lors de l'assemblage et la vérification des plaquettes. Cette figure se retrouve donc du côté des pièces. La figure 6.5 montre le tracé de cuivre qui relie les pièces entre elles et se retrouve du côté opposé des pièces. Ce tracé de cuivre pouvant s'oxyder suite aux

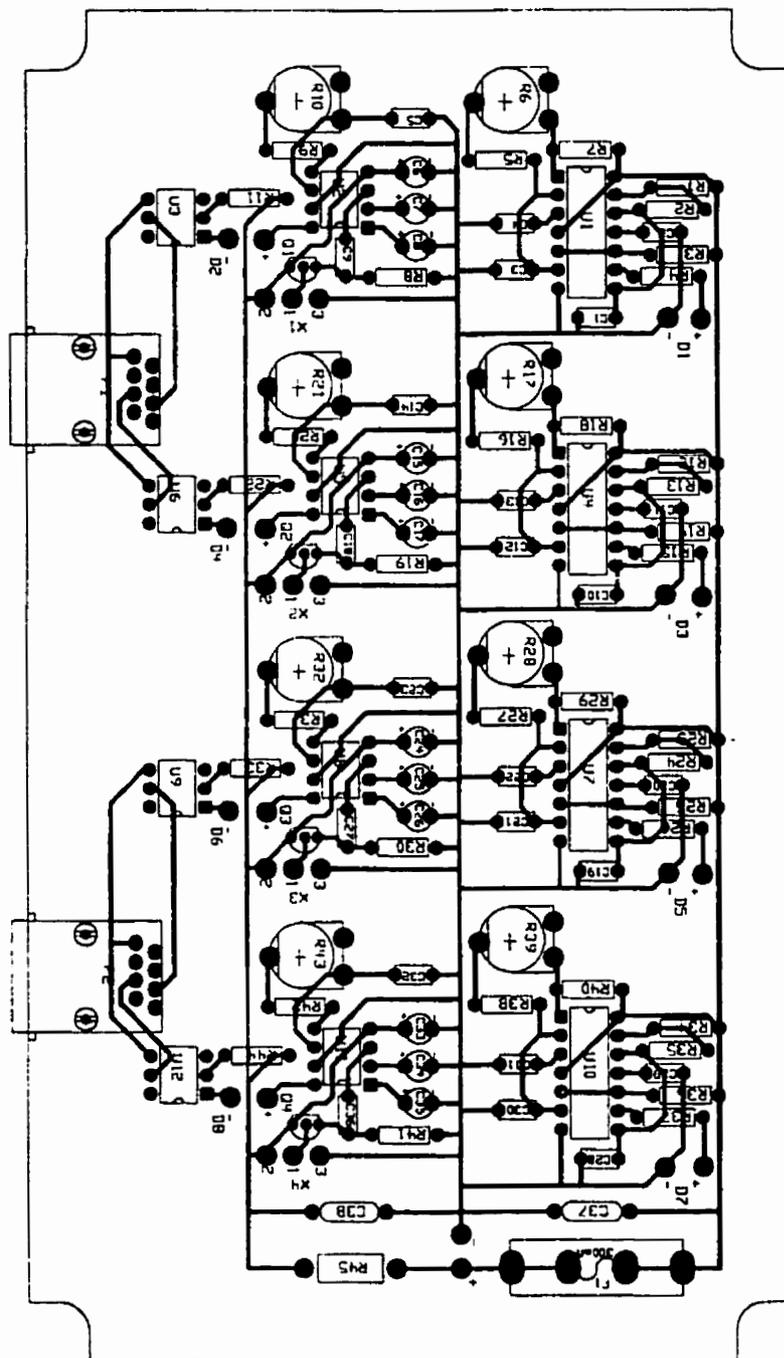
manipulations lors de l'assemblage et lors de l'utilisation dans un milieu humide, il doit être recouvert d'un verni spécial. Cependant, les endroits devant servir à la soudure des pièces ne devant pas être couvert de ce verni, la figure 6.6 indique les parties du circuit qui doivent rester à nue. Un fichier contenant les coordonnées des trous devant être percés a été envoyé par courriel à la compagnie.



**Fig. 6.1** Montage du matériel utilisé dans cette étude pour détecter et enregistrer les déplacements des poissons. Au niveau de l'aquarium (a) on retrouve le LED et le récepteur infrarouge qui sont reliés à un module infrarouge (b). L'interface BCM100 (Data Sciences, Inc.) (c) accumule les coupures et l'ordinateur (d) la consulte à intervalle régulier pour enregistrer ces valeurs.



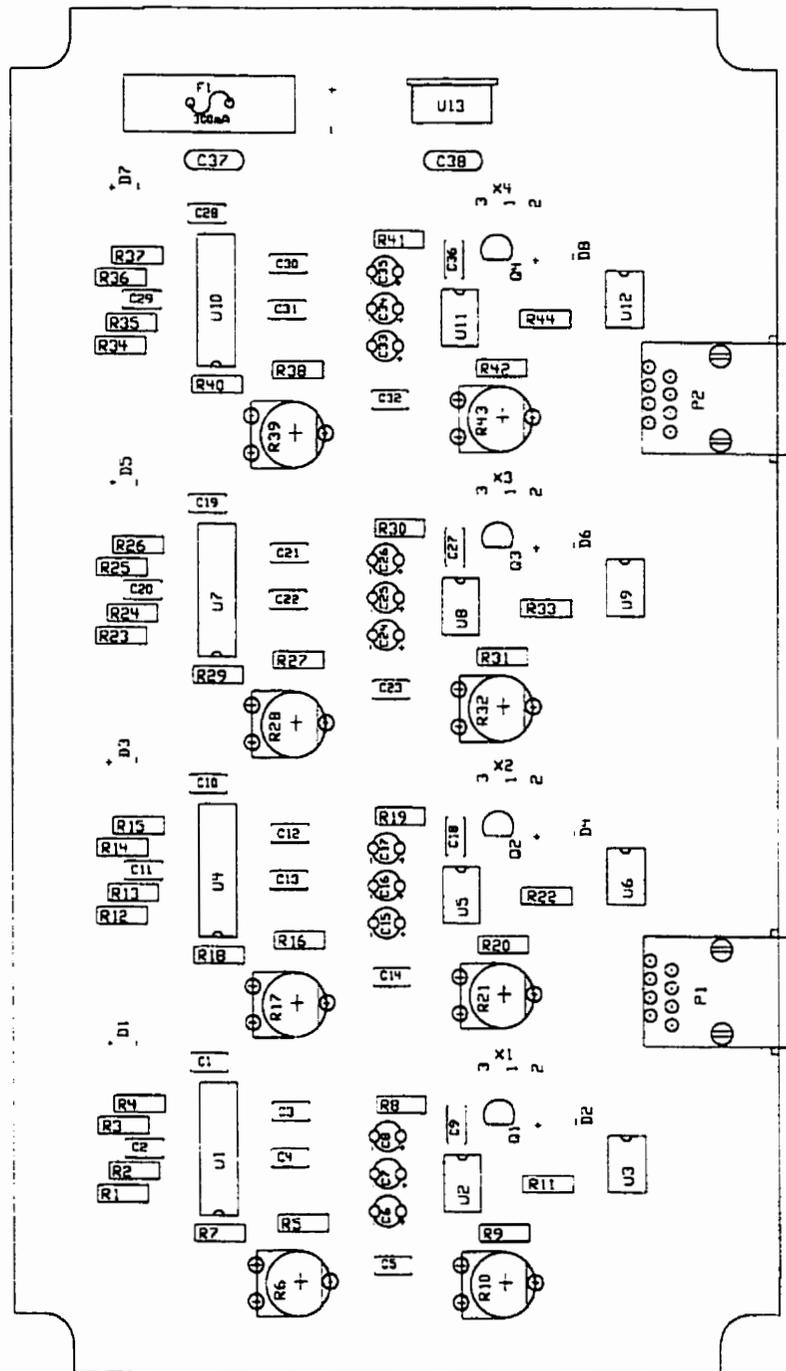
**Fig. 6.2** Circuit électronique que j'ai développé et qui se retrouve dans le module infrarouge servant à la détection des mouvements.



**Fig. 6.3** Circuit imprimé qui a été dessiné à partir du circuit présenté à la figure 6.2 (grandeur réelle).

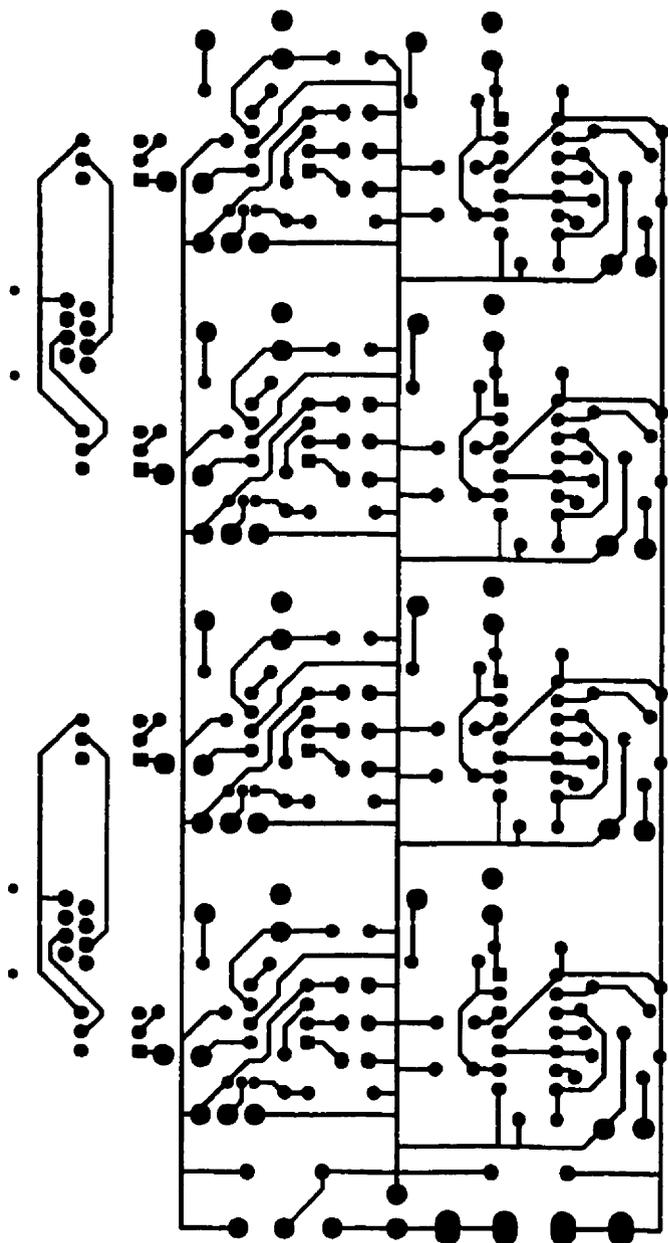
**Liste 6.1** Les pièces et leur valeur retrouvés au circuit de la figure 6.3.

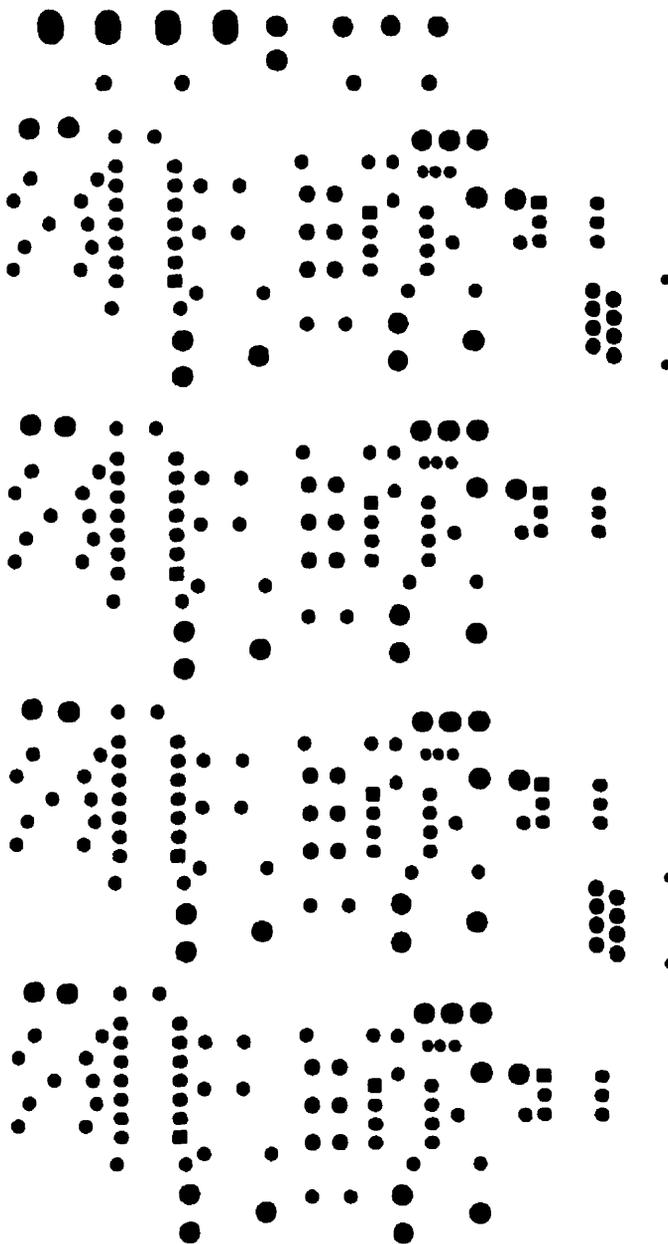
<b>Condensateurs</b>		D3	LED infrarouge	R34	1K
C1	470pF	D4	LTL203	R35	35K
C2	.01uF	D5	LED infrarouge	R36	5.6K
C3	.68uF	D6	LTL203	R37	120
C4	.01uF	D7	LED infrarouge	R38	5.6K
C5	.1uF	D8	LTL203	R39	100K
C6	4.7uF	<b>Fusible</b>		R40	1K
C7	4.7uF	F1	300mA	R41	1K
C8	4.7uF	<b>Résistances</b>		R42	5.6K
C9	.01uF	R1	1K	R43	100K
C10	470pF	R2	35K	R44	100
C11	.01uF	R3	5.6K	R45	47
C12	.68uF	R4	120	<b>Transistors</b>	
C13	.01uF	R5	5.6K	Q1	2N2222
C14	.1uF	R6	100K	Q2	2N2222
C15	4.7uF	R8	1K	Q3	2N2222
C16	4.7uF	R9	5.6K	Q4	2N2222
C17	4.7uF	R10	100K	<b>Circuits intégrés</b>	
C18	.01uF	R11	100	U1	556
C19	470pF	R12	1K	U2	567
C20	.01uF	R13	35K	U3	4N45
C21	.68uF	R14	5.6K	U4	556
C22	.01uF	R15	120	U5	567
C23	.1uF	R16	5.6K	U6	4N45
C24	4.7uF	R17	100K	U7	556
C25	4.7uF	R18	1K	U8	567
C26	4.7uF	R19	1K	U9	4N45
C27	.01uF	R20	5.6K	U10	556
C28	470pF	R21	100K	U11	567
C29	.01uF	R22	100	U12	4N45
C30	.68uF	R23	1K	<b>Régulateur de voltage</b>	
C31	.01uF	R24	35K	U13	mc7805ct
C32	.1uF	R25	5.6K	<b>Récepteurs infrarouges</b>	
C33	4.7uF	R26	120	X1	GP1U52X
C34	4.7uF	R27	5.6K	X2	GP1U52X
C35	4.7uF	R28	100K	X3	GP1U52X
C36	.01uF	R29	1K	X4	GP1U52X
C37	.1uF	R30	1K		
C38	.1uF	R31	5.6K		
<b>Diodes</b>		R32	100K		
D1	LED infrarouge	R33	100		
D2	LTL203				



**Fig. 6.4** Dessin des pièces qui sert principalement de repère lors de l'assemblage et la vérification des plaquettes (grandeur réelle).

Fig. 6.5 Tracé de cuivre qui relie les pièces entre elles et qui a été dessiné à partir du circuit retrouvé à la figure 6.2 (grandeur réelle).





**Fig. 6.6** Masque utilisé pour couvrir la plaquette de circuit imprimé d'un verni pour protéger le tracé de cuivre de l'oxydation (grandeur réelle).

## **Annexe 2**

**Courbes d'activité de toutes les expériences présentées dans  
cette thèse**

**Fig. 7.1** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant (a) et après (b) le retrait des nourrisseurs (expérience 1, Chapitre II). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par des flèches. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.

a

2h00

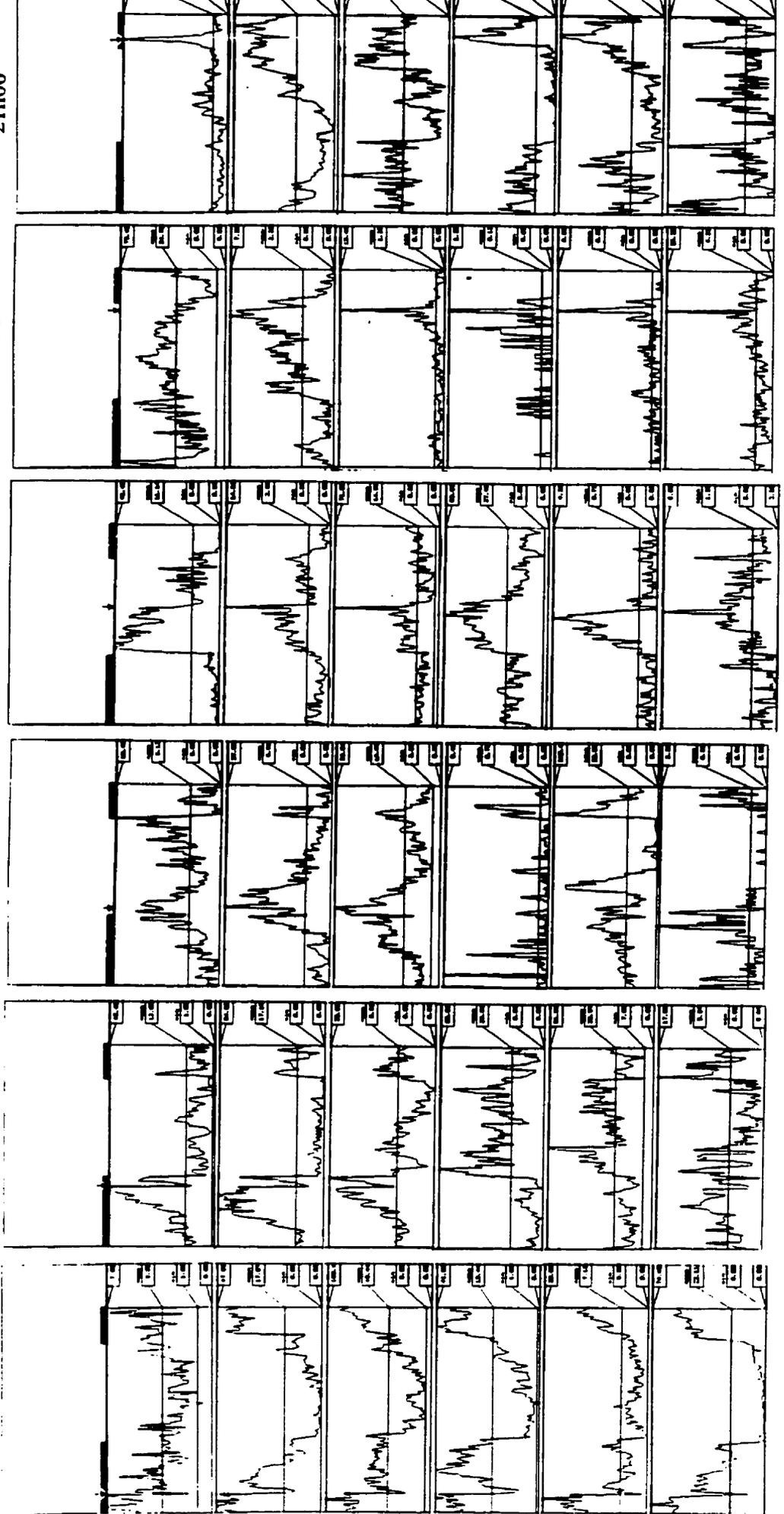
7h00

9h00

14h00

19h00

21h00



b |

2h00

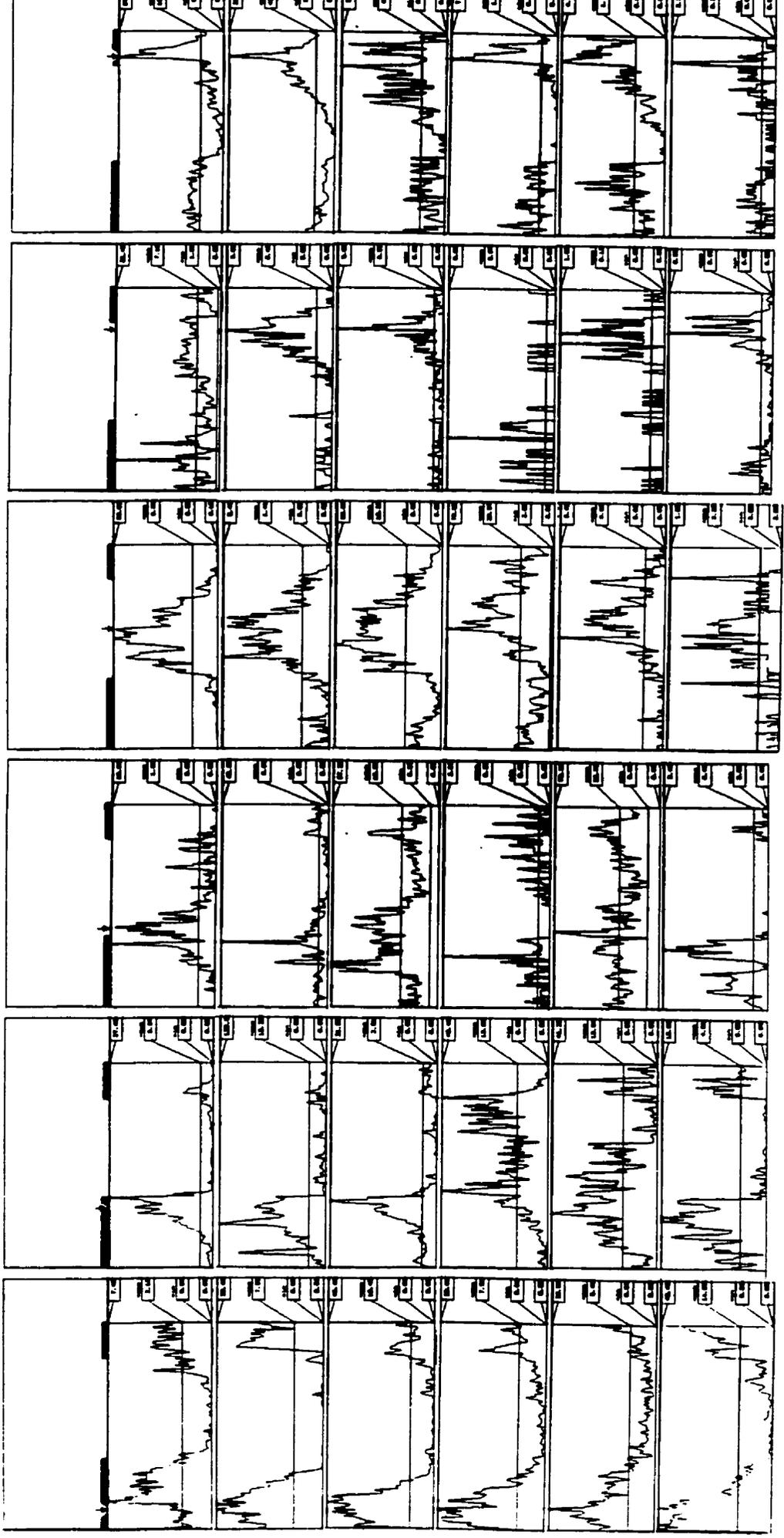
7h00

9h00

14h00

19h00

21h00



**Fig. 7.2** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant (a) et après (b) le retrait de la photopériode (expérience 2, Chapitre II). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par des flèches. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.

a

2h00

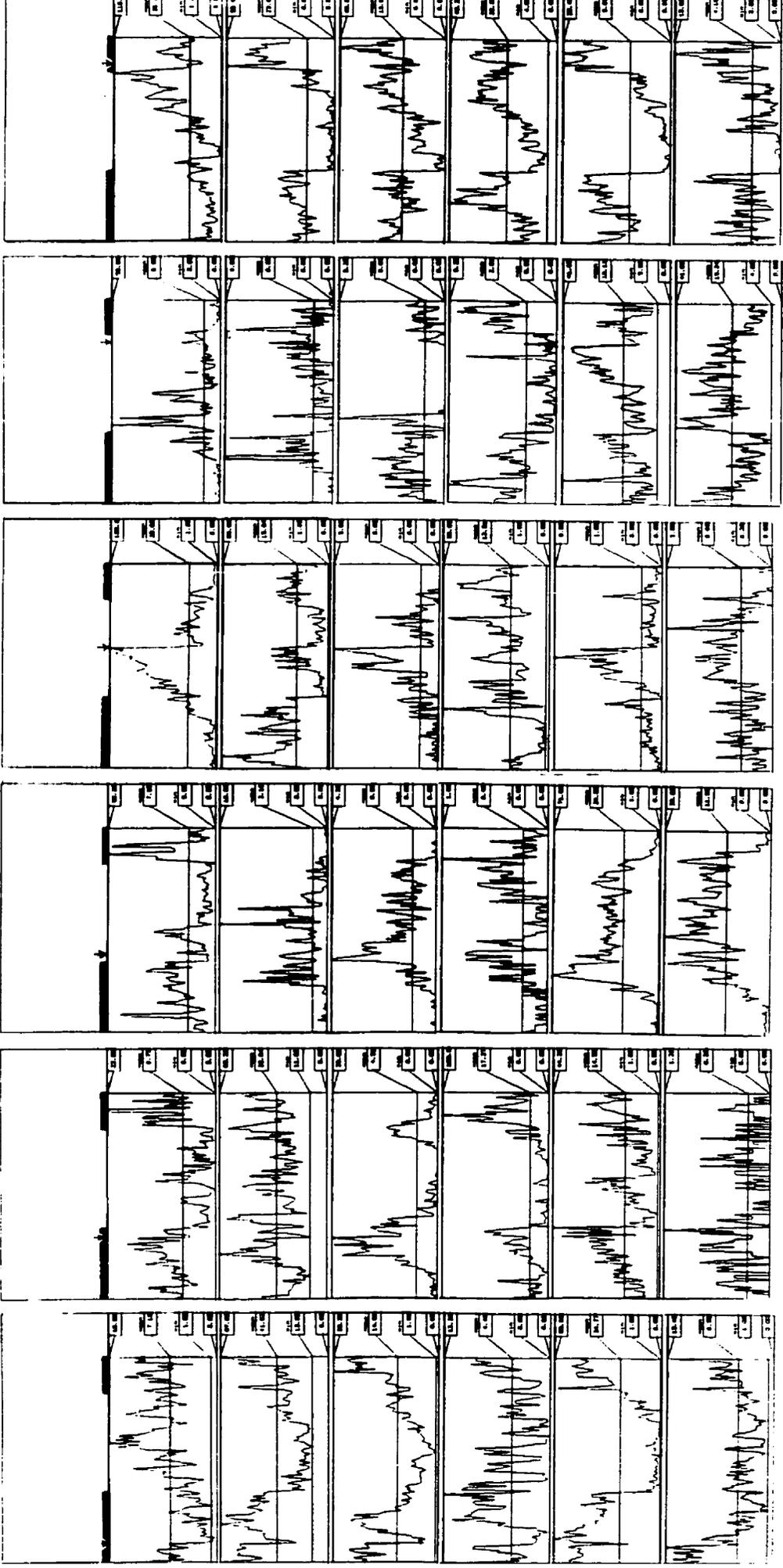
7h00

9h00

14h00

19h00

21h00



b

2h00

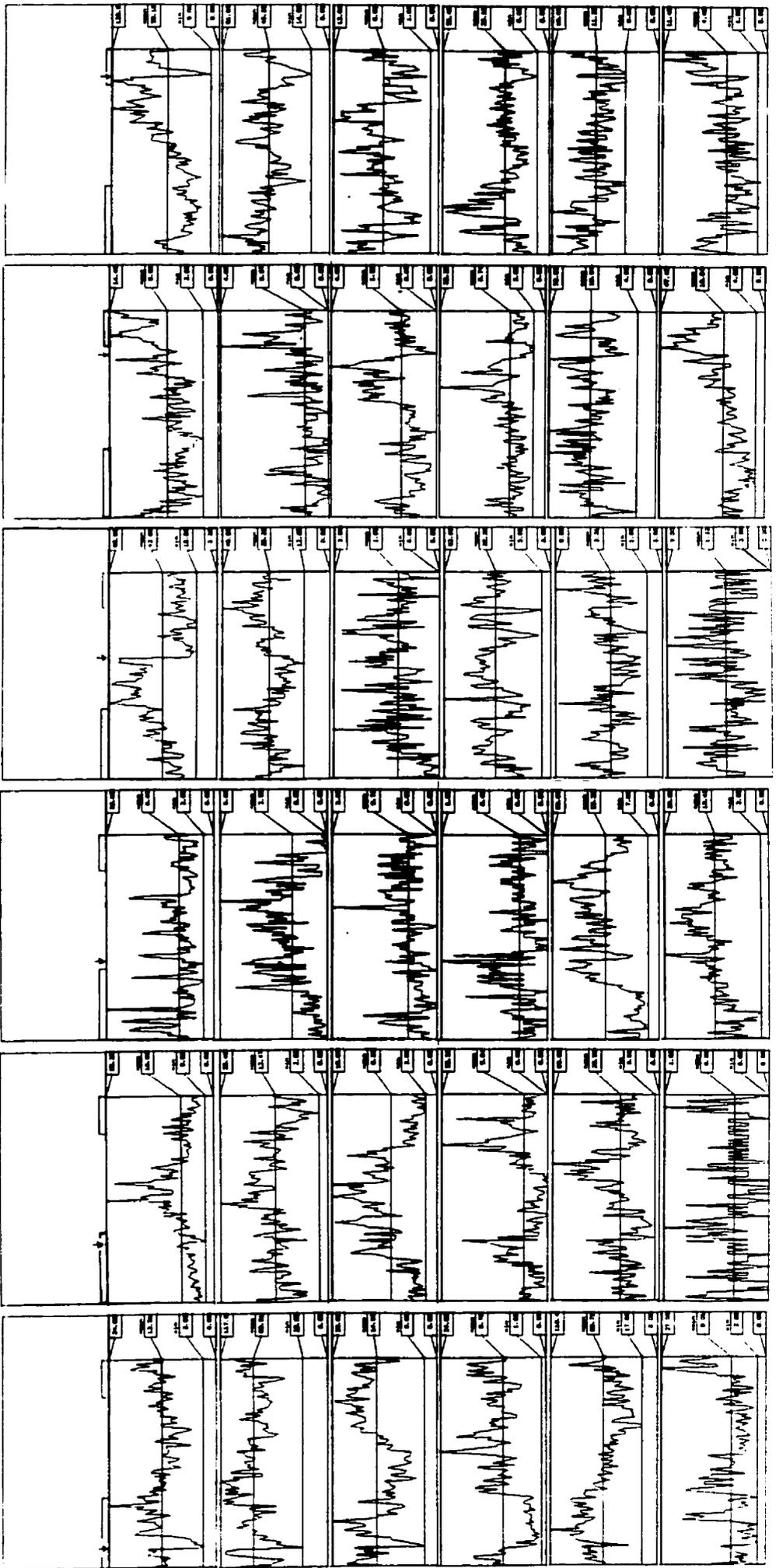
7h00

9h00

14h00

19h00

21h00



**Fig. 7.3** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant (a) et après (b) le retrait des nourrisseurs et de la photopériode (expérience 3, Chapitre II). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par des flèches. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.

2h00

7h00

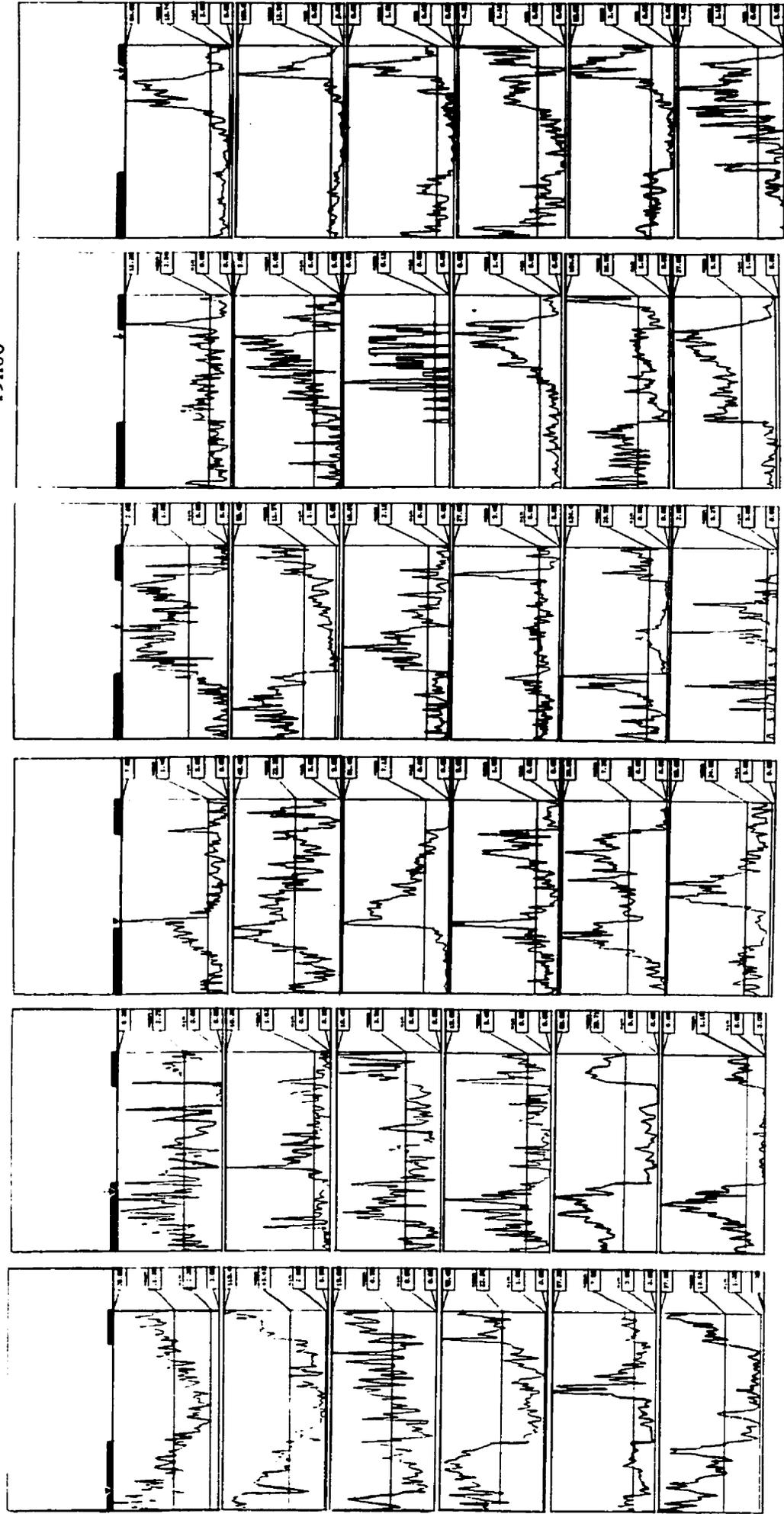
9h00

14h00

19h00

21h00

a



b

2h00

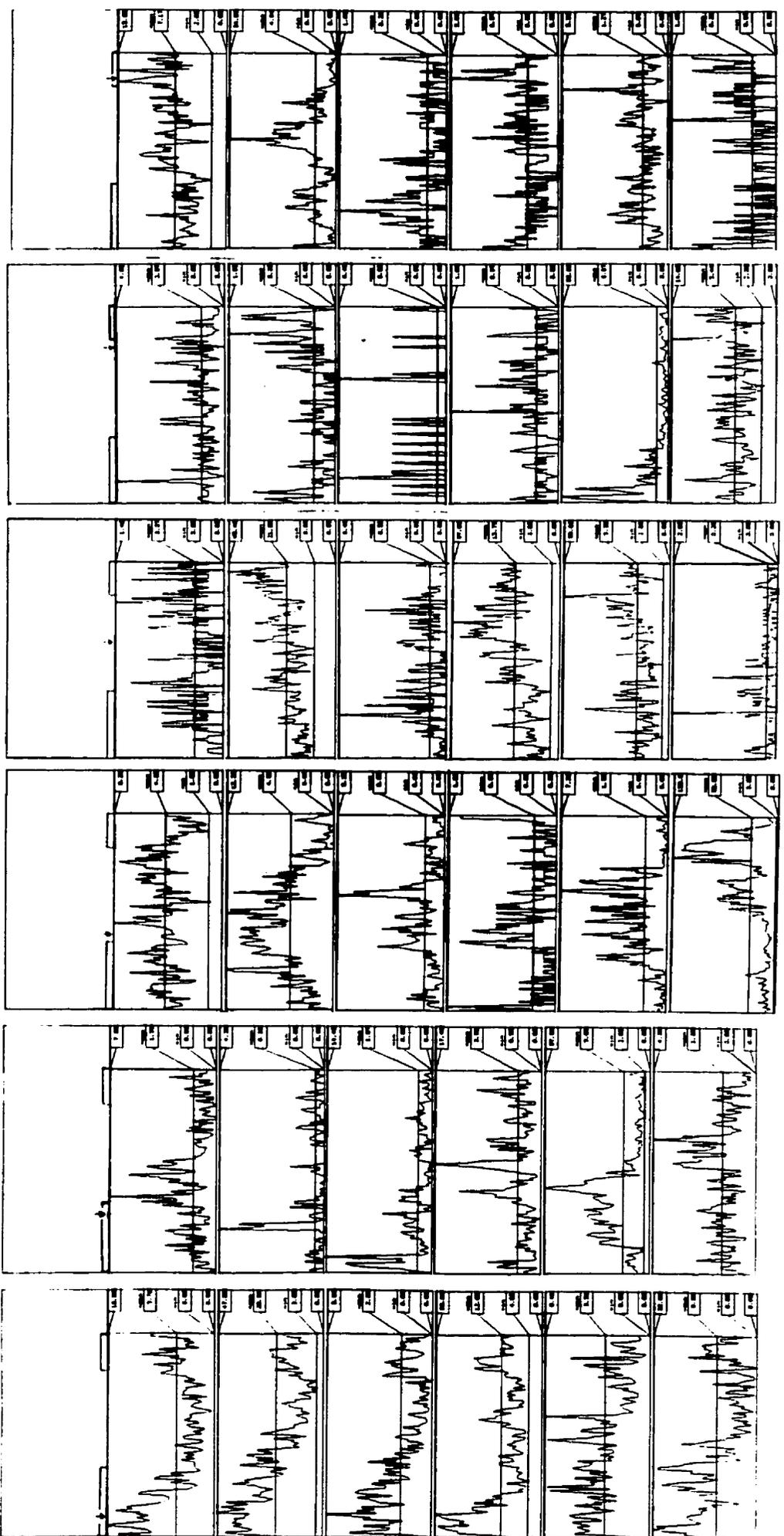
7h00

9h00

14h00

19h00

21h00

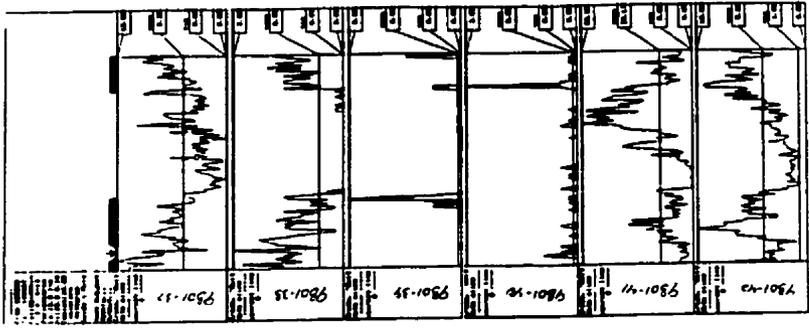


**Fig. 7.4** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant (a) et après (b)

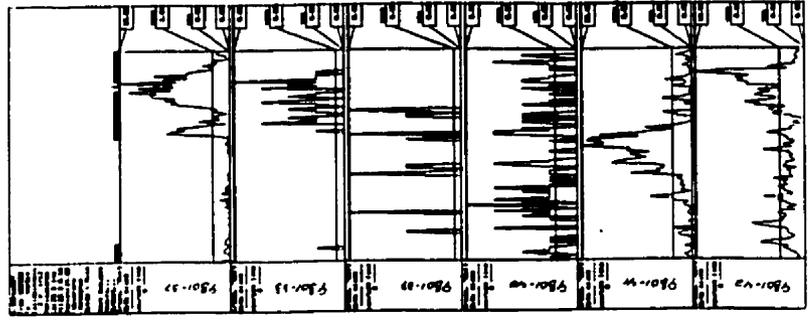
l'avance de la photopériode (-6h) et le retrait des nourrisseurs (Chapitre III). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par des flèches. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.

2h00

a

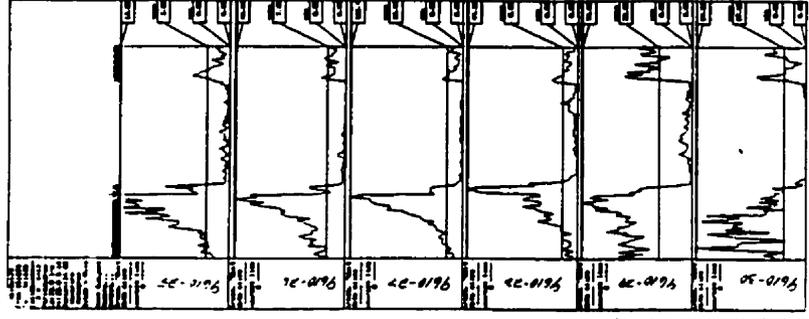


b

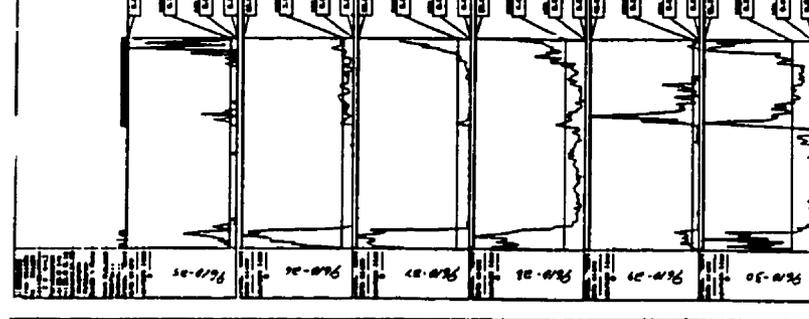


7h00

a

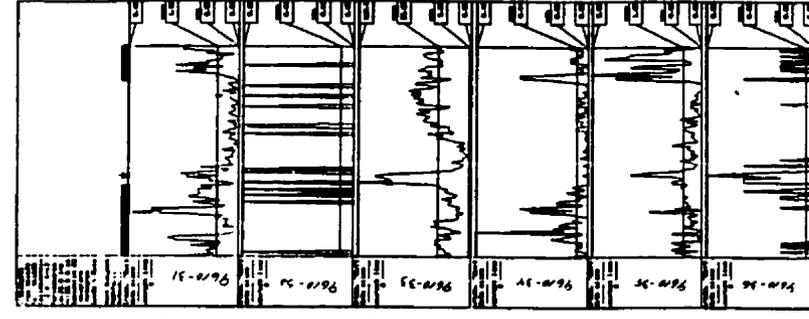


b

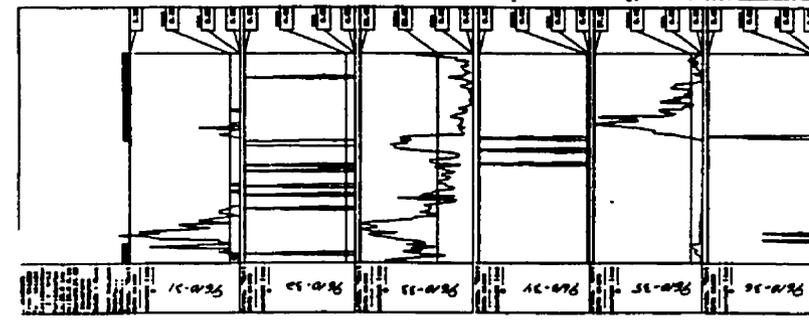


9h00

a

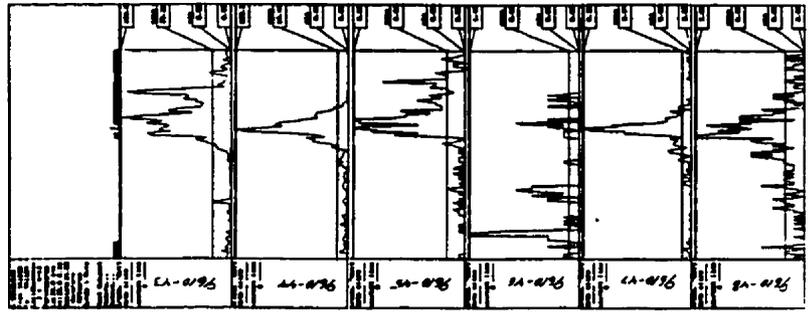


b

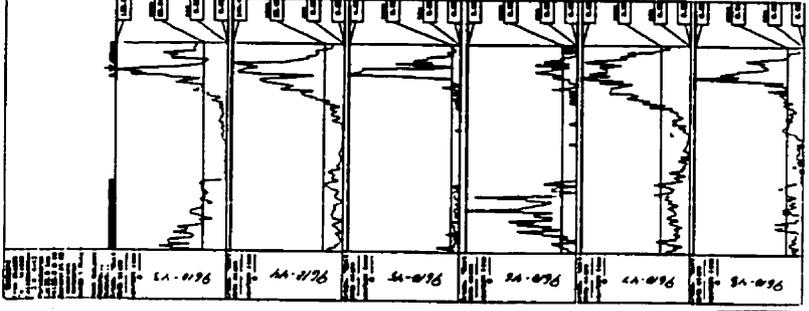


21h00

b

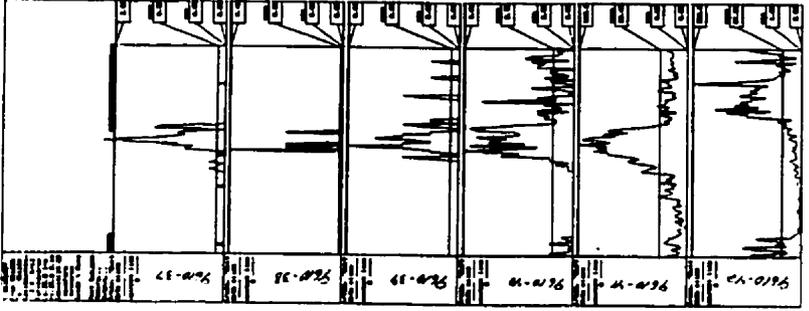


a

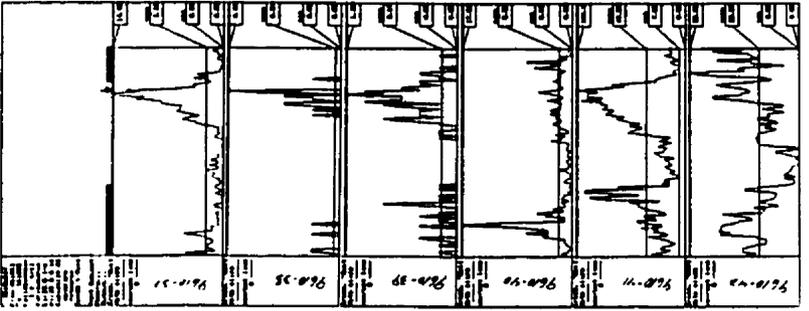


19h00

b

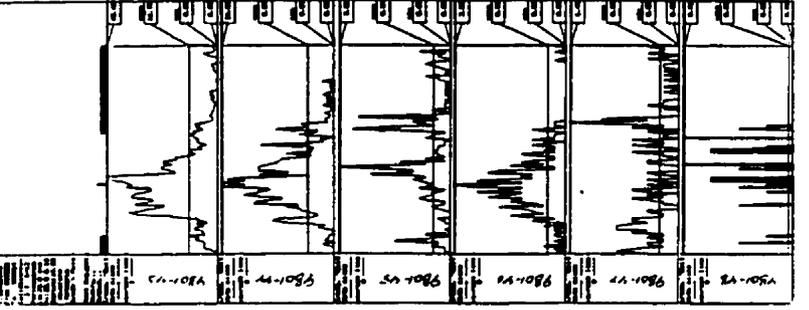


a

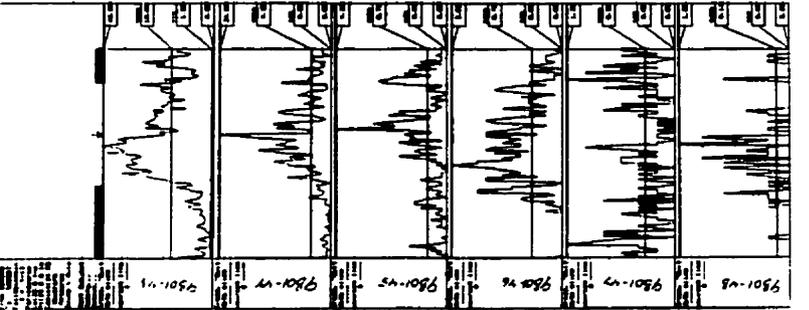


14h00

b



a

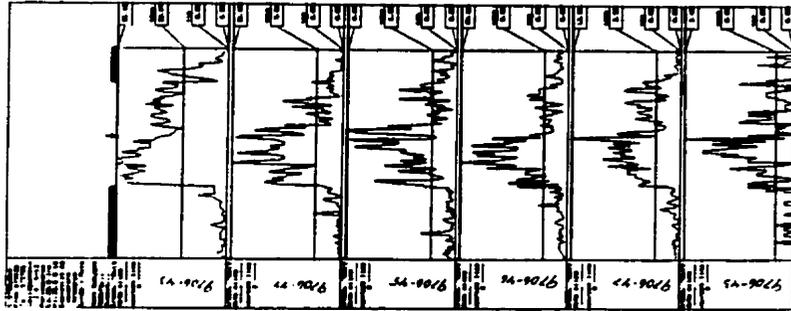


**Fig. 7.5** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant (a) et après (b) le recul de la photopériode (+6h) et le retrait des nourrisseurs (Chapitre III). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par des flèches. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.

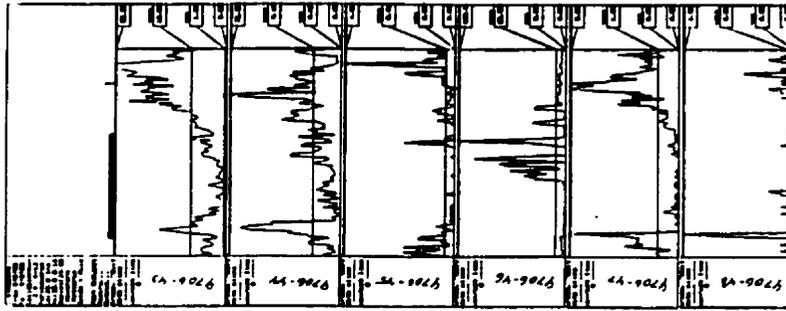


14h00

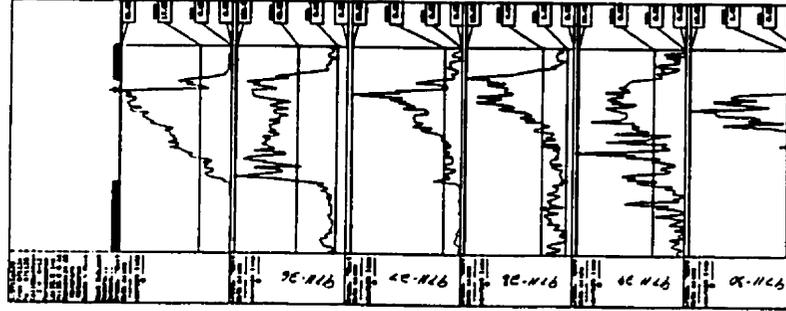
a



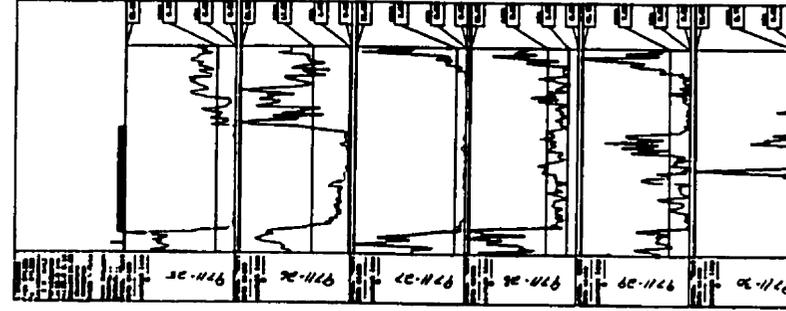
b



a

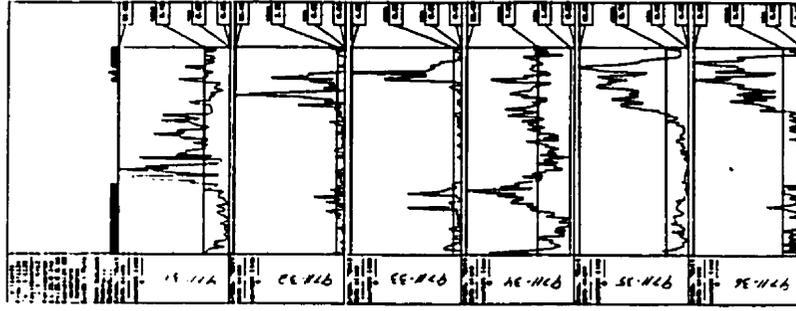


b

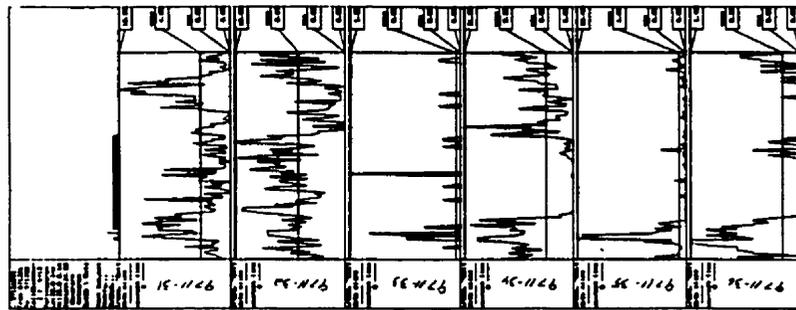


19h00

a

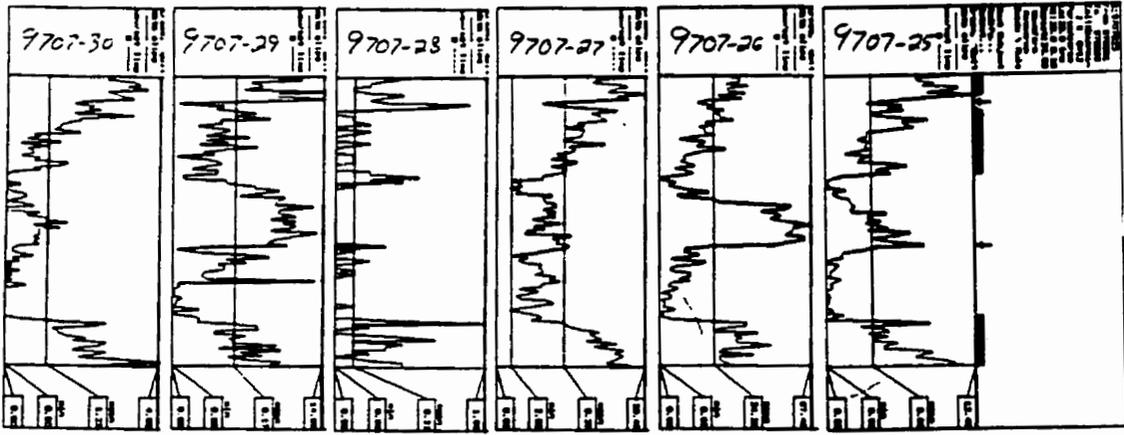


b



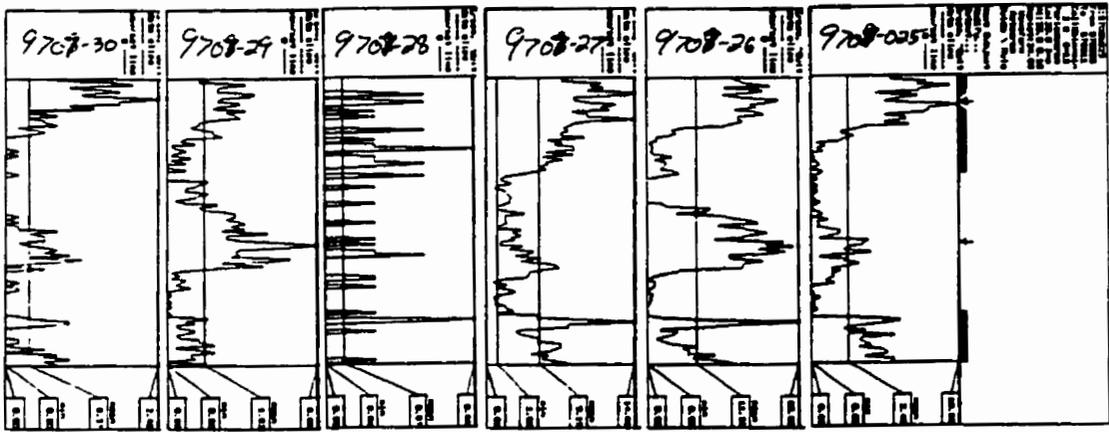
21h00

**Fig. 7.6** Ensemble des courbes d'activité pour chaque groupe avant (a) et après (b) le retrait de l'alimentation double (Chapitre IV). Ces courbes sont la moyenne de cinq jours d'activités sur un axe de 24 heures d'un groupe de quatre poissons. Les traits foncés représentent la partie de la journée sous obscurité. Les temps d'alimentation sont représentés par des flèches. La première ligne horizontale à partir du haut des graphiques et qui traverse les courbes représente la moyenne et la seconde ligne (qui est souvent absente) représente le minimum des déplacements du groupe.

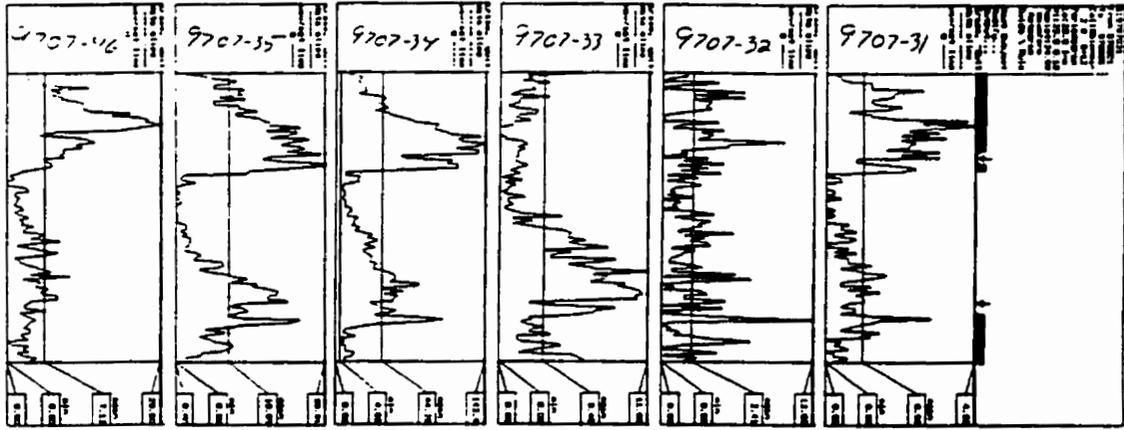


a

2h00/14h00

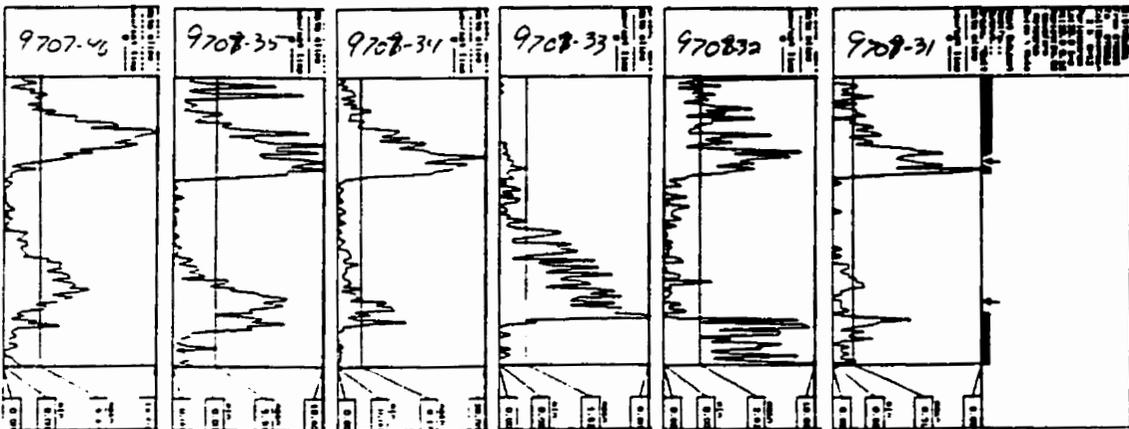


b

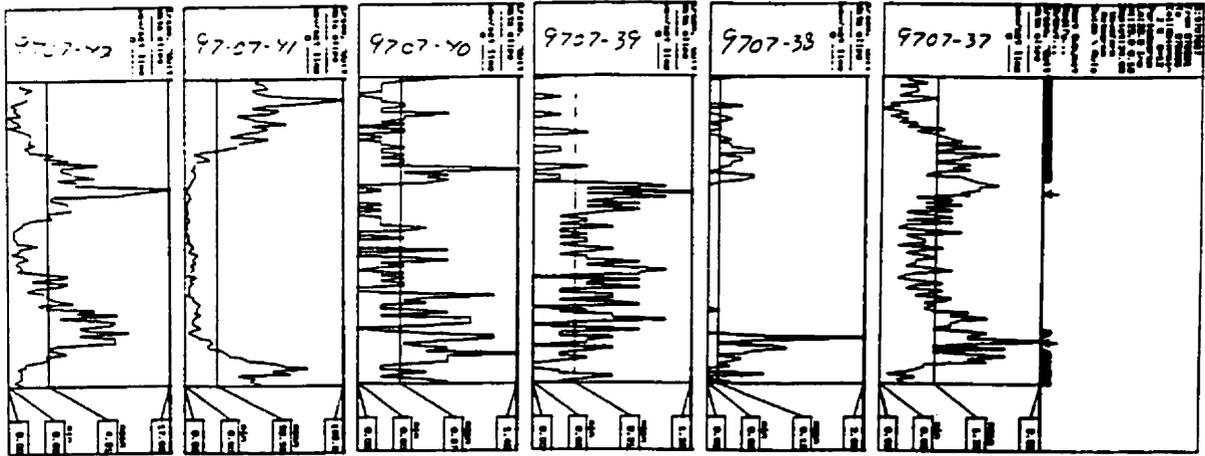


a

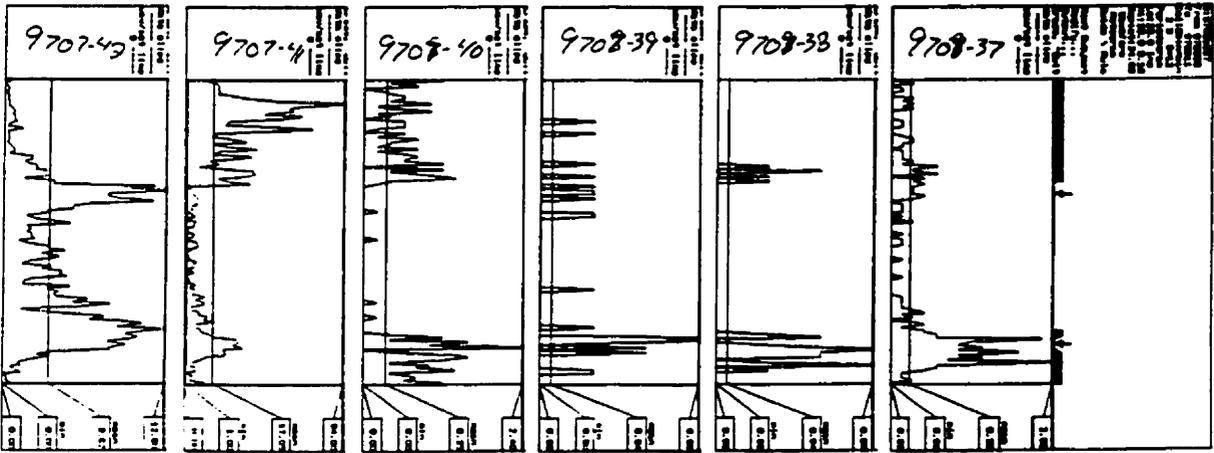
7h00/19h00



b



a



b

9h00/21h00