

L'hibernation du muscardin *Muscardinus avellanarius* (Gliridae, Rodentia) en nature : nids, fréquence des réveils et température corporelle

Autor(en): **Vogel, Peter / Frey, Henry**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles**

Band (Jahr): **83 (1994-1995)**

Heft 3

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-280530>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

**L'hibernation du muscardin
Muscardinus avellanarius
(Gliridae, Rodentia) en nature:
nids, fréquence des réveils
et température corporelle**

par

Peter VOGEL¹ et † Henry FREY

Abstract.—VOGEL P., † FREY H. 1995. The hibernation of the common dormouse *Muscardinus avellanarius* (Gliridae, Rodentia) in nature: nest, frequency of arousal and body temperature. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 83,3: 217-230.

Six free-ranging hazel dormice *Muscardinus avellanarius* marked with radioactive tags were studied during winter in their natural habitat. One of them carried an implanted radiotransmitter allowing measurement of core body temperature (T_c) in the nest and at known feeding sites. All winter nests ($n = 17$) were at soil level in the litter of leaves or in grass. During mild weather a summer nest was occasionally used. Between December and April, torpor bouts lasted 2 to 27 days ($\bar{x} = 10.8$ d). Periods of normothermia without leaving the nest lasted 50 to 210 min ($\bar{x} = 107$). During these short «arousals», body temperature ($T_c \pm SD$) of the monitored animal was 36.7 ± 0.4 °C, which corresponds to mean daytime T_c during sleep (36.8 ± 0.3 °C) before hibernation. In captivity T_c during night was 37.6 ± 0.6 °C, whereas the free ranging animal showed during activity a T_c of 38.5 ± 0.7 °C. During torpor, T_c remained very close to soil temperature ($\Delta T < 1$ °C); when soil temperature fell below -3 °C, T_c remained between -0.4 and -0.8 °C. Winter nests located on the surface of the soil and under snow cover remained during much of the hibernation period close to 0 °C, probably corresponding to the temperature where *M. avellanarius* shows its lowest metabolic rate during torpor.

Résumé.—VOGEL P., † FREY H., 1995. L'hibernation du muscardin *Muscardinus avellanarius* (Gliridae, Rodentia) en nature: nids, fréquence des réveils et température corporelle. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 83.3: 217-230.

Six muscardins vivant en liberté, munis d'une marque radioactive, ont été étudiés durant un hiver dans leur habitat naturel. L'un d'eux était muni d'un radio-émetteur en position intrapéritonéale permettant de mesurer la température corporelle (T_c) au nid et sur des sites de nourrissage. Tous les nids d'hibernation ($n = 17$) étaient situés sur le sol, dans la litière ou dans un gazon. Un nid d'été a été utilisé occasionnellement durant une période

¹Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie, CH-1015 Lausanne

clémente. Entre décembre et avril, les périodes de torpeur duraient de 2 à 27 jours ($\bar{x} = 10.8$ j). Les périodes de nomothémie sans quitter le nid duraient 50 à 210 min ($\bar{x} = 107$ min). Durant les réveils spontanés, la température corporelle était de 36.7 ± 0.4 °C, correspondant à une température corporelle moyenne diurne durant le sommeil (36.8 ± 0.3 °C). En captivité, la T_c durant la nuit équivalait à 37.6 ± 0.6 °C, tandis que la température en activité, mesurée dans la nature, était de 38.5 ± 0.7 °C. Durant la torpeur, la T_c était très proche de la température du sol ($\Delta T < 1$ °C); quand la température descendait à -3 °C, la T_c a été maintenue entre -0.4 et -0.8 °C. Les nids d'hiver situés en surface du sol et sous une couverture de neige restent durant une grande partie de l'hibernation près de 0 °C, ce qui est probablement proche de la température à laquelle *M. avellanarius* présente des dépenses énergétiques minimales.

INTRODUCTION

Le muscardin fait partie de la famille des Gliridés dont tous les représentants sont des vrais hibernants qui restent inactifs durant plusieurs mois de l'année. Au sein de cette famille, le loir et le lérot ont été relativement bien étudiés, entre autre en raison de leur taille, de leur anthropophilie et des dégâts occasionnels qu'ils peuvent causer. En revanche, le muscardin, plus petit (20-30 g), a suscité peu de travaux approfondis. Ils concernent surtout l'écologie estivale (KAHMANN et VON FRISCH 1950, WACHTENDORF 1951, LIKHACHEV 1955, MEYER 1957, SIDOROWICZ 1959, SCHULZE 1970, LAUFENS 1975, GAISLER *et al.* 1977, CATZEFLIS 1983, 1984), abordée à travers le contrôle de nids qui se trouvent dans des buissons denses et même dans des nichoirs d'oiseaux. Plus récemment, un important programme d'étude a été lancé en Grande Bretagne pour approfondir les connaissances sur l'exploitation du milieu (BRIGHT et MORRIS 1990, 1991, 1992, BRIGHT *et al.* 1994).

L'hibernation du muscardin a déjà fasciné des physiologistes du siècle passé. En effet, TSCHUDI (1858) cite des expériences entreprises par un certain professeur Mangili démontrant qu'en léthargie profonde le muscardin fait des mouvements respiratoires toutes les 27 minutes seulement, fait confirmé 100 ans plus tard par TOMILIN (1965). Malgré cet intérêt, nos connaissances de cette phase importante sont seulement fragmentaires, et les observations ponctuelles souvent surprenantes. Chez des individus gardés en captivité, EISENTRAUT (1929) a mesuré à deux reprises des températures de surface du corps de 0 °C. Pourtant la température corporelle minimale de la plupart des hibernants est généralement de l'ordre de 2 à 4 °C (WÜNNENBERG 1990). Deux individus vivant en enclos ont partagé un nid d'hibernation (WALDHOVD 1976), ce qui suggère une thermorégulation sociale par ailleurs bien connue de la marmotte (ARNOLD 1988), mais plutôt étonnante pour le muscardin considéré comme solitaire. Un thermocouple placé dans ce nid à double occupation a permis de démontrer de brèves phases de réveil intervenant régulièrement comme chez tous les hibernants. Mais compte tenu des températures du nid enregistrées, WALDHOVD (1976) a conclu à des réveils partiels comparables à une torpeur légère, interprétation qui reste à confirmer. En condition naturelle, les observations se limitent à quelques nids d'hibernation trouvés au niveau du sol (KAHMANN et VON FRISCH 1950, WALDHOVD et JENSEN 1976, STORCH 1978) et non dans un terrier protégé contre les prédateurs et assurant un microclimat atténué. Mais il n'est pas démontré que ces sites exposés à l'observateur sont vraiment représentatifs pour l'espèce.

Afin de caractériser le déroulement de l'hibernation du muscardin vivant en liberté, et de vérifier les problèmes soulevés, des individus munis d'une marque radioactive ont été suivis durant un cycle de novembre à avril. De plus, l'implantation d'un émetteur chez un individu a fourni des données concernant la température corporelle en activité, au repos et en torpeur dans son nid d'hibernation naturelle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

A Forel (VD) situé à 700 m d'altitude dans le massif du Jorat, une population de muscardins habitant un cordon boisé le long d'un ruisseau a été étudiée pendant plusieurs années (CATZEFLIS 1983, 1984). Le 13 novembre 1984, 5 muscardins résidents ont été munis d'une marque radioactive de ^{182}Ta d'une activité de 100-200 μCi (technique similaire à celle de RICCI et VOGEL 1984). A la fin novembre, tous les nichoirs avaient été désertés et les animaux marqués ont été localisés en quadrillant la forêt à l'aide d'un compteur à scintillation. Par la suite, les nids repérés ont été délicatement ouverts et des sondes NTC ont été introduites à proximité immédiate de l'animal. Ce dérangement a généralement provoqué un bref réveil de l'animal, parfois suivi de l'abandon du nid. Les sondes ont été connectées à des enregistreurs (Elaviscrypt 3, Esterline Angus Minigraph ou Grant Miniature Recorder) de manière à enregistrer la température du nid en continu. La température ambiante dans la litière a également été enregistrée à proximité de deux des nids étudiés. Il n'a pas été possible d'obtenir des enregistrements continus sur toute la période hivernale, en raison de changements de nid et de pannes techniques. Les enregistrements se sont poursuivis jusqu'à l'abandon définitif du nid d'hibernation.

L'interprétation des enregistrements a permis de calculer l'intervalle de temps séparant deux réveils, l'heure et la durée approximative du réveil (augmentation de la température) ainsi que la durée de la phase de normothermie (depuis la fin du réveil jusqu'à la chute de température caractéristique du retour en hibernation). Il a également été possible de déterminer si l'animal avait quitté son nid au cours de la phase de normothermie.

A Préverenges (VD), situé à une altitude de 375 m au bord du lac Léman, des muscardins ont été observés depuis une dizaine d'années. Cette population exploite un talus boisé longeant le lac et les haies d'un quartier de villas. Dans les jardins, des nids d'été ont été régulièrement trouvés dans des buissons de buis (*Buxus*), dans une haie de *Thuja* et dans une haie de charmes (*Carpinus*); dans cette dernière se trouvaient en outre des nids de reproduction. La proximité du lac est responsable d'un climat doux et la neige y subsiste rarement plus de quelques heures. Dans cette population, un muscardin mâle a été capturé le 2 novembre 1988 et a subi l'implantation intrapéritonéale d'un émetteur radio de 1.6 g (Model X de Mini-Mitter, Sunriver, Oregon, USA), selon la méthode utilisée pour les musaraignes par VOGEL (1990). La fréquence des impulsions de ce type d'émetteurs est modulée en fonction de la température. La température corporelle a été calculée à l'aide de 3 équations (-2 à +10°C, 10 à 30°C et 30 à 40°C) établies sur la base de l'étalonnage de l'émetteur avant et après l'expérience. Lors des étalonnages, les valeurs calculées ne déviaient pas de plus de 0.2°C de la valeur mesurée. La température corporelle

diurne (9h à 17h) et nocturne (21h à 5h) a été déterminée à partir de valeurs prises toutes les dix minutes, sans tenir compte de la période de transition à l'aube et au crépuscule.

Pour retrouver l'animal dans la nature, il a été muni d'une bague auriculaire radioactive (technique selon RICCI et VOGEL 1984), puis relâché au point de capture le 6 novembre. En raison de la faible portée de l'émetteur (environ 30 cm), la température n'a pu être enregistrée qu'à proximité du nid ou d'un emplacement de nourrissage visité par l'animal avant d'entrer en hibernation et lors d'un réveil en janvier. Les instruments de réception utilisés sont les mêmes que ceux décrits par VOGEL (1990). Des pannes techniques et des problèmes de disponibilité des appareils n'ont pas permis d'obtenir un enregistrement continu de la température corporelle. En particulier, l'émetteur est tombé en panne au cours de la première baisse importante de température et n'a par la suite plus fonctionné qu'aux températures supérieures à 3°C. L'expérience a pris fin le 23 mars 1989, lorsqu'un chat ou une fouine dévora le muscardin marqué. L'émetteur et la marque radioactive ont été trouvés à proximité du dernier nid utilisé. La longue durée de vie de l'émetteur (plus de 5 mois) est certes due aux interruptions de fonctionnement à basse température.

Statistiques: dans ce travail, les valeurs moyennes sont suivies de l'écart-type. Le nombre d'observations totales est donné par n, le nombre d'individus considérés par N.

RÉSULTATS

Nids d'hibernation

En l'espace de 15 jours, les 5 individus marqués le 13.11.84 à Forel ont quitté les nichoirs situés le long de la lisière pour occuper des nids d'hibernation situés au sol à moins de 50 m des nichoirs occupés précédemment (fig. 1). Trois muscardins ont changé 1 ou 2 fois de nid au cours du premier mois d'hibernation, parfois suite à un dérangement (fig. 1). Au total 10 nids ont pu être examinés. Tous étaient situés dans une litière épaisse de 10-15 cm formée de feuilles de hêtre, sans être particulièrement à l'abri ou proches d'une souche ou d'un tronc d'arbre. D'un diamètre de 10 cm environ, ils étaient formés d'une boule de feuilles sèches disposées en couches concentriques très serrées et atteignant une épaisseur de 2 cm environ. Certains nids comportaient une couche intérieure formée de brins d'herbe séchés et entrelacés. L'animal, toujours solitaire, occupait pratiquement tout le volume intérieur disponible.

Les contrôles hebdomadaires, les enregistrements de la température ambiante et des données météorologiques complémentaires ont permis de déterminer pour chaque nid les périodes durant lesquelles il était recouvert de neige (fig. 2). Durant ces périodes, la température ambiante au niveau du sol est restée extrêmement constante, autour de 0°C, même lorsque la température de l'air a chuté au-dessous de -10°C (début janvier 1985). Durant les périodes où les nids étaient libres de neige, la température au sol a relativement peu varié entre décembre et mars (entre -1 et +5.5°C). Par contre, les fluctuations ont été nettement plus marquées au mois d'avril: si la température minimale est plusieurs fois tombée aux alentours de 2°C, elle a parfois atteint 20-30°C durant la journée, lorsque le site était éclairé par le soleil.

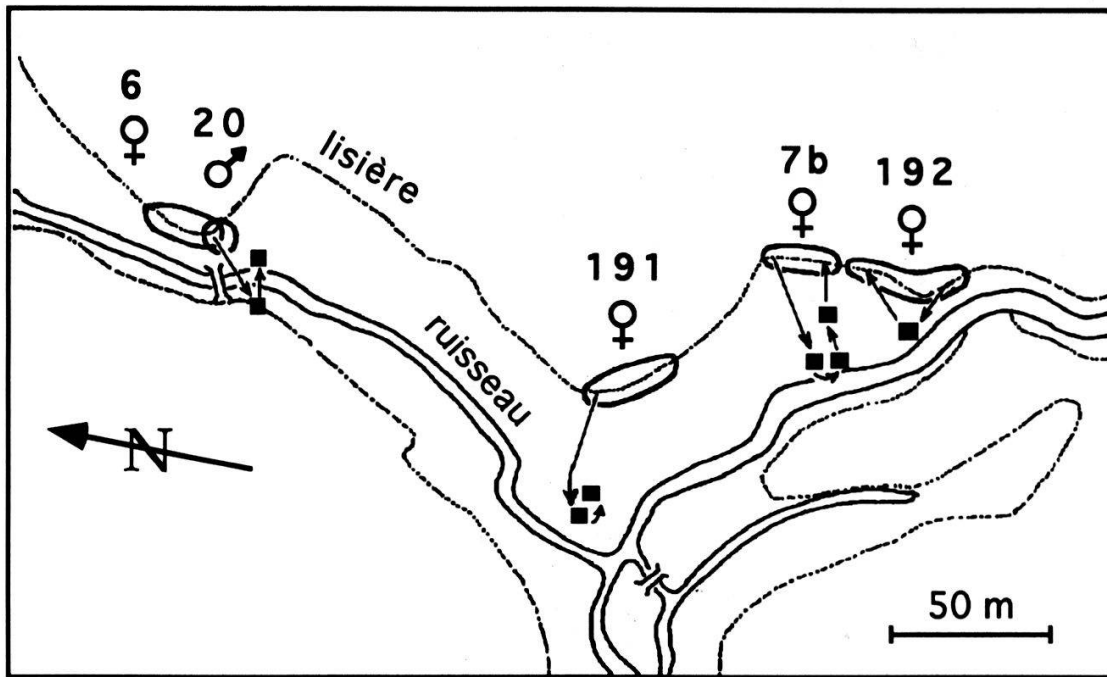


Figure 1.—Situation des nichoirs fréquentés en automne (parties encadrées en lisière) et des nids d'hibernation (■) par *M. avellanarius* à Forel (VD). Les flèches indiquent les déplacements de l'animal.

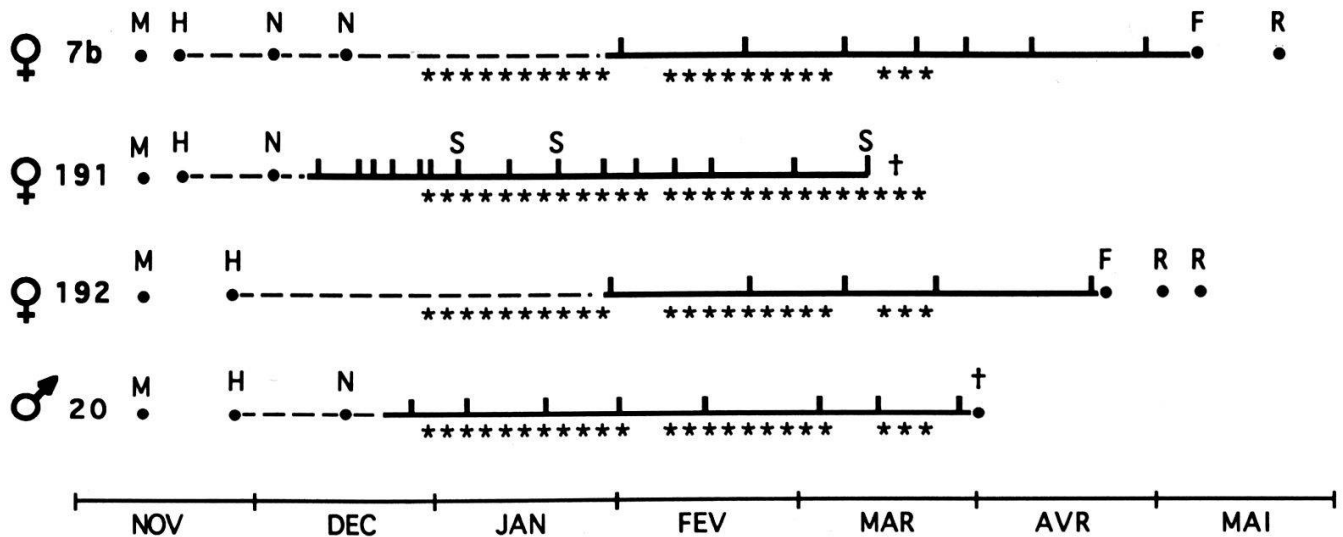


Figure 2.—Déroulement de l'hibernation de 4 *M. avellanarius* en liberté, à Forel (VD). M: marquage radioactif; H: première localisation dans un nid d'hibernation. N: changement de nid; S: réveil avec sortie du nid; †: animal décédé (détails dans le texte); F: fin de l'hibernation, abandon du nid; R: recapture dans un nichoir; barres verticales : réveil sans sortie.
 - - - hibernation sans enregistrement, — hibernation avec enregistrement, **** neige sur le nid.

L'animal marqué à Préverenges a occupé 8 nids différents durant la période d'étude (fig. 3). Parmi ceux-ci, 6 se trouvaient pratiquement à la surface du sol, enterrés aux trois quarts et le quart restant dans la litière de feuilles mortes. Un de ces nids (N° 3, occupé durant 37 jours) était formé d'une sphère très compacte de 7 cm, enfoui dans une couche d'aiguilles séchées au pied d'un cyprès (figure 4c, e). Deux autres nids (N° 5, 25 jours et N° 6, 16 jours) se trouvaient dans des herbes hautes ou du gazon et étaient moins solides. Durant une période plutôt clémente du 25 décembre au 9 janvier, l'animal a occupé un nid d'été situé à 1.5 m de hauteur dans un buis (fig.4 d, f). Il n'est pas exclu que malgré les précautions, les méthodes de surveillance aient conduit à des perturbations se traduisant par des déménagements successifs.

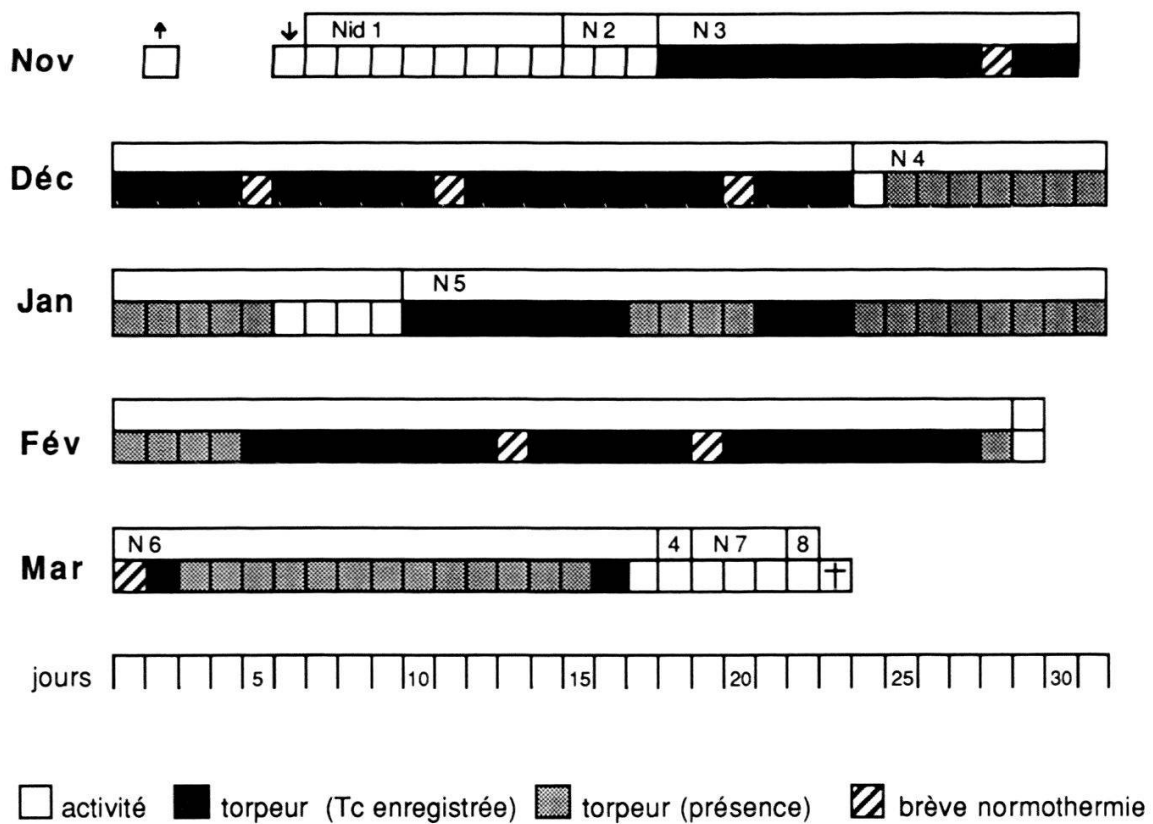


Figure 3.—Déroulement de l'hibernation du muscardin à Préverenges. L'enregistrement de la présence au nid basée sur la radioactivité ne permet pas de reconnaître les brèves phases en normothermie.

Phases de torpeur

Dans le Jorat, la femelle N° 6 n'a pu être enregistrée que durant 14 jours (12-26.12.84). L'animal est resté en torpeur jusqu'au 25 décembre. Ce jour-là, il s'est réveillé à 14 h et est resté en normothermie durant 29 heures, pour finalement quitter son nid. Tous les efforts déployés pour localiser l'animal par la suite sont restés vains. La femelle 191 a pu être étudiée de mi-décembre à mi-mars (fig. 2); elle s'est réveillée le 14 mars vers 16 h, puis a quitté le nid vers 18 h. Le filament radioactif a par la suite été retrouvé le 28 mars à une centaine de mètres du nid dans une crotte de renard, indiquant que l'animal a très

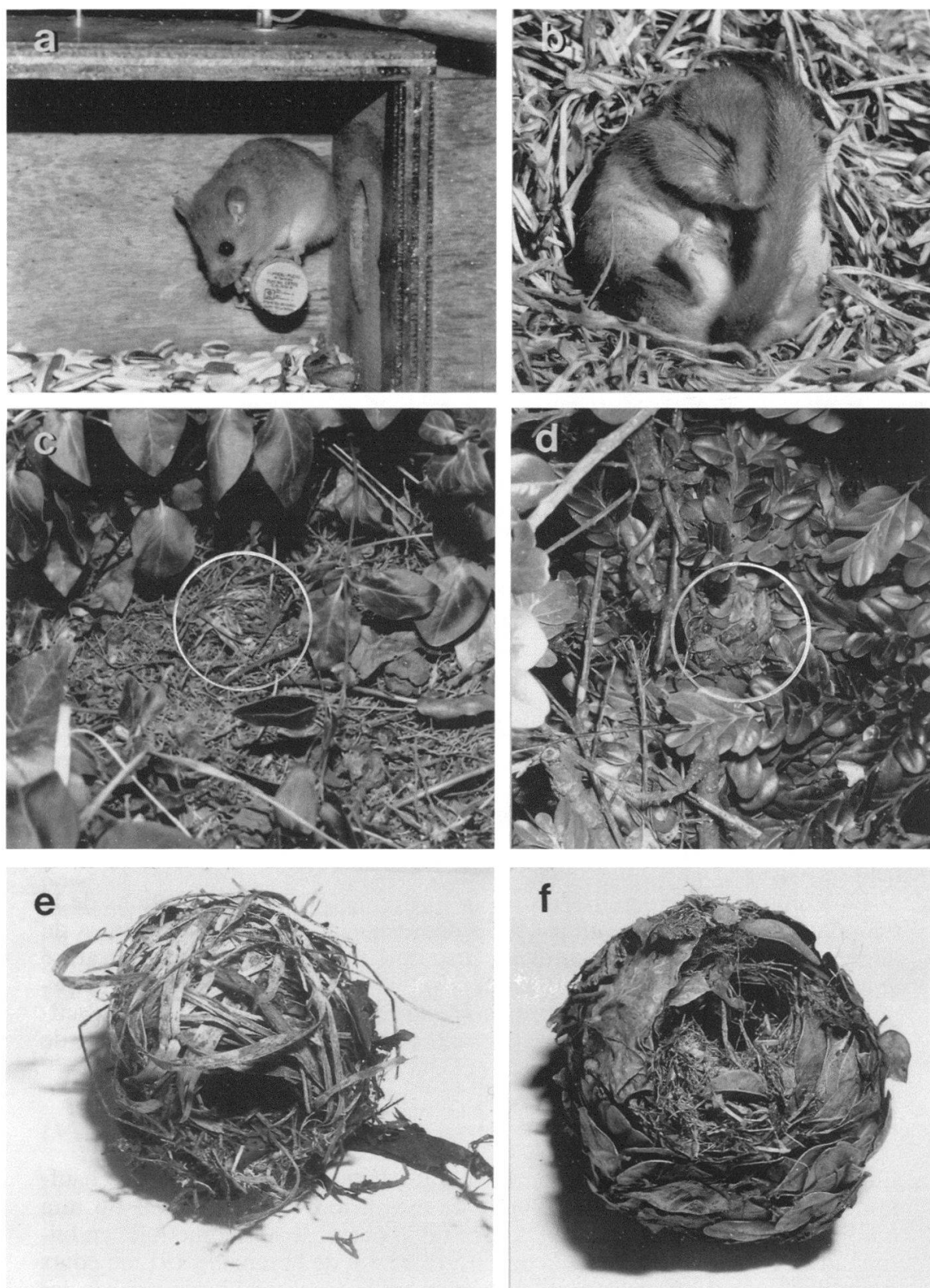


Figure 4.—Documents du muscardin à Préverenges. a) Lieu d'enregistrement de la T_c en activité: mangeoire vitrée permettant de faire des observations de comportement; b) position en hibernation; c) emplacement du nid d'hibernation sous le Cyprès; d) emplacement du nid du Buis; e) nid du Cyprès; f) nid du Buis.

probablement été la victime de ce prédateur pendant un déplacement en surface. Le mâle 20 a probablement été capturé au nid par un prédateur le 1.4.85 à 2h00, alors qu'il se trouvait en profonde torpeur. Seules les femelles 7b et 192 ont pu être suivies jusqu'au réveil de l'hibernation, survenu entre fin avril et début mai (fig. 2). Toutes deux ont quitté leur nid d'hiver et ont été recapturées en torpeur dans des nichoirs.

Les enregistrements de la température du nid réalisés entre décembre 84 et avril 85 avec 4 individus ont permis de détecter 35 réveils (fig. 2). Seule la femelle 191 est sortie de son nid au cours de certains de ses réveils. Le 7-8 janvier, deux sorties ont été effectuées lors d'une longue phase de normothermie (plus de 22 h), l'une à 5h45 (durée 85 min) l'autre à 20h00 (durée 20 min), juste avant d'entrer à nouveau en torpeur. Un autre réveil de 6 h au total, avec une sortie de 3 h entre 1h15 et 4h15, a été enregistré le 24.1. La troisième sortie est celle du 14.3.85 citée plus haut, au cours de laquelle l'animal a été la proie d'un prédateur. Dans les trois cas, le nid et les alentours immédiats étaient uniformément couverts de neige et il est possible que l'animal se soit en partie déplacé à la surface de celle-ci.

Malgré l'élévation de la température au sol durant le mois d'avril 85, on ne constate pas d'augmentation de la fréquence des réveils durant cette période (fig. 2). La présence ou l'absence de neige sur les nids n'exerce aucune influence apparente non plus sur les intervalles séparant deux réveils successifs chez un même individu. Toutes les données ont par conséquent pu être regroupées pour la suite de l'analyse. L'intervalle séparant deux réveils successifs variait entre 2 et 27 jours, avec une valeur moyenne de 10.8 ± 5.7 jours ($n=30$). On constate toutefois chez la femelle 191 une fréquence des réveils nettement plus élevée (tous les 6.4 jours ($n=13$) en moyenne).

A Préverenges, l'animal est entré en hibernation le 18.11.88. Il a quitté son dernier nid d'hibernation au sol le 16.3 et fut par la suite actif chaque nuit jusqu'à son décès le 23.3 (fig. 3). Durant l'hibernation proprement dite, l'animal a pu être suivi pendant 78 jours. Cette période représente 8 phases de torpeur de 4-10 jours, avec une moyenne de 7.1 ± 2.4 jours.

La température corporelle en torpeur a suivi de près les fluctuations de la température du sol, avec un écart ne dépassant pas quelques dixièmes de degrés, mais difficile à mesurer à cause de l'instabilité de la température ambiante (T_a). Lorsque la T_a s'abaissa jusqu'aux alentours de -3°C , la température corporelle du muscardin resta en revanche nettement plus élevée, oscillant entre -0.4 et -0.8°C (valeurs enregistrées durant 7 heures avant la panne de l'émetteur).

Phases de réveil spontané

Lors des réveils spontanés enregistrés à Forel, la durée de la phase de réchauffement présente peu de variabilité. Elle est en moyenne de 104 ± 36 min ($n=30$). Il en va de même pour la durée de la phase de normothermie, en faisant abstraction des deux réveils de 21 h et de 4 h de la femelle 191, au cours desquels l'animal est sorti du nid (voir plus haut). Dans tous les autres cas, les animaux sont restés normothermiques de 50 à 210 min, avec une moyenne de 107 ± 41 min ($n=30$). La durée de la phase de refroidissement qui suit est plus difficile à déterminer avec précision, puisque la température proche de T_a n'est atteinte que très lentement, approximativement en 3 à 5 h.

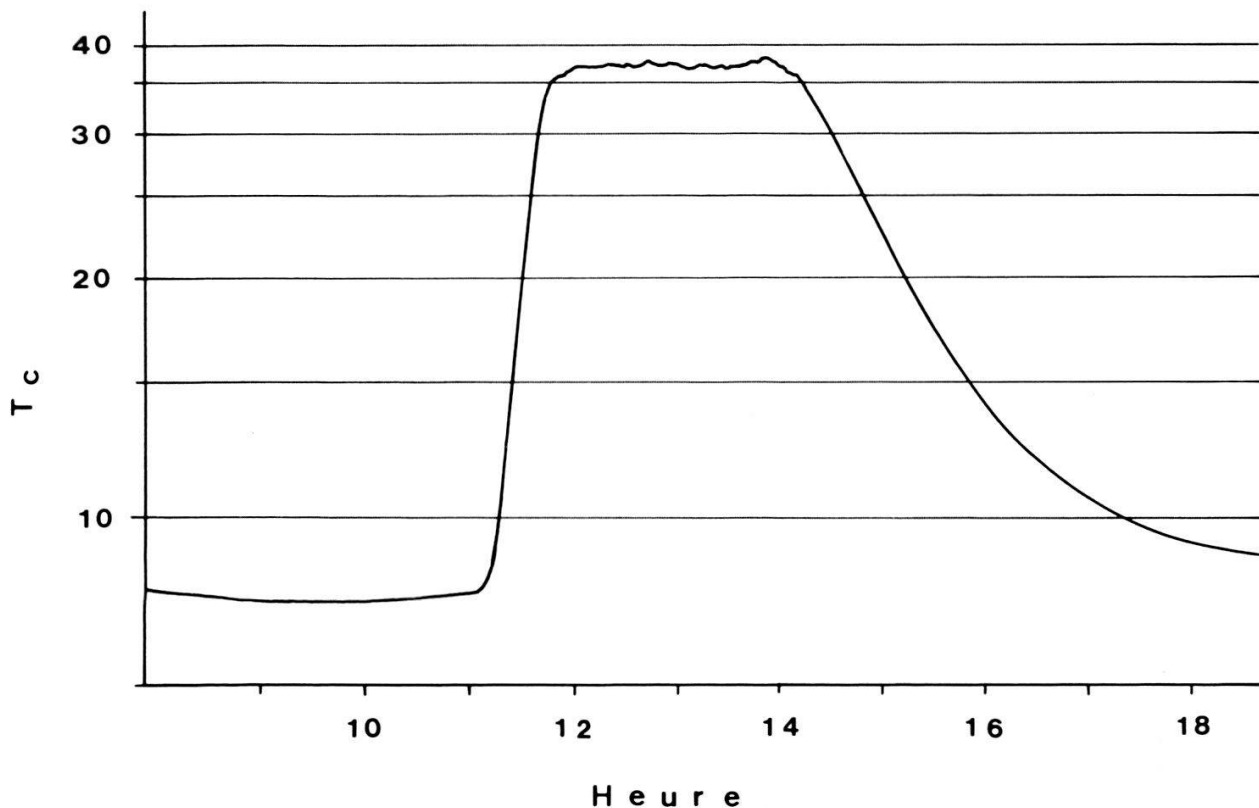


Figure 5.—Copie de l'enregistrement d'une phase de réveil spontané durant l'hibernation. A 10h, la T_c du muscardin est de 7.5°C. La phase de normothermie est de 140 min. Elle est suivie de la phase de refroidissement.

Les mesures de la température corporelle (T_c) par radiotélémetrie montrent une évolution caractéristique au cours du réchauffement présentant une courbe du type sigmoïde (fig. 5). L'augmentation est maximale entre 20 et 30°C, puis se ralentit pour atteindre la normothermie. Durant la phase qui suit, la température corporelle moyenne est de $36.7 \pm 0.4^\circ\text{C}$ ($n=42$, 4 réveils), ce qui correspond à la T_c mesurée en captivité chez le même individu durant le sommeil journalier, soit $36.8 \pm 0.3^\circ\text{C}$ ($n=122$). La température corporelle en activité a pu être mesurée au cours des nuits du 11-12 et 12-13.11.88, ainsi que du 7-8 et 8-9.1.89. Avec une valeur de $38.5 \pm 0.7^\circ\text{C}$ ($n=64$), elle est nettement plus élevée que la T_c nocturne moyenne en captivité ($37.6 \pm 0.6^\circ\text{C}$, $n=55$).

DISCUSSION

Déroulement de l'hibernation

Les données de la littérature sur la durée de l'hibernation sont essentiellement basées sur la disparition des individus dans les nichoirs en automne et leur réapparition au printemps. Ainsi, MÖCKEL (1988) trouve les individus les plus tardifs dans les nichoirs d'oiseaux en octobre, mais cite un cas du 25 novembre, tiré de la littérature. CATZEFLIS (1984), étudiant une population à l'aide de nichoirs spécifiques, compte 29 individus en octobre 1982, 28 au début novembre, puis encore 6 à mi-novembre. Nos données corroborent ces informations: nos 5 individus prélevés pour le marquage radioactif dans des nichoirs le 13 novembre adoptent des nids hivernaux dans les quelques jours

qui suivent. L'individu de Préverenges, capturé le 2.11. avec 4 congénères, puis lâché le 6 novembre, hésite entre deux nids au sol et entre finalement le 13.11 en hibernation. Il s'écoule donc environ 10 jours entre la période où le muscardin quitte son nid d'été pour passer à un nid au sol et entrer réellement en hibernation.

Sur un total de six individus suivis, trois (deux à Forel et celui de Préverenges) ont interrompu leur hibernation par des déplacements vers un nouveau site. Le bref passage dans un nid d'été d'un des individus semble être un cas exceptionnel. Mais Ph. Christie (comm. pers.), étudiant l'utilisation hivernale des nichoirs comme dortoirs par les mésanges dans les environs de Lausanne a également trouvé des muscardins y séjournant temporairement durant la période hivernale, soit le 21.1.93 à Bremblens, 8.2.93 à Aclens (restant jusqu'au 23 mars), et le 24.2.93 à Dorigny. LÖHRL (1960) avait fait l'observation d'un cas qui n'exclut pas le passage de l'hiver dans un nichoir et LEFEVRE (1991) a observé un individu dans un nichoir le 9.2.91 en Belgique.

Le réveil printanier, qui survient vers la mi-mars à Préverenges, se caractérise par des phases d'activité nocturnes et des changements de nid, toujours au sol, avec des torpeurs diurnes. Au Jorat, où le climat est plus rude, ce réveil est nettement plus tardif, en avril, voire même en mai. CATZEFLIS (1984) a observé les premières occupations de nichoirs au début avril, mais avec un nombre d'individus relativement faible.

Le loir hiberne en Europe centrale durant environ 7 mois, de septembre/octobre à mai/juin (LÖHRL 1960). En comparaison, la période d'hibernation du muscardin est plutôt courte, 4 à 5 mois, débutant tardivement à mi-novembre et allant jusqu'à mi-mars ou mi-avril. Il n'est pas exclu que sa petite taille ne permette pas une accumulation de réserves suffisantes pour arriver à une autonomie aussi importante que celle des grands Gliridés. MORRISON (1960) a en effet démontré pour les mammifères que le stockage de graisse peut atteindre 50 % du poids corporel, indépendamment de la taille. Les petites espèces ayant un métabolisme plus élevé, leur autonomie serait en conséquence moins grande. Mais FRENCH (1985) présente des données qui semblent démontrer que l'hibernation des petites espèces est tout aussi économique que celle des grandes. En ce qui concerne le lérot, la durée de l'hibernation semble très flexible: en Alsace, l'hibernation dure selon VATERLAUS (1994) de mi-octobre à mi-avril. Dans la région méditerranéenne, lors des hivers cléments, l'hibernation est souvent interrompue par des phases d'activité (STORCH 1978). Au Maroc, N. Harich (com. pers.) a capturé le lérot chaque mois de l'année. Outre la taille, des caractéristiques spécifiques et les conditions climatiques peuvent être à l'origine des différences observées.

Emplacement des nids

Suivant la technique utilisée pour chercher les nids, le résultat est fortement biaisé. Pour les nids d'été KAHMANN et VON FRISCH (1950) ont trouvé et décrit 1046 nids libres typiques, tels que l'exemple illustré par la figure 4 c, f. Or, LÖHRL (1960), GAISLER *et al.* (1977) et CATZEFLIS (1983, 1984) ont basé leur étude essentiellement sur des muscardins ayant construit leur nid dans des nichoirs. Seule une étude de radiotélémetrie a permis d'obtenir des résultats représentatifs et de démontrer que des nids se trouvent souvent dans des poches d'écorce, fréquemment à des hauteurs dépassant 10 mètres (H. Müller-

Stiess, comm. pers.). Pour les nids d'hiver, certains ont été trouvés au niveau du sol, (1 par KAHMANN et VON FRISCH 1950, 1 par WALDHOVD et JENSEN 1976, synthèse par STORCH 1978) et plusieurs auteurs supposent leur emplacement dans des galeries bien protégées. Nos résultats montrent clairement que dans notre population, tous les nids d'hibernation se trouvent à la surface du sol, mais que temporairement les muscardins peuvent retourner dans un nid d'été. Un tel emplacement, accessible à tout prédateur, est d'autant plus étonnant que les autres Gliridés ont des hibernacula bien protégés. Par radiotélé-métrie, MORRIS et HOODLESS (1992) ont trouvé deux fois trois loirs dans une galerie soigneusement bouchée à 40 cm de profondeur.

Les enregistrements de température au niveau des nids révèlent que le microclimat des sites d'hibernation est loin d'être rude. Au bord du lac, la neige reste rarement plus de quelques heures et la surface du sol, protégée par une haie, ne gèle presque jamais. Dans le Jorat, à une altitude plus élevée, c'est la couche de neige qui stabilise la température ambiante au niveau du nid au voisinage de 0°C. Une telle température impliquerait chez le lérot déjà un effort de thermorégulation et une perte de poids supplémentaire, puisque selon PAJUNEN (1979) la température ambiante optimale correspond à 4°C. Pour le muscardin, notre étude de la température corporelle révèle une situation nettement différente.

Température corporelle

Selon EISENTRAUT (1956), les hibernants présenteraient en normothermie des températures corporelles plutôt basses. Pour le muscardin, cet auteur trouve une T_c qui se situe entre 34 et 37.5°C (EISENTRAUT 1929). TOMILIN (1958) donne une moyenne de 35.2 ± 0.5 (n=24) avec des valeurs extrêmes de 34.5 et 36.2°C. Notre muscardin, mesuré en continu à l'aide d'un émetteur implanté, est caractérisé par une température corporelle bien plus élevée: 36.8 durant le sommeil diurne et 37.5°C en phase nocturne. Les valeurs enregistrées durant l'activité dans la nature sont même particulièrement élevées.

Dans le domaine thermique situé au-dessus de la température corporelle minimale, la T_c en torpeur est proche de la température ambiante, un fait déjà observé par EISENTRAUT (1929). Malgré nos instruments de précision il n'a pas été possible de vérifier l'écart précis dans la nature à cause de la fluctuation de la température ambiante. L'isolation thermique du nid et du pelage entraîne un retard de la variation de la T_c relativement à celle de la température ambiante: lors de l'augmentation matinale de la T_a , le muscardin est plus froid que le milieu environnant, mais est plus chaud lors du refroidissement du soir. L'écart thermique entre T_c et T_a ne peut être mesuré qu'en laboratoire, en condition de stabilité parfaite (VOGEL et MAHBOUB, en prép.).

Lors d'un abaissement important de la température ambiante ($T_a < 0^\circ\text{C}$), le nid resterait selon WALDHOVD (1976) au-dessus de 0°C. Notre individu a permis de préciser ce point, puisque sa température abdominale était dans ces conditions ($T_a = -3.5^\circ\text{C}$) indépendante de la température ambiante et fluctuait entre -0.4 et -0.8°C. Des valeurs de la T_c inférieures à 0°C sont donc également possibles chez le muscardin, comme elles le sont chez le spermophile arctique, pour lequel BARNES (1989) a trouvé suivant les individus des valeurs minimales entre -1.1 et -2.9°C. Par ailleurs, chez les hibernants, la thermogenèse la plus importante est effectuée à l'aide de la graisse brune dans la région scapu-

laire ce qui permet de maintenir une température thoracique et céphalique plus élevée que la température abdominale (voir WÜNNENBERG 1990). Pour la torpeur du muscardin, la température la plus économique doit se situer peut-être à environ 1°C, soit près des températures fréquemment mesurées près du nid. C'est donc cet avantage qui pourrait expliquer l'emplacement surprenant des nids hivernaux, contrebalançant l'effet négatif de l'exposition aux prédateurs, tels que mustélidés, renard et sanglier.

Un survol de la littérature sur l'hibernation montre que le réveil spontané, qui survient tous les 10 jours chez le muscardin, se retrouve chez tous les mammifères hibernants (FRENCH 1985). Il est interprété comme nécessaire à une régulation physiologique, vraisemblablement au niveau cellulaire et non pour aller uriner. Trois de nos muscardins n'ont pas quitté leur nid d'hibernation, ce qui confirme l'observation de WALDHOVD (1976). Il n'est donc pas étonnant que durant l'hibernation, la vessie est fortement remplie (ZANCANARO *et al.* 1993). La température corporelle mesurée durant la phase de réveil spontané n'est pas celle d'une torpeur légère comme WALDHOVD (1976) l'a interprété, mais correspond très clairement à celle d'un individu qui dort. Le terme de «réveil spontané» utilisé pour ces interruptions de torpeur n'est donc pas du tout approprié. TRACHSEL *et al.* (1990) ont démontré par électroencéphalogramme chez *Citellus lateralis* que cette période de normothermie sert à dormir («arousal in order to sleep»). Nos données sur la température corporelle confirment ce fait important.

REMERCIEMENTS

Il n'est pas habituel qu'un auteur s'exprime sur son co-auteur. Or, puisque Henry Frey est décédé en 1994 avant la rédaction finale de ce travail, j'aimerais témoigner de ma profonde reconnaissance pour sa collaboration fructueuse dont l'institut a bénéficié durant des années. L'implantation de l'émetteur a été réalisée avec la collaboration compétente de André Gornik. Lise Frey et Charlotte Vogel ont participé activement à la surveillance des instruments. Marianne Besson, Nelly Di Marco et Patrick Moratal nous ont procuré leur aide technique. Stanislav Fakan, Michel Genoud, Jacques Hausser et Nora Mahboub ont contribué à l'amélioration du manuscrit. Nos remerciements chaleureux pour toutes ces contributions.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD W., 1988. Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). *J. Comp. Physiol.* >B 158: 151-156.
- BARNES B.M. 1989. Freeze avoidance in a Mammal: Body temperatures below 0°C in an arctic hibernator. *Science* 244: 1593-1595.
- BRIGHT P.W., MITCHELL P. et MORRIS P.A., 1994. Dormouse distribution: survey techniques, insular ecology and selection of sites for conservation. *J. applied Ecol.* 31: 329-339.
- BRIGHT P.W. et MORRIS P.A., 1990. Habitat requirements of dormice (*Muscardinus avellanarius*) in relation to woodland management in Southwest England. *Biol. Conservation* 54: 307-326.
- BRIGHT P.W. et MORRIS P.A., 1991. Ranging and nesting behaviour of the dormouse *Muscardinus avellanarius*, in diverse low-growing woodland. *J. Zool., Lond.* 224: 177-190.

- BRIGHT P.W. et MORRIS P.A., 1992. Ranging and nesting behaviour of the dormouse *Muscardinus avellanarius*, in coppice-with-standard woodland. *J. Zool., Lond.* 226: 589-600.
- CATZEFLIS F., 1983. Le poids du muscardin (*Muscardinus avellanarius* Kaup, 1829) dans la nature (Gliridae, Rodentia). *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 76: 295-298.
- CATZEFLIS F., 1984. Etude d'une population de Muscardins (*Muscardinus avellanarius*) lors du repos journalier (Mammalia, Gliridae). *Rev. suisse Zool.* 91: 851-860.
- EISENTRAUT M., 1929. Beobachtungen über den Winterschlaf der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.). *Z. Säugetierkunde* 4: 213-239.
- EISENTRAUT M., 1956. Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Jena. Fischer Verlag.
- FRENCH A. R., 1985. Allometries of duration of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: A test of the theory of metabolic control of timing of changes in body temperature. *J. Comp. Physiol. B* 156: 13-19.
- GAISLER J., HOLAS. V et HOMOLKA M., 1977. Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in northern Moravia. *Folia Zoologica*, 26: 213-228.
- GEBCZYNSKI M., GORECKI A., DROZDZ A., 1972. Metabolism, food assimilation and bioenergetics of tree species of Dormice (Gliridae). *Acta Theriologica* 17: 271-294.
- KAHMANN H. et VON FRISCH O., 1950. Zur Ökologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) in den Alpen. *Zool. Jb. Jena* 78: 531-546.
- LAUFENS G., 1975. Beginn und Ende der täglichen Aktivität freilebender Haselmäuse (*Muscardinus avellanarius* L.) und Siebenschläfer (*Glis glis* L.). *Z.Säugetierkunde*, 40: 74-89
- LEFEVRE A., 1991. Waarnemingen van der haselmuis *Muscardinus avellanarius* in de omgeving Van Hasselt (Limburg, België). *Lutra* 34: 61-63.
- LÖHRL H., 1960. Säugetiere als Nisthöhlenbewohner in Südwestdeutschland mit Bemerkungen über ihre Biologie. *Z. Säugetierkunde* 25: 66-73.
- MEYER U., 1957. Zur Ökologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) [Linné, 1758] im Solling. *Beitr. Naturk. Niedersachs.* 10: 14-18.
- MÖCKEL R., 1988. Zur Verbreitung, Häufigkeit und Oekologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) im Westerzgebirge. *Säugetierkd. Inf.* 12: 569-588.
- MORRIS P.A., BRIGHT P.W. et WOODS D., 1990. Use of nestboxes by the dormouse *Muscardinus avellanarius*. *Biological Conservation* 51: 1-13.
- MORRISON P. R., 1960. Some interrelations between weight and hibernation function. *Bull. Mus Comp. Zool.* 124: 75-91.
- PAJUNEN I., 1979. Effect of transfert from 4° to 0°C during midwinter on hibernation in the gardendormouse, *Eliomys quercinus* L. *Ann. Zool. Fennici* 16: 201-204.
- RICCI J.-C. et VOGEL P., 1984. Nouvelle méthode d'étude en nature des relations spatiales et sociales chez *Crocidura russula* (Mammalia, Soricidae). *Mammalia* 48: 281-286.
- SCHULZE W., 1970. Beiträge zum Vorkommen und zur Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) und des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) im Südharz. *Hercynia (N.F.)* 7: 355-375.
- SIDOROWICZ J., 1959. Über Morphologie und Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) in Polen. *Acta Theriol.* 3: 75-91.
- STORCH G., 1978. *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758) - Haselmaus. In Niethammer, J et Krapp, F. ed. *Handbuch der Säugetiere Europas. Akad. Verlagsgesellschaft, Wiesbaden, Vol.1*: 259-280.
- TSCHUDI F. VON, 1859. Les Alpes. Librairie Dalp, Berne et Strassbourg, pp7 37.
- TOMILIN A.G., 1958. Some data on the thermoregulation in *Muscardinus avellanarius*; change of respiration character and body temperature during dormancy and activity. (en russe). *Zool. Z. SSSR* 37: 120-130.
- TRACHSEL L., DALE M.E., HABERLAND C. et HELLER C., 1990. Arousal from hibernation in order to sleep? In Horne J. ed. *Sleep '90*, Pontenagel Press.

- VATERLAUS C., 1994. Zur Oekologie des Gartenschläfers (*Eliomys quercinus* L., Rodentia) im Naturschutzgebiet Petite Camague alsacienne (Elsas, Frankreich). Diplomarbeit, Universität Basel, manuscrit: pp 223.
- VOGEL P., 1990. Body temperature and fur quality in swimming Water-Shrew *Neomys fodiens* (Mammalia, Insectivora). *Z. Säugetierkunde* 55: 73-80.
- WACHTENDORF W., 1951. Beiträge zur Ökologie und Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius*) im Alpenvorland. *Zool. Jb. (Syst.)*, 80: 189-204.
- WALHOVD H., 1976. Partial arousals from hibernation in a pair of common dormice, *Muscardinus avellanarius* (Rodentia, Gliridae) in their natural hibernaculum. *Oecologia (Berl.)*, 25: 321-330.
- WALHOVD H. et JENSEN J., 1976. Some aspects of the metabolism of hibernating and recently aroused common dormouse *Muscardinus avellanarius* L. (Rodentia, Gliridae). *Oecologia (Berl.)*, 22: 425-429.
- WÜNNENBERG W., 1990. Physiologie des Winterschlafes. *Mammalia depicta 14*. Verlag Paul Parey, Hamburg.
- ZANCANARO C., VOGEL P. et FAKAN S., 1993. The bladder wall under extreme stress condition: ultrastructural observations in a hibernating mammal. *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 25: 617-621.

Manuscrit reçu le 1er mai 1995