

SEMINAIRE

L'amasement de nourriture chez les rongeurs et les oiseaux¹

par

Guillemette LAUTERS²

RESUME

L'amasement de nourriture est un comportement assez répandu dans la nature, en particulier chez certaines espèces d'oiseaux (*Paridae* et *Corvidae*) et de rongeurs (*Cricetidae*, *Heteromyidae* et *Sciuridae*). Ces espèces ont développé des spécialisations morphologiques, physiologiques, neurologiques et éthologiques en rapport avec ce comportement. En effet, l'amasement permet d'être résident dans une région marquée par des saisons de pénurie alimentaire ou de pallier des déficits énergétiques à certains moments de la journée. Cet avantage certain est cependant lié à de nombreux coûts que les espèces ont minimisés de manières parfois différentes.

Mots clefs : amasement, caches, mémorisation, rapport coût/bénéfices, saisonnalité.

Introduction

A certaines époques de l'année, lorsque la nourriture est en quantité supérieure à celle nécessaire à la consommation immédiate, certaines espèces animales amassent des aliments de conservation durable dans des caches. Celles-ci sont soit dispersées (et ce sont de petites caches parfois très éloignées les unes des autres), soit centralisées dans le nid ou le terrier (MORRIS, 1962 *in* : GODEFROID, 1979). Lorsque les conditions deviennent difficiles et qu'il existe une pénurie alimentaire, les espèces amasseuses exploitent leurs caches. L'amasement est un comportement répandu chez de nombreuses espèces, en particulier chez les *Paridae* (mésanges), les *Corvidae* (cassenoix, geais), les *Cricetidae* (hamster), les *Heteromyidae*, les *Sciuridae* (écureuils, suisses), et certains carnivores (renards, putois, fouines, belettes, ours, hyènes) (MAC DONALD, 1976). Ce sont cependant les rongeurs et les oiseaux qui ont développé le plus de spécialisations en rapport avec ce comportement et les oiseaux sont les plus étudiés.

¹ Mars 1998.

² Licenciée en Biologie animale - zoologie, orientation « Biologie du comportement et de l'Environnement ».

Adresse : 8, allée Diane de Poitiers, F-75019, Paris.

Méthodes

La majorité des expériences se réalisent en volière ou en cage plus ou moins grande. C'est particulièrement le cas lorsque l'on cherche à savoir à partir de quels signaux les individus mémorisent leur caches (HERTZ *et al.*, 1994), la durée de la mémorisation (HITCHCOCK et SHERRY, 1990), ce que l'animal mémorise (SHERRY, 1984), la précision de relocalisation des caches (BEDNEKOFF, 1997) ou que l'on veut contrôler les caractéristiques du milieu comme la disponibilité alimentaire, la photopériode ou la température (BARRY, 1976 ; FLEMING et BROWN, 1975, SHETTLEWORTH *et al.*, 1995). Ces expériences ne suffisent pas dans la mesure où elles réduisent considérablement l'espace disponible et le nombre de signaux visuels et de caches possibles. Des observations sur le terrain sont indispensables pour vérifier les hypothèses formulées à partir des expériences de laboratoire (CLARKE et KRAMER, 1994 ; ROBERTS, 1979 ; VANDER WALL et BALDA, 1981). Elles se font en général à partir de sources de nourriture artificielles à partir desquelles on observe une composante de l'activité d'amassage (vol d'amassage par exemple, BARNEA et NOTTEBOHM, 1995). Des simulations par ordinateur sont aussi utilisées pour prévoir le comportement en fonction des conditions (GENDRON et REICHMAN, 1995).

Mémorisation des caches

Les espèces amasseuses retrouvent leurs caches avec une précision remarquable parfois très longtemps après l'amassage et même lorsque les conditions climatiques ont profondément modifié le site (neige...) (BOSSEMA, 1979). De nombreuses études (BARNEA et NOTTEBOHM, 1995 ; BEDNEKOFF *et al.*, 1997 ; BOSSEMA, 1979 ; HERTZ *et al.*, 1994) ont montré que cette précision était liée à une mémorisation des caractéristiques du site d'amassage pendant l'enfouissement (signaux visuels macroscopiques ou microtopographie du sol...). De plus, les espèces retiennent un nombre de caches important, le type d'aliments qui s'y trouvent, et si la cache est vide ou non (car déjà exploitée ou volée) (SHERRY, 1984).

Il existe de grandes variations entre les espèces pour la précision de récupération des aliments cachés et le temps de mémorisation. En ce qui concerne les oiseaux, les *Corvidae* ont une meilleure mémoire que les *Paridae* sur le long terme (HITCHCOCK et SHERRY, 1990). *Nucifraga columbiana*, par exemple, amasse 33 000 graines (réparties en 3750 caches, VANDER WALL et BALDA, 1977 *in* : VANDER WALL, 1982) en automne et les exploite jusqu'à l'été suivant (11 mois après l'amassage) ce qui permet d'avancer la saison de reproduction (VANDER WALL et BALDA, 1981), tandis que les *Paridae* amassent plusieurs centaines d'aliments par jour mais les exploitent le jour suivant (ils peuvent cependant retenir la localisation des caches en laboratoire jusqu'à 6 semaines).

La durée de mémorisation dépend aussi de l'âge et de l'expérience des individus. Les juvéniles amassent dès le sevrage, ils n'apprennent donc pas ce comportement de leurs parents. Si le début de l'amassage dépend de l'âge, la plupart des caractéristiques de ce comportement sont améliorées par l'expérience et augmentent graduellement avec l'âge (CLAYTON, 1994).

La mémorisation des caches est liée à une région du télencéphale appelée hippocampe. Cette région est particulièrement développée chez les espèces les plus amasseuses (BARNEA et NOTTEBOHM, 1995 ; CLAYTON, 1995 ; HEALY et SUHONEN, 1996) mais cette particularité a été principalement étudiée chez les *Paridae*. Un plus grand volume de l'hippocampe ne semble pas permettre une plus longue rétention des informations permettant de retrouver les caches mais semble être associé avec la quantité d'informations retenues (donc impliqué dans la précision de la récupération) (HEALY et SUHONEN, 1996). Le développement du volume de cette région apparaît après le sevrage et semble être en relation avec l'expérience (CLAYTON, 1995).

Saisonnalité du comportement

De nombreuses études ont montré le caractère saisonnier du comportement d'amassement (BARRY, 1976 ; FLEMING et BROWN, 1975 ; GODEFROID, 1979 ; SHETTLEWORTH *et al.*, 1995). Les animaux commencent à récolter et cacher de la nourriture avant que les conditions climatiques ne changent (sécheresse, pluie tropicale, neige...). Des études ont tenté de mettre en évidence un rythme endogène circannuel permettant de sensibiliser l'animal aux variations climatiques (photopériode, température) qui agiraient comme des synchronisateurs (GODEFROID, 1979 ; SHETTLEWORTH *et al.*, 1995). De plus, il existe un rythme circadien de l'activité d'amassage (GODEFROID, 1979 ; MAC NAMARA, 1990 *in* : BRODIN *et al.*, 1994). De nombreuses expériences en laboratoire ont montré que la photopériode, agissant sur la libération des hormones, contrôle le comportement d'amassement de la même façon que les comportements sexuels, de mues ou migratoires (SHETTLEWORTH *et al.*, 1995). Il a été montré que chez certains mammifères, des hormones comme la testostérone supprime le comportement d'amassement. La température semble être aussi un déclencheur important, parfois plus que la photopériode selon les espèces (BARRY, 1976 ; SHETTLEWORTH *et al.*, 1995). L'amassement est donc supposé plus ou moins intense en fonction de la latitude mais les études tentant de prouver ces hypothèses sont parfois difficiles à interpréter car l'amassement est un comportement opportuniste qui est variable, non seulement en fonction des espèces mais aussi des conditions dans lesquelles elles vivent (BRODIN *et al.*, 1994 ; FLEMING, 1975). En effet, il existe une interrelation importante des différentes conditions environnementales et physiologiques (facteurs énergétiques, rythme endogène, maturité sexuelle, âge, sexe, type de nourriture disponible, substrat pour les caches...) pour le déclenchement de l'amassage.

Rapport coûts/bénéfices

Un premier bénéfice de ce comportement est celui d'exploiter plus de nourriture d'une parcelle temporairement riche que la consommation immédiate ne le permet. Cela est plus une stratégie de compétition qu'un évitement d'une disette future (CLARKE et KRAMER, 1994). Le fait d'avoir toujours à disposition, quelles que soient les conditions, de la nourriture en suffisance permet à l'animal de rester actif et de survivre à des conditions particulièrement difficiles quand d'autres doivent migrer ou hiberner. Les coûts d'une telle stratégie ne sont pas nuls. En effet, les dépenses énergétiques de l'activité d'amassage sont importantes, l'animal doit défendre ses caches, il doit pouvoir retrouver un maximum de celles-ci et donc mémoriser un grand nombre d'informations, les aliments peuvent pourrir ou être volés par des compétiteurs, les caches peuvent être rendues inaccessibles (neige, glace, inondation, etc.).

Les espèces ont développés différents degrés de spécialisations pour collecter, transporter et cacher les aliments. Les plus spécialisées ont des adaptations morphologiques permettant d'optimiser le rendement de graines cachées. Ce sont les abajoues des rongeurs, ou la poche sous-linguale du castoreau qui lui permet de transporter jusqu'à 90 graines en un voyage (VANDER WALL et BALDA, 1981).

Pour minimiser la dépense énergétique et le risque de prédation pendant l'amassage, les petits animaux cachent à des courtes distances de la source de nourriture. Des observations sur le terrain ont montré que les individus n'utilisent qu'une faible portion de l'aire disponible pour l'amassement. Ce qui permet d'éviter le chevauchement des aires individuelles et donc la compétition intraspécifique, particulièrement pour les espèces vivant en groupe pendant l'hiver (BARNEA et NOTTEBOHM, 1995). Cette stratégie permet aussi de limiter l'effort de mémorisation en utilisant toujours les mêmes signaux visuels. De plus, dans un même groupe, les différentes directions individuelles convergent, ce qui permettrait de réduire le nombre d'informations à mémoriser par l'existence d'une mémoire collective (BARNEA et NOTTEBOHM, 1995).

Certaines espèces solitaires sont territoriales autour de caches disséminées dans une petite aire, l'énergie dépensée pour amasser et le risque de vols des caches sont ainsi minimisés. En effet, dans la nature, 75 % des pertes de graines sont dues aux vols. Certaines espèces apprennent à ne plus utiliser les caches qui ont été visitées. Mais les bénéfices de la réutilisation des sites préférés sont importants (limitant l'effort de mémorisation) même si ceux-ci sont fréquemment visités (BAKER et ANDERSON, 1995).

Le contrôle énergétique nécessaire à la survie peut aussi se faire en augmentant les réserves de graisse dans la mesure où cette surcharge de poids n'augmente pas le coût de la locomotion et les risques de prédatations. Cette stratégie permet de se protéger des longues nuits d'hiver et des variations

imprévisibles des conditions climatiques (FLEMING, 1975 ; BRODIN et CLARKE, 1997 ; PRAVOSUDOV, 1997). Elle s'accompagne souvent d'amassage à court terme afin de faciliter la régulation journalière de leur graisse.

Certains animaux, notamment les rongeurs, pratiquent l'amassage dispersé en plus de l'amassage centralisé (CLARKE et KRAMER, 1994 ; FLEMING, 1975 ; LOCKNER, 1972). Cela permet de diminuer le risque de perdre toute une récolte. L'avantage relatif de l'amassage dispersé par rapport à l'amassage centralisé peut augmenter lorsque la source de nourriture est éloignée du terrier et que la pression de compétition augmente.

En ce qui concerne la durabilité des denrées alimentaires, on observe que les aliments amassés ne sont pas les mêmes que ceux consommés immédiatement (FRANCK, 1991 *in* : GENDRON et REICHMAN, 1995 ; STEELE *et al.*, 1996). Le type d'aliment amassé dépend de sa disponibilité et de sa durabilité. L'exploitation des caches se fait ensuite selon ce qui a été amassé, les denrées les plus périssables étant consommées en premier.

Conclusions

L'amasement diffère dans toutes ses composantes en fonction de la position systématique, de l'âge, du sexe, des caractéristiques du milieu, de la nourriture disponible, de l'expérience, de l'individu... Il est donc très difficile de réaliser des modèles éco-éthologiques prédictifs généralisables pour toutes les espèces. L'étude au cas par cas dans un milieu donné permet seul de faire ces modèles pour une espèce. Il apparaît que l'amasement est un comportement saisonnier sous-tendu par un rythme biologique endogène et contrôlé par les caractéristiques de l'environnement, en particulier la photopériode, la température, les disponibilités alimentaires, la présence de sites d'amassage. Ce comportement est rendu possible par la grande capacité de mémorisation des espèces amasseuses grâce au développement important de l'hippocampe. Les animaux retiennent la localisation de leur caches grâce à des signaux visuels pendant l'amassage. Il existe d'autre part un grand nombre de stratégies adaptatives permettant d'augmenter les bénéfices et de diminuer les coûts d'un tel comportement. Le plus grand inconvénient de l'amassage est la possibilité de perte par vol ou par préemption des aliments.

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER M.C. et P. ANDERSON (1995). — Once-pilfered cache site not avoided by black-capped chickadees. *Anim. Behav.*, **49** : 1599-1602.
- BARNEA A. et F. NOTTEBOHM (1995). — Patterns of food storing by black-capped chickadees suggest a mnemonic hypothesis. *Anim. Behav.*, **49** : 1161-1176.
- BARRY W.J. (1976). — Environmental effects on food hoarding in deer mice (*Peromyscus*). *Journal of Mammalogy*, **57** : 731-746.

- BEDNEKOFF P.A., R.P. BALDA, A.C. KAML et A.G. HILE (1997). — Long-term spatial memory in four seed-caching corvid species. *Anim. Behav.*, **53** : 335-341.
- BRODIN A. et C.W. CLARKE (1997). — Long-term hoarding in the paridae : a dynamique model. *Behavioral Ecology*, **8** : 178-185.
- BRODIN A., L. LENS et J. SUHONEN (1994). — Do crested tits, *Parus cristatus*, store more food at northern latitudes ? *Anim. Behav.*, **48** : 990-993.
- CLARKE M.F. et D.L. KRAMER (1994). — Scatter-hoarding by a larder-hoarding rodent : intraspecific variation in the hoarding behavior of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Anim. Behav.*, **48** : 299-308.
- CLAYTON N.S. (1994). — The role of age and experience in the behavioural development of food-storing and retrieval in marsh tits, *Parus palustris*. *Anim. Behav.*, **47** : 1435-1444.
- CLAYTON N.S. (1995). — Development of memory and the hippocampus : comparison of food-storing and nonstoring birds on a one-trial associative memory task. *J. Neurosci.*, **15** : 2796-2807.
- FLEMING T.H. et G.J. BROWN (1975). — An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of costa rican heteromyid rodents. *Journal of Mammalogy*, **56** : 301-315.
- GENDRON R.P. et O.J. REICHMAN (1995). — Food perishability and inventory management : a comparison of three caching strategies. *The American Naturalist*, **145** : 948-968.
- HEALY S.D. et J. SUHONEN (1996). — Memory for location of stored food in Willow tits and marsh tits. *Behaviour*, **133** : 71-80.
- HERTZ R.S., L. ZANETTE. et D.F. SHERRY (1994). — Spatial cues for cache retrieval by black-capped chickadees. *Anim. Behav.*, **48** : 343-351.
- HITCHCOCK C.L. et D.F. SHERRY (1990). — Long-term memory for cache sites in the black-capped chickadee. *Anim. Behav.*, **40** : 701-712.
- LOCKNER F. (1972). — Experimental study of food hoarding in the red-tailed chipmunk, *Eutamias ruficaudus*. *J. Tierpsychol.*, **31** : 410-418.
- MAC DONALD D.W. (1976). — Food caching by red foxes and some other carnivores. *J. Tierpsychol.*, **42** : 170-185.
- PRAVOSUDOV V.V. et T.C. GRUBB (1997). — Management of fat reserves and food caches in tufted titmice (*Parus bicolor*) in relations to unpredictable food supply. *Behavioral Ecology*, **8** : 332-339.
- ROBERTS R.C. (1979). — The evolution of avian food-storing behavior. *The American Naturalist*, **114** : 418-438.
- RUWET J.C. (1988). — Définitions de quelques termes d'usage courant en éthologie et dans les disciplines associées. *Cah. Ethol. appl.*, **8** : 583-615.
- SHERRY D. (1984). — Food storage by black-capped chickadees : memory for the location and contents of caches. *Anim. Behav.*, **32** : 451-464.
- SHETTLEWORTH S.J., R.R. HAMPTON et R.P. WESTWOOD (1995). — Effects of season and photoperiod on food storing by black-capped chickadees, *Parus atricapillus*. *Anim. Behav.*, **49** : 989-998.
- STEELE M.A., L.Z. HADJ-CHIKH et J. HAZELTINE (1996). — Caching and feeding decisions by *Sciurus carolinensis* : responses to weevil-infested acorns. *J. Mammal*, **77** : 305-314.
- VANDER WALL S.B. (1982). — An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Anim. Behav.*, **30** : 84-94.
- VANDER WALL S.B. et R.P. BALDA (1977). — Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed caching Corvids. *Z. Tierpsychol.*, **56** : 217-242.