

Données comportementales et électrophysiologiques sur la sensibilité du Hamster syrien (*Mesocricetus auratus W.*) dans les bandes rouge et infrarouge proche du spectre lumineux

Jacques VAUCLAIR *, Rosangela GRAMONT **, Jean-Jacques MEYER **, Margaret ZINDER *

* Faculté de psychologie et des Sciences de l'éducation, Université de Genève (Suisse).

** Institut de médecine sociale et préventive, Université de Genève (Suisse).

Mots clefs: Vision. Perception de l'infra-rouge proche. Apprentissage et électrophysiologie. Hamster doré.

SUMMARY

Golden Hamster's visual responsiveness to red and near infra-red wavelengths measured with behavioral and electrophysiological methods.

In order to determine the limits of the golden hamster's visual perception in the red and near infrared spectrum, two complementary methods were used: a behavioral one (maze learning) and a physiological one (averaged electroretinographic responses or A ERGs).

Six subjects, 4-5 months old, were taught to choose the lighted branch of a Y-maze where the animals could hoard hazelnuts. The stimulus' reference was set at 650 nm. When the criterion was reached (24/30 correct trials) the following wavelengths were tested by the same procedure: 701 nm, 710 nm and 740 nm. Later on, four subjects were used for the electrophysiological testing with the same kind of photostimulator and stimulation as for the behavioral one.

All animals showed typical learning curves and reached the criterion at 650 nm and 701 nm. The averaged ERGs were clearly present at 650 nm and at 701 nm although their amplitude had much decreased with the latter wavelength. At 710 nm two out of three subjects gave correct responses in the behavioral test and there was still electroretinographic activity for three subjects out of four. At 740 nm none of the subjects reached the criterion level. Averaged ERGs were abolished.

Reçu le : 3-12-1976 ; *Accepté le* : 24-2-1977.
Tirés à part : J. Vauclair, adresse ci-dessus.

As both methods gave concordant results we can be fairly sure that beyond 740 nm, visual information is irrelevant. In order to improve our knowledge of the hamster's visual system, it would be of interest to establish the complete spectral sensitivity curve with both methods.

Key words: Vision. Perception in the near infra-red range. Learning and electrophysiology. Golden Hamster.

Cette recherche est partie de préoccupations pratiques consistant (a) à observer le Hamster dans des conditions comparables à son mode de vie nocturne et (b) à éliminer les indices visuels qui pourraient guider l'animal dans certaines conduites d'orientation. Dans le but d'utiliser un éclairage expérimental à l'infrarouge nous avons ainsi tenté de déterminer les limites de détection d'un signal lumineux correspondant à des longueurs d'onde allant de 650 nm à 740 nm.

La méthode que nous avons utilisée consiste en premier lieu à établir jusqu'à quelle longueur d'onde l'animal perçoit une lumière scintillante qui lui sert d'indice discriminatif dans une situation d'apprentissage. Des expériences électrophysiologiques viennent en second lieu contrôler les résultats obtenus précédemment sur le plan comportemental.

On sait que les photorécepteurs de la rétine du Hamster syrien (*Mesocricetus auratus* W.) sont en majeure partie constitués de bâtonnets et que le maximum d'absorption du pigment visuel se situe à 502 ± 1 nm (Reuter, 1972 ; Bridges, 1959). Nous ne disposons pas de données spécifiques sur la sensibilité spectrale du Hamster ; cependant le Rat, qui est aussi un rongeur nocturne avec une rétine à prédominance de bâtonnets, présente un modeste shift de Purkinje et la courbe de sensibilité spectrale établie au moyen de la réponse électrorétinographique s'étend jusqu'à 725 nm environ (Dodt et Echte, 1961).

Test comportemental

METHODE

SUJETS

L'expérience a porté sur 6 sujets naïfs, âgés de 4-5 mois. Ces animaux, nés dans le laboratoire, sont soumis dès la naissance à une inversion du cycle lumière/obscurité (12/12) qui a pour effet de les rendre actifs durant la journée. Un déphasage identique est également appliqué aux animaux durant la période d'expérimentation.

L'animal en expérience reçoit chaque jour après le test la ration habituelle de nourriture (carottes et granulés).

APPAREIL

Le dispositif (fig. 1) comprend deux compartiments : un labyrinthe en Y, semblable à celui employé par Masterson et Ellins (1974) ; une porte, commandée par un système de poulies s'ouvre au fond du labyrinthe et donne accès à un second compartiment qui sert de gîte à l'animal. Le gîte est pourvu de matériaux (copeaux) pour la nidification. Le sol du labyrinthe est peint en blanc et les parois sont noires. Une fenêtre (5 x 5 cm) est percée à l'extrémité de chaque branche du labyrinthe pour permettre la diffusion du stimulus lumineux. Une coupelle pour la nourriture est fixée au plancher sous chacune des fenêtres.

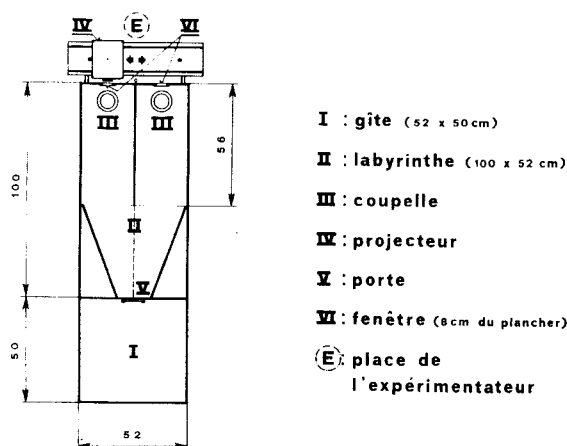


Fig. 1: Dispositif expérimental. La conduite totale de l'animal dans ce dispositif est la suivante : Quand l'animal est motivé pour amasser, il sort du gîte et il se dirige vers la coupelle dans le bras éclairé du labyrinthe ; là, il introduit les noisettes dans ses abajoues et il retourne ensuite vers le gîte où il dépose les noisettes amassées. Une fois la conduite fixée, le Hamster sortira spontanément pour amasser à nouveau. On retire les noisettes accumulées par l'animal à la fin de chaque séance d'expérimentation.

Fig. 1: Experimental apparatus. The animal behaves as follows : once motivated to hoard, it leaves the nest and goes to the cup and light in one arm of the Y-maze. There it fills its cheek-pouches with hazelnuts and returns to the nest where the hazelnuts are deposited. Once this behaviour is established, the Hamster will repeatedly continue to collect nuts. At the end of each session the hoarded hazelnuts are removed.

L'expérience se déroule dans une pièce obscurcie. L'éclairage d'ambiance est assuré par une lampe placée devant le dispositif et équipée d'une ampoule rouge de 40 W dont le faisceau est partiellement masqué. Cet éclairage (moins de 1 lux au plancher du labyrinthe) est suffisant pour suivre les déplacements de l'animal.

Le stimulus lumineux est fourni par un projecteur à diapositives muni d'une lampe à incandescence (100 W, 12 V). La stimulation a une fréquence de 1/sec et une durée de 100 ms avec des temps de montée et de descente relativement lents (30 ms env.). 4 filtres sont employés pour l'expérience, avec les longueurs d'onde suivantes : 650 nm, 701 nm, filtres interférentiels Balzers à bande étroite, dont le maximum de transmission est de 40 % ; 710 nm et 740 nm, filtres Kodak à bande large 89 B et 88 A respectivement. Le filtre 89 B a une transmission de 11,2 % à 700 nm, de 32,4 % à 710 nm et il augmente rapidement pour atteindre 77,6 % à 740 nm. Le filtre 88 A ne transmet rien à 710 nm, à 730 nm il transmet 14 % et à 740 nm 33,7 %.

PROCÉDURE

Un animal isolé est mis dans le compartiment « gîte » quelques jours avant le début de l'expérience. La procédure choisie pour cette expérience peut se décrire dans les trois étapes suivantes :

1) *Pré-entraînement*. Cette phase a pour but de faire apprendre à l'animal la conduite expérimentale, à savoir de se rendre dans la branche éclairée * du labyrinthe et à y amasser la nourriture (noisettes). Ainsi le premier jour on laisse libre l'accès au labyrinthe et l'animal a la possibilité de l'explorer pendant une heure. Le second jour, on positionne le projecteur équipé du filtre de 650 nm ** en face d'une des fenêtres, la coupelle correspondante ayant été approvisionnée de dix noisettes. On procède de la sorte à 10 présentations successives en alternant la position du stimulus selon les séries de Gellermann (Gellermann, 1933).

Une fois que l'animal amasse régulièrement dans cette situation, on peut alors passer à la seconde étape :

2) *Entraînement*. On soumet l'animal à 30 présentations journalières du stimulus (650 nm), c'est-à-dire 3 séries de Gellermann de 10 essais chacune. Cette procédure est répétée jusqu'à ce que l'animal atteigne le seuil de 24 réponses correctes sur 30 essais, soit 80 % de réussites ***.

Le nombre d'essais nécessaires pour atteindre le critère de 80 % servira de référence pour un animal donné au moment du test avec les trois autres filtres ; la difficulté de la tâche a souvent nécessité un nombre d'essais supérieurs à cette référence.

3) *Test*. Une fois le critère obtenu pour 650 nm, on introduit le filtre de 701 nm lors de la séance suivante et on répète (au moins) les essais nécessaires pour l'obtention du critère de réussite à 650 nm. Quand l'animal a atteint le critère à 701 nm, et seulement dans ce cas-là, on passe à 710 nm. On applique la même procédure avant d'introduire le filtre de 740 nm.

Durant toute l'expérience, l'expérimentateur reste aussi immobile que possible derrière le dispositif (voir *fig. 1*). Les phases de l'expérience sont les suivantes : 1) l'expérimentateur approvisionne en noisettes les deux coupelles ; 2) il met en marche le projecteur ; 3) il ouvre la porte d'accès au labyrinthe. Lorsque l'animal se dirige vers le compartiment incorrect il est repoussé jusqu'à son gîte à l'aide d'un carton, après quoi on ferme la porte et on passe à l'essai suivant. Cette procédure de punition a été introduite afin de neutraliser la forte tendance des animaux à explorer, cette tendance se manifestant encore après plusieurs semaines de familiarisation avec le labyrinthe. Il faut remarquer qu'une telle intervention a eu comme conséquence positive de faire prendre la direction choisie immédiatement dès la sortie du gîte.

* Nous avons aussi essayé d'apprendre à l'animal à éviter la branche éclairée et à s'approvisionner dans l'autre branche. Bien que la conduite de se diriger vers l'obscurité semble être plus naturelle pour un animal nocturne que celle d'aller à la lumière, nous n'avons pas trouvé d'effet facilitateur pour l'apprentissage.

** Des essais préalables ont montré que l'animal percevait cette longueur d'onde et on l'a donc utilisée comme valeur de référence.

*** Le choix d'un critère aussi large est déterminé par les deux raisons principales suivantes : a) la référence à la modalité visuelle (et *a fortiori* dans le rouge) pour un animal réputé peu visuel a rendu la tâche difficile et l'apprentissage long (en moyenne 230 essais avant la réussite à 650 nm) ; b) le caractère fortement explorateur du Hamster ainsi qu'une motivation à l'amasement délicate à contrôler entièrement ont joué, nous semble-t-il, un rôle tout au long de l'expérimentation, en interférant avec la tâche proposée.

RESULTATS

Le fait qui retient tout d'abord l'attention à la lecture des résultats (*tableau I*) est la grande hétérogénéité dans le nombre des séries nécessaires pour atteindre le critère à 650 nm (de 9 à 30 séries); ce fait met l'accent sur la forte différence interindividuelle dans l'apprentissage de ce type de tâche. Il nous paraît difficile de rapporter ce phénomène à des variables précises, comme la motivation par exemple, d'autant plus que des différences sont également apparues entre les animaux pour l'ERG (voir partie II) en ce qui concerne l'amplitude de la réponse électrophysiologique. Cependant, le tableau I montre que tous les sujets réussissent pour 650 nm et 701 nm. Sur les 3 sujets testés à 710 nm, 2 ont également atteint le critère de réussite, tandis qu'aucun des 4 sujets testés à 740 nm n'y est parvenu. Avec un animal (S2) on a poursuivi l'expérience à 801 nm, sans succès.

Tableau I : Nombre total de séries auxquelles ont été soumis les six sujets pour les différents filtres. Le cercle désigne les filtres pour lesquels le critère de réussite a été atteint.

Note : Plus de la moitié des sujets n'ont pu être testés avec tous les filtres, bien que tous aient atteint le critère de 80 % à 650 nm. Les raisons en sont les suivantes : pour S2 et S5, le filtre de 710 nm n'a pas été disponible au moment du test. S1 et S6 n'ont plus amassé quand on a introduit le nouveau filtre (respectivement 710 nm et 740 nm), ce qui nous a contraint à arrêter l'expérience.

Table I : Total number of series for six subjects and for the different filters. The circle O shows the filter for which the criterion of success was reached.

Note : More than half of the subjects failed the test filters, although all the animals reached the 80 % criterion at 650 nm. The reason was the following : for S2 and S5, 710 nm filter was not available at the time of the test. S1 and S6 stopped collecting nuts when new 710 and 740 nm filters respectively were introduced : this put an end to the experiment.

	ENTRAI- NEMENT	TEST			
	650 nm	701 nm	710 nm	740 nm	
1	30	19			
2	27	12		27	
3	30	21	27	49	
4	9	30	6	33	
5	15	6		24	
6	27	36	45		

La constatation que l'animal ne perçoit plus le stimulus rouge à 740 nm se renforce lorsqu'on analyse la *figure 2*, qui montre la distribution des réponses correctes pour 2 sujets pour les 3 filtres de 650 nm,

701 nm et 740 nm. On remarquera que les performances à 740 nm restent dans la zone de chance (50 %) alors que la limite de 80 % de réponses correctes est souvent atteinte et même dépassée à 650 nm et à 701 nm. Par ailleurs, l'allure des courbes est caractéristique pour les différents filtres : à 650 nm on note une tendance nette à l'amélioration des performances avec l'apprentissage ; à 701 nm, on voit que le critère est rapidement atteint (généralisation probable de la réponse à 650 nm), alors qu'à 740 nm, les réponses oscillent autour de 50 %, sans tendance à l'amélioration.

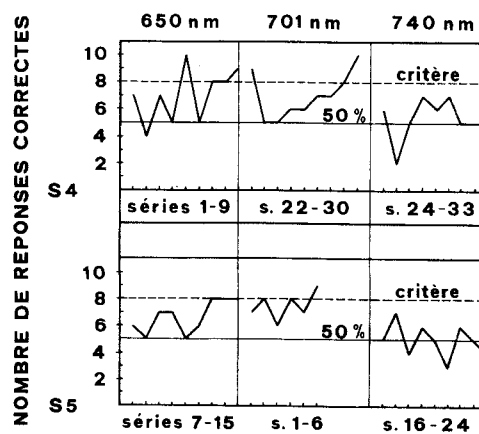


Fig 2 : Courbes d'apprentissage pour les sujets S4 et S5. On a considéré les neuf dernières séries pour les filtres de 650 nm, 701 nm et 740 nm.

Fig. 2 : Learning curves of S4 and S5 subjects. The last nine series of filters 650, 701 and 740 nm are considered.

Réponses électrophysiologiques

METHODE

SUJETS

Nous avons utilisé les ♂ S3 et S6 ainsi que les ♀ S4 et S1 qui ont été soumis quelques semaines auparavant au test de comportement.

Les Hamsters sont préadaptés à l'obscurité pendant 12, h au minimum. Toutes les manipulations s'effectuent en lumière rouge. Les animaux sont anesthésiés au Nembutal (50 mg/kg, i.p.) puis ils sont placés dans une gouttière, leurs incisives fixées à un mors. Une bande adhésive maintient l'œil ouvert et la pupille est dilatée par du Mydriaticum Baeschlin 0,5 %. L'électrode active (ZnSO₄) est placée sur la cornée et le contact est assuré par du Méthocel Baeschlin ; une aiguille fine de seringue piquée sous la peau du museau sert d'électrode de référence.

STIMULATION

Mêmes conditions que pour le test comportemental.

ENREGISTREMENT

On obtient un électrorétinogramme (ERG) moyenné de la façon suivante : soixante-quatre électrorétinogrammes sont amplifiés par un amplificateur différentiel Tektronix 5A22N avec une bande passante de 1 à 300 Hz et moyennés par un Biomac 1000 (Data Laboratories). L'électrorétinogramme moyenné est restitué sous forme analogue par une table X-Y Hewlett-Packard Moseley 7035 B.

La technique de stimulation et d'enregistrement est décrite en détail dans le travail de Rey et al. (1969).

RESULTATS

Comme nous n'avions pas l'intention de faire un travail statistique, nous donnons une appréciation qualitative de l'amplitude pointe-pointe des ERG moyennés pour les différentes longueurs d'onde (*Tableau II*).

Tableau II : *Appréciation de l'amplitude des ERG pour les quatre sujets testés aux longueurs d'onde suivantes : 650 nm, 701 nm, 710 nm et 740 nm.*

++++ : *amplitude pointe-pointe la plus grande*
+++ : *amplitude intermédiaire (moyenne)*
++ : *amplitude intermédiaire (petite)*
+ : *amplitude légèrement supraliminaire*
± : *amplitude liminaire*
- : *ERG aboli*

Table II : *Estimate of the AERG amplitude for four subjects tested with the following wavelengths : 650, 701, 710 and 740 nm.*

++++ : *the longest peak-to-peak amplitude*
+++ : *middle peak-to-peak amplitude (medium)*
++ : *middle peak-to-peak amplitude (small)*
+ : *slightly supraliminary amplitude*
± : *liminary amplitude*
- : *abolished ERG*

Sujet	650 nm	701 nm	710 nm	740 nm
S3	++++	+++	++	-
S6	+++	++	+	-
S4	+++	++	+	-
S1	++	+	±	-

On trouve des ERG moyennés bien distincts à 650 nm chez tous les animaux (*fig. 3*). Il y a une certaine variabilité interindividuelle que l'on a aussi remarquée pour le test comportemental. Par contre la variabilité intra-individuelle est faible (les sujets S3 et S6 testés trois fois et deux fois respectivement ont des réponses stables d'une fois à l'autre).

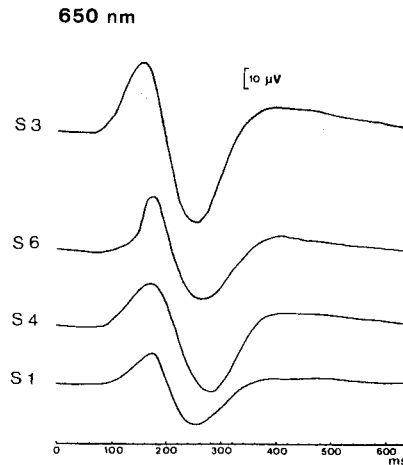


Fig. 3 : Electrorétinogrammes moyennés de quatre Hamsters produits par un stimulus de 650 nm. La fréquence de stimulation est de 1 Hz, la durée de 100 ms, le nombre de passages de 64, le temps de balayage de 640 ms. Filtre interférentiel Balzers avec maximum de transmission à 650 nm.

Fig. 3 : Averaged electroretinograms (AERG) of four Hamsters evoked by a 650 nm, 100 ms, 1 Hz stimulus. Sweep count is 64, sweep time 640 ms. Balzers interferential filter with peak transmission at 650 nm.

Avec le filtre 701 nm l'atténuation de la réponse est forte, mais on obtient encore un ERG pour tous les animaux (fig. 4).

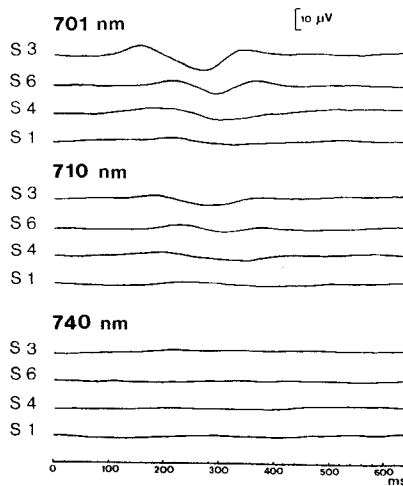


Fig. 4 : Electrorétinogrammes moyennés de quatre Hamsters produits par des stimulus de 701 nm, 710 nm et 740 nm. La fréquence de stimulation est de 1 Hz, la durée de 100 ms, le nombre de passages de 64, le temps de balayage de 640 ms. Filtre interférentiel Balzers pour 701 nm, filtres Kodak 89B pour 710 nm et 88A pour 740 nm.

Fig. 4 : Averaged electroretinograms of four Hamsters evoked by 701, 710, 740 nm, 100 ms and 1 Hz stimuli. Sweep count is 64, sweep time 640 nm. Balzers interferential filter at 701 nm, Kodak filters 89B and 88A at 710 and 740 nm respectively.

A 710 nm trois sujets montrent encore une certaine activité électrorétinographique tandis que l'ERG de S1 se distingue mal des fluctuations de la ligne de base (*fig. 4*). Etant donné que ce filtre laisse passer environ 10 % de l'énergie à 700 nm et que les réponses ne dépassent pas le tiers de celles obtenues à 701 nm, on peut supposer que la contribution des longueurs d'onde au-delà de 710 nm est négligeable.

A 740 nm, l'ERG est aboli chez tous les animaux (*fig. 4*). Le % de transmission du filtre alimentant de plus en plus du côté des infra-rouges et le spectre de la lampe produisant plus d'énergie radiante, nous avons des raisons de penser qu'il n'y a plus de réponse rétinienne pour des longueurs d'ondes supérieures à 740 nm.

DISCUSSION

Il nous a semblé important d'examiner parallèlement, avec le même dispositif de stimulation, des phénomènes se produisant à des niveaux différents et qui sont la plupart du temps étudiés séparément.

Les résultats obtenus dans la situation d'apprentissage montrent que tous les sujets testés perçoivent le stimulus lumineux présenté à une longueur d'onde de 650 nm ; cette perception s'étend à l'infra-rouge proche puisque l'on obtient également des réponses avec des filtres de 701 nm et de 710 nm. Par contre, aucun des 4 Hamsters testés avec un filtre de 740 nm n'a atteint le critère de réussite choisi. Les résultats électrorétinographiques se superposent bien à ceux comportementaux obtenus avec le même dispositif de stimulation : bien qu'à 710 nm la réponse soit fortement atténuée par rapport à celle de 650 nm, 3 des 4 animaux testés montrent encore une certaine activité à l'ERG, alors que la réponse est abolie à 740 nm pour tous les sujets. Nous pouvons donc conclure qu'à partir de 740 nm le Hamster ne perçoit plus le stimulus lumineux.

Il faut noter la convergence remarquable dans les résultats recueillis selon les deux méthodes bien que les réponses se réfèrent à des niveaux d'intégration distincts. L'utilisation d'une technique électrophysiologique renforce en fait la fiabilité des résultats au test comportemental : on sait, par exemple, que la fréquence critique de fusion déterminée à l'aide de méthodes psychophysiques est atteinte à une fréquence plus basse que celle déterminée par une méthode électrophysiologique (Reuter, 1972).

En conclusion, nous pourrions donc utiliser un éclairage infra-rouge de longueur d'onde plus grande que 740 nm pour observer certains types de conduites propres au Hamster, en étant sûr d'avoir éliminé toute l'information visuelle.

La complexité dans l'apprentissage de la tâche par l'animal associée à une longue durée de l'expérience ont limité à 4 seulement les longueurs d'ondes testées dans l'infra-rouge proche. Dans un cadre plus général

de connaissance du système visuel du Hamster, il serait intéressant de déterminer une courbe de sensibilité dans toutes les régions du spectre lumineux.

Remerciements : Le professeur A. ETIENNE a permis la réalisation de ce travail. Nous la remercions de ses conseils et de ses critiques du manuscrit. Nous remercions également R. SCHUMACHER qui a dessiné les figures et les tableaux.

RESUME

Afin d'évaluer les limites de la perception visuelle du Hamster de Syrie (*Mesocricetus auratus*, W.) dans les bandes rouge et infra-rouge proche du spectre lumineux, nous avons entrepris une étude sous un double aspect comportemental (situation d'apprentissage) et physiologique (réponse électrorétinographique). Six sujets de 4-5 mois apprennent, dans un labyrinthe en Y, à choisir le côté systématiquement associé au stimulus lumineux où l'animal peut amasser de la nourriture. La longueur d'onde 650 nm sert de valeur de référence. Une fois le critère d'acquisition de la tâche atteint (24 réponses correctes) à raison de 30 essais journaliers, on teste, dans l'ordre et selon la même procédure, les longueurs 701 nm, 710 nm, 740 nm. Quatre des sujets testés dans la situation d'apprentissage sont soumis ultérieurement à un électrorétinogramme. On enregistre les réponses avec le même niveau de stimulation que pour la tâche comportementale.

Pour 650 et 701 nm tous les animaux réussissent la tâche selon le critère et on voit leurs performances s'améliorer ; les électrorétinogrammes amplifiés et moyennés sont bien distincts, quoique plus faibles à 701 nm. Pour 710 nm, deux sujets sur trois donnent des réponses correctes et trois électrorétinogrammes dénotent une certaine activité. Enfin pour 740 nm aucun des sujets testés ne choisit significativement le bon côté ni ne répond au niveau physiologique.

Les réponses de type physiologique et de type comportemental du Hamster doré à différentes longueurs d'onde dans l'infra-rouge proche sont analogues. Il paraît évident qu'à 740 nm cet animal ne peut plus disposer d'information sur le plan visuel. Ajoutons que la courbe de sensibilité spectrale améliorerait nos connaissances de la vision du Hamster doré.

BIBLIOGRAPHIE

- Bridges C.D.B., 1959. Visual pigments of some common laboratory mammals. *Nature*, 184, 1727-1728.
- Doty E., Echte K., 1961. Dark and light adaptation in pigmented and white rat measured by electroretinogram threshold. *J. Genet. Physiol.*, 24, 427-445.
- Gellermann L.W., 1933. Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. *J. Genet. Psychol.*, 42, 207-208.
- Masterson F.A., Ellins S.R., 1974. The role of vision in the orientation of the echolocating bat, *Myotis lucifugus*. *Behaviour*, 51, 1-2, 88-98.
- Reuter J.H., 1972. A comparison of flash evoked ERG's and ERG's evoked by sinusoidally modulated light stimuli in a number of rodents. *Pflügers Arch.*, 331, 95-102.
- Rey P., Meyer J.-J., Thorens B., Stangos N., 1969. The attenuation characteristics of the rat's retina under normal and pathological conditions. *Proc. 7th ISCERG Symposium*, Istanbul, 250-261.