

ÉTUDE POLYGRAPHIQUE ET COMPORTEMENTALE DES ÉTATS DE VEILLE ET DE SOMMEIL CHEZ LA VACHE (*BOS TAURUS*)

Y. RUCKEBUSCH et F.-R. BELL

avec la collaboration de P. BARBEY, P. GUILLEMOT et J.-P. SERTHELON

*Laboratoire de Physiologie, Thérapeutique et Pharmacodynamie,
École nationale vétérinaire
23, chemin des Capelles, 31 Toulouse
Institut national de la Recherche agronomique
Department of Medicine,
The Royal Veterinary College, London N. W. 1 (Great Britain)*

RÉSUMÉ

L'examen, chez la femelle bovine adulte, de l'activité électrique du cortex cérébral et des alternances veille-sommeil met en évidence, après une longue habitude aux conditions expérimentales, l'existence de 8 à 10 phases de désynchronisation corticale associée à un effondrement postural complet et à un ralentissement de la motricité gastrique. Ce phénomène (2,5 à 3 p. 100 du nyctémère) correspond à l'état de sommeil paradoxal déjà connu chez d'autres espèces. Il succède, chez l'animal couché, à l'état de sommeil à ondes lentes (15 à 20 p. 100 du nyctémère).

L'état physique de la ration ne modifie que la proportion des différents stades de perte de vigilance et non leur durée globale. La distribution d'une ration finement divisée et agglomérée en pellets est suivie d'une diminution importante du stade fuseaux-ondes lentes (sommolence) au profit de l'état de sommeil à ondes lentes.

La privation sélective du sommeil paradoxal par impossibilité de décubitus durant 36 heures entraîne un phénomène de rebondissement, avec augmentation du sommeil à ondes lentes (40 p 100) et du sommeil paradoxal (100 p. 100).

La rumination et la station debout peuvent coexister chez les ruminants avec les différents stades de perte de vigilance, hormis l'état de sommeil paradoxal qui seul correspond à un isolement total vis-à-vis du milieu extérieur.

INTRODUCTION

Sur la base d'études descriptives, il est généralement admis que les Herbivores ruminants (ovins, caprins et bovins) sont incapables de dormir profondément. De fait, leur comportement évoque rarement, selon TRIBE, (1950), un stade de sommeil comportemental dépassant celui de la somnolence.

Chez la Vache, BALCH (1955), à la suite d'enregistrements prolongés de la motricité digestive, signale l'existence, pendant un nycthémère, d'une dizaine de périodes de somnolence, totalisant 30 minutes durant lesquelles le rythme des contractions du réseau, ainsi que la fréquence respiratoire, sont considérablement ralentis. L'idée d'un sommeil profond, *a fortiori* paradoxal, est à exclure, selon lui, chez l'adulte, en raison du développement anatomo-fonctionnel des pré-estomacs et du besoin de ruminer : « If sleep does occur, it can only be of a very light and transient nature. This peculiarity of ruminants may be related to the need for maintaining the thorax in an upright position for proper functioning of the reticulo-rumen and to the requirement of time and consciousness for rumination. »

Chez quatre agneaux âgés de 18 mois, mais non sevrés, MUNRO (1957) considère que la durée totale des phases de sommeil par nycthémère n'excède guère 38 minutes. Une série de photographies montre, en outre, que le sommeil comportemental est caractérisé par la seule fermeture des yeux. Il s'observe chez le sujet en décubitus sterno-abdominal, sans aucun appui de la tête, c'est-à-dire en l'absence d'un relâchement postural complet.

L'électrocorticographie devait permettre l'analyse plus précise de ces phénomènes et l'identification de l'état de *sommeil paradoxal*. D'une part, la perte de vigilance s'accompagne, chez la Chèvre adulte, de l'*apparition d'ondes lentes* corticales analogues à celles observées chez les autres animaux au cours du sommeil (BELL, 1960). D'autre part, de courtes phases d'*activité corticale rapide* semblables à celles de l'état de veille, mais accompagnées d'un effondrement postural complet, ont été découvertes chez la même espèce (RUCKEBUSCH, 1962 a). Elles sont comparables aux phases de sommeil paradoxal décrites chez le Chat.

L'examen de l'évolution post-natale de ces deux états de sommeil (sommeil à ondes lentes ou SL et sommeil paradoxal ou SP) chez l'Agneau dès la naissance jusqu'au stade de ruminant adulte, souligne, cependant, l'interférence du développement anatomo-fonctionnel des pré-estomacs. Chez trois agneaux en liberté avec leurs mères, la durée globale de SP passe de 15,8 p. 100 par nycthémère à l'âge de 8 jours, à 3,7 p. 100 à l'âge de 23 jours. Cette réduction importante de la durée de SP, alors que la durée de SL (40 p. 100) reste inchangée, est concomitante d'une augmentation de 50 p. 100 du temps de rumination (RUCKEBUSCH, 1962, b). Chez un agneau nourri artificiellement et habitué au séjour dans une cabine insonorisée, le pourcentage des phases de SP par rapport au sommeil total passe de 17 p. 100, vers un mois, à 6 p. 100 après sevrage vers deux mois (JOUVET et VALATX, 1962), ceci pour une même durée d'enregistrement par nycthémère.

Parmi les concomitants somato-végétatifs de la perte de vigilance chez l'adulte, le ralentissement de la motricité gastrique au cours du SL, voire son arrêt au cours du SP, a été observé initialement chez la Brebis pour le réseau, puis pour le rumen, quel que soit l'état physique de la ration alimentaire : foin long ou foin condensé (1). Le régime alimentaire ne modifie pas, en effet, globalement, les alternances veille-sommeil et l'on retrouve, au-delà de 15 jours d'adaptation à un nouveau régime, « un niveau de vigilance sensiblement identique quelle que soit la structure physique de l'aliment » (RUCKEBUSCH et MARQUET, 1964) ; de la même manière, le pourcentage de somnolence et de SL par nycthémère chez la Brebis est analogue quelle que soit

(1) Foin broyé et aggloméré en pellets.

la durée de rumination (BELL et ITABISASHI, 1969), maximale dans le cas de la distribution de foin long, faible dans le cas de foin condensé.

Le caractère souvent aléatoire de l'extrapolation aux bovins des données acquises chez les petits ruminants, nous a conduit à examiner quelles étaient, chez la *Vache adulte*, les données électroencéphalographiques et comportementales de l'organisation nycthémerale de la veille et du sommeil. Les quatre aspects suivants ont été envisagés :

a) le moment d'apparition du ralentissement de la motricité gastrique observé par BALCH (1955) ;

b) l'existence de phases de sommeil paradoxal analogues à celles mises en évidence chez la Chèvre ou la Brebis par RUCKEBUSCH (1962 a) ;

c) la non-variation de la durée globale de sommeil dans le cas d'un régime de foin condensé, décrite chez la Brebis par BELL et ITABISASHI (1969) ;

d) les effets de la privation de sommeil durant plus d'un nycthémère par impossibilité de décubitus.

MÉTHODES D'ÉTUDE

Le présent travail est relatif à des essais réalisés sur 3 vaches adultes, de race *Aubrac*, âgées de 2 ans, non gestantes au début des essais (nov. 1968) et habituées à un environnement avec éclairage nocturne pendant 3 mois au minimum avant l'expérimentation. La motricité gastrique, le comportement alimentaire, l'électroencéphalogramme, ainsi que la fréquence cardiaque, les mouvements oculaires et ceux de la mandibule, ont été examinés pour chaque animal par électropolygraphie au cours d'une série d'enregistrements continus durant plusieurs nycthémères. Une caméra de télévision permettait de suivre le comportement du sujet isolé dans un vaste local non insonorisé et non chauffé (écarts de température de 8 à 10°C durant l'hiver 1968-1969.) Un seul des 3 sujets (sujet n° 2) a fourni, durant plusieurs mois, des données complètes sans rupture des fils de connexion, permettant ainsi une étude précise de l'influence de l'état physique de la ration ou des effets de la privation de sommeil.

1. Motricité gastrique

a) Les contractions primaires et secondaires du rumen sont enregistrées à partir de petits ballonnets (20 à 30 ml) remplis de mousse de polyuréthane et laissés à demeure au niveau du sac dorsal postérieur. Une fistule permanente à la hauteur du creux du flanc gauche permet le remplacement hebdomadaire des ballonnets dont la sensibilité diminue progressivement par tassement de la mousse. L'augmentation globale de la pression endocavitaire à chaque contraction de l'organe est enregistrée sur un polygraphe à l'aide d'un électromanomètre Alvar, ainsi que sur noir de fumée.

b) L'activité électrique de la paroi du rumen est recueillie en dérivation bipolaire sur le même polygraphe, à partir de fines électrodes (120 microns de diamètre) laissées à demeure dans la paroi et placées à 2 mm d'intervalle, 10 cm environ en avant de la fistule, selon une technique déjà décrite (RUCKEBUSCH, GRIVEL et SANTINI, 1968).

2. Mouvements de la mandibule

La durée respective des périodes de prise de nourriture, de rumination et de repos, est évaluée très simplement à partir des mouvements de la mandibule. Celle-ci comprime plus ou moins un ballonnet rempli de mousse de polyuréthane et fixé sur un licol dans la région de l'auge. Ces variations de pression, transmises à un tambour de Marey, permettent l'analyse continue, 24 heures sur 24, du temps de rumination, ainsi que celui de la prise de nourriture par simple examen des périodes durant lesquelles se détachent les cycles méryciques.

3. *Activité cérébrale*

Deux rangées de quatre vis argentées (2 mm de diamètre) munies de fils de connexion, sont placées, à 20 mm d'intervalle, au contact de la dure-mère en zones occipitale et pariétale, droite et gauche, à 50 mm du plan sagittal. Une effraction du compartiment rostral, puis caudal, du sinus frontal est nécessaire pour traverser la paroi crânienne à l'aide d'une fraise (voir fig. 1). La fermeture du sinus est réalisée à l'aide d'une résine auto-polymérisable (Fortacryl N. D.). Les fils de connexion sont ramenés le long de la zone temporale, entre la base de la corne et celle de l'oreille, en arrière de la nuque. Ils sont fixés, en dehors des périodes d'enregistrement, à la têtère du licol.

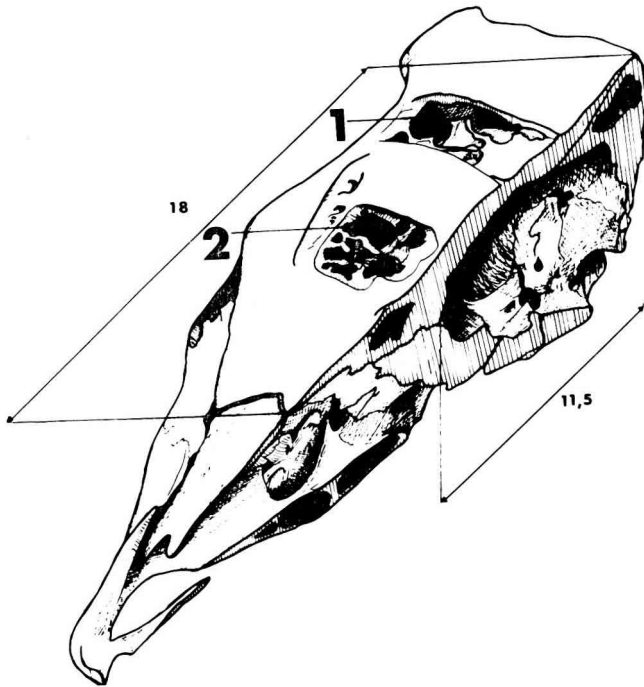


FIG. 1. — *Disposition des sinus frontaux droits et boîte crânienne d'une vache de race Aubrac âgée de 3 ans.*

La distance protubérance occipitale externe-épine frontale est voisine de 18 cm ; le pôle oral du cerveau en position sagittale se projette 11,5 cm en avant de la protubérance.

1. L'effraction de l'os frontal en arrière dégage les compartiments moyen et rostral du sinus frontal caudal.
2. La même intervention permet d'atteindre le cortex cérébral au niveau du sinus frontal rostral.

4. *Mouvements oculaires*

Pour identifier les mouvements des globes oculaires au cours du sommeil, deux vis argentées sont fixées de part et d'autre de l'arcade orbitaire, au niveau de l'angle postéro-latéral. Les fils de connexion sont ramenés, comme pour ceux des vis corticales, en arrière de la nuque.

5. *Fréquence cardiaque*

Une seule épingle, fixée en région xyphoïdienne, permet un enregistrement électrocardiographique satisfaisant dans le cas où l'une des vis corticales est prise comme électrode de référence.

6. Conditions particulières

Un statif à cornadis, le port d'un licol et l'absence de litière se sont révélés nécessaires pour éviter une rupture prématurée des fils de connexion et obtenir un isolement électrique satisfaisant (voir fig 2).

La privation de sommeil paradoxal est obtenue simplement en empêchant l'animal de se coucher durant 36 heures.

La ration alimentaire proposée a été du foin à l'état naturel (foin long de graminées contenant, pour 100 g de matière sèche : protéines brutes — 13,04 —, cellulose Weende — 34,10 —, matières grasses — 2,06 —, matières minérales — 8,07 —), ou du foin broyé et aggloméré en pellets (foin condensé contenant, pour 100 g de matière sèche : protéines brutes — 27,7 —, cellulose Weende — 7,6 —, matières grasses — 4,2 —, matières minérales — 9,03 —), pendant des périodes de 10 jours. Un régime mixte comprenant du foin long et du foin condensé *ad libitum* a été utilisé au cours des essais de privation de sommeil en alternance avec des périodes de jeûne de 24 heures.

L'insémination du sujet n° 2 a été effectuée en janvier 1969 pour éviter l'interférence éventuelle des périodes d'oestrus sur les alternances veille-sommeil.

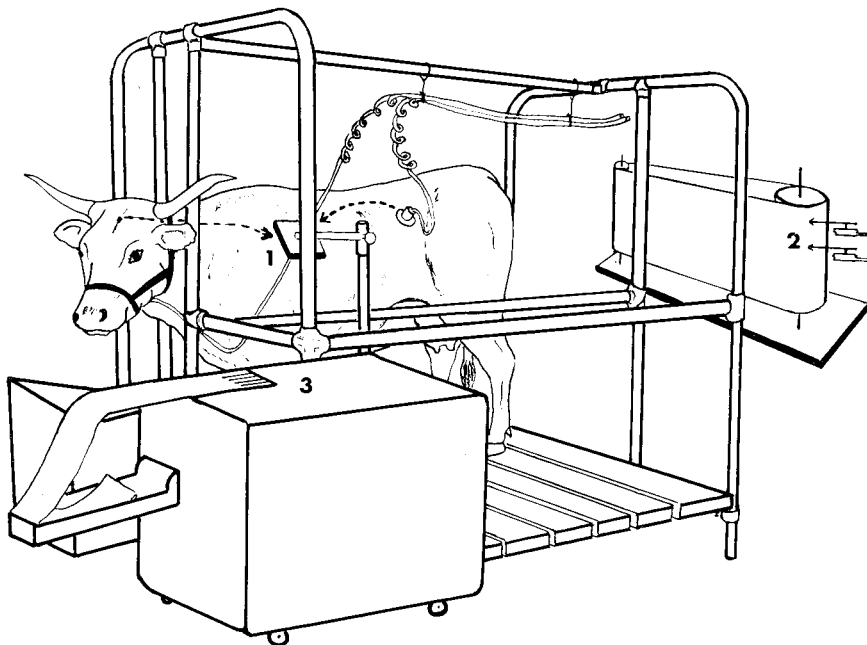


FIG. 2. — Dispositif utilisé pour l'étude de l'électrogenèse cérébrale et la motricité gastrique chez la Vache.

En 1, le panneau d'entrée du polygraphe est relié aux fils de connexion des électrodes corticales et à ceux de la paroi du rumen. Les variations de la pression endocavitaire sont enregistrées par un électromanomètre et/ou par un tambour de Marey, relié à un ballonnet situé dans le rumen.

En 2, enregistrement des mouvements de la mandibule et de la motricité gastrique.

En 3, enregistrement à vitesse constante (2,5 mm et 15 mm par seconde) de l'activité électrique du cortex, de l'activité électrique et de la pression endocavitaire du rumen.

RÉSULTATS

Les données qui vont suivre sont relatives à 14 enregistrements nyctéméraux effectués chez la vache n° 2 recevant à deux reprises du foin long, puis du foin condensé, et à 6 enregistrements nocturnes (de 18 h à 8 h) après privation de sommeil durant 36 heures chez le même sujet recevant un régime mixte, ou à jeun depuis 24 heures.

I. *Stades de vigilance*

L'électroencéphalographie et l'observation comportementale permettent d'individualiser, chez la femelle bovine, après une longue habitude au lieu et aux conditions de l'expérimentation, les divers états de veille et de sommeil décrits chez les petits ruminants adultes :

- stade I, caractérisé par des ondes rapides, de faible amplitude et traduisant l'éveil ;
- stade II de transition, avec mélange de fuseaux et d'ondes lentes ;
- stade III, constitué uniquement par des ondes lentes et correspondant au sommeil (SL_1) ;
- stade IV, caractérisé par des ondes rapides et correspondant au sommeil paradoxal (SP).

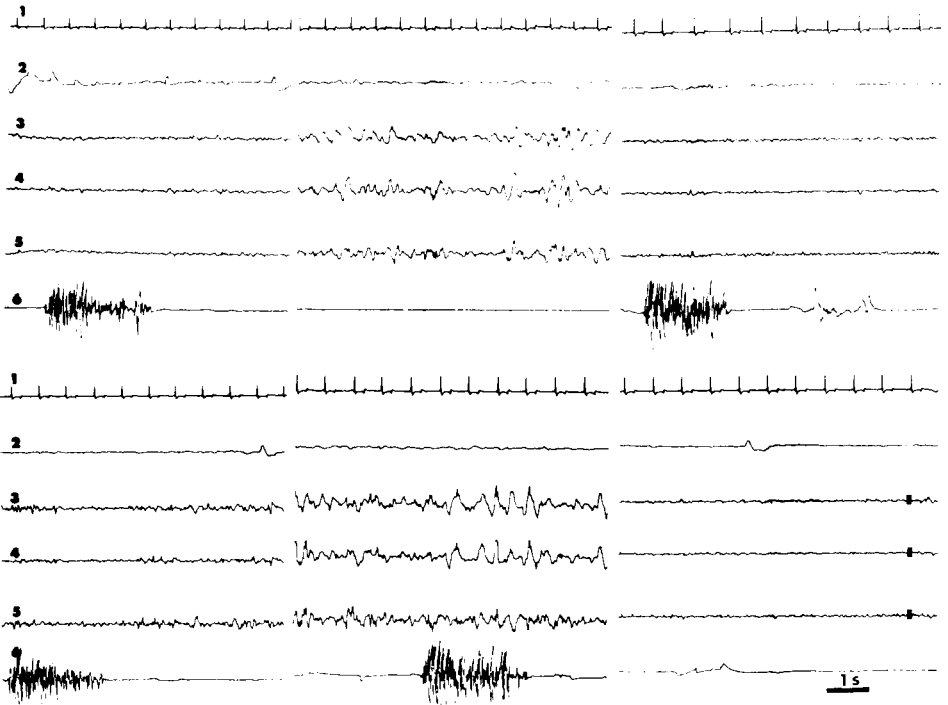


FIG. 3. — *Électrocorticogrammes à l'état de veille, de sommeil à ondes lentes et de sommeil paradoxal*

Sont enregistrés, outre l'ECOG en dérivation occipitale (3), pariétale (4) et frontale (5) : l'électrocardiogramme (1), les mouvements oculaires (2) et l'électromyogramme (6) au niveau du sac dorsal du rumen.

A gauche, en haut, le sujet est attentif ; des mouvements oculaires sont fréquents ; la contraction primaire du rumen dure 2,4 s.

A gauche, en bas, légère synchronisation corticale traduisant un état de repos psycho-sensoriel. Disparition des mouvements oculaires.

Au milieu, le sujet est endormi ; la synchronisation corticale est progressive ; la fréquence cardiaque est légèrement diminuée sur les tracés supérieur et inférieur.

A droite, le sujet est en état de sommeil paradoxal ; la désynchronisation corticale est complète et la contraction du rumen ne dure que 2 s. La bradycardie est nette sur les tracés supérieur et inférieur.

Étalonnage : une seconde et 50 microvolts

Stade I.

L'électrocorticogramme (ECoG) du sujet debout, *éveillé et attentif*, présente des ondes de faible amplitude (25 microvolts) dont le rythme est stable : 9 à 11 cycles par seconde. Ces ondes se greffent généralement sur des ondes plus lentes de 4 à 5 c/s (40 à 80 microvolts) durant les phases de repos psycho-sensoriel.

Stade II.

L'endormissement s'effectue progressivement à partir d'une phase de repos psycho-sensoriel, quelle que soit la position du sujet (debout ou décubitus).

Les ondes de l'ECoG s'amplifient et atteignent 50 à 100 microvolts ; leur fréquence diminue jusqu'à 3 à 4 c/s. La caractéristique essentielle de cet état d'endormissement ou de somnolence est la présence de fuseaux. Cette phase mixte de fuseaux-ondes lentes peut persister durant 20 à 30 mn (voir fig. 3).

Stade III.

La disparition des fuseaux au profit des seules ondes lentes est concomitante d'un *état de sommeil* comportemental typique, avec isolement total vis-à-vis du milieu extérieur, sans réponse aux bruits parasites. Cet aspect ECoG survient de façon générale (mais non obligatoire) chez le sujet couché, en décubitus sterno-abdominal avec occlusion palpébrale partielle, puis totale. La chute des oreilles et l'appui de la tête sur le bord de la mangeoire sont, dans 20 p. 100 des cas, associés à un tel degré de synchronisation corticale.

Stade IV.

Le dernier stade apparaît brutalement sous la forme d'une complète désynchronisation corticale. Il se produit toujours chez l'animal couché, dont les paupières sont fermées, l'appui de la tête total et le décubitus sterno-abdominal nettement latéralisé par l'extension du membre postérieur superficiel. Dès le début de la désynchronisation surviennent, de façon apparemment désordonnée, des mouvements saccadés des globes oculaires, des clonies localisées des muscles releveurs de la lèvre supérieure et des muscles orbiculaires, parfois des mouvements de diduction de la mandibule, ainsi que l'extension et la flexion des onglons de l'un des membres antérieurs. Des déplacements lents avec rotation des pavillons de l'une ou l'autre des oreilles sont la règle. La fin de cet état de sommeil paradoxal se signale par une réaction d'éveil comportemental. Elle est toujours spectaculaire, soit que l'animal relève brutalement la tête, alors que les yeux sont encore révulsés, soit qu'il reprenne une position sterno-abdominale typique. Une à deux minutes sont nécessaires pour que cette phase d'éveil disparaisse au profit de fuseaux, puis d'ondes lentes.

La figure 4 résume, sur le plan comportemental et ECoG, les états de somnolence, puis de sommeil à ondes lentes (SL) et enfin la brutale désynchronisation du début d'une phase de sommeil paradoxal (SP).

2. Organisation nyctémérale des états de veille et de sommeil

a) Données numériques.

Chez la Vache habituée aux conditions expérimentales et recevant un seul repas de foin long par jour, la durée de décubitus sterno-abdominal latéralisé à droite ou à

gauche est comprise entre 55 et 60 p. 100 du nyctémère (nombre d'observations = 7). La valeur moyenne de chaque période de décubitus atteint, la nuit, près de 3 heures.

Les données électropolygraphiques sont en accord avec les résultats précédents. La répartition des stades de vigilance indique une nette prépondérance nocturne, de 20 heures du soir à 8 heures du matin, des stades II (40 à 45 p. 100 du temps d'enregistrement) et III (18 à 20 p. 100) et à de rares exceptions près, de la totalité du stade IV (3 à 5 p. 100).

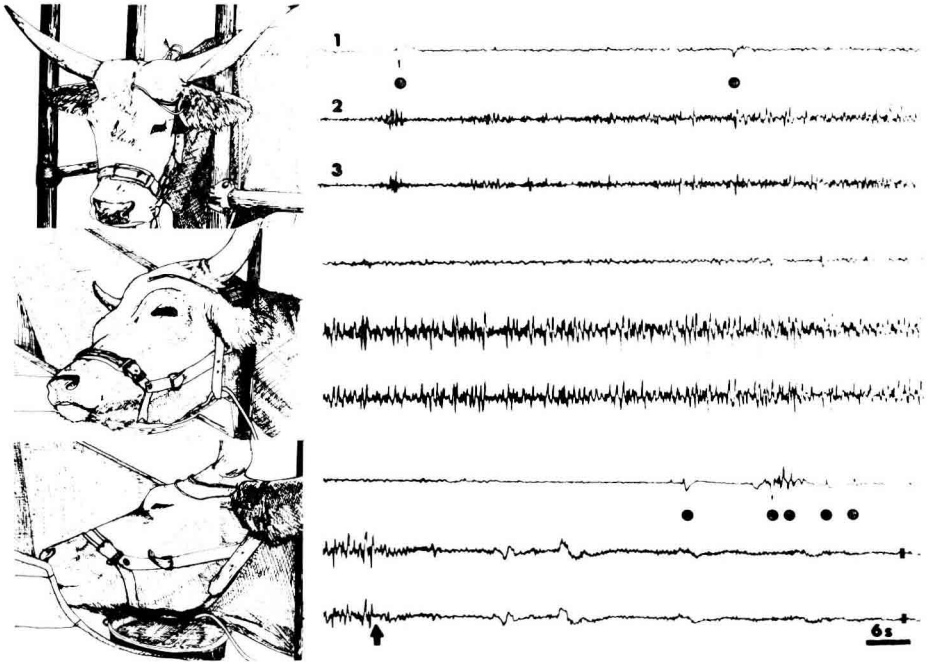


FIG. 4. — Aspects comportementaux et électrocorticographiques des deux états de sommeil chez la Vache.

Figurant de gauche à droite, le port de tête (dessins d'après photographies) et l'électrocorticogramme concomitant au cours de l'endormissement (enregistrement supérieur) durant l'état de sommeil lent (enregistrement moyen) et au début d'une phase de sommeil paradoxal indiqué par la flèche (enregistrement inférieur).

En 1, les mouvements oculaires sont signalés par des cercles noirs ;

En 2 et 3, les électrocorticogrammes frontal et pariétal sont enregistrés à la vitesse de 2,5 mm/s.

Étalonnage : six secondes et 50 microvolts

La durée totale du stade III par nyctémère n'excède guère 3 h 20 mn soit 12,5 p. 100, dont plus de 2 h. durant la nuit. Par contre, le stade II, correspondant à la présence concomitante de fuseaux et d'ondes lentes n'évoluant pas vers le stade ondes lentes à l'état pur, est relativement abondant. Sa durée totale atteint 7 h. 30 mn, soit près de 30 p. 100 par nyctémère, dont près de 5 h pendant la nuit.

b) Cycles de sommeil.

Une organisation des phases de repos « en cycles de sommeil » possédant une structure temporelle régulière : SL → SP → Éveil, se retrouve chez la Vache, généralement à deux reprises durant la période nocturne. La première commence vers 22 heures ;

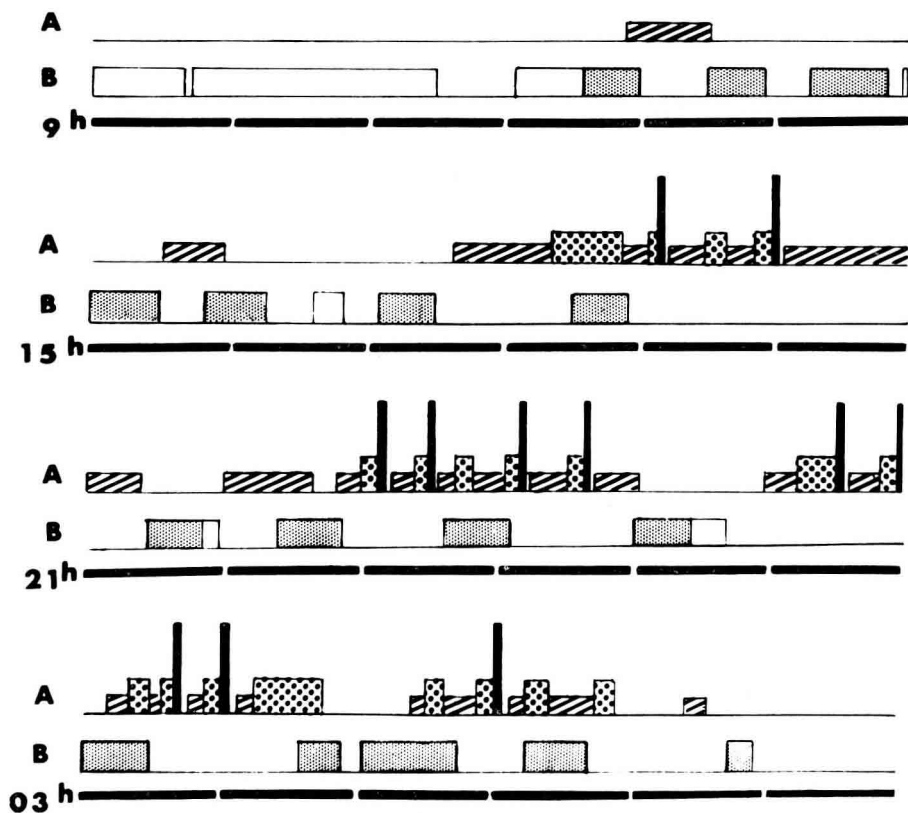
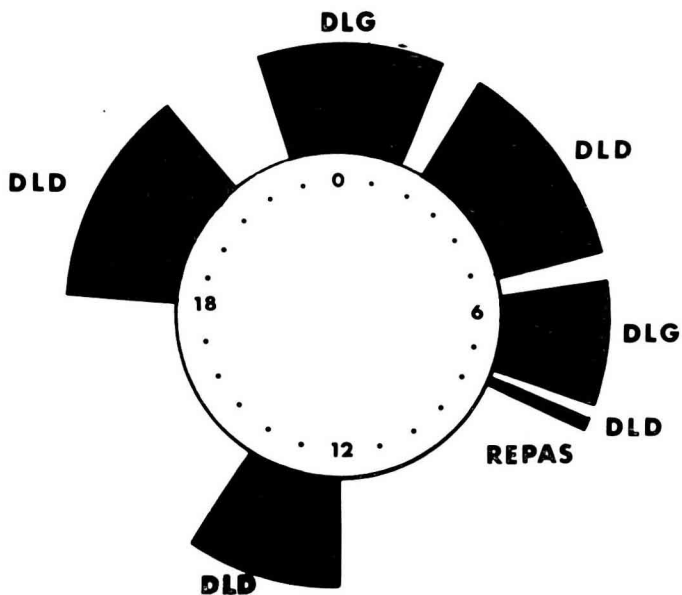


FIG. 5. — Répartition nyctémérale des périodes de décubitus et alternance veille-sommeil (régime foin long).

En haut, périodes de décubitus ; DLD et DLG = décubitus latéralisé à droite ou à gauche.

En bas, répartition en 4 périodes de 6 heures pour la ligne A des états de somnolence (hachuré), de sommeil à ondes lentes (pointillé) et de sommeil paradoxal (colonne noire). La ligne B est relative au comportement alimentaire : périodes de prise de nourriture en blanc et comportement mérycique en pointillé.

A noter, la coexistence de phases de sommeil à ondes lentes et de rumination (18 h 30, 23 h 30, 3 h 25, 5 h 30, 6 h 10), ainsi que la prise de nourriture chez le sujet couché (12 h).

elle comprend 4 à 5 cycles durant lesquels le pourcentage d'éveil est faible (5 à 10 p. 100), et la durée moyenne de chaque cycle (40 mn) est assez stable. La deuxième se situe vers 2 à 3 heures ; la régularité des cycles est moins nette et le pourcentage d'éveil (10-15 p. 100) plus élevé. Le nombre des cycles et leur durée moyenne sont très variables. Cette deuxième période semble moins bien structurée que la première. Elle est généralement la plus touchée lors de perturbations accidentelles intervenant au cours des enregistrements (présence d'un observateur étranger — bruits insolites).

3. *Manifestations végétatives des états de veille et de sommeil*

a) *Motricité digestive.*

Une des caractéristiques essentielles des contractions du rumen chez la Vache recevant du foin long est la remarquable régularité d'apparition, un cycle sur deux, d'une contraction dite secondaire, associée ou non à l'éructation. Au stade II, les contractions lentes et régulières du rumen (40 à 80 s) présentent une parfaite alternance de cycles simples et de cycles complets.

L'état de sommeil à ondes lentes modifie le profil de la motricité du rumen de diverses manières (voir fig. 6 a). L'augmentation de la fréquence des contractions secondaires et l'allongement de la durée des cycles sont les phénomènes le plus fréquemment associés à ce stade de vigilance.

Au cours du sommeil paradoxal, une augmentation de 80 à 150 p. 100 de la durée des cycles n'est pas exceptionnelle. La réaction d'éveil s'accompagne alors de multiples contractions secondaires, qui peuvent se poursuivre durant l'endormissement consécutif (voir fig. 6 b).

b) *Fréquences cardiaque et respiratoire.*

La fréquence cardiaque chez la vache n° 2 éveillée (stades I et II) était comprise entre 52 et 55/mn. Elle diminue au cours du SL, en particulier lorsque le sujet est couché (50/mn). Enfin, au cours du SP, le rythme cardiaque devient irrégulier : de courtes phases de tachycardie alternent avec des périodes de ralentissement maximal (40/mn). Néanmoins, une diminution globale de la fréquence cardiaque de 7 à 10 p. 100 est de règle pendant ce stade. L'accélération des battements cardiaques lors de l'éveil consécutif atteint 22 à 28 p. 100.

La respiration, d'irrégulière au stade I (fréquence : 18 à 30/mn), devient lente et profonde aux stades II et III (20/mn). Des pauses inspiratoires, suivies de mouvements respiratoires rapides et superficiels, interrompent souvent la respiration à la fois ample et lente (10/mn) qui s'installe au cours des phases de SP (voir fig. 6 c).

4. *Effets liés à la structure physique des aliments*

a) *États de veille et de sommeil.*

Chez le même animal recevant depuis 10 jours un seul repas de foin condensé, la durée du décubitus n'excède pas 40 p. 100 du nycthémère (nombre d'observations = 7).

Sur le plan ECoG, le pourcentage des différents stades de vigilance entre 20 et 8 heures (8,8 p. 100 de somnolence, 37,2 p. 100 de sommeil à ondes lentes et 4 p. 100

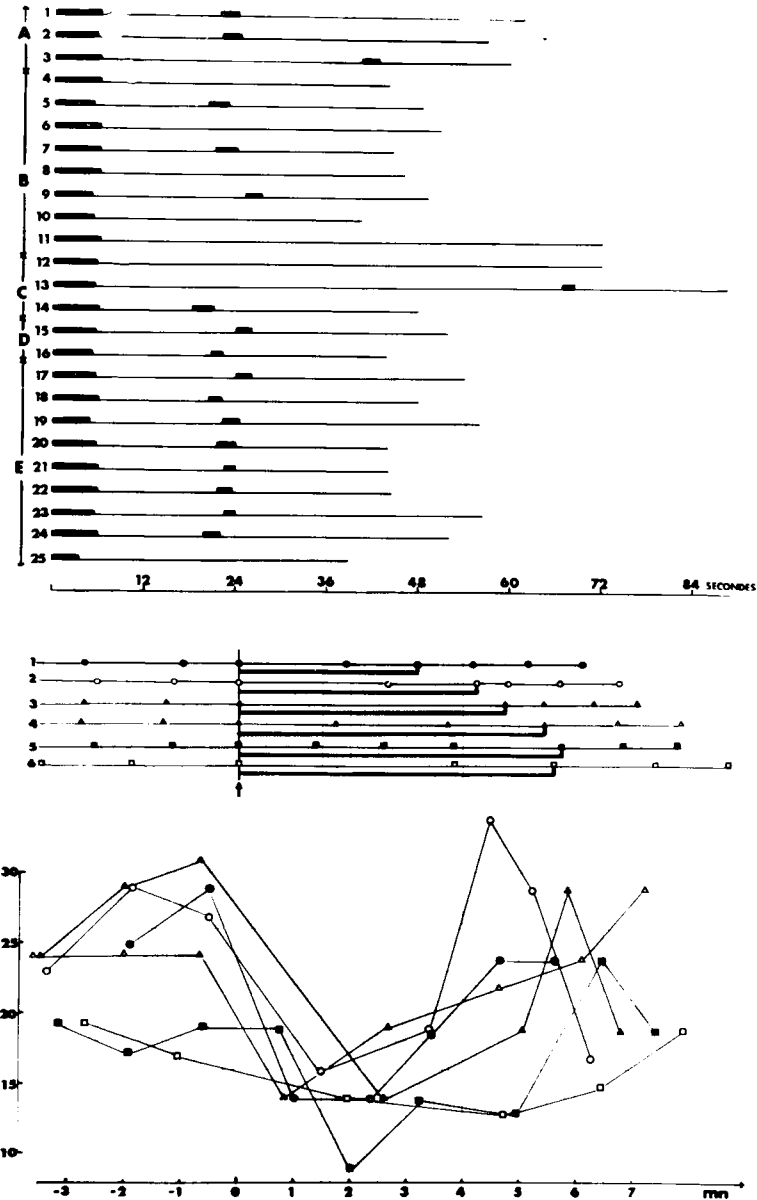


FIG. 6. — Motricité du rumen, fréquence respiratoire et états de sommeil (régime foin long).

En haut, représentation schématique de la durée (en secondes) et de la répartition des contractions primaires et secondaires de 25 cycles successifs du rumen chez le sujet passant de l'état d'éveil (A) à celui de sommeil à ondes lentes (B), puis de sommeil paradoxal (C), suivi d'éveil (D) et de sommeil à ondes lentes (E).

On remarquera l'existence de plusieurs contractions simples (10-11-12) au cours du sommeil paradoxal et les multiples contractions secondaires (14 à 24) qui lui font suite. La base de temps est exprimée en secondes.

En bas, sont figurées, pour six phases de sommeil paradoxal désignées par des chiffres (1 à 6) et des signes distinctifs (cercles, triangles et carrés creux ou pleins), d'une part — la durée du cycle moteur en minutes (le temps zéro, indiqué par une flèche, correspond au début d'une phase de SP), d'autre part, la diminution de la fréquence respiratoire.

de sommeil paradoxal) indique une augmentation sensible de la durée de SL au détriment du stade intermédiaire fuseaux-ondes lentes.

L'examen des « cycles de sommeil » confirme cette donnée. Pour une durée de perte de vigilance nocturne de 46 p. 100 pour le foin condensé, *versus* 62 p. 100 pour le foin long, la proportion des phases mixtes de fuseaux-ondes lentes est cinq fois

TABLEAU I

Données quantitatives sur les états de vigilance et de sommeil de la Vache en fonction de l'état physique de la ration

Stades de vigilance		Ration			
		Foin long		Foin condensé	
		en mn	en p. 100	en mn	en p. 100
I	<i>Ondes rapides (Éveil)</i>				
	Jour (8 à 20 h)	520	72,2	536	74,4
	Nuit (20 à 8 h)	266	36,9	359	49,8
II	<i>Fuseaux et ondes lentes</i>				
	Jour (8 à 20 h)	145	20,14	100	13,8
	Nuit (20 à 8 h)	308	42,7	64	8,8
III	<i>Ondes lentes (SL)</i>				
	Jour (8 à 20 h)	52	7,2	84	11,6
	Nuit (20 à 8 h)	135	18,7	268	37,2
IV	<i>Ondes rapides (SP)</i>				
	Jour (8 à 20 h)	3	0,4	—	—
	Nuit (20 à 8 h)	33	4,5	29	4,0

moins élevée. Un tel phénomène implique une réduction importante de l'état de somnolence (82 p. 100) liée au broyage de la ration.

L'observation, durant trois nuits consécutives, des caractéristiques du SP en fonction de l'état physique de la ration, révèle l'absence de toute variation significative d'un nycthémère à l'autre quant à la durée globale et au nombre de phases de SP. Le pourcentage moyen de la durée de chacun des stades de SP est compris entre 0,48 et 0,58 ; leur durée dans le cas d'une ration de foin condensé est maximale, mais non significativement différente dans les conditions expérimentales précitées.

La réaction d'éveil qui termine une phase de SP avant un nouveau cycle, est généralement courte : 13 à 17 secondes. Dans le cas où le sujet se relève pour un changement de position avec miction et/ou défécation, l'état de veille peut se prolonger durant plus d'une heure.

b) *Manifestations végétatives.*

L'analyse de 20 couples de données relatives à la fréquence cardiaque met en évidence, dans le cas de foin condensé, un ralentissement cardiaque de 7 à 8 p. 100 (49 par mn au lieu de 53) au cours des phases de SP, suivi d'une tachycardie de 23 à

26 p. 100 durant l'éveil (61 à 63/mn au lieu de 49). Ces données ne sont pas significativement différentes de celles obtenues dans le cas de foin long.

La fréquence respiratoire n'est pas davantage modifiée par la structure physique des aliments.

TABLEAU 2

Durée globale et moyenne des phases de sommeil paradoxal survenues au cours de trois enregistrements consécutifs de 20 h à 8 h chez une même vache en fonction de l'état physique de la ration

Chronologie des enregistrements	Caractéristiques étudiées	Foin long	Foin condensé
1 (20 h à 8 h)	Nombre de phases de SP	41	8
	Temps global de SP (de 20 à 8 h)	35 mn 23	30 mn 40
	Durée moyenne des phases de SP	3 mn 13	3 mn 50
	Durée de l'éveil après les phases de SP ..	16 s	14 s
2 (20 h à 8 h)	Nombre de phases de SP	40	10
	Temps global de SP (de 20 à 8 h)	32 mn 40	39 mn 10
	Durée moyenne des phases de SP	3 mn 16	3 mn 55
	Durée de l'éveil après les phases de SP ..	15 s	13 s
3 (20 h à 8 h)	Nombre de phases de SP	8	8
	Temps global de SP (de 20 à 8 h)	27 mn 24	33 mn 04
	Durée moyenne des phases de SP	3 mn 28	4 mn 08
	Durée de l'éveil après les phases de SP ..	17 s	15 s

Par contre, l'hypomotilité gastrique est classique dans le cas de la distribution d'un foin condensé. Elle se traduit par un allongement de la durée des cycles moteurs du rumen (45 à 90 s) et une diminution de la force, ainsi que de la durée de chaque contraction primaire ou secondaire (voir fig. 7). Dans ces conditions, la durée d'un cycle peut atteindre 180 à 240 s au cours d'une phase de SP. En outre, l'apparition de nombreuses contractions secondaires, c'est-à-dire la rupture de l'alternance cycle simple-cycle double, est la règle pour toute variation importante du niveau de vigilance. Ce phénomène, déjà observé au régime foin long, est plus accusé dans le cas d'un régime de foin condensé.

c) Influence de la rumination.

Le morcellement du sommeil par les nombreuses périodes de rumination (28,0 ± 4,1 p. 100 par nyctémère, dont 18 p. 100 entre 20 heures et 8 heures) n'est qu'apparent. La rumination constitue un épiphénomène qui n'entrave pas la synchronisation corticale. Au cours d'une période de rumination prolongée, survenant chez le sujet initialement au repos, l'apparition de fuseaux, puis d'ondes lentes, est banale (voir fig. 8). Par contre, l'absence quasi totale de rumination, dans le cas d'un broyage de la ration, s'accompagne d'une augmentation de la durée de sommeil à ondes lentes.

La mastication mérycique n'est pas moins rapide au cours du sommeil à ondes lentes qu'au cours du repos psycho-sensoriel, malgré l'allongement de la durée du cycle moteur des pré-estomacs ; l'analyse de 80 couples de données ne fait apparaître

aucune différence significative entre les valeurs suivantes : $73,5 \pm 4,1$ coups de mâchoires pour un cycle de $66,5 \pm 2,3$ s chez le sujet en sommeil à ondes lentes, au lieu de $65,5 \pm 3,1$ mouvements de mastication pour un cycle de $57,4 \pm 4,6$ chez le sujet éveillé. L'intervalle séparant deux coups de mâchoires est compris entre 0,60 et 0,81 s.

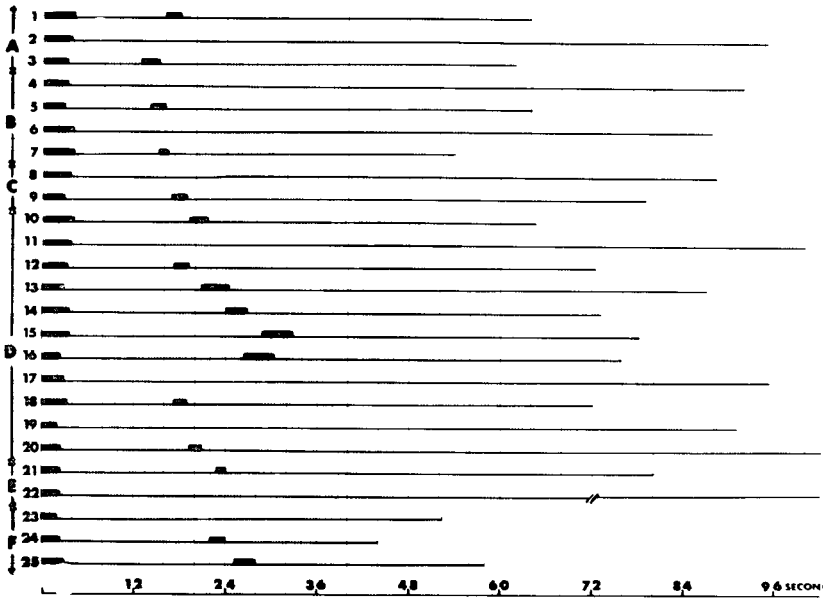


FIG. 7. — *Motricité du rumen et états de sommeil (régime foin condensé).*

Les contractions simples (2-4-6-8) sont régulièrement alternées avec les contractions doubles (1-3-5-7) au stade d'éveil (A), de sommeil lent (B) et de sommeil paradoxal (C).

Au cours d'une longue phase de sommeil lent (D), la succession de plusieurs cycles de contractions doubles (12-13-14-15-16) n'est pas exceptionnelle.

Au cours de la phase de sommeil paradoxal (E), suivie d'éveil (F), la durée d'un cycle de contractions atteint 226 secondes (22).

On remarquera que la durée moyenne des cycles est très élevée par rapport à celle enregistrée dans le cas d'un régime foin long.

Le caractère surajouté de la rumination est encore démontré par la non-interruption d'une phase de sommeil à ondes lentes au cours de la mise en jeu de la série de réflexes qu'exige la réjection du bol alimentaire. Dans ce cas, la rumination complique évidemment l'individualisation, sur le plan comportemental, de l'état de sommeil ; seul, l'examen de l'électrocorticogramme montre que la rumination coïncide avec le stade III, caractérisé par des ondes lentes et correspondant à un état de sommeil typique.

5. Effets liés à la privation de sommeil paradoxal

La suppression sélective du SP chez la Vache recevant un régime mixte ($23,4 \pm 4,2$ p. 100 de rumination) ou à jeun depuis 24 heures, ($11,7 \pm 2,4$ p. 100 de rumination) relève d'une impossibilité de décubitus pendant une période de 36 heures, qui prend fin à 18 heures. Dans tous les cas, la durée des états de sommeil a été accrue de 40 à 80 p. 100 pour SL, et de 104 à 108 p. 100 pour SP. Les phases de SP compren-

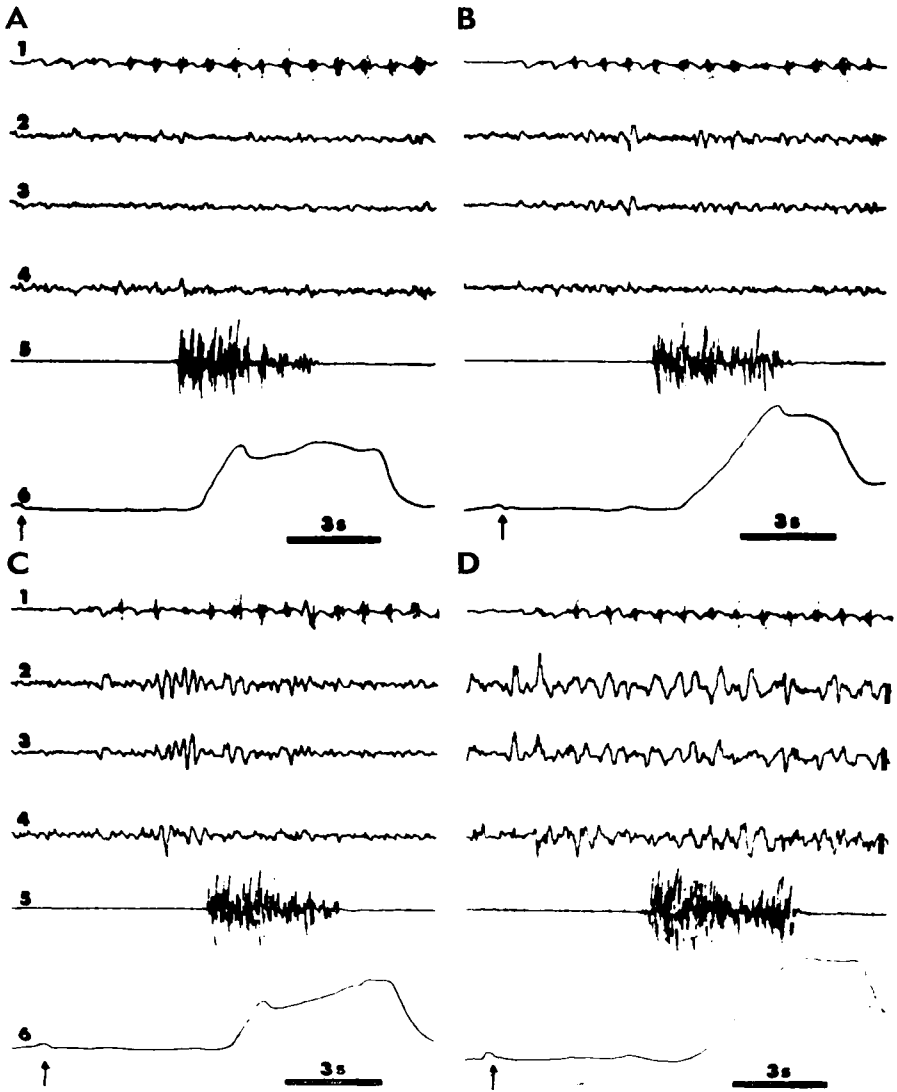


FIG. 8. — Cycles méryciques au cours de la perte de vigilance

En 1, électromyogramme du muscle masséter ; en 2, 3 et 4, électrocorticogramme du rumen.

Les flèches indiquent le moment de la régurgitation par rapport aux mouvements de mastication mérycique. En A : veille ; en B : repos psycho-sensoriel ; en C : sommolence ; en D : sommeil à ondes lentes.

A noter que la désynchronisation observée en C et D est liée à la régurgitation. Elle disparaît totalement au bout de quelques secondes.

Étalonnage : 3 secondes et 50 microvolts

nent 18 périodes totalisant 9,2 p. 100 à 9,4 p. 100, de 18 heures à 8 heures, au lieu des 8 à 11 périodes totalisant 4,5 p. 100 chez le sujet normal, de 20 heures à 8 heures.

Les phases de SL sont régulièrement réparties et totalisent de 33,5 à 48,9 p. 100 de la durée des enregistrements au lieu de 20 à 23 p. 100 chez le sujet normal. Elles s'accompagnent d'un retour progressif à des valeurs normales de la fréquence cardiaque, dont l'élévation (+ 10 p. 100) à la suite d'une privation de sommeil est constante.

TABLEAU 3

Modifications comportementales et électrocorticographiques liées à la privation de sommeil (36 h), associée ou non au jeûne (24 h) chez la vache recevant un régime mixte

	Valeurs-témoins	Après privation seule	Après privation et jeûne
Durée de décubitus en p. 100 par 24 h	58,7	51,3 (- 12,6 %)	47,9 (- 18,3 %)
Fuseaux et ondes lentes en p. 100 de 18 h à 8 h	32,7	21,5 (- 34,6 %)	29,1 (- 11,0 %)
Ondes lentes en p. 100 de 18 h à 8 h	23,6	33,5 (+ 40,9 %)	48,9 (+ 84,0 %)
Sommeil paradoxal en p. 100 de 18 h à 8 h	4,5	9,2 (+ 104,4 %)	9,4 (+ 108,8 %)

La mastication mérycique associée à l'état de SL devient quelquefois extrêmement lente ; l'intervalle séparant deux coups de mâchoires peut atteindre 1,6 s ; chez le sujet à jeun, la mastication à vide a été également observée avec la même lenteur.

La répartition des phases de SP, relativement régulière, fait apparaître, à plusieurs reprises, des cycles de sommeil très courts de 20 mn (voir fig. 9). Par contre, la durée individuelle de chaque phase de SP est très variable.

Comme chez le sujet normal, les états de SP s'accompagnent chaque fois d'un ralentissement considérable de la motricité du rumen. La figure 10, relative à ce phénomène, met en évidence, d'une part, l'allongement important de deux cycles simples, d'autre part, l'apparition de multiples cycles doubles dès la fin de la phase de SP et au cours du rendormissement. Ce phénomène correspond à un véritable rebondissement autorisant, dès que le sujet a repris une position normale, de fréquentes éructations.

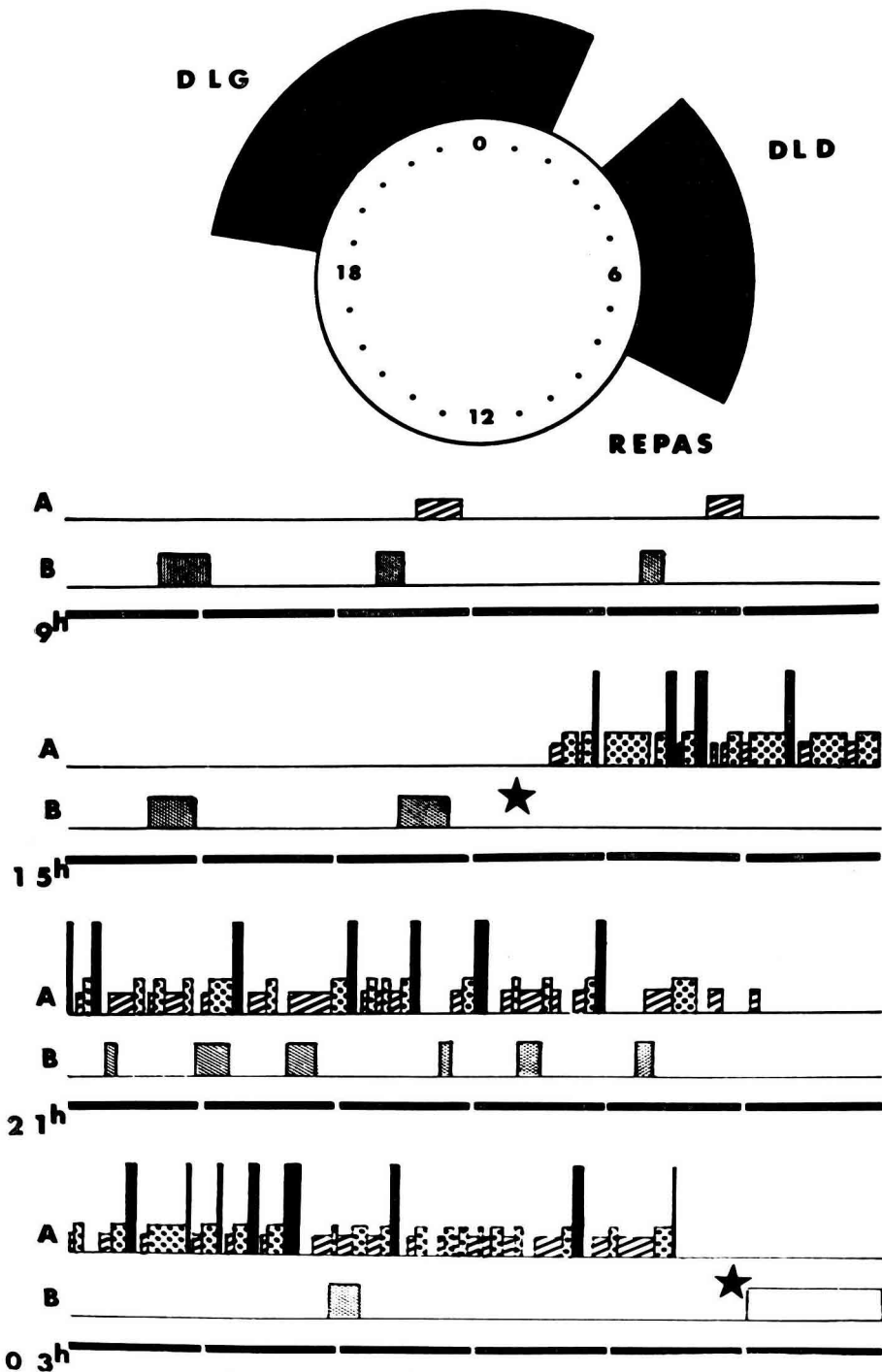


FIG. 9. — États de sommeil après absence de décubitus depuis 36 heures chez la Vache à jeun durant 24 heures

En haut, deux phases de décubitus occupent la quasi-totalité de la période nocturne.
 En bas — ligne A, — répartition des états de somnolence (hachuré), de sommeil à ondes lentes (pointillé) et de sommeil paradoxal (col. noire). Les périodes de rumination sont figurées — ligne B — en pointillé, la prise de nourriture en blanc.

Les astérisques indiquent le moment où l'animal peut se coucher (18 h) et celui où il reçoit son repas (8 h 10).

Noter la brièveté des cycles de sommeil vers 19 h 30, 3 h 50, 4 h 30, ainsi que la répartition des états de sommeil en deux périodes, l'une avant 1 h, l'autre après 3 h.

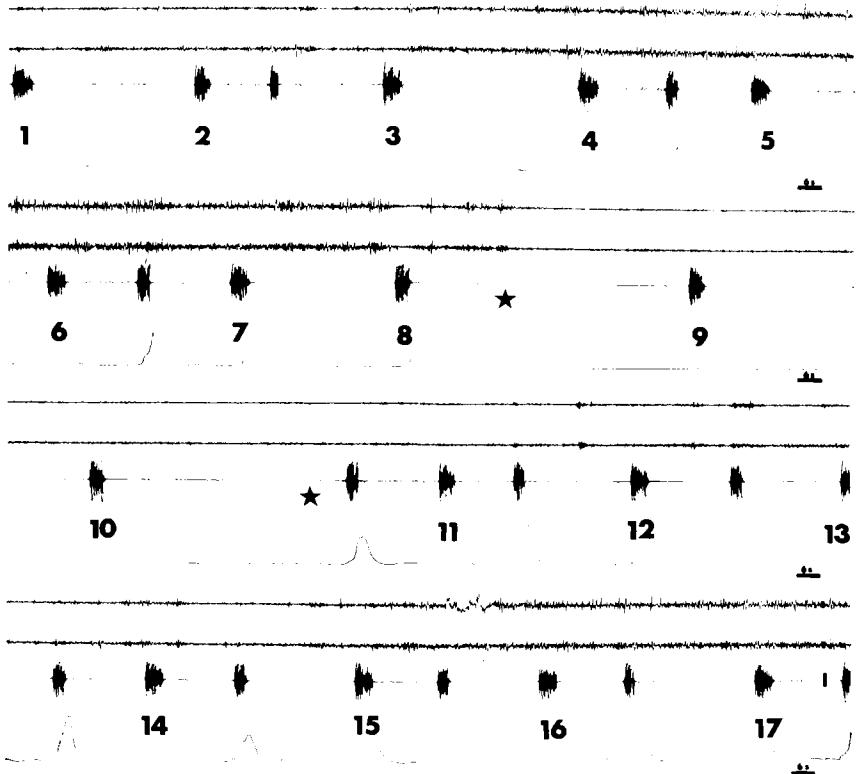


FIG. 10. — Motricité du rumen au cours d'une phase de sommeil paradoxal

En 1 et 2, électrocorticogrammes pariétal et occipital ; en 3 et 4, électromyogramme et mécanogramme du rumen ; les astérisques indiquent le début et la fin de la phase de sommeil paradoxal.

Les contractions simples (1-3-5-7) sont régulièrement alternées avec des contractions doubles (2-5-6) suivies de l'endormissement. L'allongement de l'intervalle des contractions (8-9-10), au cours du sommeil paradoxal, est suivi d'un phénomène de rebondissement avec une série de contractions rapides (11 à 17). On remarquera que les contractions successives 8 et 9 sont simples et que les contractions 11-12-13-14-16 et 17 sont doubles.

Étalonnage : 6 secondes 50 microvolts

DISCUSSION

I. L'analyse polygraphique et comportementale des états de veille et de sommeil permet de définir sans ambiguïté l'existence chez la Vache, comme chez la Brebis ou la Chèvre (RUCKEBUSCH, 1962 a, KLEMM, 1966), de l'état de sommeil paradoxal caractérisé par des déplacements auriculaires, des mouvements rapides des yeux et des clonies faciales chez un sujet dont le relâchement postural est très complet. Il réalise une véritable « absence » vis-à-vis de l'environnement durant 4 à 5 p. 100 de chaque nuit. La durée globale de cet état de sommeil paradoxal par nyctémère est indépendante du régime alimentaire et augmente de plus de 100 p. 100 après une privation sélective de 36 heures. Dans ce cas, la durée relative de chaque phase de SP reste voisine de 0,48 à 0,58 p. 100 c'est-à-dire que le besoin de dormir se traduit plus

par l'augmentation du nombre des phases de SP que par l'accroissement de leur durée individuelle (3 à 4 mn). Il est à remarquer enfin, que la commande rythmique d'origine bulbaire de la motricité gastrique n'exclut nullement l'existence du sommeil paradoxal chez les bovins ; tout au plus peut-on admettre une interférence possible vis-à-vis de la brièveté des phases de SP.

2. *Le ralentissement de la fréquence des contractions du rumen* représente le concomitant somato-végétatif majeur de l'état de SP. Il s'agit, en réalité, d'un allongement de la durée du cycle moteur des pré-estomacs, puisque l'électromyogramme et le mécanogramme permettent aisément l'identification de la nature primaire et secondaire des contractions du rumen (voir fig. 6 et 10).

— Le rythme respiratoire est irrégulier en raison des pauses inspiratoires et des mouvements superficiels rapides qui accompagnent l'état de SP ; mais la fréquence moyenne pour l'ensemble d'une période de désynchronisation corticale et de la réaction d'éveil qui lui fait suite, reste voisine de celle du SL.

— La même constatation peut être faite pour le nombre de battements cardiaques. La bradycardie observée au cours du SP est compensée par une brève, mais forte, tachycardie (23 à 26 p. 100) à la fin de cette période. Les mouvements permettant le retour à une position moins latéralisée ne sont qu'en partie responsables de ce phénomène ; la tachycardie, synchrone de la réaction d'éveil, s'observe aussi chez le sujet qui ne modifie pratiquement pas sa position, c'est-à-dire en l'absence de tout effort physique.

Les données qui précèdent (hypomotilité gastrique et pauses respiratoires) sont proches de celles décrites par BALCH. Il est vraisemblable que les 30 mn signalées par l'auteur correspondent à des phases de SP, pour lesquelles les mouvements des yeux et ceux des oreilles n'ont pas été relevés ou observés.

3. Le pourcentage de *sommeil à ondes lentes* est accru chez la Vache recevant du foin condensé, comme si la rumination et/ou la présence de fourrages grossiers facilitaient le maintien de la vigilance au stade II. Ce phénomène se traduit, sur le plan comportemental, par la rareté des phases de somnolence lorsque la ration est condensée. Il est en tous points analogue à celui déjà observé chez les ovins (RUCKEBUSCH et MARQUET, 1964). Le pourcentage de SL est augmenté de 40 p. 100 après 36 heures de maintien en station quadrupédale ; il est probable que cette valeur serait dépassée dans le cas où l'on éviterait, en outre, toute possibilité de sommeil lent chez l'animal debout. L'association d'une diète modérée (24 h) potentialise cet effet (80 p. 100).

Il est difficile, en l'état actuel des connaissances, de préciser l'importance respective des facteurs responsables : carence énergétique et réduction des phénomènes mécaniques de la digestion.

4. L'absence quasi totale de *rumination* ne modifie pas, ainsi que cela a été démontré chez la Brebis (BELL et ITABISASHI, 1969), la durée globale des stades II, III et IV de perte de vigilance. Il n'en est pas de même pour leurs proportions respectives. Le comportement mérycique, de par les actes mécaniques qu'il nécessite, s'accompagne plutôt de somnolence que de SL. Une somnolence plus importante chez le sujet recevant du foin long, *versus* foin condensé, semble le confirmer.

Toutefois, l'examen des figures 5 et 9 montre que la rumination survient à tous

les stades de vigilance, hormis le stade IV. Il confirme en particulier l'existence d'authentiques périodes de rumination au stade III, c'est-à-dire en présence uniquement d'ondes lentes, lesquelles caractérisent, chez tous les mammifères étudiés l'état de sommeil comportemental. On peut se demander alors si l'on est en droit de considérer ce phénomène comme un état de sommeil vrai, et en particulier, s'il ne s'agit pas d'un état différent qui n'aurait en commun avec le sommeil à ondes lentes que l'aspect électrocorticographique.

La perte de vigilance est incontestablement très progressive chez les ruminants et la mise en jeu des réflexes intervenant dans la rumination semble capable de prolonger le stade de somnolence au détriment du SL. Mais, inversement, le passage de l'éveil à la somnolence est toujours rapide chez l'animal qui se met à ruminer, comme si la méthodique et monotone mastication mérycique facilitait la synchronisation corticale. Ceci explique le pourcentage élevé de somnolence diurne (20 p. 100 au lieu de 13 p. 100) lorsque la durée de rumination est importante. L'idée d'un sommeil réel au cours de la rumination ne semble donc pas pouvoir être écartée, d'autant que les phénomènes méryciques sont essentiellement réflexes et que la synchronisation corticale reste uniforme au cours d'une période de rumination.

Il est probable que le besoin de dormir et la nécessité de ruminer ne puissent s'exclure lors d'une forte motivation. La dissociation du comportement et de l'aspect ICoG n'est pas moins surprenante que celle de l'état de SL chez un sujet debout.

5. *Des correspondances valables* dans la définition des états de vigilance et de repos chez d'autres espèces autorisent la confrontation des résultats obtenus chez la femelle bovine avec ceux connus chez les ovins, carnivores, omnivores et rongeurs.

Le pourcentage de SP nyctéméral (2 à 3 p. 100) est analogue à celui du Mouton (3 p. 100) ; il est inférieur à celui des carnivores (10 à 15 p. 100), des omnivores (Homme : 6 à 9 p. 100 — Porc : 8 à 9 p. 100) et des rongeurs (Rat : 7,6 p. 100 — Cobaye : 3,9 p. 100).

Par rapport au sommeil total (SL + SP), le pourcentage de SP est voisin de 17,4 chez la Vache. Cette valeur est supérieure à celle des ovins (6,6 p. 100) ; elle se rapproche de celle des rongeurs (13,5 p. 100 chez le Rat et le Cobaye, selon PELLET et BÉRAUD, 1967) et surtout des omnivores (18 p. 100 chez le Porc selon RUCKEBUSCH et MOREL, 1968) ; elle est inférieure à celle des carnivores (20 p. 100 chez le Chat selon DELORME et al., 1964).

Quant à la durée du cycle de sommeil, elle est d'autant plus courte, selon WEISS et ROLDAN (1964), que le métabolisme de l'espèce est plus élevé. Voisine de 40 à 60 mn chez la Vache, dont le métabolisme du repos est évalué à 35 kcal/kg/jour, la durée du cycle est de 20 mn chez le Porc, pour lequel le métabolisme de base est environ deux fois plus élevé (70 kcal/kg/jour, selon ALTMAN et DITTMER, 1968).

6. *La privation de sommeil* réalisée en régime mixte ou à jeun, concerne essentiellement le SP, puisque la Vache, comme les ovins, présente facilement des ondes corticales lentes en position debout. L'impossibilité de décubitus n'empêche nullement, dans ces conditions, l'apparition du SL. Il est tentant, dès lors, d'admettre que l'augmentation du nombre et de la durée globale des périodes de SP correspond à un *besoin fondamental de récupération* pour l'animal. Les valeurs relevées chez le sujet, qu'il soit à jeun ou non, montrent que l'augmentation n'est pas limitée.

Le « besoin de dormir », après privation sélective des phases paradoxales (SP),

se traduit par une augmentation de la durée des deux états de sommeil (SP et SL). La réduction de la tachycardie liée à la privation globale de sommeil est progressive au fur et à mesure que le sommeil se prolonge. Ce résultat est analogue aux données obtenues au cours d'expériences similaires faites chez le Chat ou le Lapin. L'extrême densité des phases de SP, dès que l'animal peut se coucher, évoque, du reste, chez la Vache comme chez les autres espèces, un phénomène de rebondissement (JOUVET, 1967). L'hypothèse explicative de la perte de vigilance en tant que comportement instinctif, dans lequel l'état de somnolence correspondrait à une sorte de motivation et les états de sommeil à une série d'actes consommatoires (MORUZZI, 1969), est particulièrement attrayante pour expliciter les résultats obtenus.

CONCLUSIONS

L'étude concomitante du comportement et de l'activité électrocorticographique de la femelle bovine adulte, durant la totalité du nyctémère, montre l'existence des divers stades de vigilance décrits chez les autres mammifères. Elle permet d'individualiser nettement les deux états de sommeil : le *sommeil à ondes lentes*, avec occlusion palpébrale partielle chez le sujet debout ou couché, et le *sommeil paradoxal*, avec clonies faciales et mouvements oculaires.

Un allongement considérable de la durée du cycle moteur des pré-estomacs, une irrégularité cardiaque et respiratoire, ainsi qu'un effondrement postural complet sont de règle durant les 8 à 10 phases de sommeil paradoxal qui surviennent chaque nuit.

La privation sélective de l'état de sommeil paradoxal par l'impossibilité de décubitus est suivie d'une récupération complète dès que l'animal peut se coucher.

Le développement anatomo-fonctionnel du complexe gastrique et la nécessité de ruminer n'excluent en aucune manière la possibilité de sommeil chez la Vache. La rumination, quel que soit le stade de vigilance et hormis l'état de sommeil paradoxal, apparaît comme un épiphénomène incapable de s'opposer au « besoin de dormir ».

Reçu pour publication en novembre 1969.

SUMMARY

A POLYGRAPHIC AND BEHAVIOURAL STUDY OF THE STATES OF WAKEFULNESS AND SLEEP IN THE COW (*BOS TAURUS*)

The relative states of wakefulness and sleep have been examined in the cow over periods of twenty-four hours and under different feeding regimens. By means of a polygraph simultaneous and continuous records have been made of the EEG and the events of the stomach, heart and respiration.

Paradoxical sleep, already known to occur in small ruminants, has been demonstrated in the cow. The cow shows the well known syndrome of bodily relaxation but with rapid movement of the eyes and ears, clonic contractions of the face muscles, and by leg movements. The duration of paradoxical sleep occurs during only 5 p. 100 of a twenty-four hours cycle and is unaffected by

variation in food intake, but the period can be doubled if the animal is prevented from lying down for 36 hours. During paradoxical sleep in the cow ruminal contractions are reduced and respiration and heart rate is also reduced.

The EEG of the cow is only slightly affected by the nature of the food intake for example if rumination is reduced then periods of slow waves are reduced in the EEG.

The possible relationship of the various physiological states of the cow as shown by polygraphic recording is briefly discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALTMAN P. L., DITTMER D. S., 1968. Metabolism. *Biological Handbooks of the Fed. amer. Soc. exp. Biol.* Bethesda Ma.
- BALCH C. C., 1955. Sleep in ruminants. *Nature*, **175**, 940-941.
- BELL F. R., 1960. The electroencephalogram of goats during somnolence and rumination. *Anim. Behav.*, **8**, 39-42.
- BELL F. R., ITABISASHI T., 1970. The relationship of the electroencephalogram of sheep to the state of rumination. *J. Physiol.*, G.-B., (in press).
- DELORME F., VIMONT P., JOUVET D., 1964. Étude statistique des cycles veille-sommeil chez le Chat. *C. R. Soc. Biol.*, **58**, 2218-2230.
- JOUVET D., VALATX J. L., 1962. Étude polygraphique du sommeil chez l'agneau. *C. R. Soc. Biol.*, **156**, 1411-1414.
- JOUVET M., 1967. Neurophysiology of the states of sleep. *Physiol. Reviews*, **47** (2), 117-177.
- KLEMM W. R., 1966. Sleep and paradoxical sleep in ruminants. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, U.S.A., **121**, 635-638.
- MORUZZI G., 1969. Sleep and instinctive behavior. *Arch. ital. Biol.*, **107**, 175-216.
- MUNRO J., 1957. Sleep in sheep. *Proc. br. Soc. Anim. Prod.*, **71**, 75.
- PELLET J., BÉRAUD G., 1970. Organisation nyctémérale de la veille et du sommeil chez le Cobaye (*Cavia porcellus*). Comparaisons interspécifiques avec le Rat et le Chat. *Physiol. Behav.*, **2**, 131-137.
- RUCKEBUSCH Y., 1962 a. Activité corticale au cours du sommeil chez la Chèvre. *C. R. Soc. Biol.*, **156**, 867-871. b : Évolution post-natale du sommeil chez les Ruminants. *C. R. Soc. Biol.*, **156**, 1869-1873.
- RUCKEBUSCH Y., GRIVEL M.-L., SANTINI R., 1968. Technique de dérivation chronique de l'activité électrique et mécanique du tractus digestif chez l'animal éveillé. *Bull. Soc. Sci. Vet. Med. Comp.*, Lyon, **70**, 337.
- RUCKEBUSCH Y., MARQUET J. P., 1964. État physique des aliments et niveau de vigilance chez les Ruminants. *J. Physiol.*, Paris, **56**, 438-439.
- RUCKEBUSCH Y., MOREL M.-T., 1968. Étude polygraphique du sommeil chez le Porc. *C. R. Soc. Biol.*, **162**, (7), 1346-1355.
- TRIBE D. E., 1950. The behaviour of the grazing animal, a critical review of present knowledge. *J. brit. Grassland Soc.*, **5**, 209-224.
- WEISS T., ROLDAN E., 1964. Comparative study of sleep cycles in Rodents. *Experientia*, **20**, 280-283.