

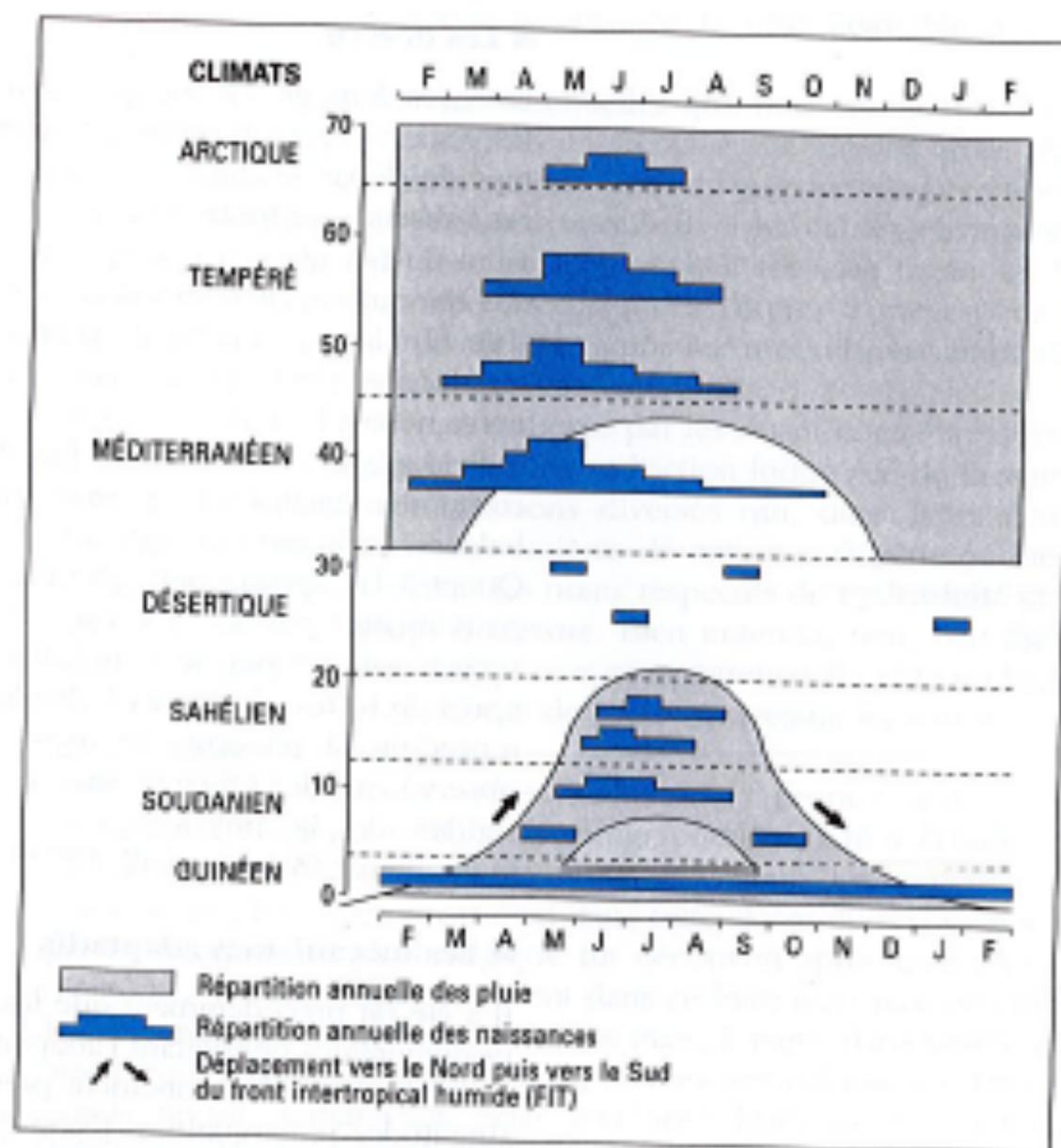
Ch. 3 :

Adaptations saisonnières
et
Rythmes Circannuels

A - Description des rythmes circannuels

- **Environnement fluctue saisonnièrement** dans tous les habitats terrestres :
 - climats polaires et tempérés : fluctuation saisonnière de température, pluviosité, nourriture disponible.
 - exceptions: régions désertiques (variations \pm aléatoires); forêts humides équatoriales (conditions \simeq cstes)
- **Réponses des sp animales / végétales** aux variations annuelles: modifications physiologiques, de leur activité.
- **Cycles / modifications (annuels) rythmiques** portent sur :
 - reproduction : phases d'activité / de repos sexuel
 - préparation (métabolique / comportementale) à **l'hivernation / hibernation**: accumulation de réserves, engraissement, acquisition d'un pelage / plumage d'hiver ; entrée en léthargie hypothermique; recherche d'abri / terrier; diapause, dormance.
 - à la **migration** : engraissement, changement de plumage (en particulier chez jeunes préparant 1ère migration.)
 - **adaptation** des espèces **aux variations saisonnières** de leur environnement.
 - **caractéristique** de cette adaptation : **anticipation** puisque changements précèdent le changement climatique.

Figure 1. La répartition des naissances au cours de l'année en fonction de la latitude et des régimes des précipitations des régions arctiques aux régions équatoriales (longitude de 10° W à 20° E) (d'après E. Fuminier, 1983).



Deux types de questions : (fig1)

- ces fonctionnements rythmiques sont ils seulement **éco-dépendants** / asservis aux variations saisonnières du milieu (facteurs physiques) ou bien **sous le contrôle d'oscillateurs** ?
- **s'il y a oscillateur** : comment y a-t-il **coïncidence** entre les activités physiologique, comportementale ..., et l'époque de l'année la plus favorable à leur accomplissement ?
- Divers organismes n'ont pas répondu par des mécanismes adaptatifs identiques aux mêmes facteurs environnementaux: climat (température), disponibilité des ressources, : réponse adaptative variable d'un groupe zoologique à l'autre, d'une espèce à l'autre:
 - **mécanismes autorythmiques (oscillateurs)**
 - ou/et - **réponse à l'action des faveurs extérieures**
- On distingue deux catégories de facteurs de l'environnement:
 - **facteurs « immédiats » / proximaux** : éléments de l'environnement susceptibles d'intervenir dans la régulation des cycles annuels
 - **facteurs « médiats » / distaux** : la cause véritable de **l'activité cyclique**; facteurs qui ont **exercé une pression sélective au cours de l'évolution**, qui ont conduit à ce qu'une activité physiologique / comportementale donnée se manifeste à une période / saison privilégiée.

NOTA: si **anticipation** → **capacité de s'orienter ds le temps** (liée à la variation des facteurs proximaux)

I – CONTRAINTES MÉTHODOLOGIQUES LIÉES À L'ÉTUDE DES CYCLES CIRCANNUELS

Endogénie des rythmes biologiques saisonniers (↔ internalisation du temps astronomique) :

1: sur Canard domestique (**activité testiculaire**) maintenu ds un envt cst (J. Benoit, 1955).

2: chez plusieurs mammifères (Pengelley et Fisher: 1957, 1963)

Désignation « **circannuel** » succède à « **circannien** » (1967)

1) Quelles conditions constantes ?

- température, hygrométrie, etc ... : OK

- **éclairage ?** LD 12:12 ou LD 14:10 constants ? DD ou LL constants ?

à présent admis : LD maintenue inchangée = constante

2) Etude d'espèces sauvages maintenues en captivité

Rythmes annuels surtout présents chez sp sauvages → effets de la capture , du maintien en captivité sur rythme ?

► qq sp domestiquées ont conservé des rythmes / activités à variation annuelle : hamster doré, furet, vison, ovins, qq oiseaux

↔ pbs de stabulation : espace, coût, ...

3) Quelle durée pour quelle recherche ?

Règle des 3 périodes: pour quantifier la période, l'amplitude, le niveau moyen, ... (statistiquement fondés) :

durée minimale d'étude = 3 X durée de la période étudiée → cycles circannuels : 3 ans

→ Pb1 : environnement technique / technologique **100% fiable durant 3 ans** ... (coût !)

→ Pb2 : **longévité de animaux** testés (petits rongeurs , petits animaux en général: faible longévité)

→ Pb3 : **accoutumance** / acclimatation à la vie en captivité

► **nbre limité d'sp étudiées** : rongeurs hibernants (< 20 sp) ; oiseaux (≈ 15 sp) ; invertébrés + vertébrés ectothermes (qq sp) + plantes.

4) Eviter les repères temporels

Soins, prélèvement biologiques, observations, ... : sans programmation périodique (arythmie)

5) Caractères mesurés

caractères / rythmes (les + souvent) mesurés :

- masse / poids corporel ;
- volume, diamètre testiculaire ;
- hormones (testostérone, oestrogènes) , oestrus ;
- activité locomotrice, rythme veille/sommeil, prise alimentaire et d'eau;
- hibernation ;
- croissance des bois (cervidae)

4) Influence de l'éclairement (cf: lois de Aschoff pour rythmes circadiens)

Très peu d'exs ➤ difficile de conclure.

Ex : Furets élevés \approx 3 ans

- en LL faible (LL = 3 à 5 lux) : mise en évidence du cycle circannuel de l'activité testiculaire
- en DD : le cycle ne se manifeste pas ! ??

5) Synchroniseurs ?

Conclusion :

Un certain nombre de similarités entre rythmes circadiens et rythmes circannuels:

- endogénie
- innéité (hérédité)
- homéostasie thermique
- influence de l'intensité de l'éclairement : \pm (pas généralisable)
- capacité à être entraîné ? Quel *zeitgeber* / entraîneur ?

III – LES SYNCHRONISEURS DES CYCLES CIRCANNUELS

Figure 4. Le rythme circannuel de l'hibernation observé chez *S. lateralis* maintenu 47 mois à la température constante (3 °C). Groupe 1 : animaux aveugles maintenus à l'obscurité. Groupe 2 : animaux élevés en lumière permanente (LL = 500 lux). Groupe 3 : animaux aveugles maintenus en lumière permanente (LL = 500 lux). Groupe 4 : animaux élevés en lumière permanente (LL = 20 lux). Groupe 5 : animaux élevés en photopériode (LD 12 : 12) (L = 200 lux ; D = 0 lux). **A :** Résultats bruts, les traits horizontaux représentent la durée de l'hibernation de chaque animal. **B :** Chaque groupe d'animaux est représenté par un symbole indiquant la date moyenne du début de l'hibernation. La ligne relie les entrées successives en hibernation au cours de l'expérience. Notons que les animaux entrent en hibernation un peu plus tôt chaque année ; l'année subjective, pour chacun d'eux, est donc inférieure à 365 jours 1/4 [d'après E.T. Pengelley et al., 1976 /n Gwinner, 1986].

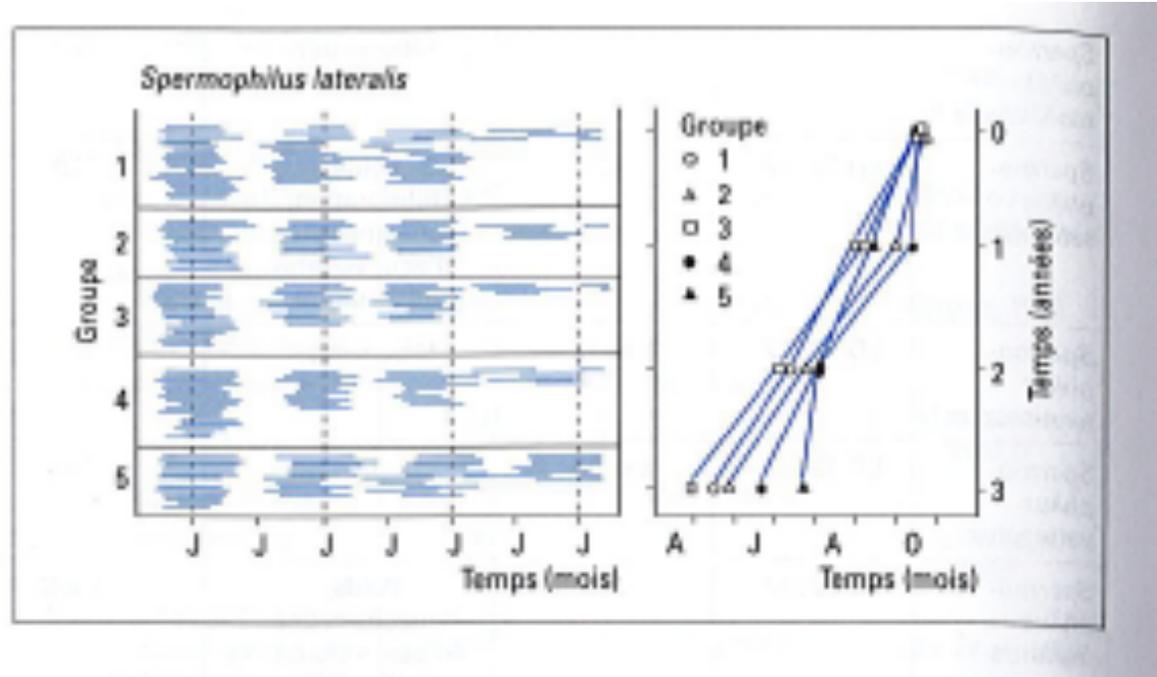


Fig 4 :

Exp chez *Spermophilus lateralis*

Démontre :

- Endogénie
- En « libre cours » :
→ dérive du rythme circannuel
/ rythme astronomique

Effets de ?

- Durée de l'éclairement ?
- Intensité de l'éclairement ?

Conclusion :

Groupe dont le rythme circannuel est le moins affecté (= dérive moindre de La date d'entrée en hibernation) = groupe 5 ▲

► **Influence de l'alternance LD.**

Nota : certaines spp. de Spermophiles sont moins sensibles / + réfractaires que d'autres au zeitgeber « photopériode ».

LES SYNCHRONISEURS DES CYCLES CIRCANNUELS

- Animaux élevés en conditions « hors du temps » : période endogène généralement $\neq 1$ an
→ nécessité de « remise à l'heure » des rythmes circannuels.
- La période des cycles circannuels (adaptative) **peut être entraînée** (raccourcie / allongée) par des **zeitgebers** → période du rythme circannuel = période de l'année astronomique

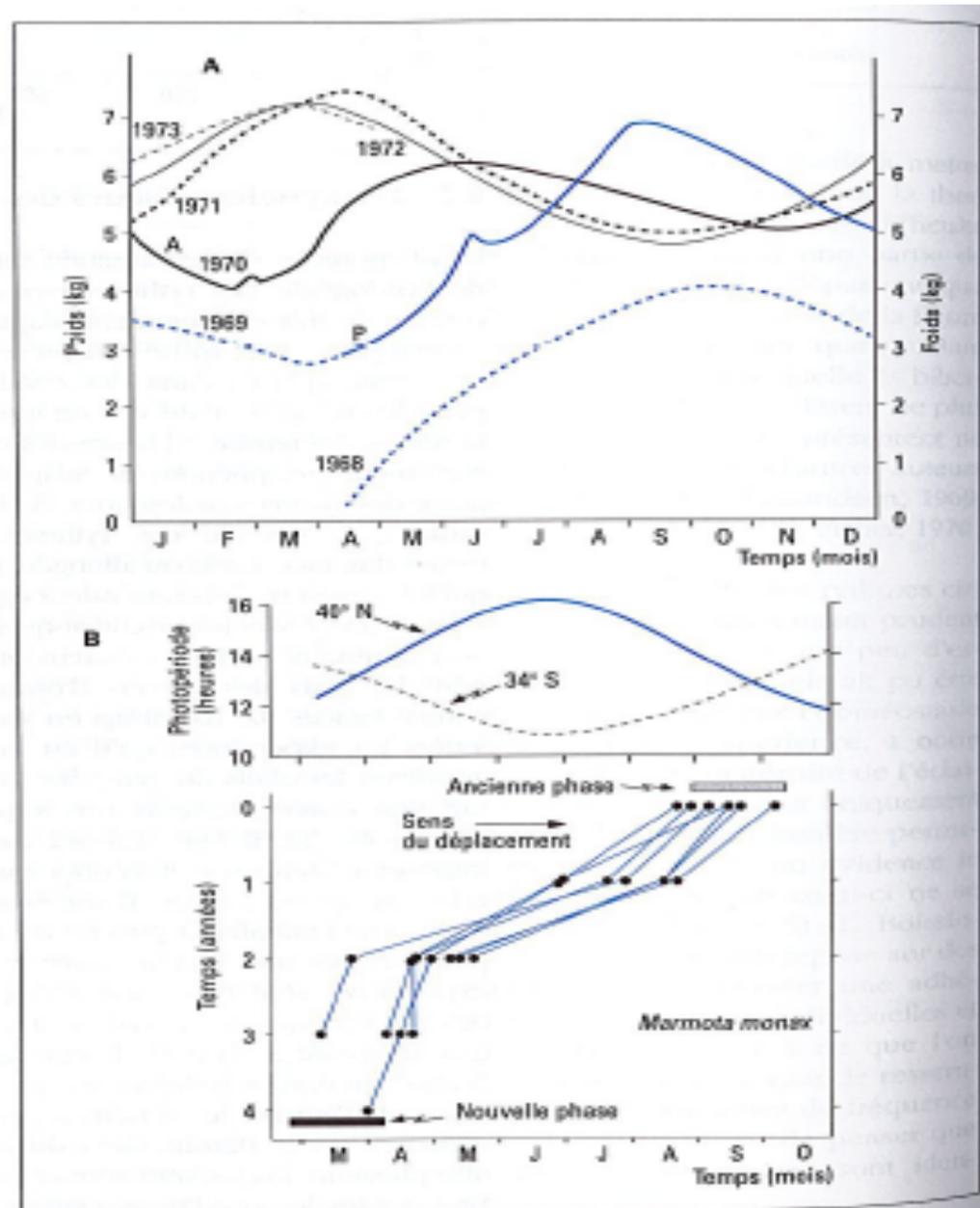
1) 1^{er} synchroniseur : lumière ⇒ variabilité annuelle de la photopériode

Fig 6 : Expérience sur marmottes, transférées de : l'hémisphère Nord (Pennsylvanie, USA)
à: l'hémisphère Sud (Sydney, Australie) ; transfert en 1970.

- Caractère mesuré : poids corporel → **poids max en octobre** ds **l'hémisphère N.**, **en avril** ds **l'hémisphère S.**
→ 2 ans pour resynchronisation
- Conclusion :
 - **un rythme circannuel peut être entraîné** ;
 - **la photopériode, et ses variations annuelles, peuvent être un zeitgeber.**
- Résultats confirmés chez **ovins** : cycle circannuel endogène de l' **hormone lutéotrope (LH)** (= hormone lutéinisante, gonado stimulatrice) et de la prolactine
- + expérience sur *Spermophilus lateralis* : **fig 4**

1^{er} synchroniseur : lumière ⇒ variabilité annuelle de la photopériode

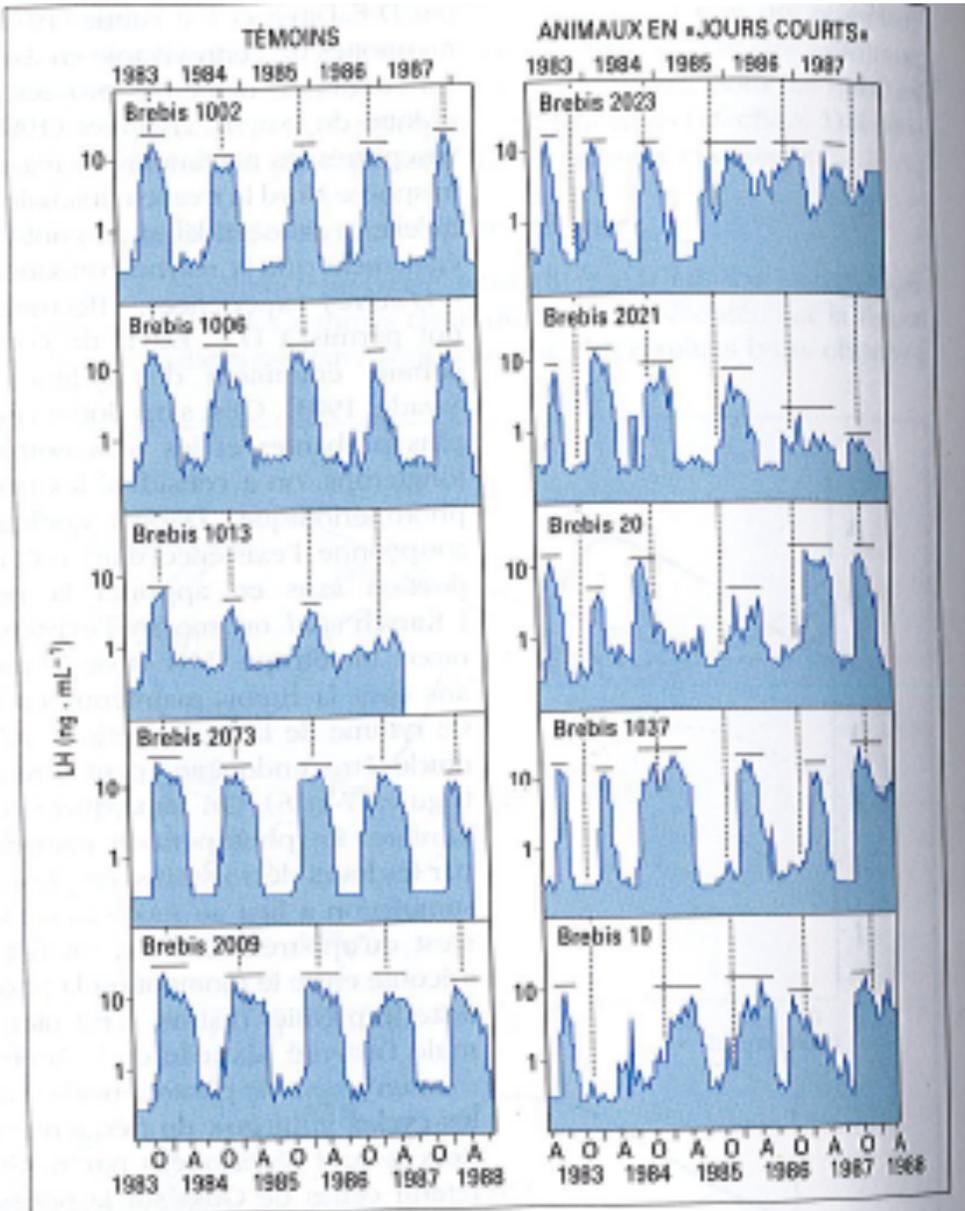
Figure 6. A : La resynchronisation du rythme du poids corporel chez des marmottes transférées de l'hémisphère nord (Pennsylvanie, États-Unis, 40° N) dans l'hémisphère sud (Sydney, Australie, 34° S). Les animaux capturés en 1969 aux États-Unis ont été envoyés à Sydney en janvier 1970 et élevés en conditions naturelles de température et d'éclairement, avant, comme après la capture. La variation supposée du poids corporel avant la capture est représentée en traits discontinus. P: Pennsylvanie; A: Australie. Notons que le poids maximal se situe en octobre dans l'hémisphère nord et en avril dans l'hémisphère sud. Il faut deux ans pour achever la resynchronisation (D.E. Davis et E.P. Finnie, 1975). **B :** Les résultats de l'expérience ont été représentés sous une forme différente par E. Gwinner. La photopériode avant et après le transfert est figurée et l'évolution du poids maximal des 7 animaux est représentée tout au long de l'expérience. Notons qu'un seul animal survit encore en fin d'expérimentation (d'après E. Gwinner, 1986).



Marmota monax

Résultats confirmés chez **ovins** : cycle circannuel endogène de l' **hormone lutéotrope (LH)** (= hormone lutéinisante, gonado stimulatrice) et de la prolactine - **fig 7 + fig 8**

Figure 7. Le rythme circannuel de la concentration plasmatique en LH chez 5 brebis élevées en conditions naturelles (partie gauche de la figure) ou en « jours courts » (LD 8:16) pendant 5 années consécutives (partie droite de la figure). Le trait continu horizontal signale le maximum calculé à l'aide d'un programme mathématique. Les lignes pointillées verticales indiquent la position du solstice d'été. Notons que le rythme persiste en conditions constantes (d'après F.J. Karsch et al., 1989).



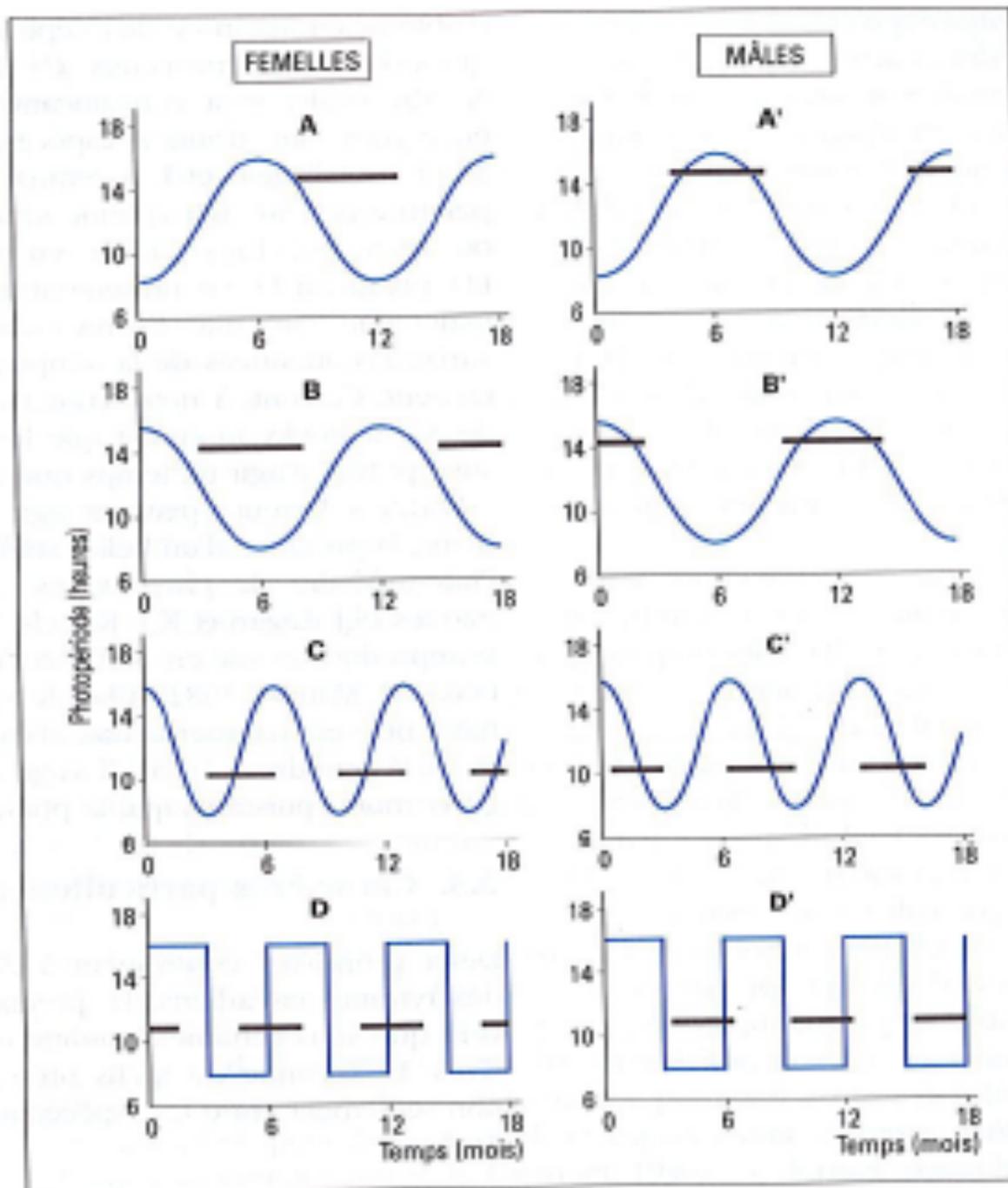
Le **cycle circannuel de LH persiste pendant 5 ans** chez brebis élevées en **LD 8:16**

➤ **Rythme endogène entraîné par LD**

NOTA:

En photopériode naturelle, activité sexuelle stimulée par jours décroissants; mais décalage entre zeigeber (jours décroissants) et oestrus.

Figure 8. La représentation schématique d'une série d'expériences ayant toutes abouti à l'entraînement par différents régimes photopériodiques du rythme circannuel de la concentration plasmatique en LH chez des ovins. **A**: Le rythme naturel. **B**: L'inversion du rythme naturel. **C**: L'accélération du rythme naturel provoquée par une variation progressive de la durée du jour avec un maximum et un minimum d'éclairement survenant tous les 6 mois. **D**: La même situation qu'en C mais la variation de la durée du jour est brutale. Partie gauche de la figure: résultats obtenus chez la Brebis. Partie droite: résultats obtenus chez le Bélier. Les traits horizontaux noirs indiquent soit la période d'oestrus, soit celle de la croissance testiculaire (d'après R. Ortavant *et al.*, 1988).



Série d'exp. chez ovins →

rythme endogène :

► de la **période d'oestrus** (brebis)

► de la **croissance testiculaire** (béliers)

Le rythme est entraîné par l'alternance LD.

2) Autres synchroniseurs ?

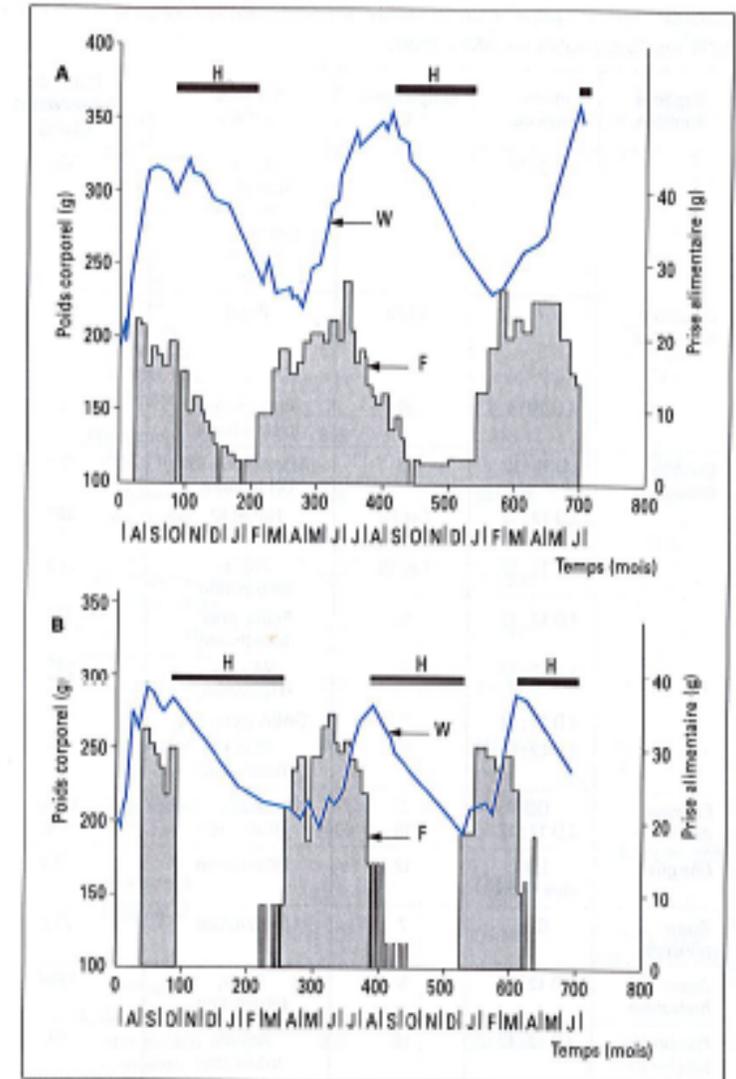
◆ Température

Genre *Spermophilus* :

- **température** agit sur l'amplitude des rythmes de masse corporelle, pas sur la période, ni la phase:
agit sur la période d'hibernation, d'hypophagie
- Chez *Spermophilus lateralis* et *S. tridecemlineatus*:
 - **la t°** semble un **zeigeber + puissant** que photopériode.
 - déphasages observés grâce à stimulus froid.
 - vrai qu'à une certaine période de l'année = période de **thermosensibilité** (printemps)
- **Température** pourrait aussi agir comme **synchroniseur** chez : hamster d'Europe et loirs (LD 12 :12 ou LL).

Spermophilus lateralis : fig 3

LD 12:12 - A: 21° C - B: 0° C



◆ Phéromones

Chez **ovins** : **présence du bélier** synchronise oestrus des brebis.

◆ Disponibilité alimentaire

Chez **sanglier / laie** : cycle de reproduction en partie contrôlé par **disponibilité alimentaire**

IV – PARTICULARITÉS DES CYCLES CIRCANNUELS (/ CYCLES CIRCADIENS)

1) Permissivité : conditions permissives

- Chez beaucoup d'spp. : rythmes circannuels détectés QUE ds des conditions déterminées.
- Certaines sp d'oiseaux: rythme circannuel en LD 12:12, disparaît ds d'autres conditions
 - Ex - **Etourneau** : activité testiculaire → rythmicité sous LD 12:12
 - disparaît sous LD 13:11 : testicules restent atrophiés ,
 - mais redeviennent fonctionnels après 5-6 mois de LD 12:12

2) Variations inter / intra- spécifiques

- Bien plus marquées que pour les cycles circadiens
 - Ex1 : genre **Spermophilus**
 - **S. lateralis** rythmes circannuels très solides, dans presque toutes les conditions de régime lumineux,
 - difficiles à synchroniser, sauf par température.
 - Autres sp de **Spermophilus** : rythmes moins bien marqués (masse corporelle, hibernation)
 - Ex2 : **Furet (Mustela furo) / Vison (Mustela vison)** → 2 espèces voisines .
 - Vison : aucun rythme de l'activité testiculaire en conditions constantes, LL ou DD
 - Furet : rythme de période \approx 340 jours quand élevé en LL pendant 3 ans.

↔ Hétérogénéité des rythmes circannuels différent beaucoup de celle des rythmes circadiens.

B - RÔLE DU PHOTOPÉRIODISME

Espèces soumises aux variations saisonnières :

- certaines spp : programmation annuelle interne (endogénie)
- d'autres spp : activité cyclique plus dépendante des variations de photopériode
- grand nbre d'spp , : endogénie + effets du photopériodisme.
 - mécanisme d'entraînement des rythmes circannuels par le rythme de la photopériode.

Endogénie des rythmes saisonniers = fonction physiologique adaptative

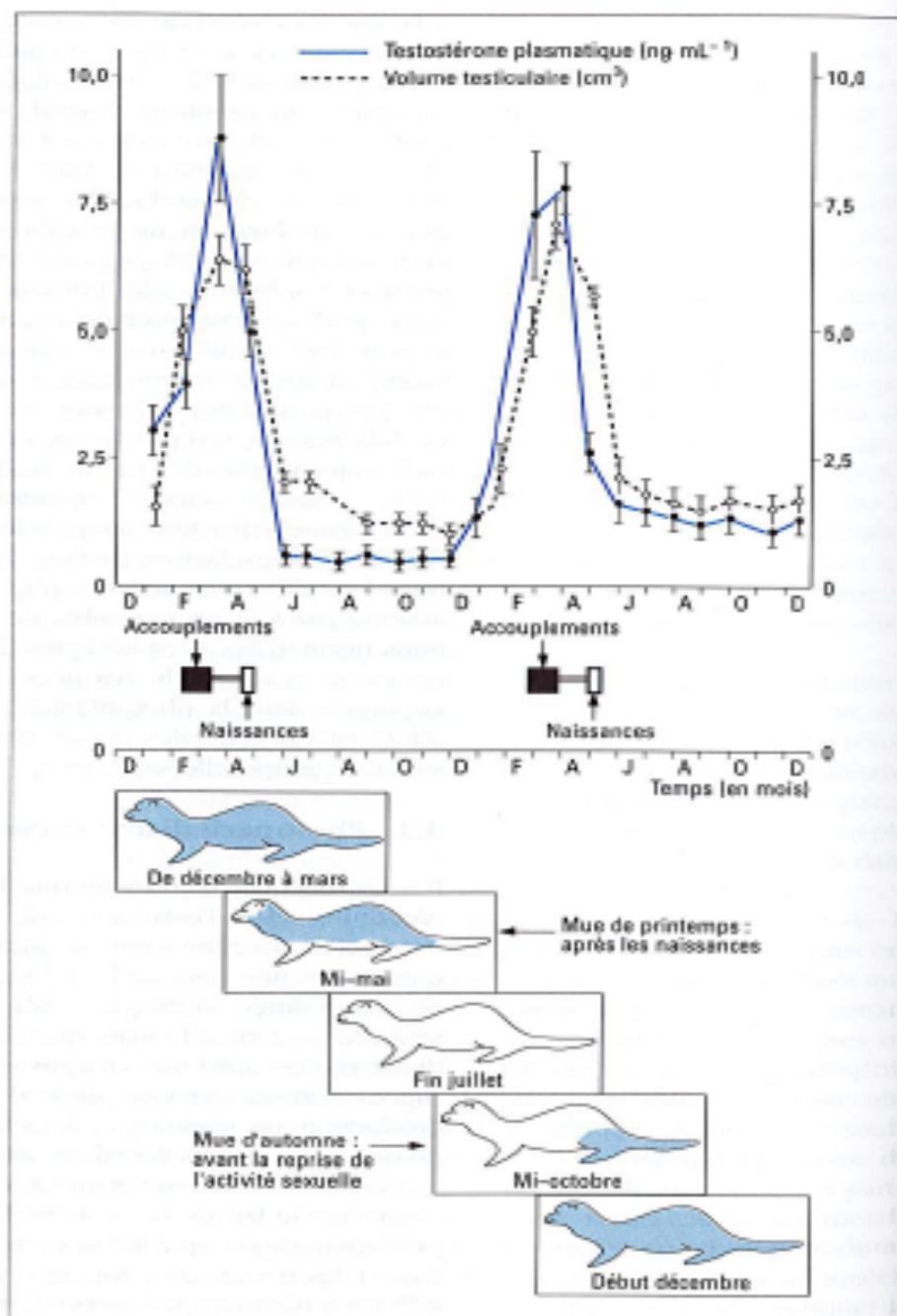
= internalisation du rythme astronomique

(non complètement réalisée chez grand nombre d' sp).

Le + souvent étudié = rythme / cycle de reproduction :

- bases neurobiologiques bien connues
- associé à **cyclicité de nombreuses autres fonctions** physiologiques : activité locomotrice ; constitution / utilisation de réserves ; renouvellement du pelage / plumage ; migration ; hibernation ; territorialisme; ...

Figure 11. La représentation du cycle annuel du fonctionnement testiculaire, des périodes d'accouplement et de parturition ainsi que du cycle annuel de la mue chez le Vison. La succession dans le temps des différents événements, qui présentent tous un coût métabolique élevé, montre l'importance de la programmation au sein de la structure temporelle saisonnière. Il est observé, en effet, que la mue de printemps débute à la mi-mai, après la phase de parturition et que la mue d'automne est achevée en décembre, avant l'activation des gonades (d'après L. Boissin-Agasse et L. Martinet, 1980).



I – PHOTOPÉRIODISME ET CYCLE ANNUEL DE REPRODUCTION

- Cycle annuel de reproduction = méthode contraceptive naturelle

→ naissances durant une période précise, favorable

⇔ gonades passent successivement d'une phase d'activité à une phase de repos.

- La succession de ces **deux états (activité / repos des gonades)** peut résulter :

- soit d'un **rythme circannuel endogène**
- soit d'une **réponse au photopériodisme**.

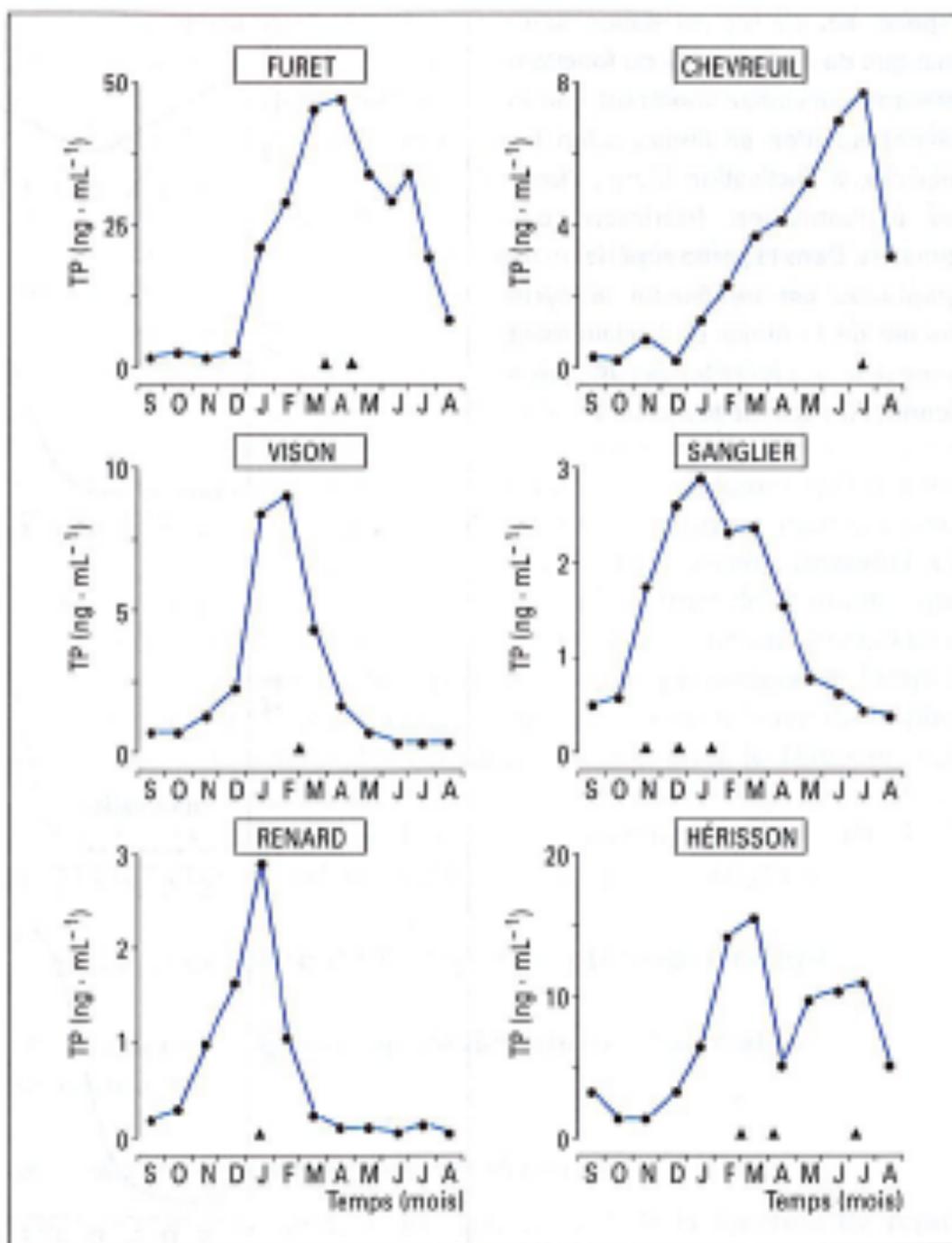
Dans TOUS les cas : → l'influence du photopériodisme **ne s'exerce JAMAIS à la fois** sur :

1) l'installation de la phase d'activité (sexuelle)

2) la régression gonadique (et l'arrêt de l'activité sexuelle).

→ **la photorégulation se limite à l'une ou l'autre phase (activité / repos) du cycle**

Figure 12. Les rythmes saisonniers de la concentration plasmatique en testostérone (TP = testostérone plasmatique) chez quelques Mammifères sauvages. On note que chez toutes ces espèces, les taux d'hormone présentent des fluctuations de grande amplitude. La période d'accouplement (représentée par les triangles noirs) est limitée au seul moment de l'année où l'activité testiculaire est stimulée, quand la concentration plasmatique en testostérone est maximale.



1) Chez la totalité des oiseaux + certains mammifères (sauf hibernants, sauf petits rongeurs hibernants ou non).

- **l'activation des gonades** est sous contrôle photopériodique
- **le repos sexuel** ne dépend pas de la photopériode :
 - lorsque gonades atteignent développement max,
 - mécas de contrôle de la reproduction échappent à l'effet gonado-stimulant de la photopériode
 - **repos sexuel** \Leftrightarrow **PÉRIODE PHOTORÉFRACTAIRE**
- Rôle adaptatif : empêche accouplements tardifs dans la saison.

Cycle annuel de reproduction:

- 1: **photosensibilité** : variation de la durée du jour (\nearrow ou \searrow) \rightarrow reprise de l'activité gonadale
- 2: **Non-réponse au stimulus lumineux** = **phase photoréfractaire : phénomène endogène**
- 3: **levée de phase photoréfractaire** sous contrôle photopériodique
 - \rightarrow photosensibilité.

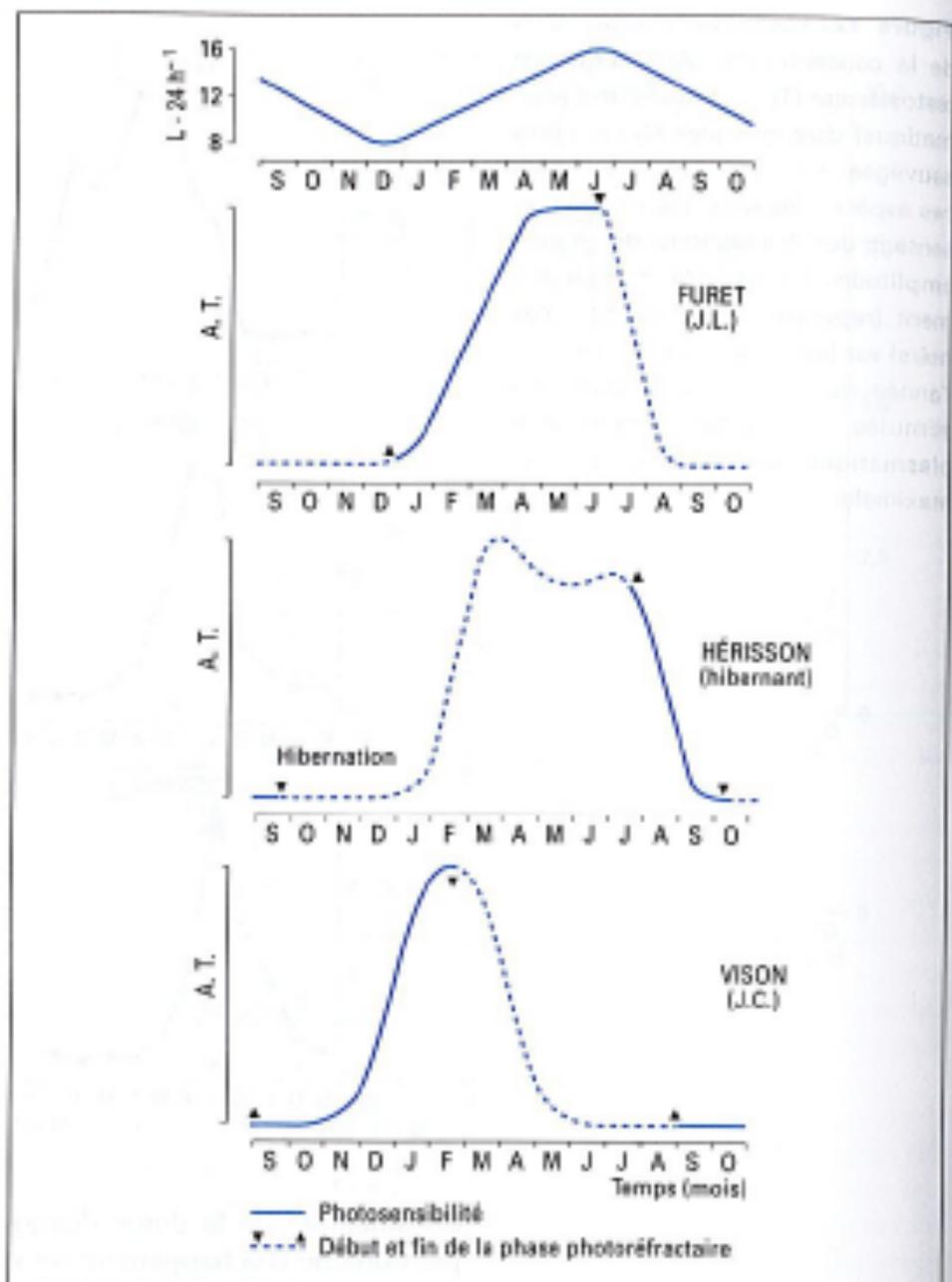
2) Chez autres espèces : mammifères hibernants + petits rongeurs (hibernants ou non)

- **photopériodisme active** l'installation du **repos sexuel**
- reprise de **l'activité sexuelle = phénomène endogène** :
se déclenche spontanément **DURANT PHASE PHOTORÉFRACTAIRE** (animaux en léthargie hypothermique)
- Rôle adaptatif : accouplements dès le réveil, naissances au printemps.

Cycle annuel de reproduction:

- 1: **reprise de l'activité sexuelle = phénomène endogène**
- 2: le **photopériodisme** induit le **repos sexuel** → pas d'accouplements tardifs ni de naissance à l'approche de l'entrée en hibernation

Figure 13. La représentation schématique du cycle annuel du fonctionnement testiculaire montrant que la photorégulation se limite, selon les espèces, à l'activation (Furet, Vison) ou à l'inhibition (Hérisson) des gonades. Dans la partie supérieure du graphique est représenté le cycle annuel de la durée de l'éclairement journalier. J.L. : jours longs; J.C. : jours courts; AT: activité testiculaire.



II – Cas 1 : LA PHOTOPÉRIODE CONTRÔLE L'ACTIVATION DES GONADES

Evènements se succédant : a) devt des gonades ; b) comportement de reproduction (appariement, territorialisme) ; c) gestation ; d) reproduction / naissances.

- **Oiseaux + grand nombre de mammifères (non hibernants)** : **photopériodisme réactive les gonades**

→ reproduction coïncide avec période la + favorable à l'élevage des jeunes :

- régions polaires et tempérées : printemps

- climats méditerranéens , arides : automne (+ de disponibilité alimentaire)

- climats intertropicaux : durant la ou les saison(s) humide(s)

- Reprise de l'activité sexuelle :

• **oiseaux** : après le solstice d'hiver (durée jours ↗)

• **mammifères** : soit après le solstice d'hiver (jours ↗)

soit après le solstice d'été ou après l'équinoxe d'automne (jours ↘)

en fonction de la durée de gestation.

1) Espèces de jours courts / jours longs → naissances au printemps

- Sp de jours longs :

photo-gonadostimulation en jours croissants
(après solstice d'hiver)

→ accouplements au printemps:

- **gestation de courte durée**
(petits carnivores, petits rongeurs)

ou - **gestation de très longue durée**
(11-12 mois) (équidés)

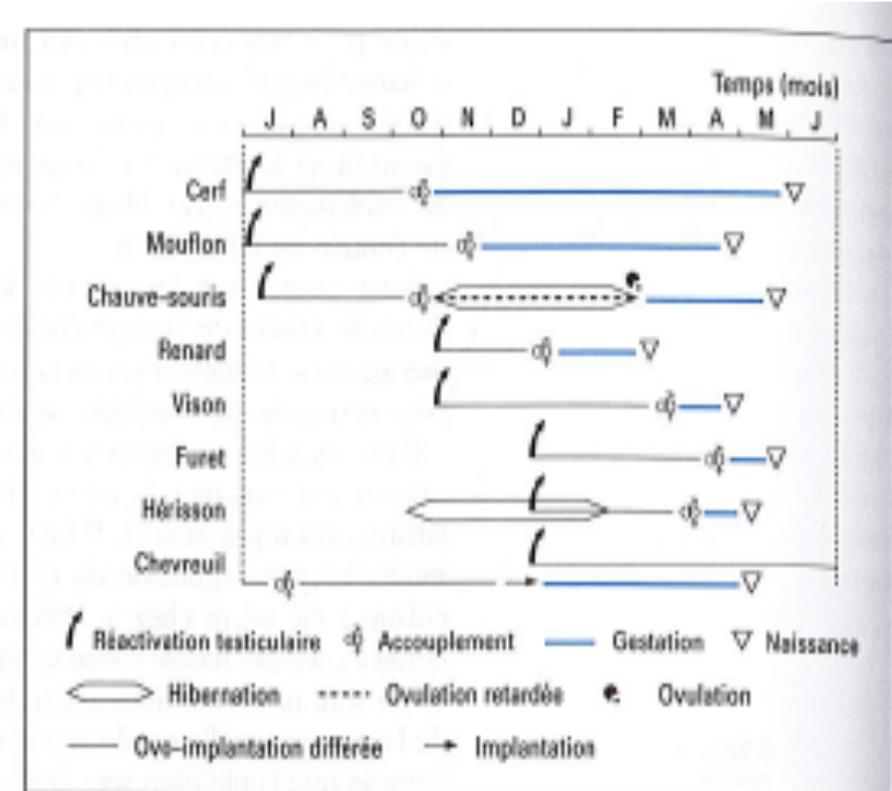
- Sp de jours courts :

réactivation des gonades en jours décroissants
(après solstice d'été ou équinoxe d'automne) →

- **gestation de 5-6 mois**
(ovins, caprins, cervidés)

ou - **gestation de 2-3 mois**
(renard, blaireau, vison).

Figure 14. La représentation schématique des différentes phases du cycle annuel de la reproduction d'un certain nombre de Mammifères sauvages. Chez le Cerf, le Mouflon, le Renard, le Vison, le Furet et le Hérisson, la situation dans l'année de la réactivation du fonctionnement des gonades est l'élément qui détermine la réussite de la reproduction. La reprise est photocontrôlée chez les 5 premières espèces et spontanée chez le Hérisson. On note, chez le Hérisson, que la reprise endogène de l'activité testiculaire se manifeste durant l'hibernation. Compte tenu de la localisation des accouplements et de la durée de la gestation, cette reprise de l'activité sexuelle au moment voulu assure la réussite de la reproduction en permettant des naissances au cours de la saison la plus favorable à la survie des jeunes. Chez la Chauve-souris ou bien chez le Chevreuil, la réussite de la reproduction est liée à l'existence de deux phénomènes particuliers (l'ovulation retardée chez la Chauve-souris et l'ovo-implantation différée chez le Chevreuil).



Cas particuliers : fig 14

- ◆ **Ovins** « races régionales » : période de photosensibilité fonction de la latitude , du biotope.
 - **régions tempérées** : type « jours courts » → accouplements en automne, naissances au printemps.
 - **Afrique du nord** : type « jours longs » → accouplements + précoces, naissances en automne (pluies).

 - ◆ **Laie** : - anoestrus estival quand jours ↗ , éclaircissement max. ;
 - **reprise de l'activité ovarienne = oestrus** : de mi-septembre à décembre
 - **précoce** si importantes disponibilités alimentaires (2 portées / an)
 - **tardive** si faible disponibilité alimentaire (1 seule portée / an)
- **influence des ressources disponibles sur cycle de reproduction**

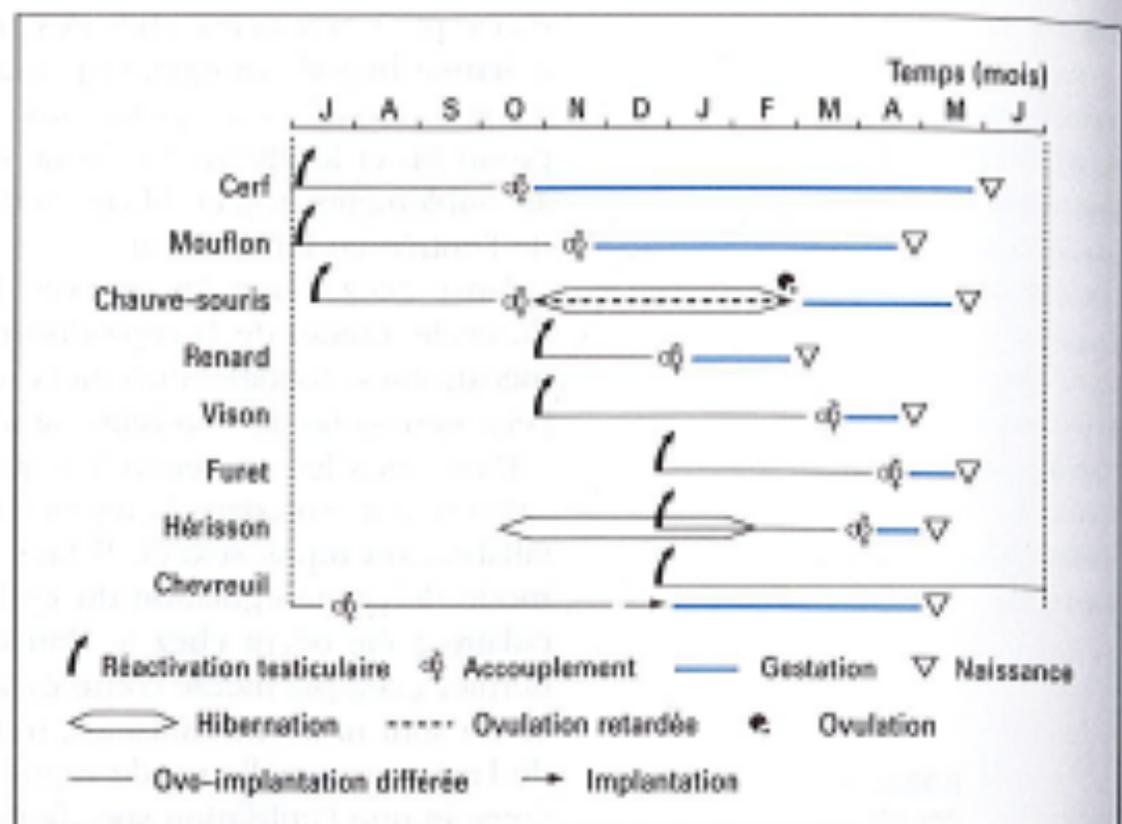
◆ **Chevreuil** (sp de « jours longs ») : **ovo-implantation différée**

- durée jour ↗ → stimulation testiculaire
 - accouplements mi-juillet , fécondation puis embryon « diapause » 4-5 mois (stade blastocyste) : inhibition temporaire de progestérone
 - fin décembre: reprise développement embryonnaire (après solstice d'hiver: stimule production de progestérone + levée de diapause) → ovo-implantation dans l'utérus
 - gestation achevée → naissance 4,5 mois plus tard , mi-mai.
- ▶ durée gestation ≈ 2 X durée chez caprins de taille similaire
- ▶ également observé chez marsupiaux, édentés, ursidés, pinnipèdes, etc ...

◆ **Chauve souris** (sp de « jours courts »): **ovulation retardée**

- durée jour ↘ → reprise activité testiculaire, après solstice d'été
 - devt max des gonades + accouplements en automne, bien que femelles encore en repos sexuel
 - hibernation après période de rut : spermatozoïdes maintenus en survie ds spermathèques femelles
 - activité ovarienne au printemps → ovulation retardée → fécondation + gestation (30-60 jours)
 - naissances au printemps
- ▶ se distingue des autres hibernants chez lesquels la reprise de l'activité gonadique est endogène et sa régression est contrôlée par la photopériode.

Figure 14. La représentation schématique des différentes phases du cycle annuel de la reproduction d'un certain nombre de Mammifères sauvages. Chez le Cerf, le Mouflon, le Renard, le Vison, le Furet et le Hérisson, la situation dans l'année de la réactivation du fonctionnement des gonades est l'élément qui détermine la réussite de la reproduction. La reprise est photocontrôlée chez les 5 premières espèces et spontanée chez le Hérisson. On note, chez le Hérisson, que la reprise endogène de l'activité testiculaire se manifeste durant l'hibernation. Compte tenu de la localisation des accouplements et de la durée de la gestation, cette reprise de l'activité sexuelle au moment voulu assure la réussite de la reproduction en permettant des naissances au cours de la saison la plus favorable à la survie des jeunes. Chez la Chauve-souris ou bien chez le Chevreuil, la réussite de la reproduction est liée à l'existence de deux phénomènes particuliers (l'ovulation retardée chez la Chauve-souris et l'ovo-implantation différée chez le Chevreuil).



2) La phase photoréfractaire

- Si **régression gonadique endogène** → fonctionnement des gonades échappe à l'influence de la photopériode.
- Chez **oiseaux, mammifères** à réponse photopériodique **type « jours longs »** :
 - repos sexuel en mai – juin : éclaircissement quotidien élevé (14–15 heures) est > durée d'éclaircissement qui a provoqué la réactivation des gonades
 - **Adaptatif** : empêche les accouplements tardifs et les naissances à l'approche de la mauvaise saison.

Ex des espèces aviennes migratrices.

Migration coûteuse en énergie: préparation métabolique / physiologique + nouveau plumage (mue post-nuptiale des parents / chute du duvet juvénile et pousse du premier plumage chez les jeunes).

► La **précocité** de l'apparition de la **phase photoréfractaire** est corrélée à la longueur du trajet à parcourir.

- Mécanismes dz la phase photoréfractaire : mal connus (peu de groupes d'espèces étudiées)
 - Hypothèse** : chez oiseaux et mammifères (étudiés)
 - ▶ Rétrocontrôle négatif des stéroïdes sexuels sur l'hypothalamus → activité hypothalamique ↘ .
 - ▶ Effet inhibiteur des hormones sexuelles serait renforcé lorsque l'activité sexuelle est maximale :
lié à ↗ de la sensibilité hypothalamique au rétrocontrôle négatif (montré chez **canard** et **mouton**).
 - ▶ Variation saisonnière de la sensibilité de l'hypothalamus au « feedback » des hormones sexuelles serait contrôlée par la photopériode.

3) Conclusion

Réponse de type « jours longs »

- 1) jours longs : durée d'éclairement ↗
→ activation des gonades (→ reproduction)
→ phase photoréfractaire : débute quand
activité sexuelle max, (en jours longs)
- 2) jours courts : durée d'éclairement ↘
→ levée de la phase photoréfractaire
- 3) Retour à jours longs → 1)

Réponse de type « jours courts »

- 1) jours courts : durée d'éclairement ↘
→ activation des gonades
→ phase photoréfractaire
régression des gonades
- 2) jours longs : durée d'éclairement ↗
→ levée de la phase photoréfractaire
- 3) Retour à jours courts → 1)

III – Cas 2 : LA PHOTOPÉRIODE CONTRÔLE L'INSTALLATION DU REPOS SEXUEL

Chez hibernants :

- **Hibernation** empêche de percevoir variations de la durée d'éclairement journalier
⇔ déconnexion environnementale (enfouissement ; léthargie hypothermique ; physiologie au repos).
- Expérience chez hamster d'Europe :
soumis à des régimes lumineux artificiels qui reproduisent en 6 mois les variations de 12 mois d'éclairement
→ 2 cycles / an des variations du poids corporel.
- chez hérisson : même résultat
→ 2 cycles/ an : fonctionnement testiculaire, concentration en hormone lutéotrope LH et prolactine, masse corporelle.
- Installation du repos sexuel : fonction de la valeur de la **PHOTOPÉRIODE CRITIQUE**
= **temps d'éclairement en dessous duquel** il y a arrêt de l'activité gonadique.
Exs de photopériode critique : 12h30 chez hamster doré
15h chez hamster d'Europe
12h chez hérisson

- Si **éclaircissement** > **photopériode critique** : perçu comme « **jours longs** » → activité sexuelle non-inhibée.
- **Reprise de l'activité des gonades : spontanée** durant l'hibernation (phase photoréfractaire)

Conclusion : GÉNÉRALISATION

Quelles que soient les espèces: - cas 1 : **Photopériode contrôle l'activation des gonades**

- chez sp de « **jours longs** »

- chez sp de « **jours courts** »

- cas 2 : **Photopériode contrôle le repos des gonades** ,

▶ le **contrôle photopériodique de la reproduction** (+ fonctions associées) :

conséquence des augmentations + diminutions progressives de l'éclaircissement (cycle astronomique : 365,25 jours)

▶ il y a **variation endogène de la sensibilité à la photopériode**.

▶ **ACTION DE LA LUMIÈRE** n'est pas directement liée à la **VALEUR ABSOLUE DE LA DURÉE DE L'ÉCLAIREMENT** :

→ **organismes distinguent** entre 2 périodes de même nombre d'heures d'éclaircissement

- **période d'accroissement de la durée d'éclaircissement** : solstice d'hiver à solstice d'été

- **période de diminution de la durée d'éclaircissement** : solstice d'été à solstice d'hiver

C – MESURE PHOTOPÉRIODIQUE DU TEMPS : LES MODÈLES

Plupart des modèles basés sur le **principe d'un automatisme circadien** , **endogène**, de la **PHOTOSENSIBILITÉ**.

I – MODÈLE DE FARNER (1965)

Reprend l'enchaînement d'évènements :

Rétine → hypothalamus → veines portes → hypophyse antérieure → gonades

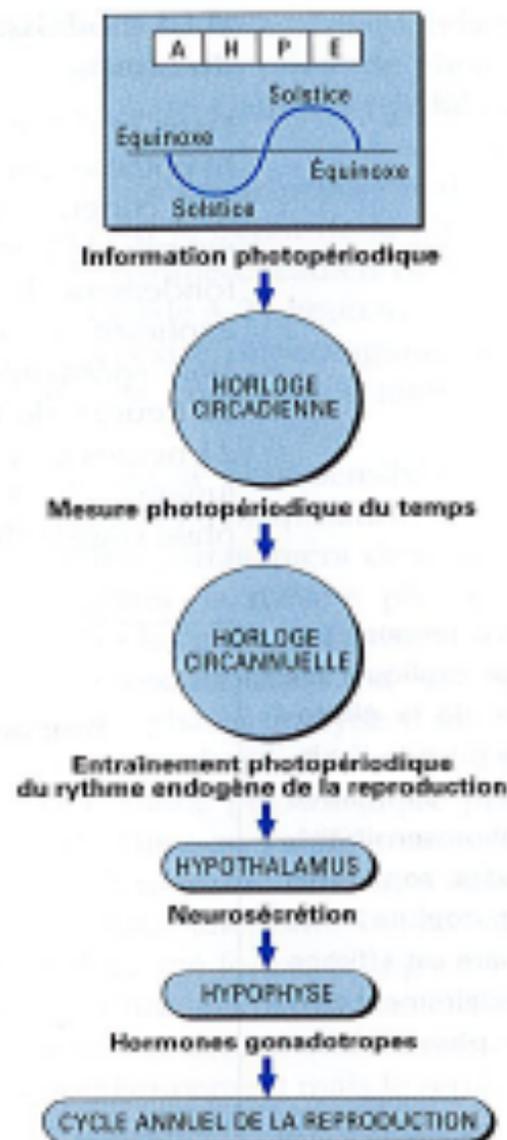
(cf **annexe**: « complexe hypothalamo-hypophysaire », avec 2 « boîtes noires » qui s'intercalent entre rétine et hypothalamus).

Fig 17 : **1** = horloge circadienne générant le **cycle de photosensibilité**

2 = horloge circannuelle générant le **cycle annuel de reproduction**.

Photosensibilité : - impliquée ds **mesure photopériodique du temps**
- **contrôle** le fonctionnement de l' **horloge circannuelle**

Figure 17. Un schéma théorique proposé par D.S. Farner (1965) pour expliquer la photorégulation du cycle annuel de la reproduction. Le phénomène est contrôlé par une horloge circannuelle et une horloge circadienne. L'horloge circannuelle est responsable de l'endogénie du cycle annuel de la reproduction, l'horloge circadienne génère le cycle circadien de la photosensibilité impliqué dans la mesure photopériodique du temps qui contrôle le fonctionnement de l'horloge circannuelle et lui confère une activité cyclique dont la période est rigoureusement égale à celle du rythme des saisons.

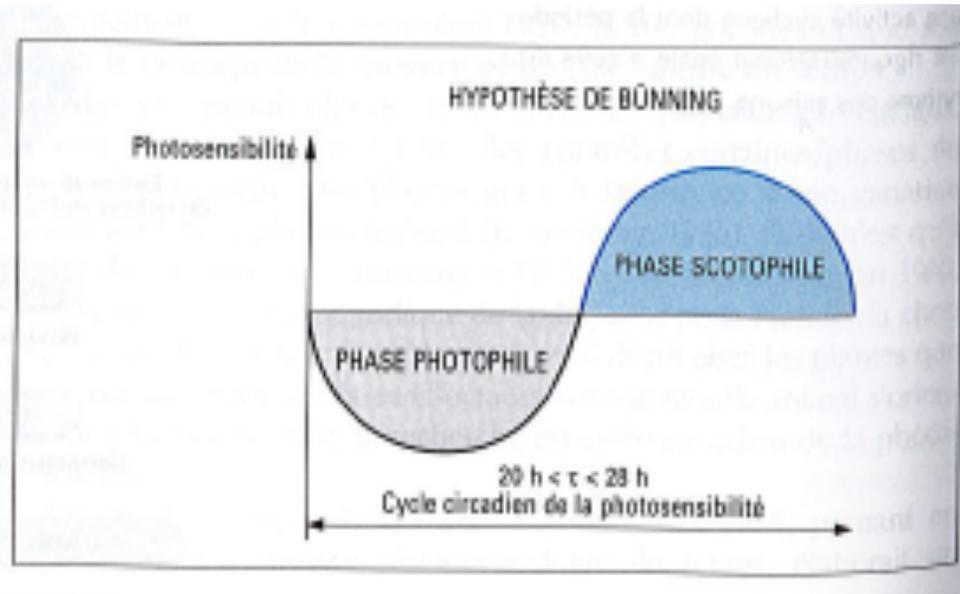


II – RYTHME ENDOGÈNE DE LA PHOTOSENSIBILITÉ

D'après un modèle de Bünning (1936) , botaniste:

- ▶ Inversion spontanée (endogène) - **toutes les 12h** – de la photosensibilité
→ 2 phases : 1 phase photophile + 1 phase scotophile

Figure 18. Un modèle proposé par E. Bünning (1936) pour expliquer les variations journalières de la photosensibilité. Le modèle postule l'existence d'une inversion spontanée (= endogène) de la photosensibilité. Les deux hémipériodes sont dites respectivement « photophile » et « scotophile ». La lumière est efficace quand la durée de l'éclairement permet la coïncidence phase claire-phase scotophile.



$$20h < \tau < 28h$$

- ▶ En fonction de la durée d'éclairement : lumière efficace si elle atteint la phase de photosensibilité
→ 1: **endogénie de la photosensibilité**
→ 2: nécessité d'une **coïncidence lumière - photosensibilité**
- ▶ 3 modèles :
 - 1) de coïncidence externe
 - 2) du sablier
 - 3) de coïncidence interne

LA MESURE PHOTOPÉRIODIQUE DU TEMPS - fig 19

1) Modèle du sablier : invertébrés , lézards

Pas d'endogénie du rythme de photosensibilité

- si durée du jour < une certaine valeur : l'activité biologique se manifeste quotidiennement, mais seuil critique (requis pour déclenchement du phénomène physiologique photo-contrôlé) n'est jamais atteint :
→ lumière sans effet
- si la durée du jour augmente, le seuil critique est dépassé → récurrence de l'activité biologique quotidienne photo-stimulée.
↔ phénomène dépourvu d'automatisme.

2) Modèle de coïncidence externe (Pittendrigh et Minis, 1964) : oiseaux , mammifères

Double rôle de la phase claire du nyctémère:

1: passage nuit / jour (aube) synchronise le début de la phase de photosensibilité (phase photophile) sur le début de la phase claire

→ rythme circadien de photosensibilité (endogène) : période $\tau = 24$ h.

2: lumière induit la réponse physiologique si durée d'éclairement permet la coïncidence lumière / phase photo-inductible.

3) Modèle de coïncidence interne (Pittendrigh, 1972) : certaines phases du cycle biol des insectes

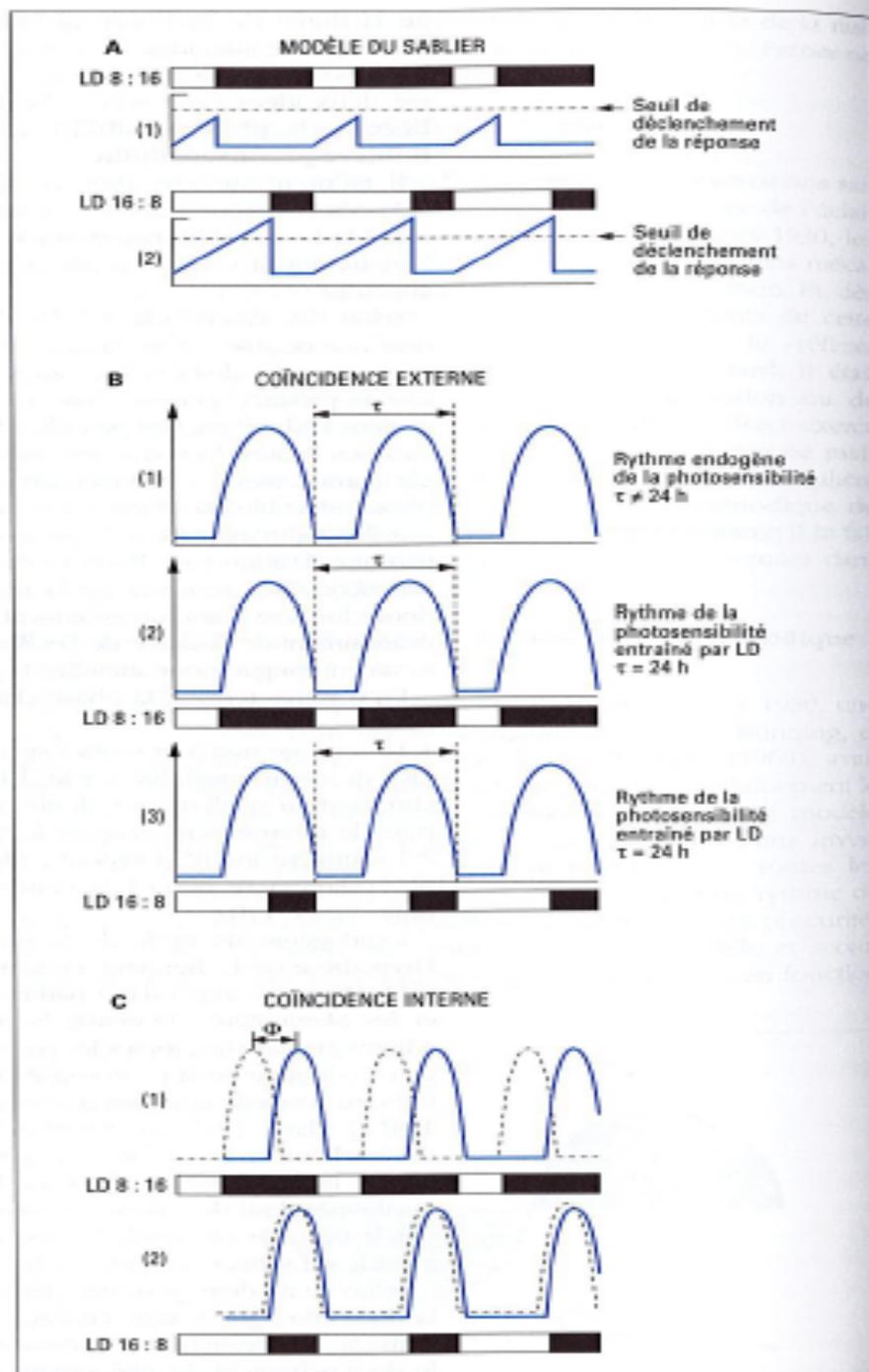
Coïncidence interne entre 2 rythmes circadiens avec 2 oscillateurs circadiens entraînés par alternances jour / nuit .

Ex : Coïncidence interne entre : - rythme circadien de la concentration plasmatique d'une hormone;

et : - rythme circadien de la sensibilité des récepteurs.

L'un des oscillateurs entraîné par passage nuit – jour (aube) , l'autre par passage jour – nuit (crépuscule).

Figure 19. Des modèles analogiques pour expliquer la mesure photopériodique du temps. **A:** Le modèle du sablier : dans le mode de représentation choisie, la durée de la phase claire conditionne les effets du cycle LD, la lumière est inefficace en (1) et efficace en (2). **B:** Le modèle à coïncidence externe : (1) représentation du cycle circadien, endogène, de la photosensibilité, sa période est différente de 24 heures ; (2) le régime LD 16:8 confère une période égale à 24 heures et la lumière n'atteint pas la phase de photosensibilité ; (3) le régime LD 8:16 confère une période égale à 24 heures et la lumière atteint la phase de photosensibilité. **C:** Le modèle à coïncidence interne : les effets physiologiques de l'éclairement sont induits lorsque deux rythmes circadiens présentent entre eux des relations de phase particulières, le rythme représenté en pointillé est entraîné par le cycle LD ; quand la durée de l'éclairement le permet, son déroulement entre en coïncidence avec le cycle représenté en trait continu (d'après J. Boissin et B. Canguilhem, 1988).



III – VALIDATION EXPÉRIMENTALE DU MODÈLE :

rythme circadien endogène de la photosensibilité

1) Mise en évidence des VARIATIONS JOURNALIÈRES de la photosensibilité :

principe de « coïncidence » entre lumière et période de photosensibilité

- Protocole des photopériodes squelettiques = « créneaux de lumière »

- 2 phases de lumière :
 - longue = photofraction primaire
 - courte = photofraction secondaire

- Hypothèse: **photorégulation de l'activité mesurée sera différente en fonction de la position de la photo-fraction secondaire (si photosensibilité différente).**

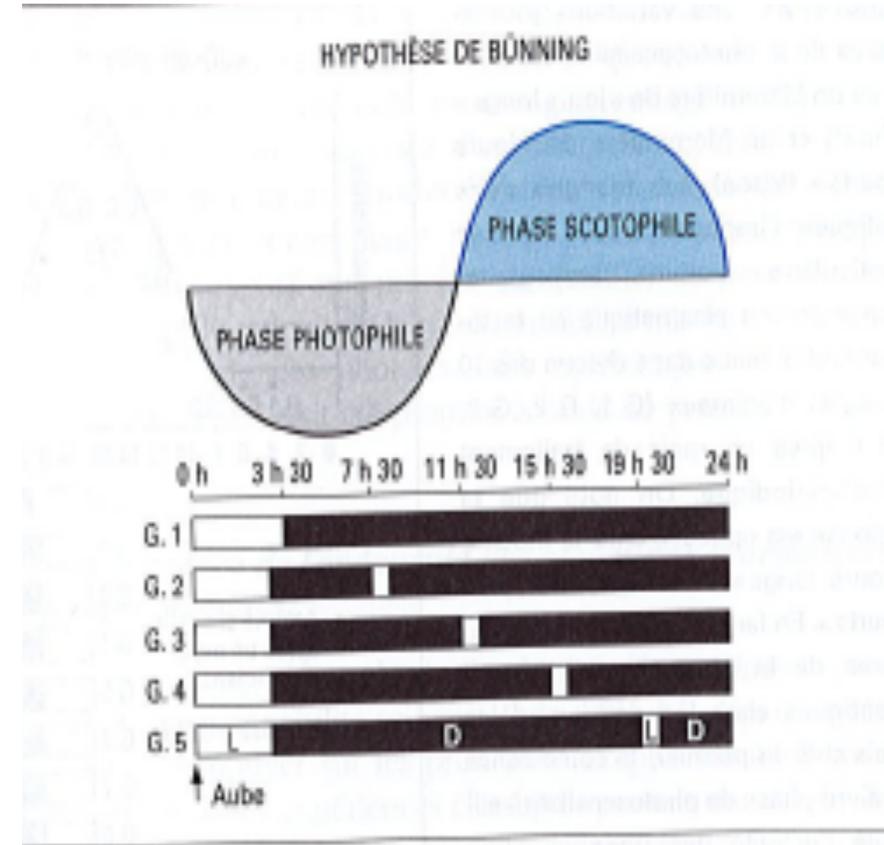
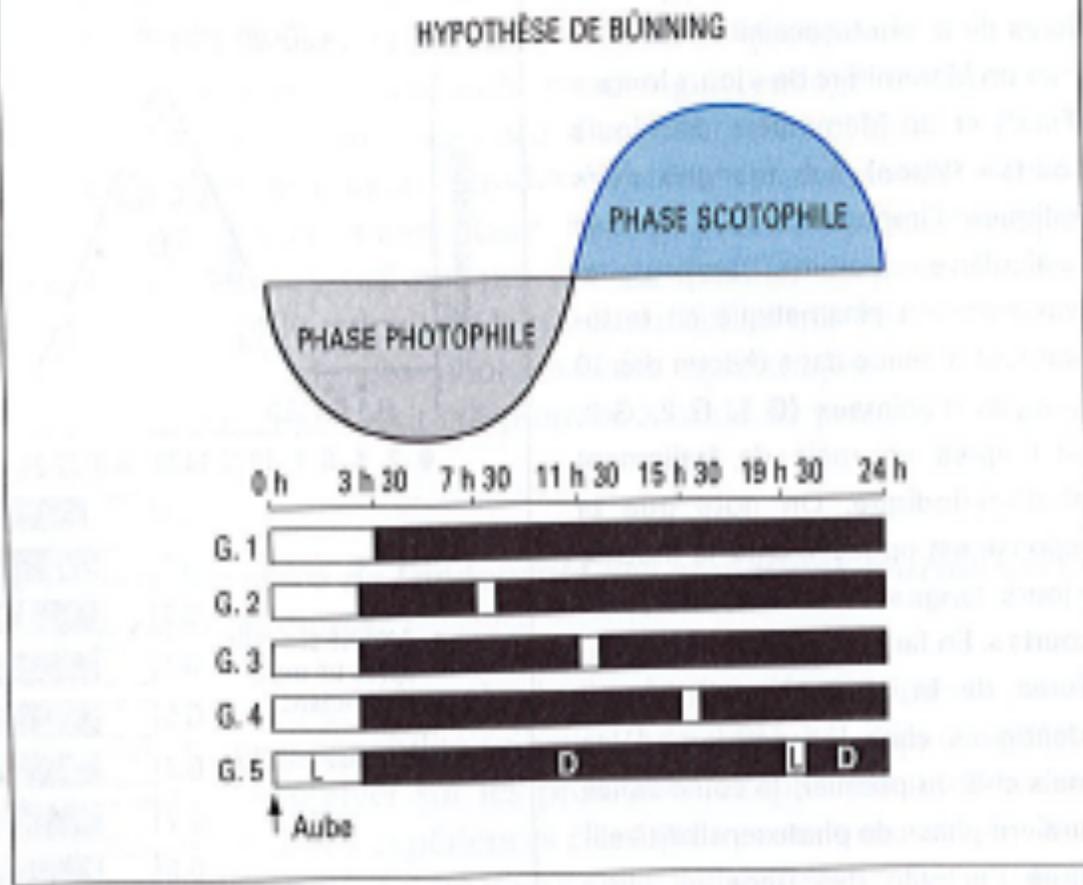


Figure 20. Le protocole des « créneaux de lumière » (photopériodes squelettiques). Tous les groupes d'animaux sont soumis à une même durée d'éclairage (4 heures dans l'exemple choisi) mais la lumière peut être donnée en une ou deux fois. Dans ce dernier cas, les animaux sont éclairés pendant 3 h 30 (photofraction principale) puis pendant 0 h 30 (photofraction secondaire). La photofraction secondaire interrompt la nuit à des moments variables après le début de la photofraction principale (7 h 30, 11 h 30, 15 h 30 ou bien 19 h 30). Le début de la photofraction principale est appelée l'aube. Le cycle circadien théorique de la photosensibilité est représenté dans la partie supérieure du graphique.



Ex sur animaux de « jours courts » :

- si **photofraction secondaire** pendant phase de **photo-sensibilité** de la période nocturne
 - **phénomène biologique inhibé** (pas d'effet)
- si **photofraction secondaire** pendant phase de **non-photosensibilité** (phase photophile ou partie de la phase scotophile)
 - **phénomène biologique observé** (non-inhibé)

- Test de cette hypothèse sur 2 sp :
- un mammifère de « jours longs » = **furet** *Mustela furo*
 - un mammifère de « jours courts » = **vison** *Mustela vison*

→ **VARIATIONS JOURNALIÈRES de la PHOTOSENSIBILITÉ sont identiques chez les deux modèles. Mais:**

► chez **furet** (sp de « jours longs »):

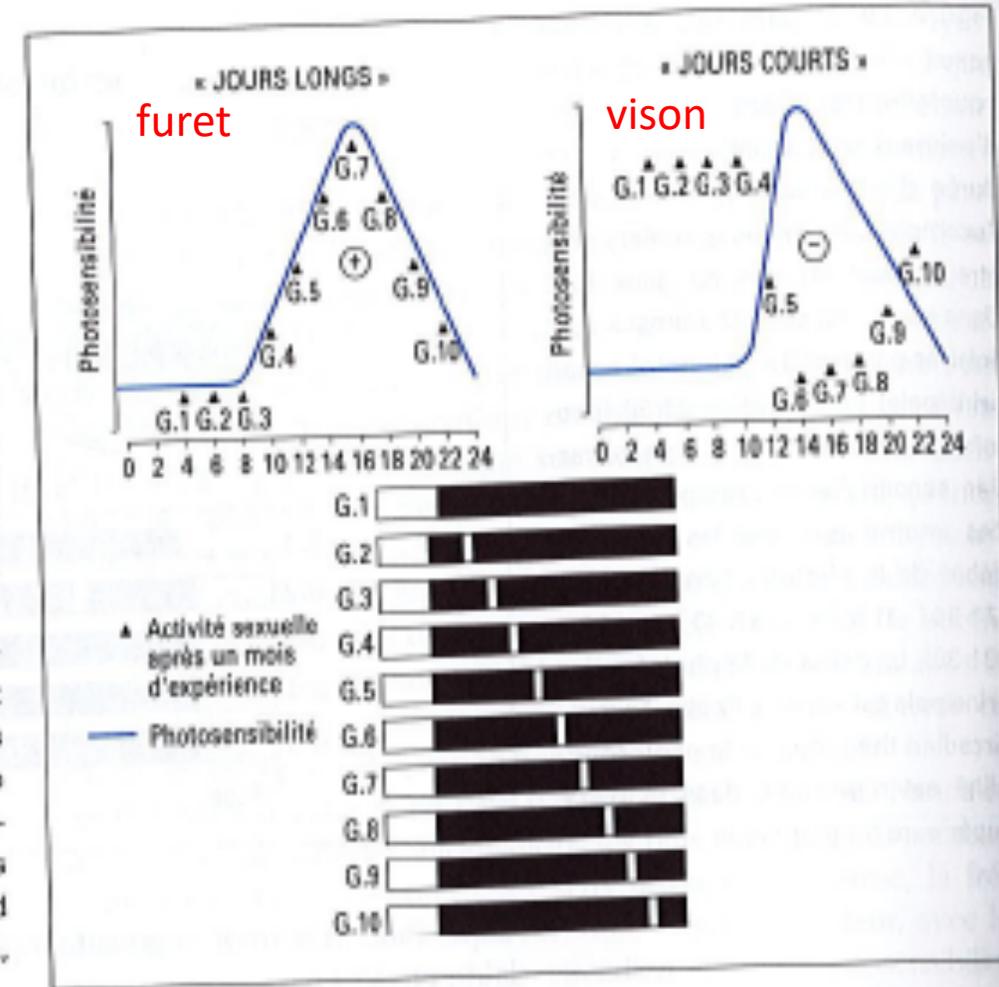
La **coïncidence lumière / phase de photosensibilité stimule** l'activité des gonades.

► chez **vison** (sp de « jours courts »):

La **coïncidence lumière / phase de photosensibilité inhibe** l'activité des gonades.

NOTA: chez les [insectes](#), la **mesure photopériodique du temps régule l'induction de la diapause**
+ repose sur un **rythme de photosensibilité**.

Figure 21. Les variations journalières de la photosensibilité étudiées chez un Mammifère de « jours longs » (Furet) et un Mammifère de « jours courts » (Vison). Les triangles noirs indiquent l'importance de la réponse testiculaire (volume testiculaire, concentration plasmatique en testostérone) obtenue dans chacun des 10 groupes d'animaux (G. 1, G. 2, G. 3, etc.) après un mois de traitement photopériodique. On note que la réponse est opposée chez le modèle « jours longs » et le modèle « jours courts ». En fait, les variations journalières de la photosensibilité sont identiques chez les deux modèles mais chez le premier, la coïncidence lumière-phase de photosensibilité stimule l'activité des gonades alors qu'elle l'inhibe chez le second (d'après L. Boissin-Agasse et al., 1966).



2) Mise en évidence de l' ENDOGÉNIE DES VARIATIONS JOURNALIÈRES de la photosensibilité

Ex 1: soja = sp de « jours courts » : mesure de la **floraison** (Nanda et Hamner, 1958): **fig 22**

9 lots de plantes, de période:	1: LD 8 : 16	T = 24 h (période nycthémerale)
	2: LD 8 : 16 + 6 = 22	T = 30 h (période anhémerale)
	3: LD 8 : 16 + 12 = 28	T = 36 h
	4: LD 8 : 16 + 18 = 34	T = 42 h
	5: LD 8 : 16 + 24 = 40	T = 48 h
	6: LD 8 : 16 + 30 = 46	T = 54 h
	7: LD 8 : 16 + 36 = 52	T = 60 h
	8: LD 8 : 16 + 42 = 58	T = 66 h
	9: LD 8 : 16 + 48 = 64	T = 72 h

- Résultats: seuls **lots 1** (T = 24h) , **lot 5** (T= 48 h = 2 x 24h) , **lot 9** (T = 72h = 3 x 24h) **fleurissent**.

▶ démontre la persistance « en libre cours » (périodes anhémerales de 48h et 72h) du rythme de photosensibilité.

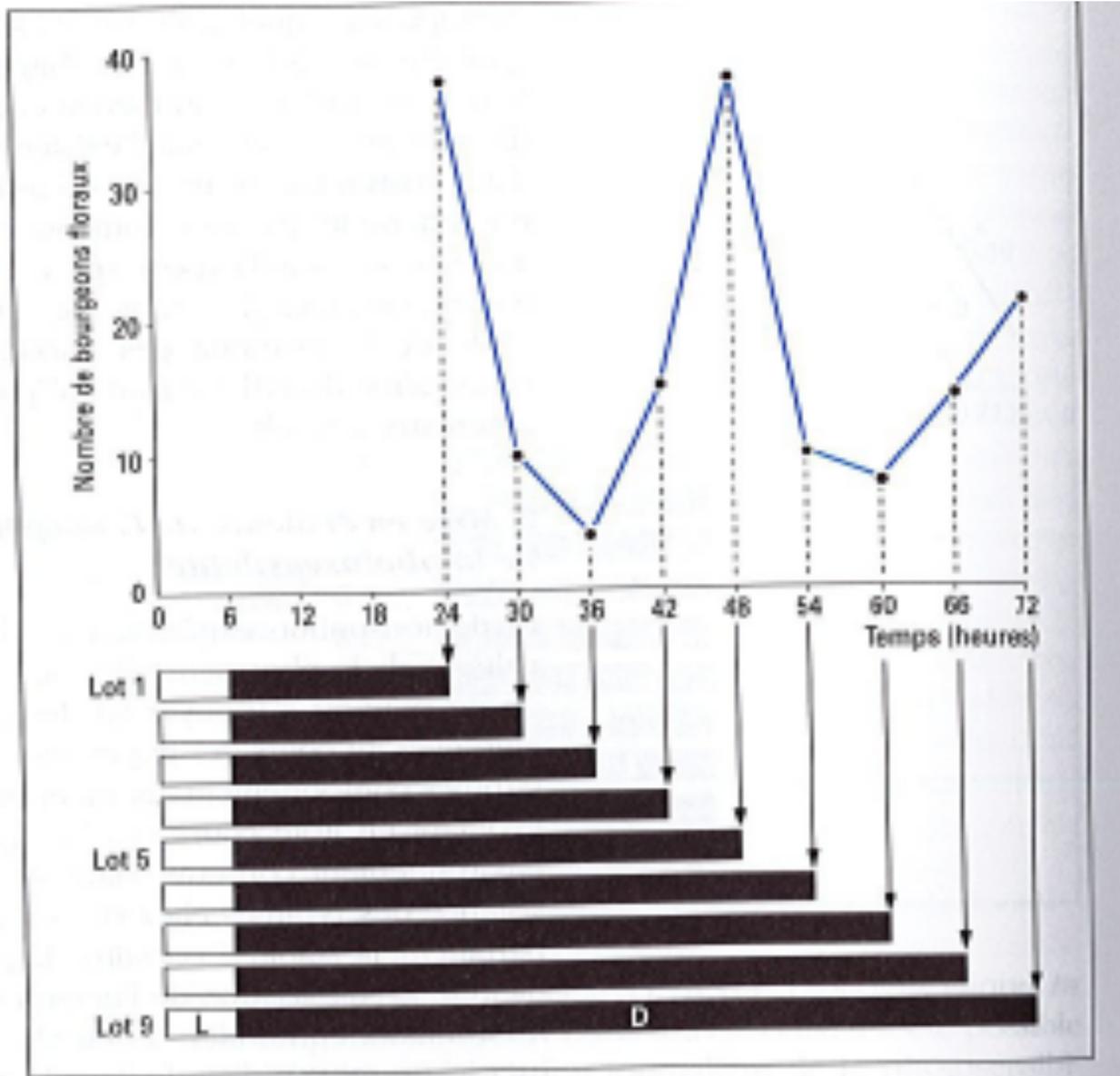
- **Temps photosensible** réapparaît toutes les 24h (même si nuit très longue).

- **Floraison** seulement si période du **rythme circadien de photosensibilité coïncide** / en résonance **avec rythme circadien LD**.

⇔ **coïncidence** entre **phase claire** du régime LD et **phase circadienne de photosensibilité**.

Ex 1: soja = sp de « jours courts » : mesure de la floraison

Figure 22. Un protocole de K.R. Nanda et K.C. Hamner (1958) destiné à mettre en évidence l'endogénie du cycle circadien de la photosensibilité impliqué dans le contrôle photopériodique de la floraison du Soja. On note que les régimes photopériodiques LD 8:16 (T=24 h), LD 8:40 (T=48 h) et LD 8:64 (T=72 h) ont un effet identique.



Ex 2 : Moineau domestique = sp de « jours longs » : mesure du **développement des gonades**

Plusieurs régimes photopériodiques - **Temps photosensible** réapparaît toutes les 24h.

LD 6 : 6	T = 12h	} développement des gonades
LD 6 : 30	T = 36h	
LD 6 : 54	T = 60h	

LD 6 : 18	T = 24h	} pas de développement des gonades
LD 6 : 42	T = 48h	
LD 6 : 66	T = 72h	

Coïncidence entre **phase claire** du régime LD
et **phase circadienne de photosensibilité**

Pas de coïncidence entre **phase claire** du régime LD
et **phase circadienne de photosensibilité**

Ex 3 : Vison = sp de « jours courts » : mesure de l' **activité testiculaire**

LD 4 : 8	T = 12h	} pas d'activité testiculaire
LD 4 : 32	T = 36h	

LD 4 : 20	T = 24h	} activité testiculaire
LD 4 : 44	T = 48h	

Conclusion :

Chez des animaux **de « jours courts » ET de « jours longs »**

les expériences démontrent l' **ENDOGENIE** du **RYTHME CIRCADIEN DE PHOTOSENSIBILITÉ.**

3) Rôle de l' ENDOGÉNIE du RYTHME CIRCADIEN de PHOTOSENSIBILITÉ dans la photorégulation des rythmes circannuels

Rythme de photosensibilité endogène et circadien : **période $20h < \tau < 24h$**

- Si pas d'entraînement du rythme endogène par rythme nyctéméral $T = 24$ heures
→ pas de coïncidence entre phase claire du régime photopériodique et phase de photosensibilité.
 - Si entraînement par rythme nyctéméral :
 - 1) aube synchronise le cycle circadien de photosensibilité : **$\tau = 24h$**
 - 2) Quand durée d'éclairement $>$ au temps qui sépare l' aube du début de la phase de photosensibilité (= phase photoinductible) \leftrightarrow **Coïncidence lumière / phase photosensible.**
- Récurrence quotidienne de cette **coïncidence** en jours croissants → réponse physiologique (ex : floraison de plantes, stimulation gonadique, etc.)

Ce modèle explique le rôle du photopériodisme dans la reprise de l'activité testiculaire des animaux de « jours longs » : photopériode croissante après le solstice d'hiver.

◆ Ex1 : oiseaux : Caille (type « jours longs »)

- Phase de photosensibilité débute 10 heures après l'aube.
- Entre solstice d'hiver et équinoxe du printemps, L (éclairage) varie de 8 h à 12 h (sous nos latitudes)
 - à partir de la 1^{re} semaine de février, durée de photopériode > à 10 h
- ↔ coïncidence lumière / phase de photosensibilité → **activation** du système (gonade)
 - ▶ nombreux oiseaux s'accouplent ≈ 3^{ème} – 4^{ème} semaine de février.

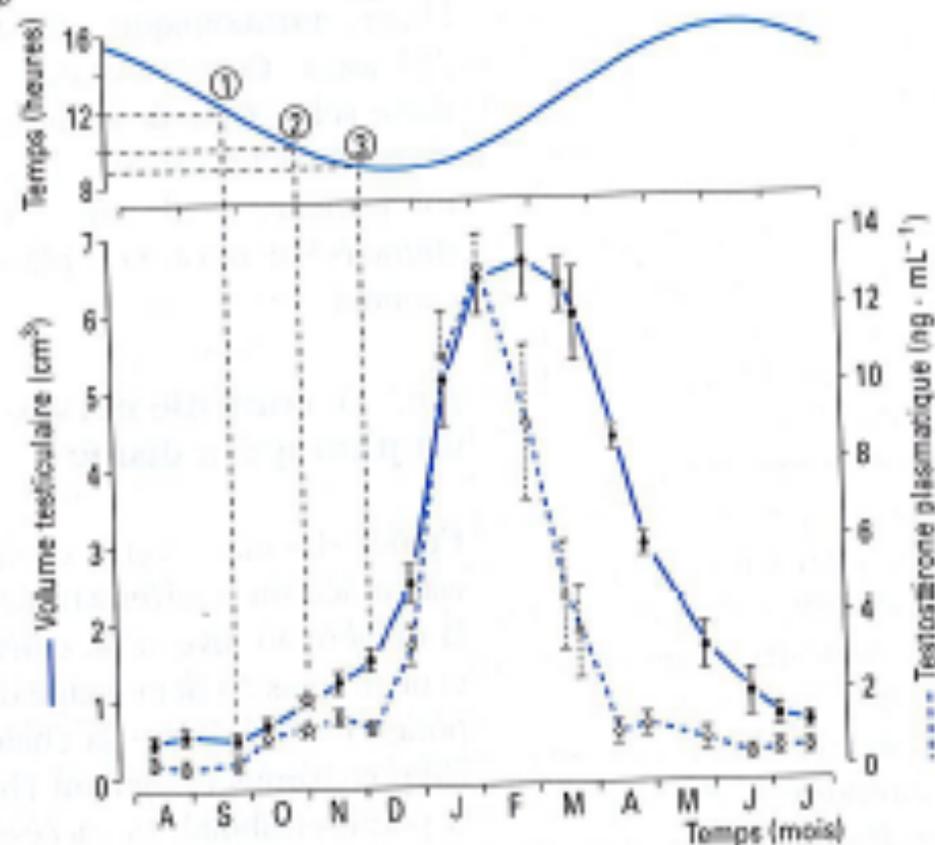
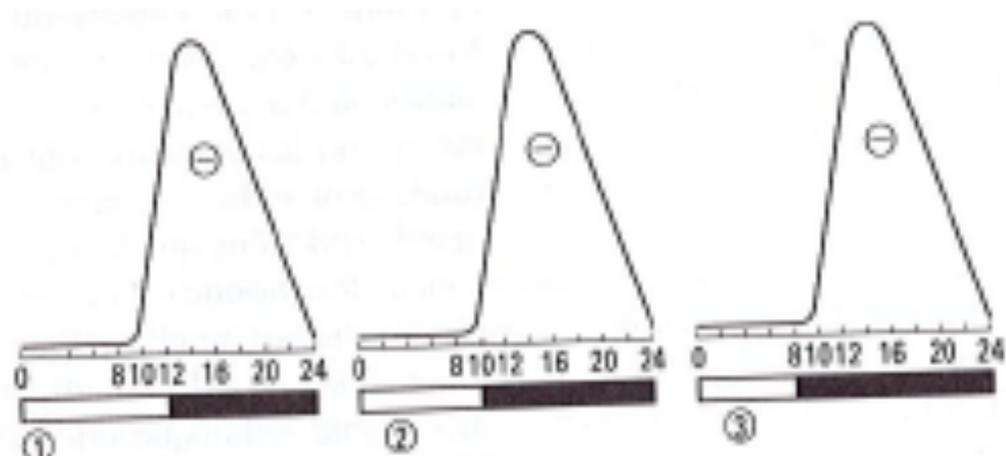
◆ Ex2 : Furet (type « jours longs »)

- temps photosensible : 8h après l'aube
 - **stimulation** (des neurones hypothalamiques, synthèse de neuro-hormones) débute en janvier : éclairage / jour ≈ 9h

◆ Ex3 : Vison (type « jours courts ») : fig 25

- Phase de photosensibilité débute 10h après l'aube :
 - reprise fonctionnement testiculaire quand jour < 10h (après équinoxe d'automne).
 - coïncidence lumière / phase photosensible → **inhibition** de l' activité des neurones hypothalamiques
 - seules photopériodes < 10h permettent **activité des gonades**
 - sous nos latitudes, levée de l'inhibition hypothalamique ≈ 1^{er} novembre (lumière inhibe activité avant 1^{er} novembre)

Figure 25. Le cycle circadien de la photosensibilité du Vison et contrôle photopériodique du cycle annuel du fonctionnement testiculaire. Situation 1: fin septembre, la durée de l'éclairement est égale à 12 heures, la lumière atteint la phase de photosensibilité, l'activité testiculaire est inhibée. Situations 2 et 3: la durée de l'éclairement est égale (1^{er} novembre) ou inférieure (début décembre) à 10 heures, la lumière n'atteint plus la phase de photosensibilité, l'activité testiculaire n'est plus inhibée.



- ◆ Comparaison de la **réponse gonadique à la coïncidence lumière / phase de photosensibilité** chez le **vison** (« type jours courts ») et le **furet** (« type jours longs ») (mêmes exp. sur 2 sp)
 - ↔ coïncidence → **inhibe** activité gonadique chez le **vison**
 - **stimule** activité gonadique chez le **furet**.
- ◆ Comparaison du **déterminisme des cycles annuels** chez le **vison** et le **furet**
 - **déterminisme photopériodique** chez le **vison** : pas d'endogénie → le rythme disparaît en libre cours
 - **déterminisme endogène** chez le **furet** → période circannuelle : $\tau = 340$ jours
 - ↔ chez le furet, l'effet du photopériodisme est d'entraîner le rythme endogène et de le remettre à l'heure astronomique chaque année → $\tau = 365$ jours.

CONCLUSION (*hypothèse*) :

La **mesure photopériodique du temps** : **rythme circadien ENDOGÈNE de la photosensibilité**

▶ **chez TOUTES les espèces**

▶ **quelque soit l'origine des rythmes annuels** → sous le contrôle d'un **oscillateur circannuel** : **furet**
ou non : → **déterminisme photopériodique** : **vison** .

ANNEXE

Complexe hypothalamo – hypophysaire

- 1) **Excitation lumineuse** reçu par la **rétine**
 - transmise par le **nerf optique** à l'**hypothalamus** (noyau suprachiasmatique)

- 2) Certains **noyaux hypothalamiques** sont stimulés :
 - Elaboration, neurosécrétion d'une **neurohormone** vers éminence médiane pénètre dans **réseau capillaire** puis dans **veines portes**.

- 3) Neurohormone gagne la **préhypophyse** (hypophyse antérieure) par **veine portes**
 - sécrétion d' **hormones gonadotropes**
 - passent dans la **circulation générale**
 - **développement des gonades**