

Partie 3

Adaptations des
organismes aux
variations saisonnières
de l'environnement

1. Variations saisonnières de l'environnement et stratégies adaptatives

Les différents climats

Dans la plupart des régions, les **conditions environnementales fluctuent saisonnièrement.**

→ Exceptions : zones désertiques et zones forestières humides équatoriales

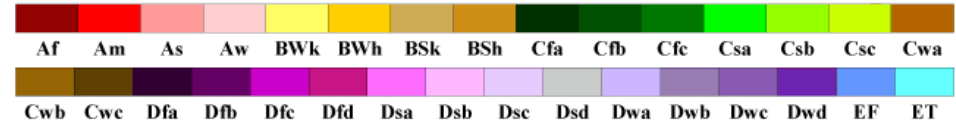
Profil et amplitude des variations différent selon la **latitude** et la **configuration locale des lieux.**

Paramètres fluctuants :

- Température
- Précipitations
- (Biomasse consommable)

World Map of Köppen–Geiger Climate Classification

updated with CRU TS 2.1 temperature and VASCLIM v1.1 precipitation data 1951 to 2000



Main climates

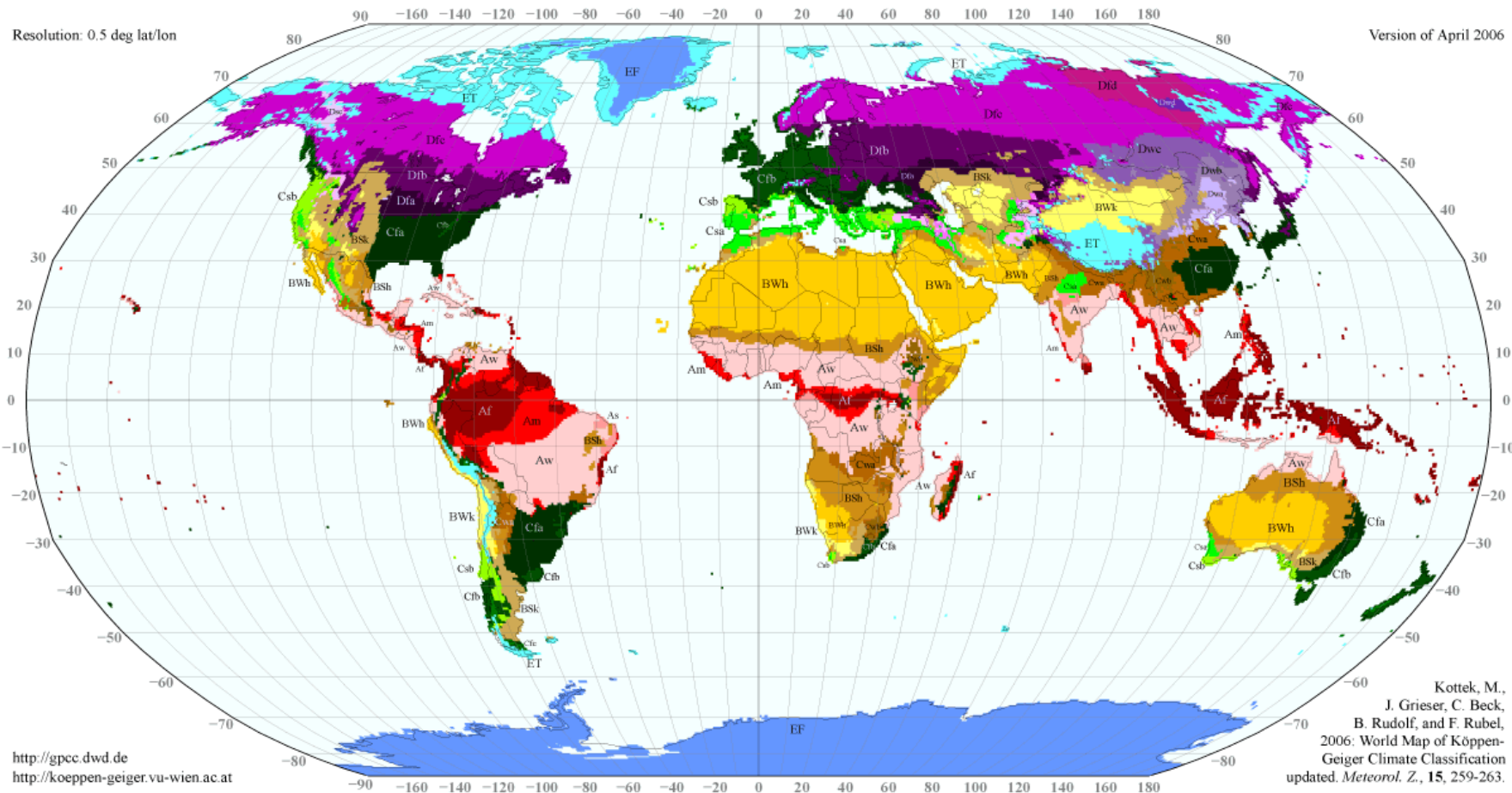
- A: equatorial
- B: arid
- C: warm temperate
- D: snow
- E: polar

Precipitation

- W: desert
- S: steppe
- f: fully humid
- s: summer dry
- w: winter dry
- m: monsoonal

Temperature

- h: hot arid
- k: cold arid
- a: hot summer
- s: warm summer
- c: cool summer
- d: extremely continental
- F: polar frost
- T: polar tundra



1. Variations saisonnières de l'environnement et stratégies adaptatives

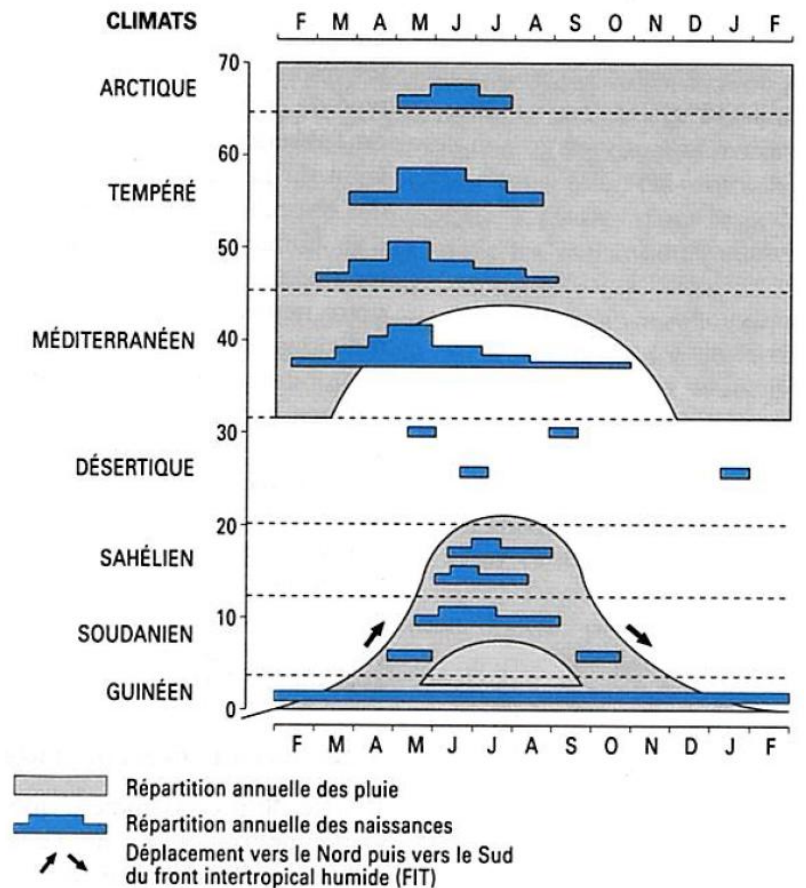
Les différents climats

Les variations environnementales annuelles **modifient la physiologie et l'activité** des espèces :

- **Reproduction** (phases d'activité / de repos sexuel)
- Préparation (métabolique/comportementale) à l'**hibernation/hibernation** (accumulation de réserves, engraissement, acquisition d'un pelage / plumage d'hiver ; entrée en léthargie hypothermique; recherche d'abri/terrier; diapause, dormance)
- Préparation (métabolique/comportementale) à la **migration** (engraissement, changement de plumage)

→ Nécessaire **anticipation adaptative** car **les changements précèdent le changement environnemental**

Répartition des naissances des Mammifères 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) (Fuminier, 1993)



1. Variations saisonnières de l'environnement et stratégies adaptatives

Les facteurs de l'environnement

La réponse des organismes implique :

- un processus endogène : **rythmicité circannuelle**
- et l'action inductrice de facteurs exogènes : **photopériodisme**

→ Le poids relatif de l'un ou l'autre varie d'une espèce à l'autre.

Deux types de facteurs environnementaux doivent être distingués :

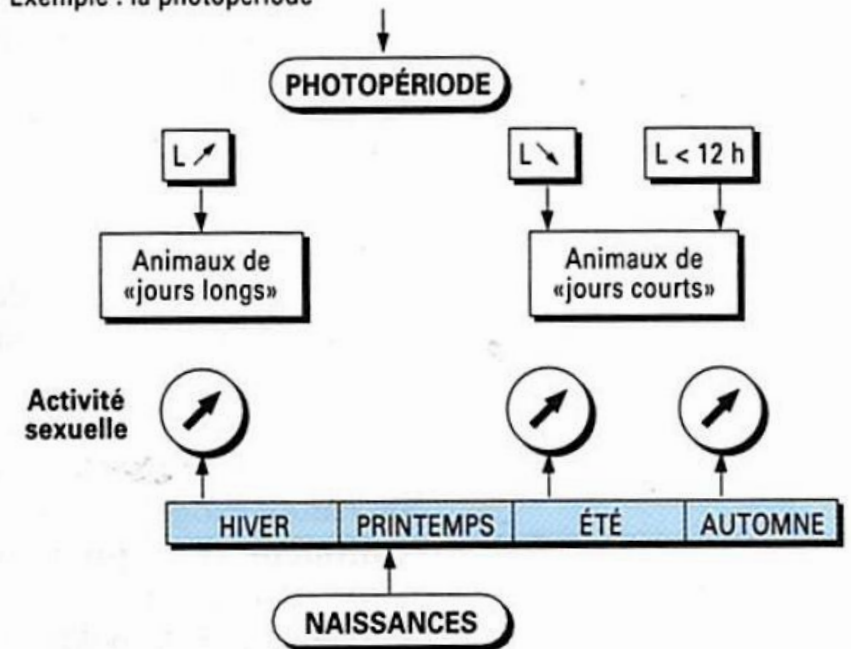
- **Facteurs distaux** essentiels : température extérieure « ultime », disponibilités alimentaires, relations interspécifiques
- **Facteurs proximaux** (ou immédiats) : **variations de la durée de l'éclairage quotidien**, variations de la température externe

→ **Relation de phase rigide entre facteurs distaux et proximaux**

Représentation schématique du rôle joué par les facteurs proximaux et distaux dans le déroulement du cycle annuel de la reproduction.

L'augmentation, chez les animaux de « jours longs » ou bien la diminution, chez les animaux « de jours courts » de la durée de l'éclairage journalier constitue, chez la plupart des espèces, le facteur proximal essentiel (Zeitgeber), tandis que les conditions environnementales assurant la réussite de la reproduction constituent les facteurs distaux.

Facteurs immédiats (= facteurs proximaux) : facteurs de l'environnement qui informent de l'évolution des facteurs ultimes (action par anticipation).
Exemple : la photopériode



Raisons pour lesquelles il est avantageux de se reproduire à une saison déterminée

Facteurs ultimes (= facteurs distaux) : facteurs de l'environnement favorables à la survie des jeunes.
Exemple : température, disponibilités alimentaires, etc.

2. Mise en évidence des rythmes circannuels

Les contraintes méthodologiques

Rythme circannuel : rythme se déroulant **en environnement constant**, hors de toute influence de l'environnement naturel, et dont la période, constante, quel que soit le niveau thermique ambiant, est **voisine de 365,25 jours**.

- Quelles sont ces conditions constantes ? Comment les créer ?
- Problème expérimental posé par la **lumière** :
 - Majorité des expériences en LD constante (p. ex., LD 12 : 12 ou LD 14 : 10)
 - Très peu d'études en LL ou DD
- Des rythmes présents surtout chez des espèces sauvages
 - Quelles possibilités et conséquences de la **captivité expérimentale** ?
- Quelle durée des recherches pour étudier une période d'un an ?
 - La **règle des trois périodes** — *Spoiler* : pratiquement jamais respectée car :
 - Difficultés techniques (fiabilité des installations durant 3 ans)
 - Difficultés biologiques (survie des individus, surtout si espèce de longévité < 3 ans ; accoutumance/acclimatation à la captivité : alimentation régulière et en quantité, suppression de l'espace vital, isolement...)
- Eviter les repères temporels (horaires des visites, pesées, etc.)

2. Mise en évidence des rythmes circannuels

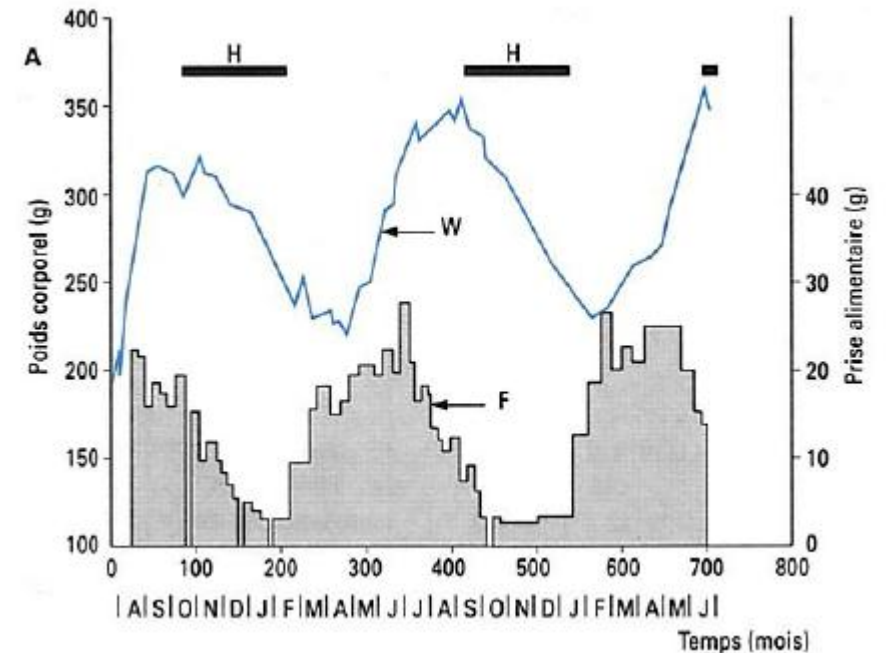
Nombreuses similarités avec les rythmes circadiens

- **Endogénie** des rythmes circannuels
→ Travaux précurseurs chez *Callospermophilus lateralis*



Callospermophilus lateralis

Rythme circannuel de la masse corporelle (W), de la prise alimentaire (F) et de l'hibernation (rectangles noirs horizontaux) observé chez un spermophile (*C. lateralis*) élevé en conditions constantes (LD 12 : 12 et 21 °C). (Pengelley & Fisher, 1963)



2. Mise en évidence des rythmes circannuels

Nombreuses similarités avec les rythmes circadiens

- **Endogénie** des rythmes circannuels
 - Travaux précurseurs chez *Callospermophilus lateralis*
 - Chez toutes les espèces, période différente de 365,25 jours, le plus souvent inférieure à celle-ci
 - Maintien du rythme dans différentes conditions de lumière constante



Callospermophilus lateralis

Rythme circannuel de l'hibernation observé chez *C. lateralis* maintenu 47 mois à la température constante (3 °C). **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. (Pengelley & Gwinner, 1986)

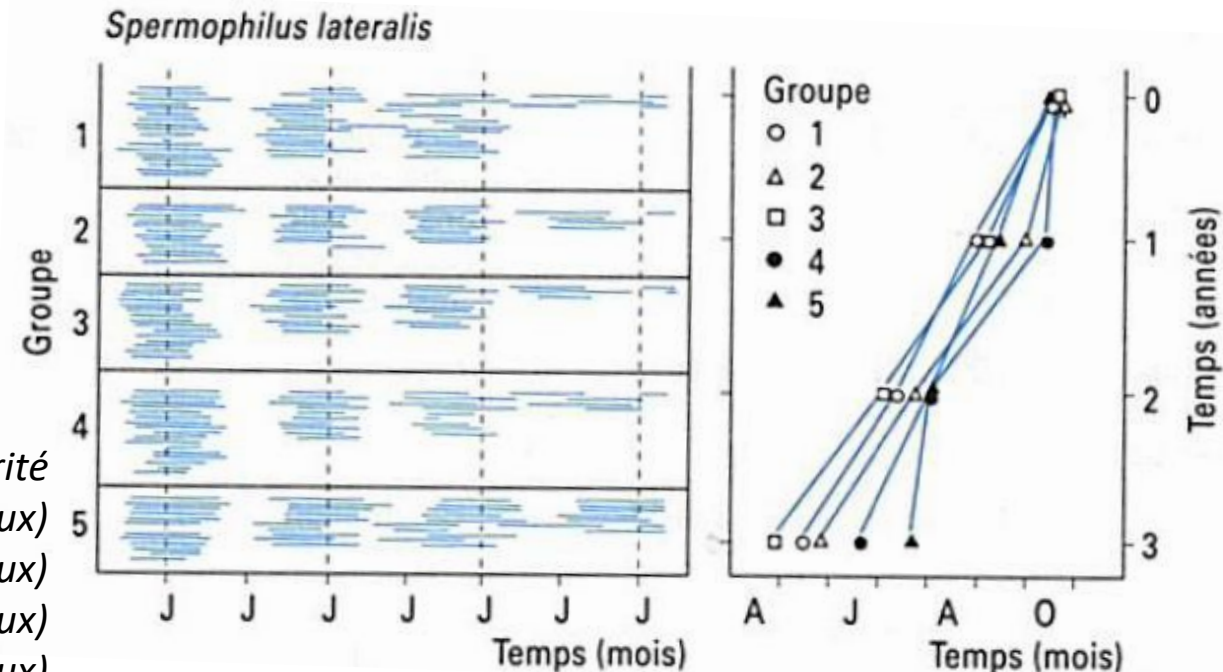
Groupe 1 : animaux aveugles maintenus à l'obscurité

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)



2. Mise en évidence des rythmes circannuels

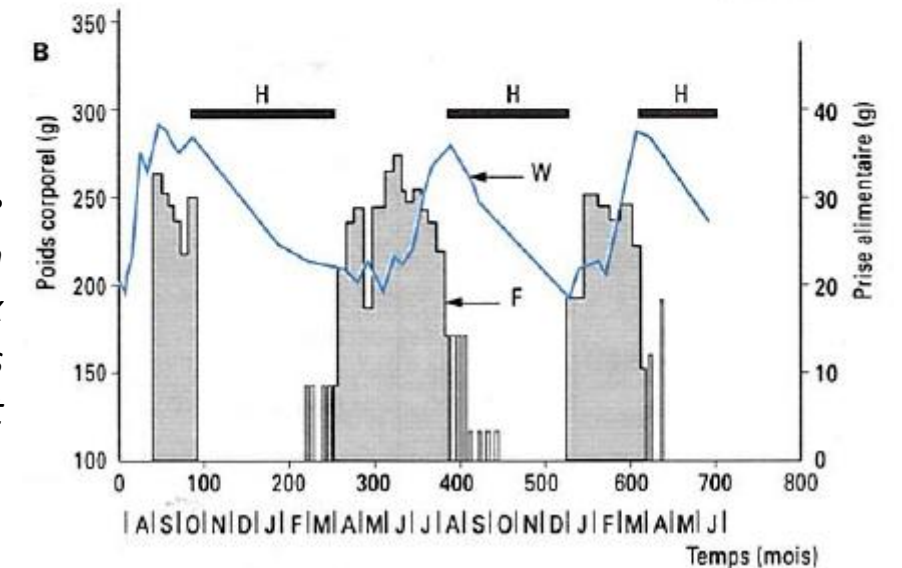
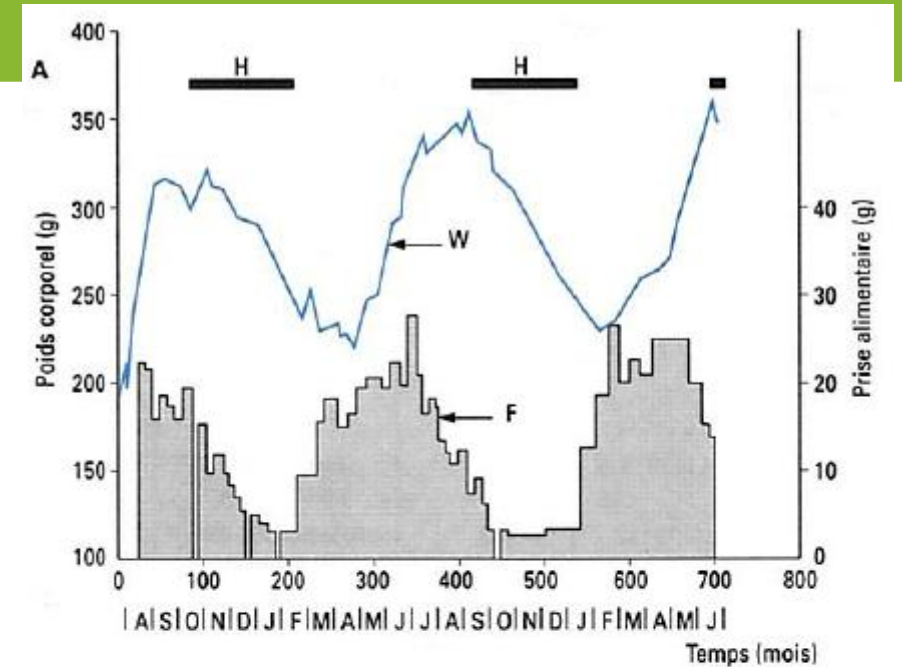
Nombreuses similarités avec les rythmes circadiens

- **Endogénie** des rythmes circannuels
 - Travaux précurseurs chez *Callospermophilus lateralis*
 - Chez toutes les espèces, période différente de 365,25 jours, le plus souvent inférieure à celle-ci
 - Maintien du rythme dans différentes conditions de lumière constante
- **Innétité** des rythmes circannuels
 - Persistance, chez certaines espèces, des rythmes chez les jeunes nés en conditions constantes de mères élevées en conditions constantes
- **Homéostasie thermique**



Callospermophilus lateralis

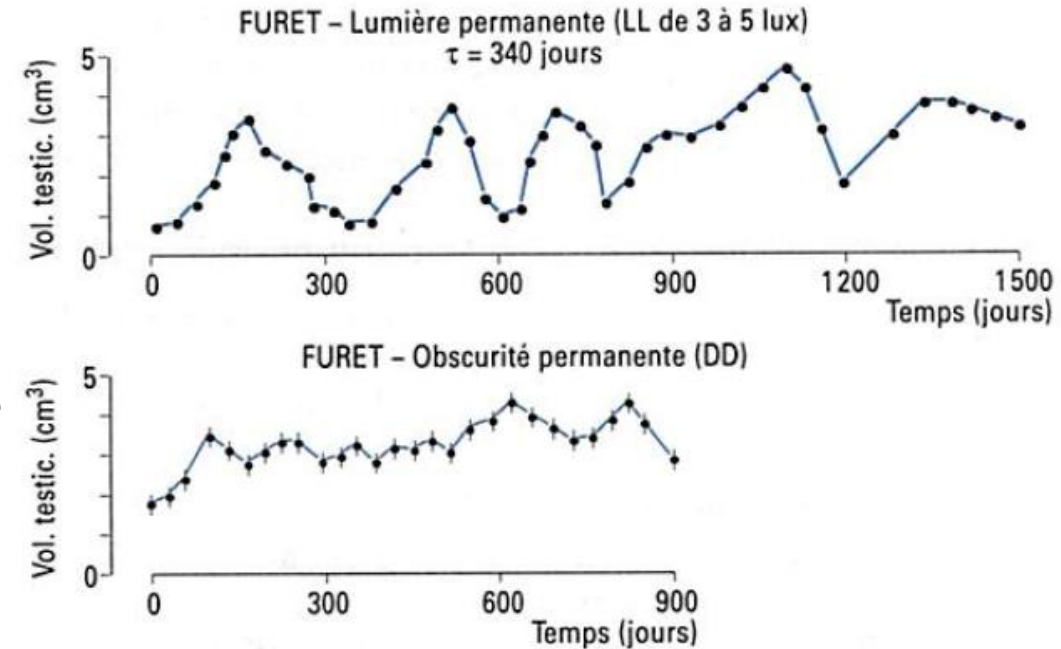
Rythme circannuel de la masse corporelle (W), de la prise alimentaire (F) et de l'hibernation (rectangles noirs horizontaux) observé chez deux spermophiles (*C. lateralis*) élevés en conditions constantes. **A** : LD 12 : 12 et 21 °C. **B** : LD 12 : 12 et 0°C (Pengelley & Fisher, 1963).



2. Mise en évidence des rythmes circannuels

Nombreuses similarités avec les rythmes circadiens

- **Endogénie** des rythmes circannuels
 - Travaux précurseurs chez *Callospermophilus lateralis*
 - Chez toutes les espèces, période différente de 365,25 jours, le plus souvent inférieure à celle-ci
 - Maintien du rythme dans différentes conditions de lumière constante
- **Innétité** des rythmes circannuels
 - Persistance, chez certaines espèces, des rythmes chez les jeunes nés en conditions constantes de mères élevées en conditions constantes
- **Homéostasie thermique**
 - Influence de l'éclairement
 - Peu d'études et de mise en évidence
 - Ex. : activité testiculaire circannuelle chez le furet maintenue en LL mais pas en DD
- **Existence d'un Zeitgeber ?**



Variations du volume testiculaire chez des furets élevés en lumière permanente faible (LL de 3 à 5 lux) ou bien à l'obscurité permanente (Boissin-Agasse et al., 1985)



Mustela furo

3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

La photopériode comme synchroniseur

Chez le spermophile, le groupe expérimental dérivant le moins est celui en LD.

→ **Influence de l'alternance LD**

Ainsi, le **premier synchroniseur** est la **variabilité annuelle de la photopériode**



Callospermophilus lateralis

Rythme circannuel de l'hibernation observé chez C. lateralis maintenu 47 mois à la température constante (3 °C). 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. (Pengelley & Gwinner, 1986)

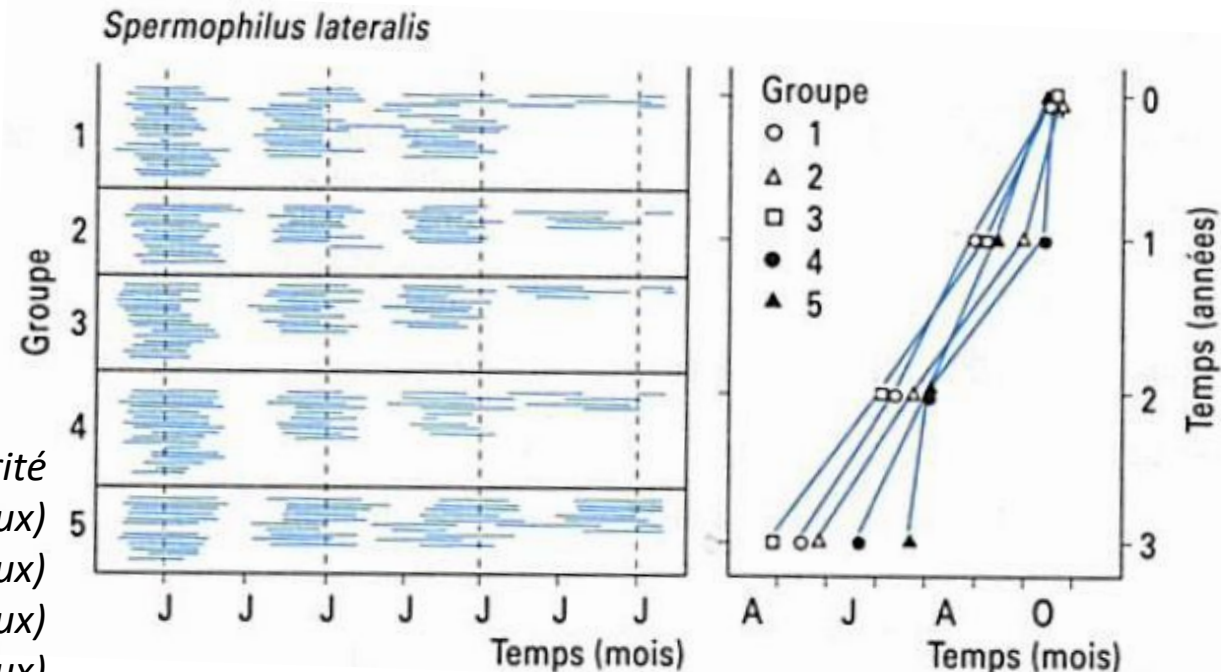
Groupe 1 : animaux aveugles maintenus à l'obscurité

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)



3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

La photopériode comme synchroniseur

Chez le spermophile, le groupe expérimental dérivant le moins est celui en LD.

→ **Influence de l'alternance LD**

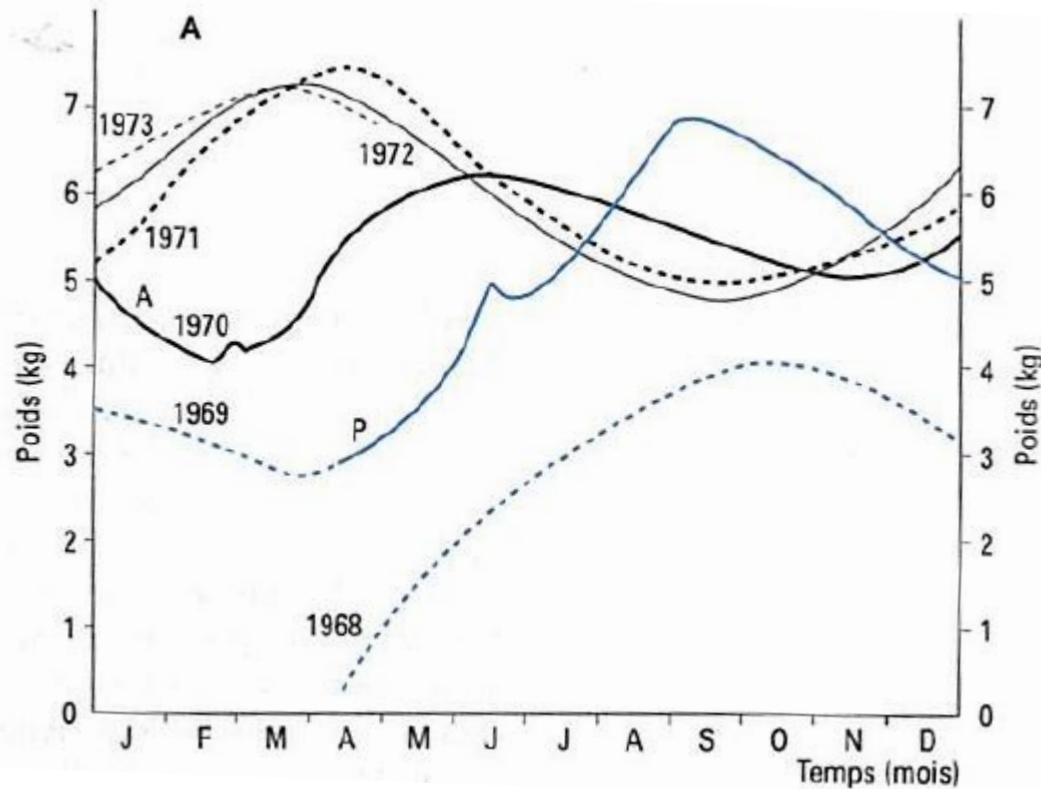
Ainsi, le **premier synchroniseur** est la **variabilité annuelle de la photopériode**

Cas d'étude : changement d'hémisphère de marmottes

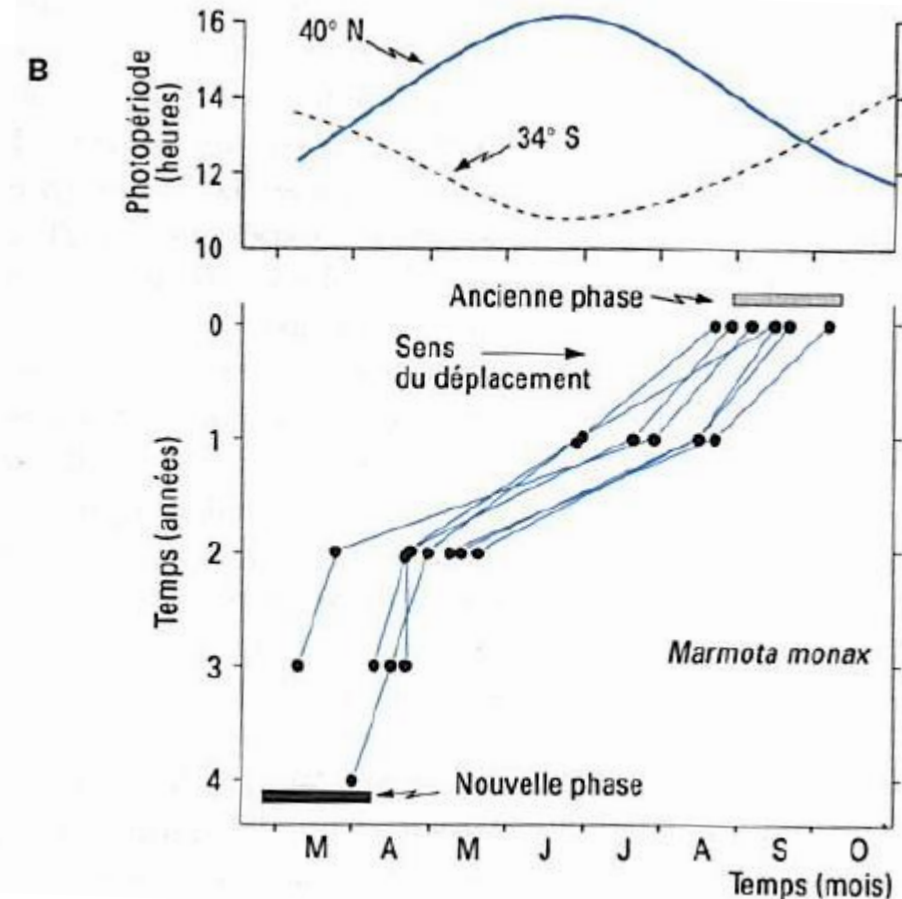
3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels



Marmota monax



A : Resynchronisation du rythme du poids corporel chez des marmottes transférées de l'hémisphère nord (Pennsylvanie, USA, 40° N) dans l'hémisphère sud (Sydney, Australie, 34° S). 1969 : capture des individus aux USA ; 1970 : transfert à Sydney. Les individus sont en conditions naturelles d'éclairement en tout temps. La variation supposée du poids corporel avant la capture est représentée en traits discontinus. P : Pennsylvanie ; A : Australie.



B : Résultats de l'expérience représentés sous une forme différente. 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. Un seul animal survit en fin d'expérimentation (Gwinner, 1986).

3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

La photopériode comme synchroniseur

Chez le spermophile, le groupe expérimental dérivant le moins est celui en LD.

→ **Influence de l'alternance LD**

Ainsi, le **premier synchroniseur** est la **variabilité annuelle de la photopériode**

Cas d'étude : changement d'hémisphère de marmottes

→ Il faut 2 ans pour achever la synchronisation

3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

La photopériode comme synchroniseur

Chez le spermophile, le groupe expérimental dérivant le moins est celui en LD.

→ **Influence de l'alternance LD**

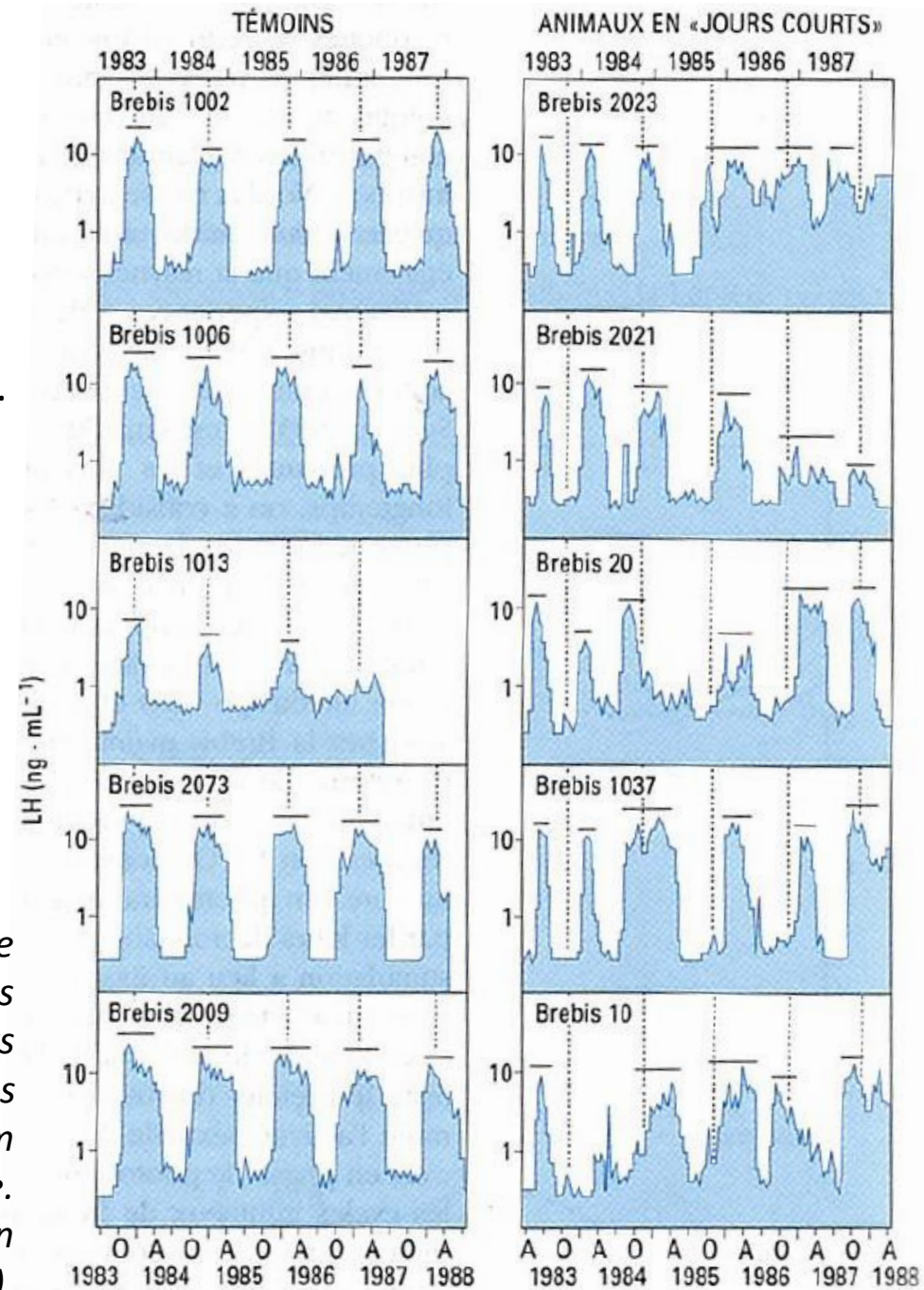
Ainsi, le **premier synchroniseur** est la **variabilité annuelle de la photopériode**

Cas d'étude : le rythme endogène circannuel de la reproduction chez les ovins



Ovis aries

Rythme circannuel de la concentration plasmatique en hormone lutéotrope (LH) chez 5 brebis élevées en conditions naturelles (gauche) ou en « jours courts » (LD 8 : 16) pendant 5 années consécutives (droite). Le trait horizontal signale le maximum calculé à l'aide d'un programme mathématique. Les lignes pointillées verticales indiquent la position du solstice d'été (Karsch et al., 1989).



3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

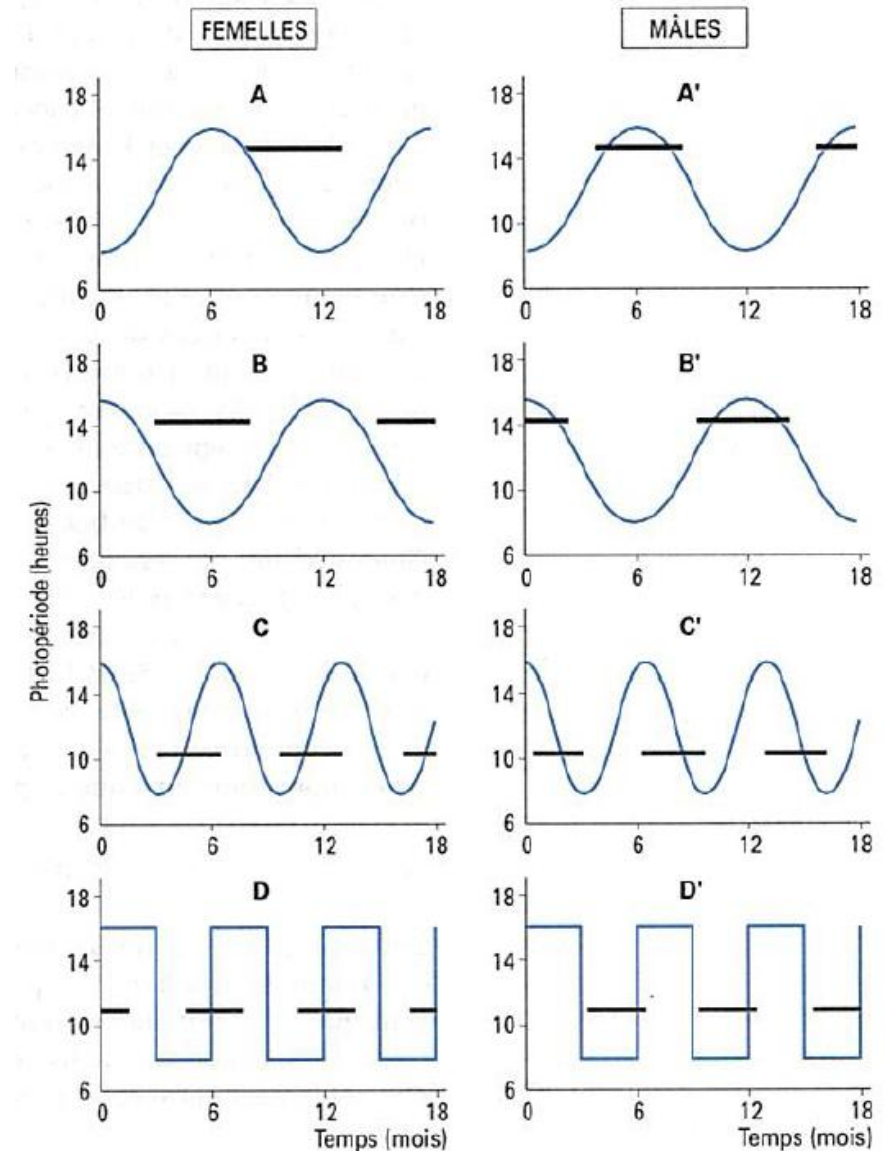
La photopériode comme synchroniseur

Chez le spermophile, le groupe expérimental dérivant le moins est celui en LD.
→ **Influence de l'alternance LD**

Ainsi, le **premier synchroniseur** est la **variabilité annuelle de la photopériode**

Cas d'étude : le rythme endogène circannuel de la reproduction chez les ovins

*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. Gauche : brebis ; droite : bélier. Les traits horizontaux noirs indiquent soit la période d'oestrus, soit celle de la croissance testiculaire (Ortavant et al., 1988).*



Ovis aries

3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

Les autres synchroniseurs

Effet de la **température**

- Chez *C. lateralis* : pas d'effet sur la période ni la phase des rythmes
→ action sur l'**amplitude**, la **durée de la période d'hibernation et d'hypophagie**

3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

Les autres synchroniseurs

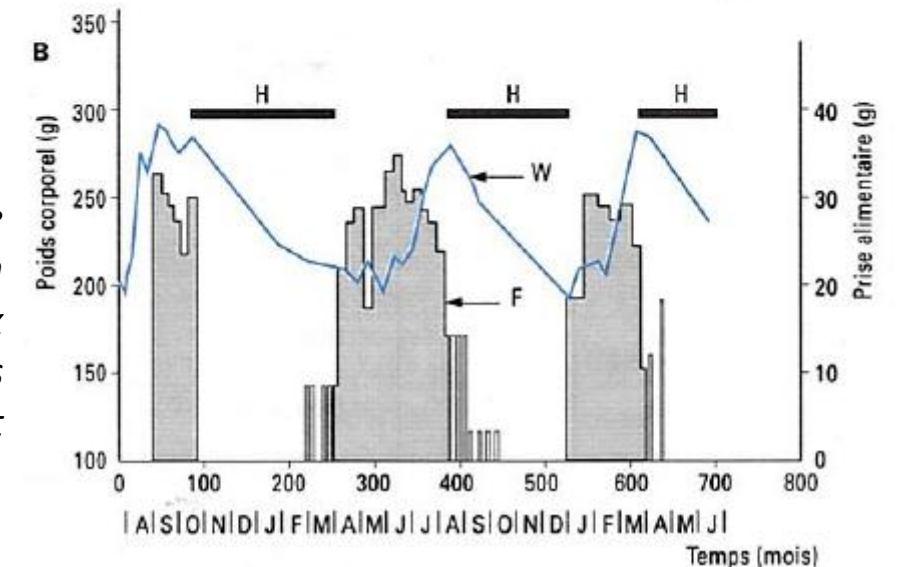
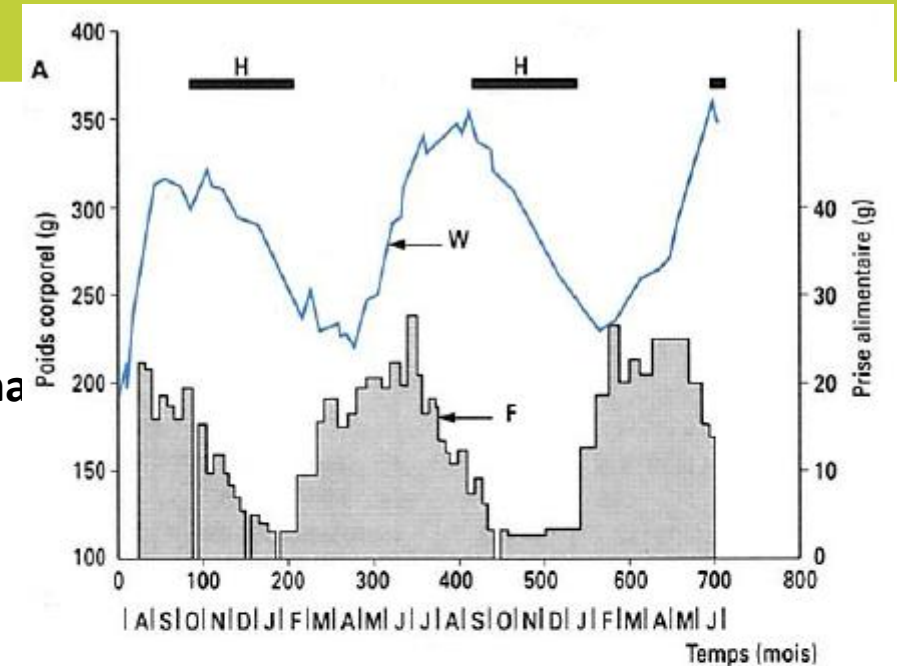
Effet de la **température**

- Chez *C. lateralis* : pas d'effet sur la période ni la phase des rythmes
→ action sur l'**amplitude**, la **durée de la période d'hibernation et d'hypophagie**



Callospermophilus lateralis

Rythme circannuel de la masse corporelle (W), de la prise alimentaire (F) et de l'hibernation (rectangles noirs horizontaux) observé chez deux spermophiles (*C. lateralis*) élevés en conditions constantes. **A** : LD 12 : 12 et 21 °C. **B** : LD 12 : 12 et 0°C (Pengelley & Fisher, 1963).



3. Les synchroniseurs des rythmes circannuels

Les autres synchroniseurs

Effet de la **température**

- Chez *C. lateralis* : pas d'effet sur la période ni la phase des rythmes
→ action sur l'**amplitude**, la **durée de la période d'hibernation et d'hypophagie**
- Chez les spermophiles : la température serait un Zeitgeber plus puissant que la lumière
→ déphasage plus rapide après un stimulus froid (surtout au printemps) qu'après un stimulus lumineux
- Action de la température qu'à certains moments de l'année : **période de thermosensibilité** (printemps)

Effet des **phéromones**

- Ex. : la présence d'un bélier synchronise l'oestrus d'un troupeau de brebis

Effet de la **disponibilité alimentaire**

- Ex. : chez le sanglier, le cycle de reproduction est en partie contrôlé par les disponibilités alimentaires

4. Caractères particuliers des rythmes circannuels

Deux propriétés distinguent les rythmes circannuels des rythmes circadiens

Les rythmes circannuels n'apparaissent souvent que sous certaines conditions :

conditions permissives

Ex. :

- Chez de nombreux oiseaux, rythme circannuel en LD 12 : 12 mais pas en LD 13 : 11 ou LD 18 : 6
- Perte du rythme circannuel des bois chez le cerf sika en LD 12 : 12
- Persistance du rythme d'hibernation chez le tamia en LD 12 : 12 mais pas en LD 8 : 16

Les rythmes circannuels présentent de grandes **variations inter- et intraspécifiques**

Ex. :

- Chez les spermophiles : grande stabilité entre individus et conditions chez *C. lateralis* mais rythmes moins marqués, perdus plus facilement et plus grande variabilité entre individus chez *I. tridecemlineatus*.
- Comparaison furet et vison :
 - Vison : aucun rythme de l'activité testiculaire en LL ou DD
 - Furet : rythme de l'activité testiculaire (≈ 340 j.) en LL



Cervus nippon



Tamia sp.



Callospermophilus lateralis



Ictidomys tridecemlineatus



Mustela furo



Neogale vison

5. Le photopériodisme

Définition et rôle du photopériodisme

Quelle influence des variations saisonnières ? Plusieurs cas de figure :

- Programmation annuelle interne (endogénie)
- Activité cyclique possible que grâce à une dépendance totale aux variations de photopériode
- Chez la plupart des espèces : endogénie + effets du photopériodisme → effet d'entraînement

L'endogénie des rythmes saisonniers est une **fonction physiologique adaptative**

→ Internalisation du rythme astronomique (le plus souvent imparfaite)

Le rythme le plus étudié est celui du **cycle de reproduction**

→ Bases neurobiologiques bien connues

→ Associé à la cyclicité de **nombreuses autres fonctions physiologiques** : activité locomotrice ; constitution / utilisation de réserves ; renouvellement du pelage / plumage ; migration ; hibernation ; territorialisme; ...

5. Le photopériodisme

Définition et rôle du photopériodisme

Quelle influence des variations saisonnières ? Plusieurs cas de figure :

- Programmation annuelle interne (endogénie)
- Activité cyclique possible que grâce à une dépendance totale aux variations de photopériode
- Chez la plupart des espèces : endogénie + effets du photopériodisme → effet d'entrainement

L'endogénie des rythmes saisonniers est une **fonction physiologique adaptative**

→ Internalisation du rythme astronomique (le plus souvent imparfaite)

Le rythme le plus étudié est celui du **cycle de reproduction**

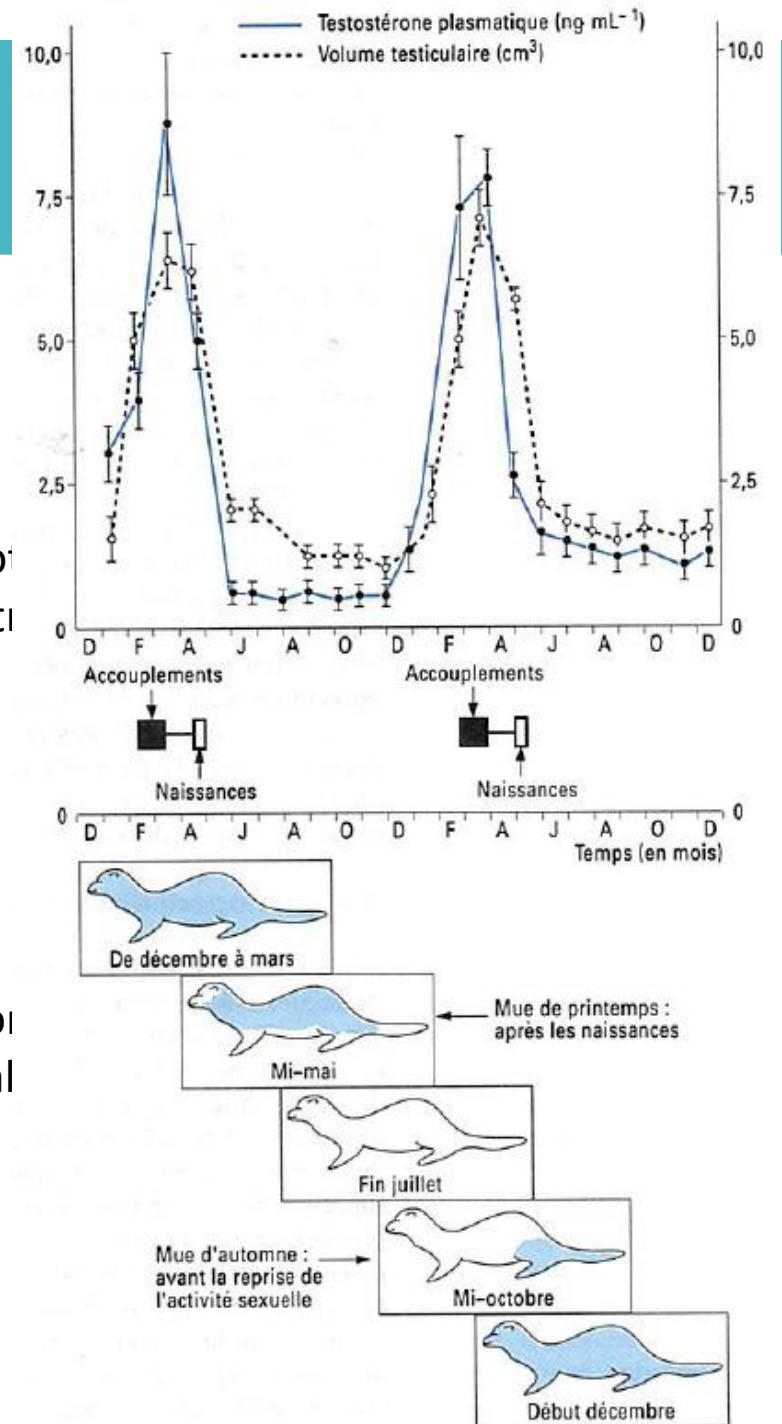
→ Bases neurobiologiques bien connues

→ Associé à la cyclicité de **nombreuses autres fonctions physiologiques** : activité locomotrice ; réserves ; renouvellement du pelage / plumage ; migration ; hibernation ; territorialité



Mustela lutreola

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 (Boissin-Agasse & Martinet, 1980).



5. Le photopériodisme

Photopériodisme et cycle annuel de la reproduction

Le cycle annuel de la reproduction : « une **méthode contraceptive naturelle** »

→ Ne permet les naissances que durant une période précise, souvent courte, et favorable

Ainsi, **l'activité sexuelle est périodique** et voit se succéder deux phases :

- phase d'activité (production de gamètes)
- phase de repos des fonctions exocrine et endocrine

→ Résultante d'un rythme circannuel endogène ou d'une réponse photopériodique ou les deux

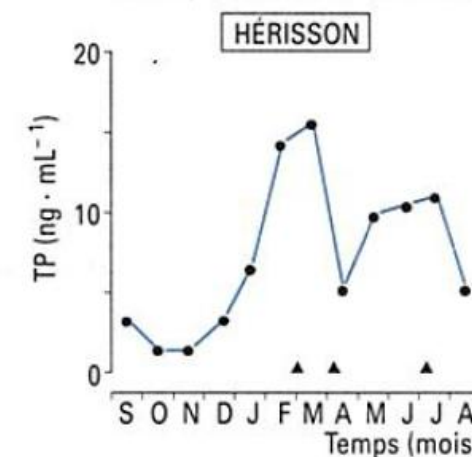
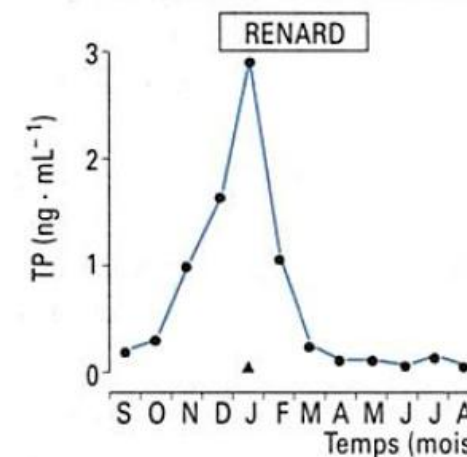
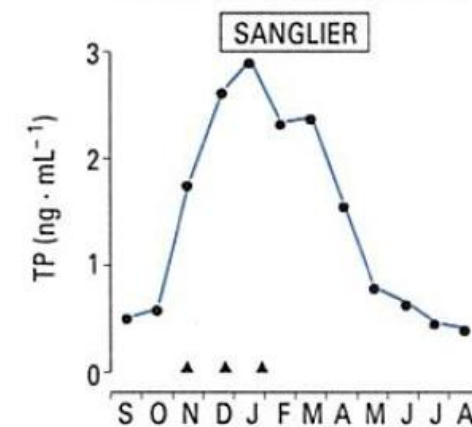
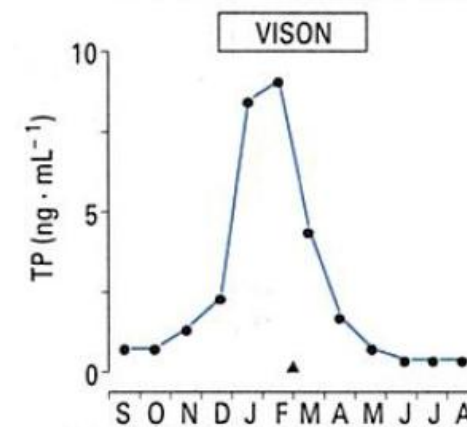
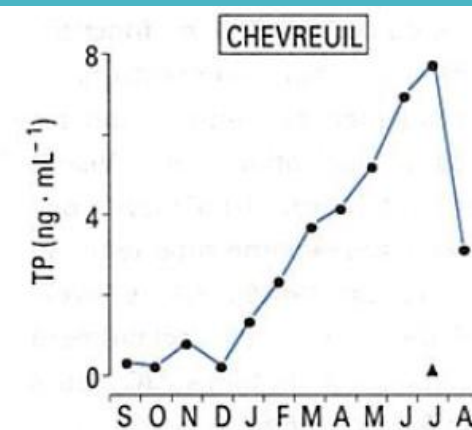
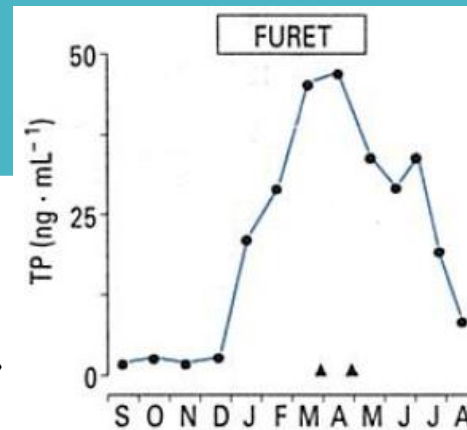
Dans **tous les cas** : l'influence du photopériodisme **ne s'exerce jamais à la fois** sur :

- l'installation de la phase d'activité (sexuelle)
- la régression gonadique (et l'arrêt de l'activité sexuelle)

→ La **photorégulation** se limite à l'une ou l'autre phase du cycle

Rythmes saisonniers de la concentration plasmatique en testostérone (TP = testostérone plasmatique) chez quelques mammifères sauvages.

Triangles noirs : période d'accouplement.



5. Le photopériodisme

Photopériodisme et cycle annuel de la reproduction

Chez tous les oiseaux et certains mammifères (sauf rongeurs et mammifères hibernants hors chiroptères) : **activation des gonades sous contrôle photopériodique** ; l'installation du repos sexuel échappe à toute évolution de l'environnement photopériodique.

- Quand les gonades présentent un développement maximal, arrêt de l'influence gonadostimulante de la durée des jours : repos sexuel
- **Phénomène d'échappement au contrôle photopériodique** = installation d'une **phase photoréfractaire**
- Rôle adaptatif : empêche les accouplements tardifs

Chez ces espèces, le cycle annuel de la reproduction résulte :

- d'un **état de photosensibilité** : la variation de la durée du jour permet la reprise de l'activité des gonades ;
- d'un **état de non-réponse** au stimulus lumineux : phase photoréfractaire ; contrôle endogène du repos sexuel.

Chez les rongeurs et mammifères hibernants hors chiroptères : **installation du repos sexuel sous contrôle photopériodique** ; la reprise de l'activité sexuelle est sous contrôle endogène.

- Déclenchement spontané de l'activité des gonades **durant la phase photoréfractaire**
- Rôle adaptatif : empêche les accouplements tardifs et les naissances à l'approche de la période d'hibernation

6. La mesure photopériodique du temps

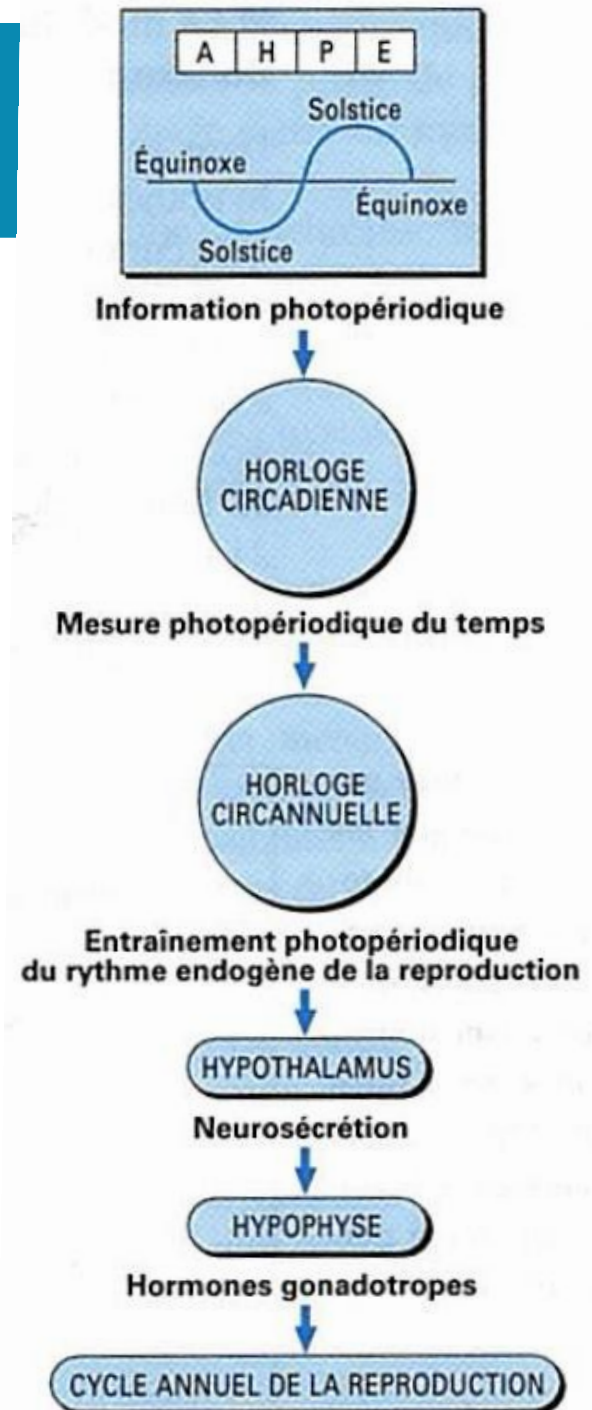
La modélisation de la mesure photopériodique du temps

La plupart des modèles sont basés sur un **principe d'automatisme circadien, endogène, de la photosensibilité.**

Modèle de Farner :

- **Horloge circadienne** : génère le **cycle circadien de la photosensibilité**
- **Horloge circannuelle** : responsable de l'**endogénie du cycle annuel de la reproduction**

Schéma théorique proposé par Farner (1965) pour expliquer la photorégulation du cycle sexuel 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.



6. La mesure photopériodique du temps

La modélisation de la mesure photopériodique du temps

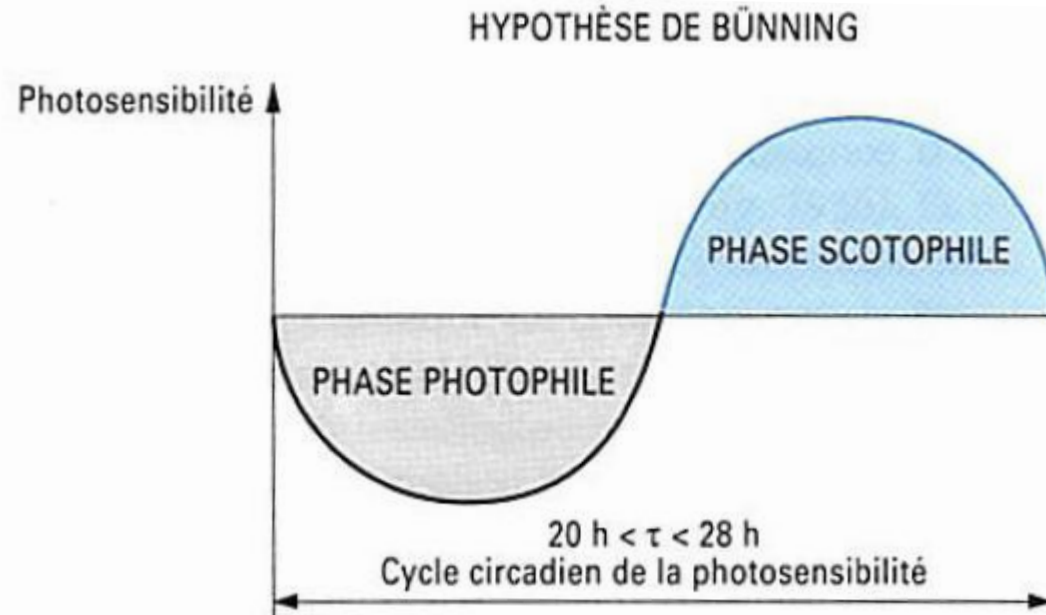
La plupart des modèles sont basés sur un **principe d'automatisme circadien, endogène, de la photosensibilité.**

Modèle de Bünning : inversion endogène de la photosensibilité toutes les 12 heures

- Deux phases : **phase photophile**, **phase scotophile**
- En fonction de la durée d'éclairement : la lumière est efficace si la phase de photosensibilité tombe durant le jour

→ **Coïncidence lumière-photosensibilité**

Modèle proposé par 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 hémi-périodes sont dites respectivement « photophile » et « scotophile ». La lumière est efficace quand la durée de l'éclairement permet la coïncidence phase claire-phase scotophile.

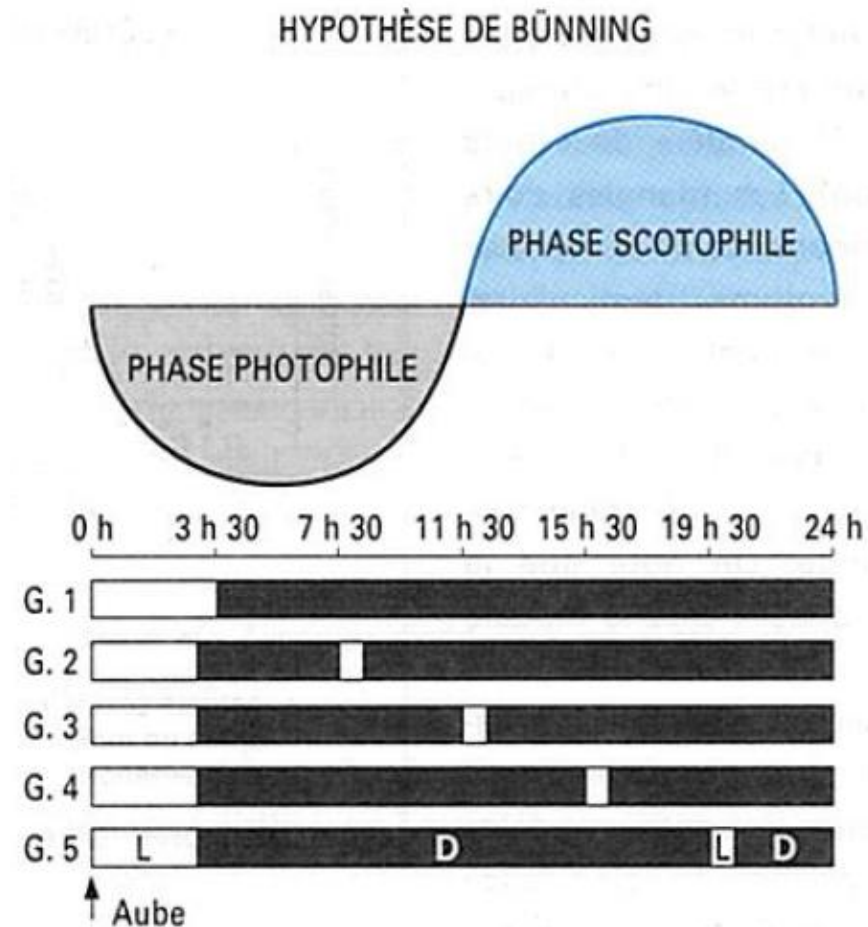


6. La mesure photopériodique du temps

Mise en évidence des variations journalières de la photosensibilité

Utilisation du protocole des créneaux de lumière ou **photopériodes squelettiques**

Tous les groupes d'animaux sont soumis à une même durée d'éclairement (4 h dans l'exemple ici) mais la lumière peut être donnée en une ou deux fois. Dans ce dernier cas, les animaux sont éclairés pendant 3h30 (photofraction principale) puis pendant 0h30 (photofraction secondaire). La photofraction secondaire interrompt la nuit à des moments variables après le début de la photofraction principale (7h30, 11h30, 15h30, 19h30). 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.



6. La mesure photopériodique du temps



Mustela furo



Neogale vison

Mise en évidence des variations journalières de la photosensibilité

Utilisation du protocole des créneaux de lumière ou **photopériodes**

Exemple : comparaison entre :

- Furet = mammifère « de jours longs »
- Vison = mammifère « de jours courts »

Variations journalières de la photosensibilité identiques mais :

- chez le furet, la coïncidence lumière-phase de photosensibilité **stimule** l'activité des gonades ;
- Chez le vison, la coïncidence lumière-phase de photosensibilité **inhibe** l'activité des gonades.

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 (Boissin-Agasse et al., 1986).

