

Activation ou inhibition testiculaire par la photopériode chez plusieurs espèces de rongeurs sahéliens : première mise en évidence d'une variation circadienne de la photogonadosensibilité

Bruno SICARD, Daniel MAUREL, Jean-Claude GAUTUN et Jean BOISSIN

Résumé — Le protocole expérimental des « créneaux de lumière », comportant une fraction principale de 7 h 30 de lumière et une photofraction secondaire de 0 h 30 interrompant à des temps variables une nuit de 16 h 30, a montré chez six sur sept espèces de rongeurs sahéliens étudiées dans le nord du Burkina Faso (14°20'N-14°50'N), l'existence d'une phase circadienne de photosensibilité du mécanisme central contrôlant la fonction gonadotrope. Chez *Gerbillus nigeriae*, *Taterillus petteri*, *Taterillus gracilis*, *Acomys* sp. et *Mastomys erythroleucus* plusieurs programmes d'éclairage nocturne ont provoqué la stimulation de la sécrétion de la testostérone alors que chez *Arvicanthis niloticus*, la lumière a un effet inhibiteur. Chez la dernière espèce étudiée, *Mastomys huberti*, aucune photosensibilité n'a pu être mise en évidence. L'étude des relations de phase chez ces rongeurs sahéliens, de décembre à mars, entre le cycle circadien de la photosensibilité et les variations de la durée quotidienne de l'éclairage naturel, permet d'envisager un rôle déterminant du photopériodisme dans la régulation saisonnière de l'activité sexuelle.

Stimulatory or inhibitory effects of photoperiod on the testicular function of several Sahelian rodents: first demonstration of a circadian photosensitive phase

Abstract — An experimental protocol was used based on "skeleton photoperiods" with a primary 7 h 30 light period and a secondary 0 h 30 light period interrupting at various times a night of 16 h 30. In six out of seven species of Sahelian rodents studied in the northern part of Burkina Faso (14°20'N-14°50'N), we noted a circadian phase of photogonadosensitivity. In *Gerbillus nigeriae*, *Taterillus petteri*, *Taterillus gracilis*, *Acomys* sp. et *Mastomys erythroleucus*, several programs of skeleton photophase interruption induced a stimulation of testosterone secretion, whereas in *Arvicanthis niloticus*, these lighting sequences had an inhibitory effect. In the last species, *Mastomys huberti*, no circadian variation of photosensitivity was observed. The study of phase relationships between the circadian cycle of photosensitivity and the variations in the natural daylength from December to March clearly indicated that in the Sahelian rodents the photoperiod is an important factor regulating testicular activity.

Abridged English Version — It is generally accepted that variations in rainfall and food availability are the main environmental factors controlling the reproductive cycles in species living in arid or desertic environments ([1] to [5]). On the other hand, the possible role of the photoperiod, which is known to be important for species living in temperate regions, has never been considered as a possible environmental synchronizer, perhaps because of the low amplitude of the annual cycle of daylength in these regions. Recently, however, several species of Sahelian rodents were shown to start their annual reproductive activity significantly before the onset of the rainy season [6]. This prompted us to explore the possible occurrence in these species of a circadian photosensitivity cycle of the gonadotropic machinery, which may assign to the seasonal photoperiodicity a synchronizing role in their gonadal cycle.

The study was carried out on seven species of Sahelian rodents: *Gerbillus nigeriae*, *Taterillus gracilis*, *Taterillus petteri*, *Mastomys erythroleucus*, *Mastomys huberti*, *Arvicanthis niloticus*, *Acomys* sp. 310 adult male specimens were captured in December in the far northern part of the Sahel of Burkina Faso (14°20'N-14°50'N and 0°10'W-0°40'W). In this tropical region, the daylength varies annually between 11 h 09 and 12 h 52. Upon arrival at the laboratory (Ouagadougou), the animals were distributed into eight groups. In the control

Note présentée par Ivan ASSENMACHER.

0249-6313/88/03070011 \$2.00 © Académie des Sciences

Fonds Documentaire ORSTOM



010020051

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: B*20051 Ex: 1

group, animals were maintained under natural photoperiodic conditions. The other seven groups were housed in photoperiodic-controlled rooms. Group-1 animals were exposed to an artificial photoperiod of 8 hrs. light and 16 hrs. darkness. Even though the other six groups also were all given 8 hrs. of light daily, this light phase was split into two photofractions of 7 h 30 (primary photophase) and 0 h 30 (secondary photophase), respectively. According to the different experimental groups, the shorter secondary light phase (0 h 30) was inserted into the dark phase at various times after the onset of the primary light period (Fig.). Individual blood samples for testosterone assays were taken at both the start (late December) and at the end (mid-March) of the experiment. For testosterone measurement we used RIA-kits (Bio-Mérieux, France).

Regarding the control groups the figure shows that throughout the three months of the experiment, i.e. when the light phase of the daily photoperiod rose from 11 h 09 to 11 h 52, plasma testosterone rose in three species (*G. nigeriae*, *T. petteri* and *T. gracilis*), whereas in three other species hormonal levels were unchanged (*Acomys sp.*, *M. erythroleucus* and *M. huberti*) and even decreased in the last one (*A. niloticus*) which, incidently was the only species that was sexually active at the time of the experiment. As to the skeleton photoperiods, the experimental protocol revealed that in six out of the seven species of Sahelian rodents explored, a daily phase could be demonstrated during which 30 min. of light led to either a stimulation of testosterone production (*G. nigeriae*, *T. petteri*, *T. gracilis*, *Acomys sp.*, *M. erythroleucus*) or to a biphasic effect, i.e. a stimulation followed by an inhibition (*A. niloticus*) (Fig.).

The data afford the first demonstration of a photoregulatory mechanism involved in the central control of the gonadotropic axis in a few tropical mammalian species, which were originally thought to be sensitive only to rainfall and food availability as external synchronizing factors. The results further indicate that these photoregulatory processes display a circadian cycling pattern, with a clearcut photostimulatory phase ranging between 8 h-11 h (*A. niloticus*), 10 h 30-11 h (*G. nigeriae* and *T. petteri*), 11 h 30-13 h (*T. gracilis*), 11 h 30-14 h (*Acomys sp.*), and up to 12 h 30-14 h after dawn (*M. erythroleucus*). Interestingly, in accordance with the "external coincidence model" predicting that in nature photoperiodic stimulation occurs when light is coincident in time with the photosensitive phase of the circadian rhythm of photosensitivity, the species differences in the diurnal location of the photosensitivity phases observed here also yield a clear explanation for the three patterns of plasma testosterone evolution noted in the control groups during the three months of the experiment.

Concluding then, it appears that, in contrast to the generally accepted theory, the photostimulatory gonadotropic control demonstrated in five species of Sahelian rodents, i.e. *G. nigeriae*, *T. petteri*, *T. gracilis*, *Acomys sp.* and *M. erythroleucus*, clearly conform to that classically described in birds ([8], [9], [10]) and in long-day temperate zone mammals ([11], [12]). On the other hand, the photoregulatory gonadal response of *A. niloticus* which displays a bimodal pattern with a "short day" stimulation and "long day" inhibition is fairly original since this photosensitive pattern has never been described so far in photosensitive animals of temperate regions.

Chez les espèces vivant sous des latitudes basses, et notamment dans les zones arides ou désertiques, le rôle des facteurs de l'environnement dans le contrôle de la fonction de reproduction est encore peu connu. On admet en général, sans aucune justification expérimentale d'ailleurs, que ce type de gonadorégulation est tributaire des variations de

la pluviosité et de la production primaire ([1] à [5]). En revanche, un rôle possible du photopériodisme, qui constitue le facteur déterminant dans la régulation annuelle de la reproduction chez la plupart des espèces des régions tempérées, n'a jamais été envisagé sans doute à cause de la très faible amplitude du cycle annuel de la durée de l'éclairement journalier dans ces régions. Or, des observations récentes sur le terrain ont montré que chez plusieurs rongeurs sahéliens les variations de la pluviosité ou de la production primaire ne peuvent pas jouer un rôle déterminant, dans la mesure où l'activité de reproduction précède nettement la saison des pluies [6].

C'est pourquoi nous avons décidé d'étudier l'écophysiologie de la reproduction de ces rongeurs, en commençant par rechercher l'existence d'un cycle circadien de la photosensibilité. C'est en effet grâce à ce mécanisme que le photopériodisme intervient chez les espèces des régions tempérées dans la reprise annuelle de l'activité des gonades. On sait en effet que le photopériodisme exerce son action sur la reproduction grâce à la coïncidence de la phase claire du nyctémère avec la récurrence quotidienne d'une phase de photosensibilité des centres nerveux de l'axe gonadotrope qui détermine, lorsque la durée du jour le permet, l'activation ou l'inhibition, selon les espèces, de la fonction sexuelle [7].

ANIMAUX ET MÉTHODES. — L'étude a été effectuée chez 310 individus appartenant à sept espèces de rongeurs sahéliens de la famille des Gerbillidés (*Gerbillus nigeriae*, *Taterillus gracilis*, *Taterillus petteri*) ou des Muridés (*Mastomys erythroleucus*, *Mastomys huberti*, *Arvicanthis niloticus*, *Acomys* sp.). Les animaux, mâles et adultes, ont été capturés en décembre en nombre variable selon les espèces (*G. nigeriae* : 43; *T. gracilis* : 61; *T. petteri* : 35; *M. erythroleucus* : 51; *M. huberti* : 26; *A. niloticus* : 62; *Acomys* sp. : 32), à l'extrême nord du sahel du Burkina Faso (entre 14°20' et 14°50' de latitude nord et 0°10' et 0°40' de longitude ouest). Dans cette région tropicale la durée de l'éclairement quotidien varie au cours de l'année entre 11 h 09 et 12 h 52.

Dès leur arrivée au Laboratoire (Centre O.R.S.T.O.M. de Ouagadougou) les animaux ont été répartis en huit groupes. L'un des groupes (témoins) a été maintenu dans un environnement photopériodique naturel, les autres (groupes 1 à 7) ont été soumis à des régimes particuliers d'éclairement selon le protocole dit des « créneaux de lumière » (*fig.*). Tous les groupes ont été ainsi exposés, du 20 décembre 1985 au 15 mars 1986, à 8 h de lumière et 16 h d'obscurité par jour. Cependant, seuls les animaux du groupe 1 ont reçu les 8 h de lumière en une fraction unique. Chez les autres groupes cet éclairement fut réparti en deux photofractions, l'une de 7 h 30 (photofraction principale), l'autre de 0 h 30 mn (photofraction secondaire) qui interrompt les 16 h 30 de nuit à des moments variables, selon les groupes, après le début de la photofraction principale : 9 h 30 (Groupe 2), 10 h 30 (Groupe 3), 11 h 30 (Groupe 4), 12 h 30 (Groupe 5), 13 h 30 (Groupe 6) et 19 h 30 (Groupe 7) (*fig.*). Compte tenu de la variation annuelle de la durée de l'éclairement quotidien au lieu de capture des rongeurs étudiés (de 11 h 09 à 12 h 52), ce sont les groupes 4 et 5 qui permettent d'étudier l'effet de la photopériode sur la fonction testiculaire dans la nature.

Un prélèvement sanguin a été effectué au début et à la fin de l'expérience en vue du dosage radio-immuno-chimique de la testostérone plasmatique (R.I.A. kit, Biomérieux, France).

RÉSULTATS. — L'examen des différents graphiques où sont représentés les pourcentages des variations des concentrations plasmatiques en testostérone du début à la fin de l'expérience révèle dans les groupes témoins, soit une augmentation statistiquement significative de la testostéronémie chez trois espèces (*G. nigeriae*, *T. petteri*, *T. gracilis*),

soit, chez trois autres espèces des taux inchangés d'hormone (*Acomys* sp., *M. erythroleucus*, *M. huberti*) soit, chez la dernière (*A. niloticus*) une diminution des valeurs hormonales. Notons ici que, seule cette dernière espèce, *A. niloticus*, se trouvait en activité sexuelle au début de l'expérience comme l'atteste, d'ailleurs, une testostéronémie élevée.

Quant aux différents groupes expérimentaux soumis aux créneaux de lumière, on constate qu'il existe chez toutes les espèces à l'exception de *M. huberti*, une phase particulière de la nuit, durant laquelle un éclairage de 30 mn provoque soit une stimulation durable (*G. nigeriae*, *T. petteri*, *T. gracilis*, *Acomys* sp., *M. erythroleucus*), soit une stimulation temporaire suivie d'une inhibition (*A. niloticus*) de l'activité hormonale. Ces six espèces présentent donc une photosensibilité indiscutable de leur mécanisme gonadotrope.

Chez les espèces qui répondent par une stimulation de la fonction testiculaire à une photofraction secondaire donnée, plusieurs cas de figure sont observés. Chez *G. nigeriae* et *T. petteri* la photogonadostimulation se manifeste pour des créneaux de lumière localisés entre 10 h 30 et 11 h après le début de la photofraction principale. En revanche, cette phase privilégiée est plus tardive et plus durable chez *T. gracilis* (entre 11 h 30 et 13 h), *Acomys* sp. (entre 11 h 30 et 14 h) et *M. erythroleucus* (entre 12 h 30 et 14 h).

Les résultats obtenus chez *A. niloticus* témoignent également de l'existence d'une phase de photosensibilité dans cette espèce mais ici, seule la photopériode la plus courte (groupe 1) est stimulante; des créneaux de lumière survenant à 9 h 30 (groupe 2) et 10 h 30 (groupe 3) sont sans action sur l'activité testiculaire tandis que les créneaux tardifs, localisés à 11 h 30 (groupe 4), 12 h 30 (groupe 5), 13 h 30 (groupe 6) et 19 h 30 (groupe 7) sont au contraire inhibiteurs.

Chez *M. huberti*, l'absence de variation statistiquement significative de la testostéronémie d'un groupe à l'autre n'a pas permis de mettre en évidence une phase particulière de photosensibilité.

DISCUSSION. — Les résultats de cette étude montrent d'abord que, contrairement aux idées reçues, des mécanismes photorégulateurs de la fonction sexuelle existent chez des mammifères subtropicaux que l'on croyait jusqu'ici seulement sensibles aux variations de la pluviosité et des disponibilités alimentaires.

En effet, l'étude des variations des concentrations plasmatiques en testostérone, en fonction de la position des créneaux de lumière prouve l'existence, dans nos conditions expérimentales, chez six sur les sept espèces de rongeurs sahéliens étudiées une phase quotidienne durant laquelle l'éclairage exerce sur la fonction testiculaire une action stimulante (*G. nigeriae*, *T. petteri*, *T. gracilis*, *Acomys* sp., *M. erythroleucus*) ou une action bimodale, stimulante puis inhibitrice (*A. niloticus*). Le type d'action stimulante observée chez les cinq premières espèces est tout à fait comparable à celui décrit classiquement chez les oiseaux ([8], [9], [10]) et chez les mammifères ([11], [12]) dits de « jours longs » habitant les régions tempérées. Chez ces espèces le début de l'activité sexuelle annuelle intervient après le solstice d'hiver, dès que la durée croissante du jour arrive à coïncider avec la phase quotidienne de photosensibilité.

En revanche, le type de photosensibilité bimodale, stimulante puis inhibitrice, mis en évidence chez *A. niloticus* est tout à fait original et n'a jamais été montré jusqu'ici. Certes, il a été récemment décrit le cas, lui aussi original, du Vison, mammifère de « jours courts » [13] qui présente un phénomène de photo-inhibition bloquant la reprise de l'activité sexuelle lorsque la durée du jour est supérieure à 10 h. Mais la photosensibilité

régulation des cycles de reproduction, et, partant, des variations de densité des populations naturelles de ces rongeurs.

Note reçue le 22 février 1988, acceptée le 31 mars 1988.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] H. G. REYNOLDS, *Ecol. Monogr.*, 28, 1958, p. 111-127.
- [2] J. C. BEATLEY, *Ecology*, 50, 1969, p. 721-724.
- [3] A. J. MARSHALL, *La photorégulation de la reproduction chez les oiseaux et les mammifères*, J. BENOIT et I. ASSENMACHER éd., Éditions du C.N.R.S., 1970, p. 51-62.
- [4] I. PRAKASCH, D. B. RANA et A. P. JAIN, *Mammalia*, 37, 1973, p. 458-467.
- [5] D. GAUTHIER et P. BERBIGIER, *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 22, 1982, p. 793-801.
- [6] B. SICARD, *Thèse de Sciences*, Université de Montpellier-II, 1987, p. 303.
- [7] L. BOISSIN-AGASSE, R. ORTAVANT et J. BOISSIN, *Endocrine regulations as adaptive mechanisms to the environment*, I. ASSENMACHER et J. BOISSIN éd., Éditions du C.N.R.S., Paris, 1986, p. 131-142.
- [8] B. K. FOLLETT et P. J. SHARP, *Nature*, 223, 1969, p. 968-971.
- [9] B. K. FOLLETT, P. W. JR MATTOCKS et D. S. FARNER, *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 71, 1974, p. 1666-1669.
- [10] D. S. FARNER, *Circadian clocks*, J. ASCHOFF éd., North-Holland Amsterdam, 1975, p. 357-369.
- [11] C. A. GROCOCK et J. R. CLARKE, *J. Reprod. Fertil.*, 39, 1974, p. 337-347.
- [12] L. BOISSIN-AGASSE et R. ORTAVANT, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 287, série D, 1978, p. 1313-1316.
- [13] L. BOISSIN-AGASSE, J. BOISSIN et R. ORTAVANT, *Biol. Reprod.*, 26, 1982, p. 110-119.

B. S. et J.-C. G. : *Laboratoire de Mammalogie,*

Centre O.R.S.T.O.M. de Ouagadougou, B.P. n° 182, Burkina Faso;

D. M. et J. B. : *Laboratoire de Neurobiologie endocrinologique, U.A. 1197, C.N.R.S.,*

Université de Montpellier-II, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

EXPLICATIONS DE LA PLANCHE

Représentation des variations en pourcentage de la testostéronémie au cours de l'expérience (fin décembre 1985 à mi-mars 1986) chez 7 espèces de rongeurs sahéliens exposés soit au photopériodisme naturel (T), soit à 8 h de lumière artificielle et 16 h d'obscurité (Gr. 1), soit à un éclairage artificiel constitué d'une photofraction principale de 7 h 30, et d'une photofraction secondaire de 0 h 30, qui interrompt les 16 h 30 de nuit à 9 h 30 (Gr. 2), à 10 h 30 (Gr. 3), à 11 h 30 (Gr. 4), à 12 h 30 (Gr. 5), à 13 h 30 (Gr. 6) et à 19 h 30 (Gr. 7) après le début de la photofraction principale. Le schéma général des programmes d'éclairage des groupes 1 à 7 est représenté dans le cartouche placé en bas à gauche de la figure.

Percent variations in plasma testosterone concentrations measured through the experimental period (end of December, 1985, to mid-March, 1986) in 7 species of Sahelian rodents raised: under a natural photoperiod (T); or exposed to 8 hrs of artificial light and 16 hrs. of darkness (Gr. 1); or subjected to the light fractions consisting of a main photoperiod of 7 h 30 and a secondary photoperiod of 0 h 30 interrupting the 16 hrs of darkness at different times after the onset of the main photoperiod, i. e. 9 h 30 for Gr. 2; 10 h 30 for Gr. 3; 11 h 30 for Gr. 4; 12 h 30 for Gr. 5; 13 h 30 for Gr. 6 and 19 h 30 for Gr. 7. The photoperiodic schedules applied to groups 1 to 7 is illustrated in the insert at the bottom side of the Figure.