

Corrigé

Les réponses proposées après chaque question sont en gras. Les compléments en italiques ne sont pas requis pour que la réponse soit considérée comme bonne.

Examen de Physiologie, partie B (1h, sur 12 points)

Rappel : documents autorisés, sauf ouvrages et photocopies d'ouvrages.

Réponses en français ou anglais, à inscrire sur ce document ainsi que vos nom et prénom.

Ce sujet porte sur un article de Arnold et al. et al (2018) : Circadian rhythmicity persists through the Polar night and midnight sun in Svalbard reindeer. *Sci Rep* 8: 14466.

Il en extrait quelques figures, à décrire, interpréter, voire critiquer, à la lumière principalement du cours.

Les réponses doivent tenir sur ce document en quelques mots ou quelques lignes, ou en un schéma, juste après chaque question.

Les données présentées dans cet article proviennent principalement de rennes en liberté dans l'archipel norvégien du Svalbard, au-delà du cercle arctique. Ils avaient été équipés de colliers GPS avec accéléromètre 3D (pour mesurer l'activité globale de l'animal, c'est-à-dire ses déplacements) et dispositif de mesure des mouvements verticaux de la tête. Le collier communiquait avec une unité électronique avalée dans le rumen (une des poches de l'estomac des ruminants). Celle-ci mesurait la température interne par thermistor toutes les 3 min et le rythme cardiaque par fenêtres de 3 min toutes les 21 min. Toutes les données étaient stockées dans les colliers GPS, récupérés après recapture des animaux au bout d'environ 2 ans.

L'analyse par périodogramme (plus précisément ici de type Lomb-Scargle) permet de détecter des composants périodiques dans une série temporelle de données. Elle est plus adaptée qu'une analyse de Fourier pour des séries longues où manquent des données, comme c'est souvent le cas en biologie. Les pics dans les périodogrammes ont une signification semblable à celle des pics de fréquence dans une transformée de Fourier : plus la puissance normalisée est élevée, plus le composant rythmique correspondant à la période du pic contribue aux variations temporelles du signal. Pour simplifier, on parle souvent de « puissance du rythme » pour décrire l'importance relative de ce composant.

Abréviations :

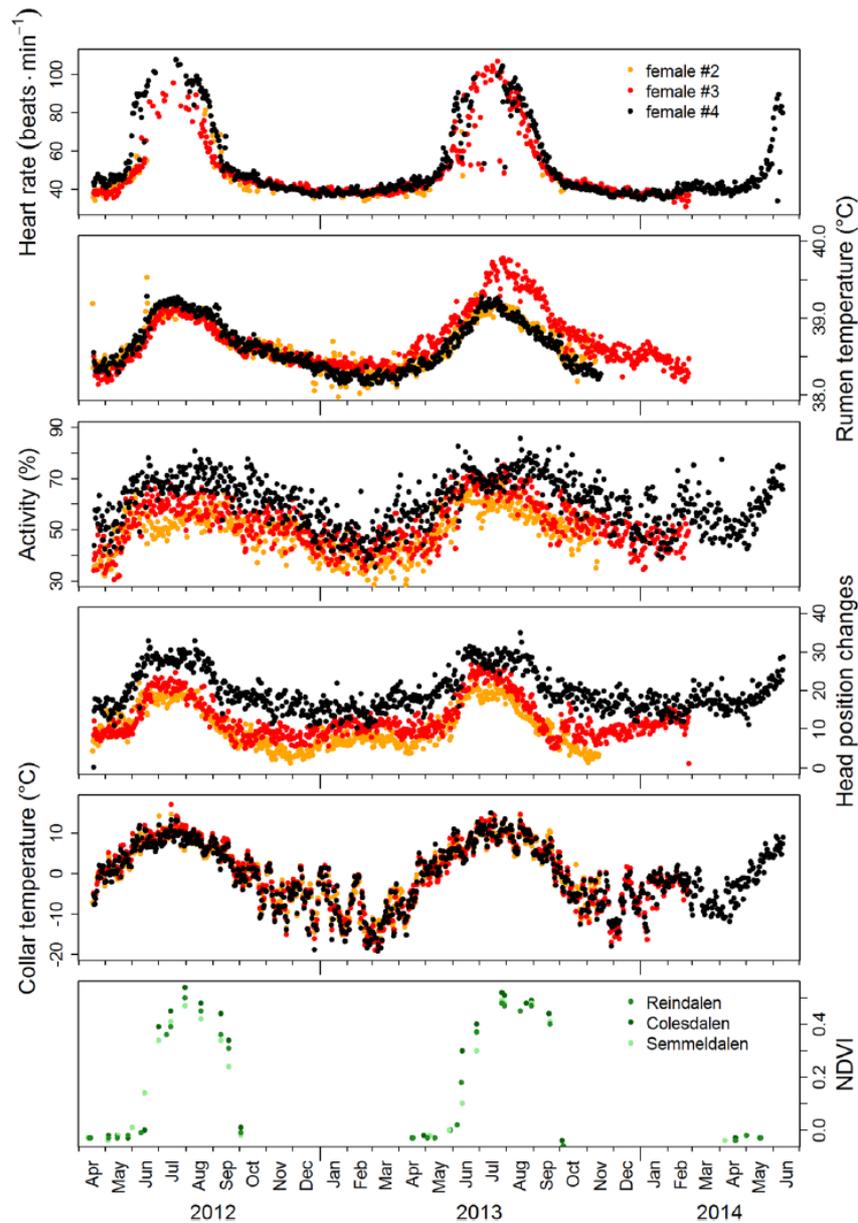
NDVI, Normalized Difference Vegetation Index (indice de couverture végétale du sol, à partir d'images satellitaires)

DD, Dark-Dark (nuit polaire)

LD, Light-Dark (alternance lumière-obscurité)

LL, Light-Light (soleil de minuit).

Fig.1 Moyennes journalières des variables mesurées sur trois rennes femelles (5 premiers tracés), et moyennes sur 16 jours du NDVI (tracé du bas) mesuré sur les trois parties principales du site où l'étude s'est déroulée.



1.1 Quelles sont les variables liées à la physiologie (au sens large) des animaux ? **rythme cardiaque, T rumen, activité, mouvements de tête**

Quelles sont celles qui reflètent surtout des variations de leur environnement ? **T collier, NDVI**

1.2 Que représente la température du rumen ? **T du noyau thermique**

et celle du collier ? **surtout la T ambiante** (*modulo les transferts de chaleur à travers le pelage des animaux*)

Comment décrire la relation entre elles, en première approximation ? (vous pourriez considérer 2 échelles de temps : quelques jours, et plusieurs semaines-mois) **la 1ère est largement indépendante des variations de la 2ème** (*particulièrement clair entre octobre et avril, mais même sur la totalité de l'année les variations de T rumen sont négligeables par rapport à celles de T collier*)

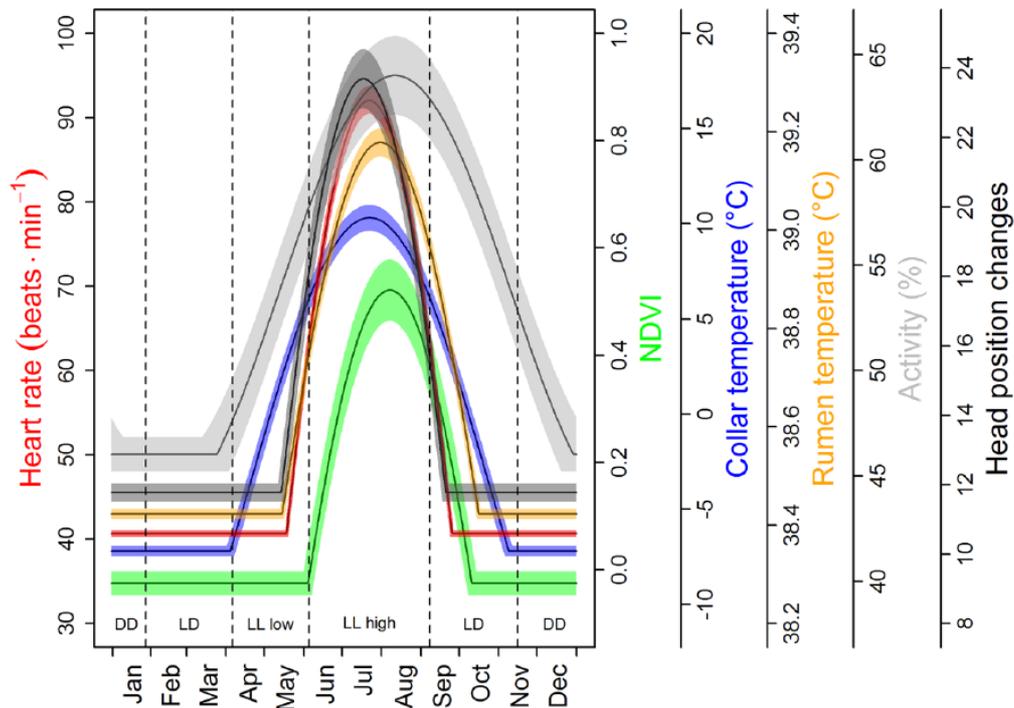
1.3 Quelle propriété fondamentale du vivant illustre-t-elle ? **L'homéostasie**

Et comment qualifie-t-on les organismes qui manifestent cette propriété au niveau de leur température interne ? **Endothermes**

1.4 Quelle est la principale caractéristique commune à ces 6 courbes ? **Pic pendant l'été**

Fig.2 Les pics des courbes de la Fig.1 sont ici modélisés par des portions de fonctions cosinus, et superposés pour faciliter leur comparaison (vous n'aurez pas à prendre en considération les enveloppes colorées autour des courbes, qui représentent les intervalles à 95% de confiance).

LL high et LL low correspondent aux périodes de soleil de minuit avec et sans végétation, respectivement.



2.1 Quelles sont à votre avis les 3 caractéristiques importantes à comparer entre ces différentes courbes ?

Les positions (ou phases) du début de la montée, du pic, et de fin de la descente

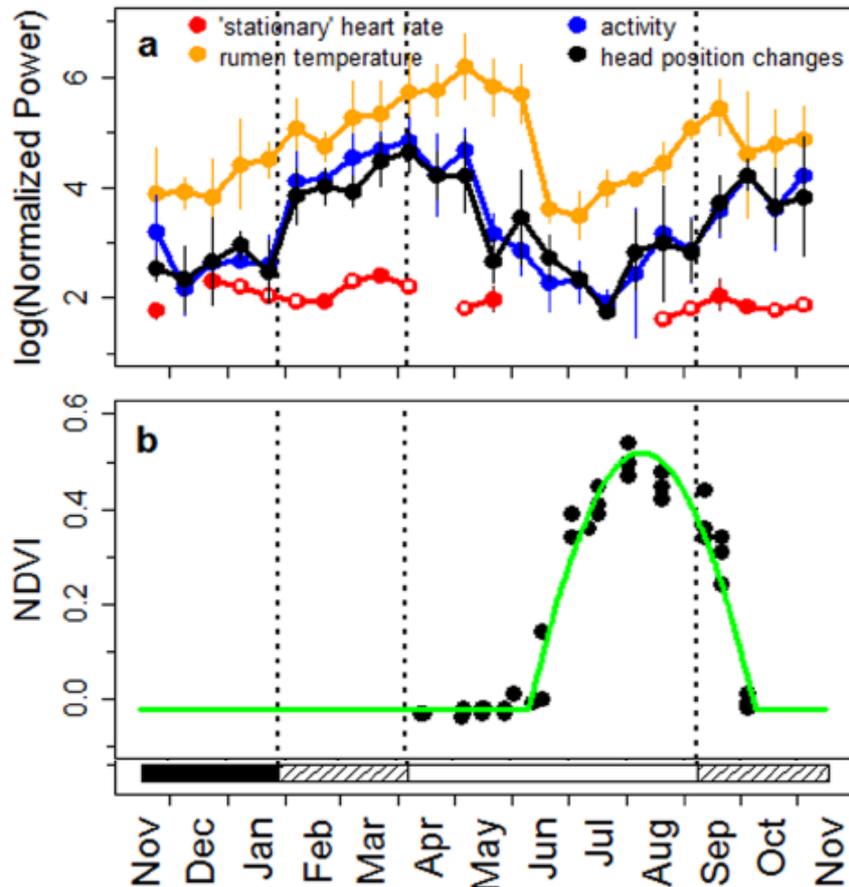
2.2 Que pouvez-vous déduire de ces comparaisons, en vous limitant à 2 conclusions qui vous semblent les plus importantes ?

Relativement peu de décalage entre les pics (à peine 1 mois entre le + précoce et le + tardif) : correspondent tous à peu près au pic de végétation, ce qui n'est pas surprenant.

En revanche, débuts de montée et fins de descente beaucoup plus dispersés. Par ex, l'activité semble plutôt suivre T ambiante (collier) (ceci pourrait correspondre à des migrations sur de grandes distances?), tandis que les 3 autres paramètres physiologiques semblent davantage liés à la disponibilité de nourriture, mais en l'anticipant un peu (effet d'une horloge endogène ? de la photopériode ?)

Fig.3 (a) Puissance des rythmes de période proche de 24h ($\pm 3h$), détectés par analyse par périodogramme des différentes variables considérées, sur une année complète (cf par exemple Figure suivante pour les périodogrammes d'activité individuels de 3 animaux). Les symboles fermés sont des moyennes sur plusieurs animaux, avec des barres d'erreur indiquant les intervalles à 95% de confiance. Les quelques symboles ouverts sont des valeurs issues d'un seul animal. L'absence de symbole signifie qu'aucun rythme significatif n'a été détecté. (b) Variations du NDVI sur la même année.

Les barres noire et blanche au bas de la figure indiquent respectivement la nuit polaire (DD) et le soleil de minuit (LL), les barres hachurées indiquent l'alternance lumière-obscurité (LD).



3.1 Pour les quatre variables étudiées en a), des rythmes de période proche de 24h sont observés même pendant la nuit polaire (en DD). A quoi sont-ils alors dûs, à votre avis ? **Horloge circadienne.**

3.2 Même question pour les rythmes observés en février-mars et septembre-octobre (en LD). **Pourraient alors refléter seulement l'alternance jour-nuit** (dans tous les cas, on peut s'attendre à ce que leur période soit alors exactement de 24h, et c'est bien ce qu'on voit dans la figure suivante pour l'activité)

3.3 Quel est le moment de l'année où les rythmes sont les plus faibles, voire absents ? **Quand la végétation est présente** (aussi pendant la nuit polaire, mais effet moins marqué)

Comment pourriez-vous l'expliquer, à partir d'une comparaison des panneaux a) et b) ? **Corrélation quasi-inverse entre puissance du rythme et NDVI : les animaux pourraient chercher à profiter au maximum de la disponibilité de nourriture, en se nourrissant indépendamment de l'heure de la journée** (il n'est alors pas avantageux de maintenir une modulation journalière de la physiologie !)

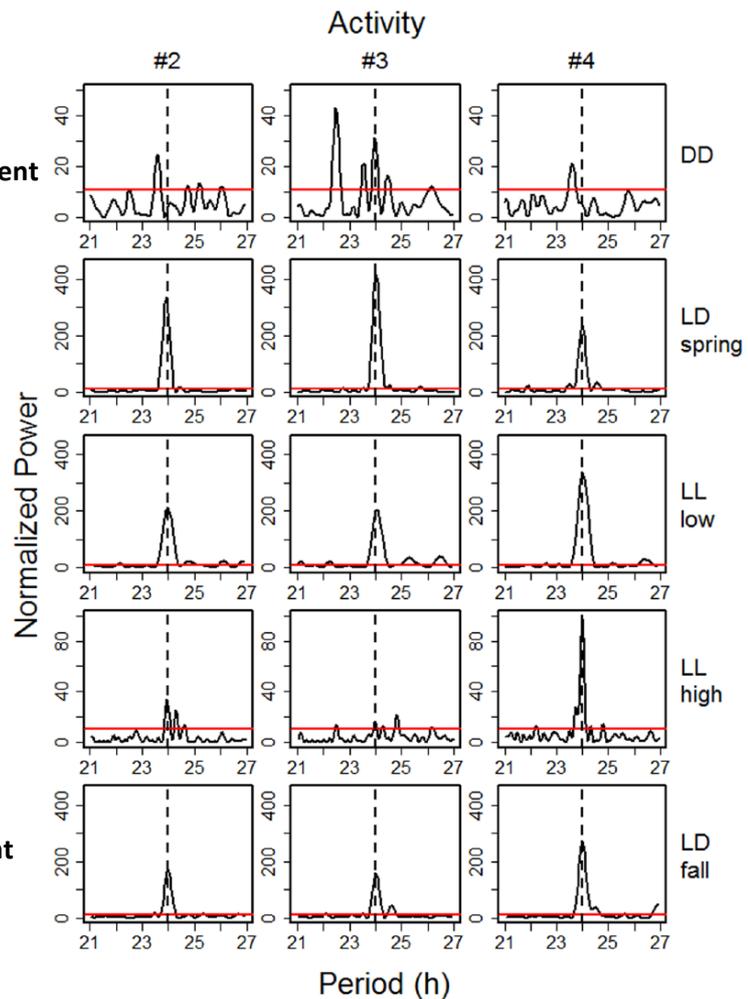
Fig.4 Analyse par périodogramme de l'activité des rennes n°2, 3 et 4. L'analyse est restreinte aux périodes comprises entre 21 et 27h. Les lignes horizontales rouges indiquent le seuil de significativité de 0,001, choisi par les auteurs pour conclure à la présence dans les données d'une composante rythmique de période correspondant à la position du pic dans le périodogramme.

4.1 Quels sont les trois principaux types de courbes que vous distingueriez dans cette figure ? **DD (rythmes faibles, périodes pas exactement 24h) / LD et LL low (rythmes forts, périodes exactement 24h) / LL high (rythmes faibles de période exactement 24h, ou quasi absents)**

4.2 Celles de la 1ère ligne (DD, nuit polaire) confortent-elles votre réponse à la question 3.1 ? **OUI**
 Pourquoi ? **Rythmes circadiens => période pas exactement 24h.**

4.3 Celles des lignes n°2 et 5 (LD) confortent-elles votre réponse à la question 3.2 ? **OUI**
 Pourquoi ? **Rythmes marqués, période exactement 24h**
(peuvent juste refléter les cycles LD, ou bien être produits par des horloges circadiennes synchronisés par les cycles LD)

4.4 Ces données vous semblent-elle en accord avec ce que montre la Fig.3a, notamment pour le DD et le LL high? (les échelles verticales différent entre les graphiques) **OUI**
 Pourquoi ? **Puissances les plus faibles dans la Fig.3a sont en DD et LL high.**



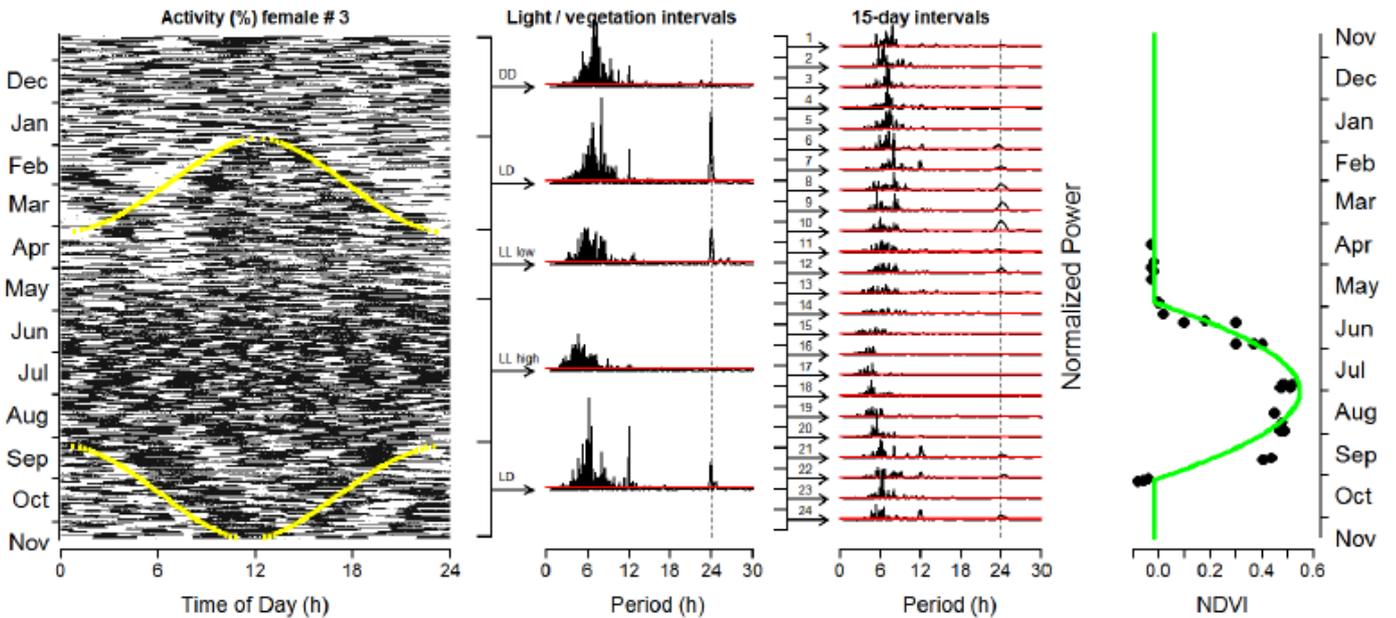
4.5 En LL low, les rythmes sont pratiquement aussi puissants qu'en LD, alors que le soleil ne se couche jamais. A votre avis, à quoi cela est-il dû ? **Hauteur du soleil dans le ciel change quand même au cours de la journée : changements de luminosité (et de composition spectrale) de la lumière au niveau du sol, qui pourraient affecter directement la physiologie (ou synchroniser les horloges circadiennes, qui contrôlent la physiologie), comme le fait l'alternance jour-nuit.**

4.6 A votre avis, ces données sont-elles parfaitement en accord avec le titre de l'article, qui affirme la persistance de rythmes circadiens chez ces animaux même pendant le soleil de minuit ? **OUI ou NON**
 Pourquoi ? **OUI en LL low (mais comment être sûr que les rythmes robustes de période exactement 24h ne sont pas juste le reflet des changements de luminosité ?). Plutôt NON en LL high.**

Fig.5 Exemple d'analyse plus complète du spectre de fréquence (périodes comprises entre 30 min et 30h) pour l'activité du renne n°3.

A gauche, données brutes sous forme d'actogramme. Chaque jour est représentée par une ligne plus ou moins épaisse (jusqu'à disparaître), selon le nombre de mouvements enregistrés. Les courbes jaunes indiquent pour chaque jour le début et la fin du crépuscule civil (centre du disque solaire 6° sous l'horizon). Les données sont ensuite analysées par tranches correspondant aux différentes conditions de lumière/végétation, ou par tranches de 15 jours. Les variations du NDVI sont représentées à droite.

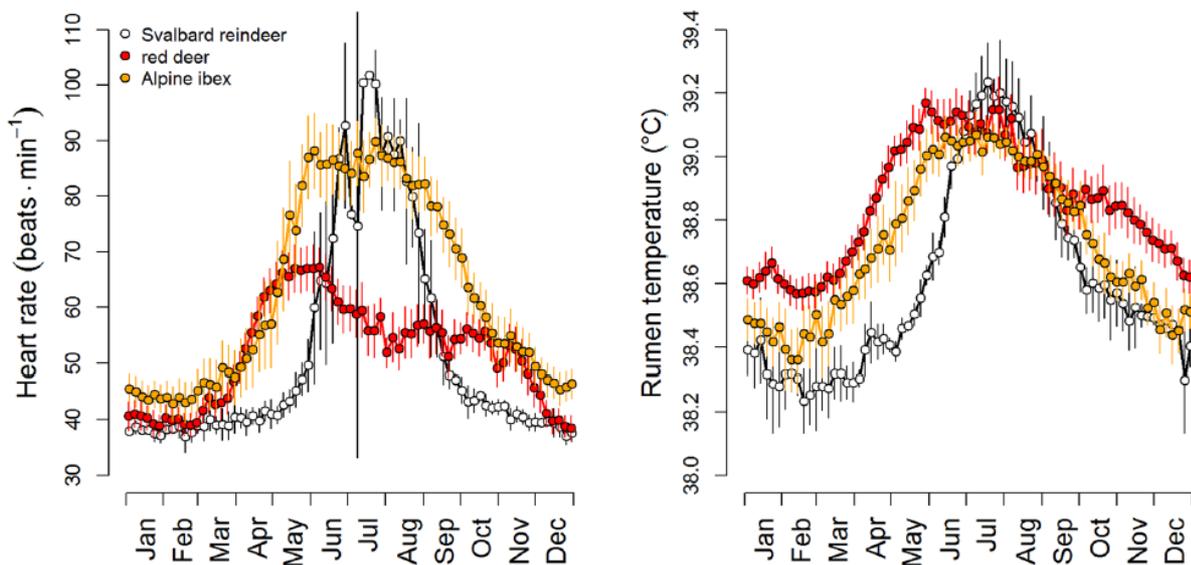
5.1 Intuitivement, à quoi pourraient correspondre les rythmes dits ultradiens (période très inférieure à un jour) qui sont très présents toute l'année ? **Un rythme d'absorption/digestion de nourriture ?**



5.2 A quoi correspond le moment de l'année où la période des rythmes ultradiens tend à raccourcir ? **l'été (corrélation inverse avec la couverture végétale ?)**

5.3 A quoi ce raccourcissement pourrait-il donc être dû, physiologiquement ? **Remplissage plus rapide de l'estomac (ou digestion plus rapide d'une nourriture de meilleure qualité)**

Fig.6 Comparaison des variations saisonnières de rythme cardiaque et de température interne chez les rennes du Svalbard, dans le présent article, et chez deux autres espèces de cervidés (cerf et bouquetin des Alpes) étudiées précédemment par la même équipe.



Question bonus : Quelle est à votre avis LA caractéristique de ces courbes par laquelle le renne se distingue particulièrement des deux autres espèces ? **Pics nettement plus étroits chez le renne.**

La forme de ces courbes vous paraît-elle généralement explicable par ce que vous savez des environnements de ces trois espèces ? **OUI : disponibilité de nourriture nettement plus tardive et restreinte dans le temps pour le renne (un peu aussi pour le bouquetin par rapport au cerf : pic et/ou montée plus tardifs que pour le cerf)**