

Lumière, mélatonine et reproduction chez le vison

L Martinet, C Bonnefond, D Allain

INRA, physiologie sensorielle, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France

(Reçu le 14 septembre 1991; accepté le 15 novembre 1991)

Résumé — Le vison (*Mustela vison*) est élevé pour sa fourrure. Les périodes de mue et de croissance du pelage sont étroitement corrélées à celles de l'activité des gonades. Les recherches développées à l'INRA se sont orientées vers la connaissance et la maîtrise des périodes de mue et de croissance du pelage et parallèlement vers la connaissance des cycles de reproduction. En effet, comme la plupart des mammifères vivant dans les zones tempérées et froides, le vison présente des cycles annuels de la reproduction, du métabolisme et des mues, cycles qui sont entraînés par la variation annuelle de la durée quotidienne d'éclairement. La glande pinéale (GP) est indispensable à l'entraînement de ces cycles annuels par le photopériodisme :

- chez des visons maintenus sous des conditions constantes d'éclairement, on observe, soit la disparition de certains cycles annuels (croissance et régression des testicules), soit l'émergence de cycles circannuels (mues) dont la période est proche, mais différente de un an;
- chez des visons maintenus dans un environnement naturel, des résultats identiques sont observés après pinéalectomie ou dénervation de la GP par ablation des ganglions cervicaux supérieurs (GCSX).

C'est la sécrétion nocturne de mélatonine (MEL) par la GP qui traduit en un message hormonal les signaux lumineux reçus par la rétine :

- chez le vison, comme chez les autres mammifères, la durée de sécrétion de MEL est proportionnelle à celle de la nuit ;
- pendant la gestation, la sécrétion de progestérone est inhibée lorsque la durée du jour est < 12 h/24 h. Cette inhibition disparaît chez les femelles dont la sécrétion de MEL est supprimée par GCSX;
- l'administration de MEL à des femelles GCSX par perfusions intraveineuses quotidiennes permet de reproduire l'effet inhibiteur des jours courts (perfusion de 11 h ou plus mimant une nuit de 11 h ou plus) sur la sécrétion de progestérone. Ce n'est pas la rythmicité quotidienne de sécrétion de MEL qui semble nécessaire à la mesure de la photopériode, mais une durée seuil quotidienne :
- la croissance des testicules commence fin novembre lorsque la durée du jour est inférieure à 10 h/24 h et celle du pic nocturne de MEL > 14 h/24 h. Le transfert des mâles sous une photopériode artificielle de 8 h/24 h à partir de juillet induit cette croissance dès septembre;
- cette reprise précoce de la croissance est aussi observée chez des mâles maintenus sous une photopériode de 16 h/24 h et recevant soit un implant sous-cutané de MEL soit une injection quotidienne de MEL en fin d'après-midi. La reprise de l'activité testiculaire est toujours précédée par la mue d'automne et la croissance des fourrures d'hiver qui sont commercialisées. L'utilisation d'implants de MEL a permis à l'un d'entre nous de préconiser une méthode d'induction précoce de la croissance de ce pelage d'hiver. L'utilisation de MEL, ou éventuellement d'agonistes ou d'antagonistes, devrait permettre si nécessaire, de maîtriser aussi les cycles de reproduction chez cette espèce.

Summary — Light, melatonin and reproduction in the mink. *The mink (Mustela vison) is reared for its fur. Periods of moulting and growth of hair are strongly correlated with those of gonadal activity. Research carried out at INRA has been oriented towards improving our knowledge of the control of the periods of moulting and hair growth and of the control of reproductive cycles. Like most mammals living in temperate and cold zones, the mink shows annual cycles of reproduction, metabolism, and moulting which are driven by annual variations in day length. The pineal gland (PG) is a key element in the photoperiodic control of annual cycles: 1) in mink maintained under constant day lengths the disappearance of certain cycles (growth and regression of the testis) or the appearance of circannual cycles (moulting), whose period is close to but not equal to one year, is observed; 2) in mink maintained under natural environmental cues, similar results are obtained after pinealectomy or denervation of the PG by superior cervical ganglionectomy (SCGX). The rhythmic secretion of melatonin (Mel) by the PG transduces the photic signals received by the retina into a hormonal signal :*

- in the mink as in other mammals, the duration of Mel secretion is proportional to the length of the night;
- during pregnancy, progesterone secretion is inhibited when the photoperiod is less than 12 h. This inhibition is absent in females in which Mel secretion has been suppressed by SCGX;
- the administration of Mel to SCGX females by appropriate daily intravenous infusions reproduces the inhibitory effect of short days (such as an 11-h or longer perfusion, mimicking a night of 11 h or more) on progesterone secretion. In the mink, it is not the daily rhythm of Mel secretion which seems necessary to signal photoperiodic information but a threshold daily duration: 1) growth of the testes begins at the end of November when photoperiod is < 10 h and the duration of the nocturnal Mel peak is > 14 h. Transferring males to an artificial photoperiod of 8 h in July induces this growth as early as September; 2) this early regrowth is also observed in males maintained under a 16:8 hr light/dark cycle receiving either a subcutaneous Mel implant, or a daily Mel injection in late afternoon. Resumption of testicular activity is always preceded by autumn moulting and winter fur growth which is the marketed mink product. The use of Mel implants has led one of the authors to propose a method of early induction of winter fur growth. The use of Mel, or perhaps agonists or antagonists, may allow better control of the reproductive cycles in this species.

light / melatonin / reproduction / fur / mink

INTRODUCTION

Le vison (*Mustela vison*) qui est élevé en captivité étroite depuis le début du siècle pour sa fourrure est originaire du nord des continents américain et européen. Il vit sous des latitudes où la durée du jour varie de 16 à 22 h au solstice d'été et de 2 à 8 h au solstice d'hiver. C'est un mammifère à reproduction saisonnière (fig 1). La croissance des testicules chez les jeunes qui naissent en mai et la reprise de la spermatogenèse chez l'adulte commencent en novembre. Les accouplements qui ont lieu du 15 février au 25 mars environ sont suivis d'une régression rapide des testicules, de la mue de prin-

temps et de la croissance de la fourrure d'été. À partir du mois d'août, l'augmentation régulière du poids du corps s'accompagne de la mue d'automne et de la croissance de la fourrure d'hiver (Boissin-Agasse *et al*, 1979 ; Allain *et al*, 1981). C'est cette fourrure dense qui est commercialisée à partir de décembre.

RÔLE DE LA DURÉE QUOTIDIENNE D'ÉCLAIREMENT SUR LES CYCLES ANNUELS DE REPRODUCTION ET DE CROISSANCE DU PELAGE

Comme chez la plupart des mammifères des zones tempérées et froides, c'est la

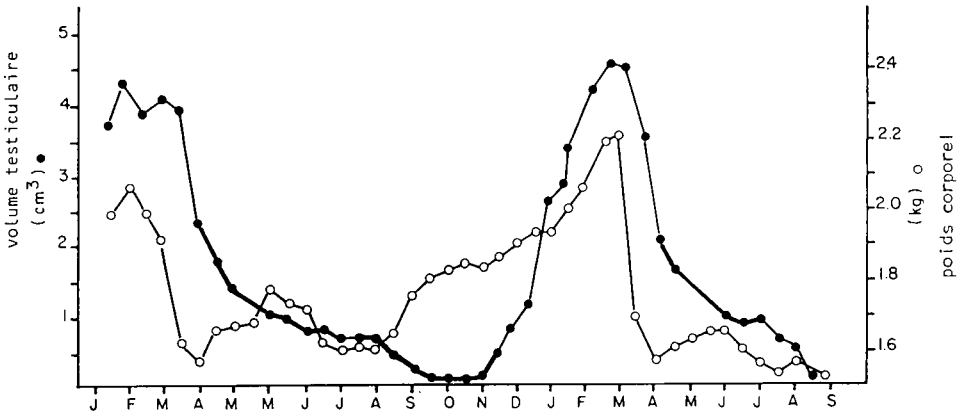


Fig 1. Variations annuelles du poids du corps et du volume des testicules chez des visons élevés à l'extérieur. Les mues de printemps et d'automne sont indiquées par un épaissement du tracé de la courbe du volume testiculaire.

variation annuelle de la durée d'éclaircissement, ou photopériodisme, qui entraîne les cycles saisonniers de reproduction, d'engraissement et de mues :

– le maintien des mâles, à partir de septembre, sous une photopériode artificielle supérieure à 10/24 h inhibe la croissance testiculaire observée naturellement à partir

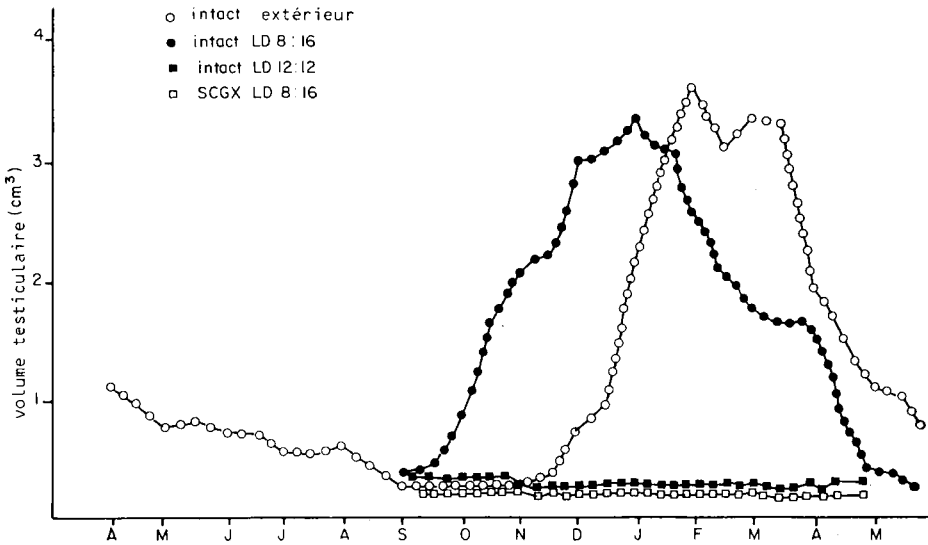


Fig 2. Volume des testicules chez des mâles soumis respectivement, à partir de septembre, à une photopériode de 8 h (8L:16D) ou de 12 h (12L:12D)/24 h. L'ablation des ganglions cervicaux supérieurs (SCGX) supprime la stimulation induite par une photopériode de 8 h.

de novembre lorsque la durée du jour devient inférieure à 10 h (fig 2),

– au contraire, chez des mâles soumis à partir de juillet (Duby et Travis, 1972) ou de septembre (fig 2) à des photopériodes inférieures à 10 h, l'augmentation du poids du corps, la mue d'automne et la croissance des testicules sont avancées,

– la photopériode contrôle aussi la durée de la gestation qui varie de 42 à 70 j. En effet, la sécrétion de progestérone par les corps jaunes, indispensable à l'implanta-

tion des blastocystes, est inhibée par des photopériodes < 12 h. Chez les femelles saillies avant le 15 mars, on observe une période dite d'implantation différée pendant laquelle le développement des blastocystes est arrêté (fig 3a). La sécrétion de progestérone peut être avancée, retardée ou inhibée si l'on soumet les femelles dès l'accouplement à des photopériodes longues ou courtes (fig 3b).

Cependant, les cycles annuels de reproduction, d'engraissement et de mues ne sont que partiellement indépendants du photopériodisme :

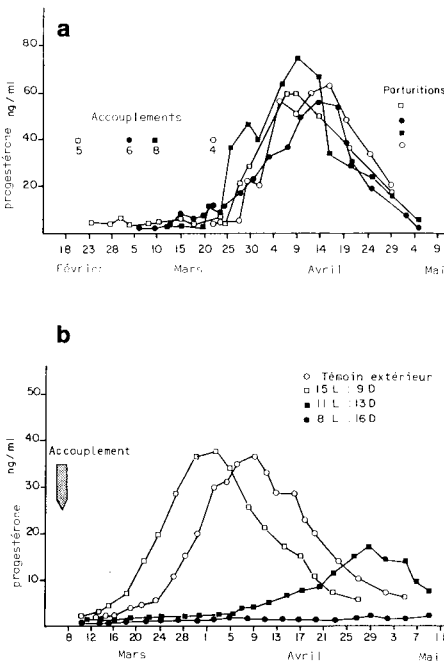


Fig 3. Variations des concentrations plasmatiques de progestérone. **a.** Chez les femelles saillies à 4 périodes différentes au cours de la saison de reproduction. Quelle que soit la date de l'accouplement, la sécrétion de progestérone commence vers le 21 mars. **b.** Chez des femelles transférées sous des photopériodes de 15, 11 ou 8 h le jour de l'accouplement.

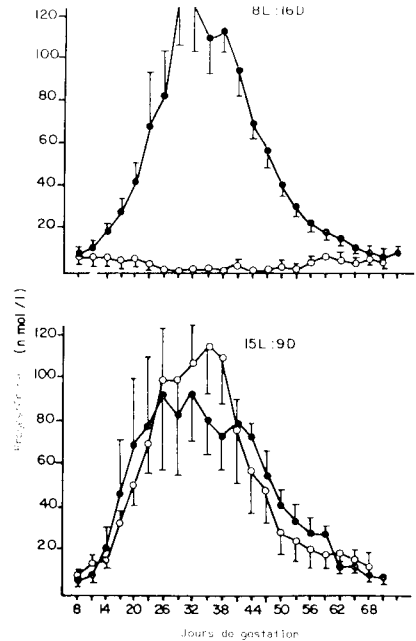


Fig 4. Variations des concentrations plasmatiques de progestérone chez des femelles gestantes intactes (symboles ouverts) ou ayant subi une ablation des ganglions cervicaux supérieurs (symboles fermés). La ganglionectomie ne modifie pas la sécrétion de progestérone chez les femelles maintenues sous une photopériode 15 h, mais supprime l'effet inhibiteur d'une photopériode de 8 h (d'après Bonnefond *et al*, 1990).

– la croissance testiculaire est induite par des photopériodes de 8 ou 10 h, mais l'activité testiculaire ne peut être maintenue indéfiniment ; au bout de quelques mois, on observe une régression spontanée des testicules. Les animaux deviennent réfractaires à la stimulation induite par les jours courts,

– le maintien pendant plusieurs années de mâles sous une photopériode constante de 8 ou 16 h ne supprime pas les cycles de sécrétion de prolactine et de mues qui se manifestent alors avec une période proche de 12 mois. Ces cycles endogènes circannuels ne sont plus entraînés sur une période de 12 mois par le photopériodisme (Martinet *et al*, 1992).

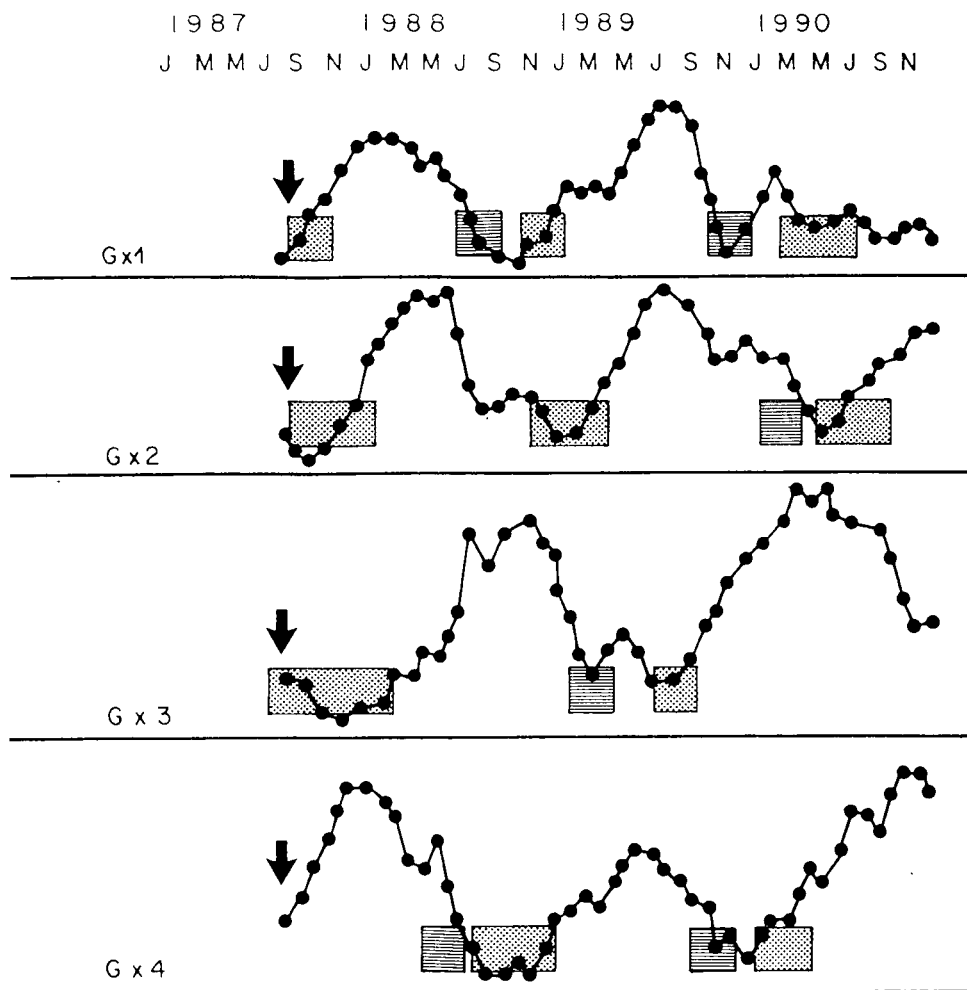


Fig 5. Variations des concentrations plasmatiques de prolactine et des périodes de mues de printemps (rayures) ou d'automne (pointillé) chez des mâles élevés à l'extérieur et ayant subi une ablation des ganglions cervicaux supérieurs (flèche).

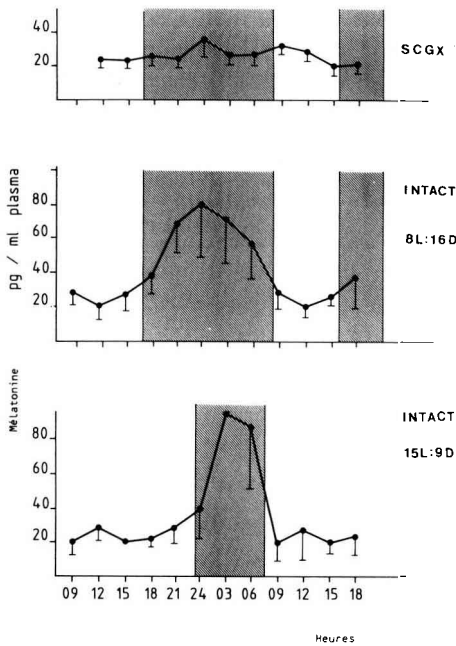


Fig 6. Variations des concentrations plasmatiques de mélatonine au cours du nyctémère chez des visons intacts ou ganglionectomisés (SCGX) et soumis à 8 ou 15 h de lumière. La zone hachurée représente la nuit (d'après Ravault *et al*, 1986).

RÔLE DE LA GLANDE PINÉALE ET DE SON HORMONE, LA MÉLATONINE, DANS LE CONTRÔLE PHOTOPÉRIODIQUE DE LA REPRODUCTION ET DES MUES

Les expériences utilisant des animaux pinéalectomisés ou ayant subi une dénervation de la glande pinéale par ablation des ganglions sympathiques cervicaux supérieurs montrent que la glande pinéale est indispensable à la transmission des signaux photopériodiques et à leur traduction en un message hormonal, la mélatonine, qui contrôle la sécrétion des

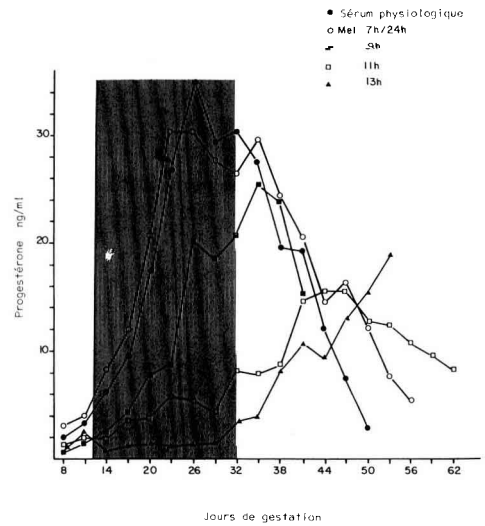


Fig 7. Variations des concentrations plasmatiques de progestérone chez des femelles gestantes ganglionectomisées qui ont reçu une perfusion intraveineuse quotidienne de sérum physiologique ou de mélatonine pendant 7, 9, 11 ou 13 h/24 h. La zone hachurée représente la période des perfusions.

hormones hypophysaires et l'activité des gonades et des follicules pileux :

- l'inhibition de la sécrétion de progestérone chez les femelles gestantes par des jours courts n'apparaît plus après ganglionectomie (fig 4),

- la pinéalectomie (Martinet et Allain, 1985) ou la ganglionectomie (fig 5) ne supprime pas les variations cycliques de sécrétion de prolactine et d'apparition des mues, mais désynchronise ces variations par rapport à la variation annuelle de la durée du jour (fig 5). La glande pinéale permet donc l'entraînement par le photopériodisme des rythmes endogènes circanniels sur une période d'exactly un an.

C'est la sécrétion nocturne de mélatonine qui traduit la durée de la nuit en un message hormonal :

- la durée quotidienne de sécrétion de mélatonine est proportionnelle à la durée de la nuit (fig 6),
- la ganglionectomie supprime le pic nocturne de mélatonine (fig 6),
- la perfusion intraveineuse programmée de mélatonine à des femelles gestantes ganglionectomisées permet de mimer l'effet de nuits courtes ou longues sur la sécrétion de progestérone (fig 7).

Ces résultats permettent de penser que la sécrétion rythmique de mélatonine est nécessaire à la mesure de la photopériode; cependant, certains résultats suggèrent une autre interprétation :

- chez les femelles gestantes ganglionectomisées recevant (fig 7) ou non (fig 4) une perfusion quotidienne de sérum physiologique, la sécrétion de progestérone est identique à celle des femelles intactes soumises à des photopériodes longues. La présence de mélatonine n'est donc pas indispensable à la progestéronémie, mais sa présence prolongée mimant une nuit longue l'inhibe,
- des implants sous-cutanés de mélatonine à partir de juillet induisent précocement, comme le fait une photopériode inférieure à 10 h (Duby et Travis, 1972 ; fig 2), une perte de poids, la mue d'automne et la croissance des testicules (Allain *et al*, 1981). Chez ces mâles, les concentrations plasmatiques de mélatonine restent constamment élevées. Il semble donc que ce soit la présence de mélatonine pendant au moins 12 h, correspondant à une nuit longue, qui soit nécessaire à la mesure de la

photopériode et non la sécrétion rythmique de cette hormone.

RÉFÉRENCES

- Allain D, Martinet L, Rougeot J (1981) Effect of melatonin implants on changes in the coat, plasma prolactin level and testis cycle in the mink (*Mustela vison*). In: *Photoperiodism and reproduction*, Nouzilly (France), September 24-25, (R Ortavant, J Pelletier, JP Ravault eds), INRA Paris, 262-271
- Boissin-Agasse L, Boissin J (1979) Variations saisonnières du volume testiculaire et de la testostéronémie chez deux mustelidés : le furet (*Mustela furo*) et le vison (*Mustela vison*). *J Physiol* 75, 227-232
- Bonnefond C, Martinet L, Monnerie R (1990) Effects of timed melatonin infusions and lesions of suprachiasmatic nuclei on prolactin and progesterone secretions in pregnant or pseudopregnant mink (*Mustela vison*). *J Neuroendocrinol* 2, 583-591
- Duby RT, Travis HF (1972) Photoperiodic control of fur growth and reproduction in the mink (*Mustela vison*). *J Exp Zool* 182, 217-226
- Martinet L, Allain D (1985) Role of the pineal gland in the photoperiodic control of reproductive and non-reproductive functions in the mink (*Mustela vison*). In: *Photoperiodism, melatonin and the pineal*. Pitman, London (Ciba Found Symp 117), 170-187
- Martinet L, Mondain-Monval M, Monnerie R (1992) Endogenous circannual rhythms and photorefractoriness of testis activity, moult and prolactin concentrations in the mink (*Mustela vison*). *J Reprod Fertil* 95, 329-338
- Ravault JP, Martinet L, Bonnefond C, Claustrat B, Brun J (1986) Diurnal variations of plasma melatonin concentration in pregnant or pseudopregnant mink (*Mustela vison*) maintained under different photoperiods. *J Pineal Res* 3, 365-375