

Rythmes dans les organismes

Observer, expérimenter, enregistrer et analyser

Wolfgang Engelmann

Institut für Botanik
Physiologische Ökologie der Pflanzen
Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 1
D72076 Tübingen (FRG)

En mémoire de mes professeurs Erwin Bünning, Colin S.
Pittendrigh et Jürgen Aschoff,
Tübingen, Mai 2004

Version française :
(traduction de l'anglais et de l'allemand)
Pierre DIEUMEGARD
Lycée Pothier
F 45044 Orléans
pierre.dieumegard@ac-orleans-tours.fr

Remarques sur la traduction en français :

- la ponctuation a été changée : en français, il n'est pas habituel de faire précéder les conjonctions par une virgule, alors que c'est la règle en allemand.
- les noms et adresses des fournisseurs ont été conservés. J'espère pouvoir rajouter une bibliographie en français, ainsi que des adresses en France pour le matériel.
- En plus des notes initiales de bas de page, j'ai rajouté quelques remarques personnelles : elles commencent par NdT (Note du Traducteur).
- Je serais reconnaissant à tout lecteur qui voudra bien me signaler des erreurs ou des compléments intéressants.

le 6 août 2007

Pierre Dieumegard pierre.dieumegard@ac-orleans-tours.fr

Merci à Dirk Engelmann (aide au travail à l'ordinateur), John Dittami et Petra Reinhard (relecture), Schneider-Uhle (figures) et aux étudiants (rétroactions). Ce livre a été composé en utilisant LyX (voir <http://www.lyx.org>). C'est un processeur de documents puissant et professionnel, qui utilise L^AT_EX, un excellent système de composition. Les graphiques vectoriels ont été dessinés avec xfig sous Linux. Pour les diagrammes, Pyx-Plot (voir <http://www.pyxplot.org.uk/>) a été utilisé.

Copyright 1998 par Wolfgang Engelmann. Corrigé en août 2002, mai 2004 et août 2007. Les versions anglaise et allemande sont disponibles sur <http://www.uni-tuebingen.de/plantphys/bioclox/>



Observer
photographie de mon petite-fils par Dirk Engelmann

Table des matières

| | | |
|----------|---|-----------|
| I | Méthodes et instrumentation | 15 |
| 1 | Travail scientifique | 17 |
| 1.1 | Comment le travail de recherche est fait | 17 |
| 1.1.1 | Introduction | 17 |
| 1.1.2 | Méthode des hypothèses multiples et de l'inférence forte | 18 |
| 1.1.3 | Tester des hypothèses, analyser et interpréter des données | 20 |
| 1.1.3.1 | Formulation d'hypothèses : le canard qui boit | 20 |
| 1.1.3.2 | Analyse et interprétation de données | 21 |
| 1.1.3.3 | Planifier, exécuter et analyser | 23 |
| 1.1.3.4 | Exemple pour la résolution d'un problème | 24 |
| 1.1.4 | Protocole expérimental | 26 |
| 1.2 | Communication en science | 28 |
| 1.2.1 | Introduction | 28 |
| 1.2.2 | Comment les scientifiques rendent compte de leurs résultats | 29 |
| 1.2.3 | Publication scientifique : un exemple | 29 |
| 1.2.4 | L'écriture de votre propre article scientifique | 31 |
| 1.2.5 | Recherche bibliographique | 31 |
| 1.3 | Controverses en science | 33 |
| 1.4 | Problèmes non résolus | 34 |
| 2 | Méthodes d'enregistrement | 37 |
| 2.1 | Enregistrement vidéo et analyse de rythme | 37 |
| 2.1.1 | Introduction | 37 |
| 2.1.2 | Principe d'enregistrement | 37 |
| 2.1.3 | Enregistrement | 37 |
| 2.2 | Enregistrement de l'activité locomotrice d'animaux | 38 |
| 2.2.1 | Introduction | 38 |
| 2.2.2 | Principe d'enregistrement | 38 |
| 3 | Affichage et analyse de séries temporelles | 41 |
| 3.1 | Introduction | 41 |
| 3.2 | Termes élémentaires | 41 |
| 3.3 | Affichage graphique des séries temporelles | 41 |
| 3.4 | Lissage | 43 |
| 3.5 | Suppression des tendances | 44 |

| | | |
|-----------|--|-----------|
| 3.6 | Procédures d'analyse de séries temporelles | 45 |
| 3.6.1 | RUN-test | 45 |
| 3.6.2 | Repliement de fréquence | 45 |
| 3.6.3 | Filtres numériques | 45 |
| 3.6.4 | Analyse spectrale d'entropie maximale | 45 |
| 3.6.5 | Moyenne du signal | 45 |
| 3.6.6 | Affichage de l'actogramme | 47 |
| 3.6.7 | TIMESDIA | 47 |
| 3.6.8 | MATLAB | 48 |
| 4 | Travailler avec des modèles | 49 |
| 4.1 | Introduction | 49 |
| 4.2 | Construction de modèle et simulation avec MODUS | 49 |
| 4.3 | Construction de modèle et simulation avec d'autres programmes | 50 |
| 4.4 | Exemples de modèles pour les rythmes | 50 |
| 4.4.1 | Modèle de rétroaction pour les rythmes biologiques | 50 |
| 4.4.2 | Modèle proie-prédateur | 51 |
| 4.4.3 | Modèle de Diez-Noguera | 52 |
| II | Exemples pour l'observation des rythmes et l'expérimentation | 55 |
| 5 | Rythmes ultradiens l'expérimentation | 57 |
| 5.1 | Introduction | 57 |
| 5.2 | Oscillateur chimique | 57 |
| 5.2.1 | Contexte | 57 |
| 5.2.2 | Démonstration | 58 |
| 5.2.2.1 | Instructions | 58 |
| 5.2.2.2 | Motifs en ondes d'activité chimique | 59 |
| 5.2.3 | Expérience : dépendance à la température de la longueur de période | 59 |
| 5.2.3.1 | Difficultés et sources d'erreur | 60 |
| 5.3 | Pendule gravitropique | 61 |
| 5.3.1 | Contexte | 61 |
| 5.3.2 | Matériel | 62 |
| 5.3.3 | Induction du mouvement gravitropique pendulaire | 62 |
| 5.3.4 | Enregistrement du mouvement pendulaire | 62 |
| 5.3.5 | Propositions d'expériences | 63 |
| 5.4 | Rythme de transpiration | 63 |
| 5.4.1 | Contexte | 63 |
| 5.4.2 | Matériel et méthode d'enregistrement | 65 |
| 5.4.2.1 | Principe d'enregistrement | 65 |
| 5.4.2.2 | Cuvette | 65 |
| 5.4.2.3 | Capteur d'humidité | 66 |
| 5.4.3 | Montage du système d'enregistrement | 66 |

| | | |
|----------|--|-----------|
| 5.4.4 | Enregistrement | 67 |
| 5.4.4.1 | Procédure expérimentale | 67 |
| 5.4.5 | Analyse et affichage graphique | 67 |
| 5.4.6 | Propositions d'expériences | 67 |
| 5.5 | Enregistrer des mouvements chez <i>Desmodium</i> | 67 |
| 5.5.1 | Contexte | 67 |
| 5.5.2 | Observer le mouvement des folioles latérales | 68 |
| 5.5.3 | Expérience | 68 |
| 6 | Rythmes circadiens chez les plantes | 69 |
| 6.1 | Introduction | 69 |
| 6.2 | Mouvement foliaire de <i>Oxalis regnellii</i> | 70 |
| 6.2.1 | Culture des plantes | 70 |
| 6.2.2 | Préparation de l'enregistrement | 71 |
| 6.2.3 | Analyse | 71 |
| 6.2.4 | Expériences | 71 |
| 6.2.5 | Parcours libre | 71 |
| 6.2.5.1 | Anatomie du pulvinus | 72 |
| 6.2.5.2 | Mouvements foliaires dans d'autres plantes | 72 |
| 6.3 | Horloge florale de <i>Kalanchoe</i> | 72 |
| 6.3.1 | Matériel et méthodes | 73 |
| 6.3.2 | Enregistrement et analyse | 73 |
| 6.3.3 | Expériences | 75 |
| 6.3.3.1 | Effet de Li^+ sur l'horloge de <i>Kalanchoe</i> | 75 |
| 6.3.3.2 | Effet du bloquant des canaux potassium | 75 |
| 6.3.3.3 | Changements de turgescence | 75 |
| 6.3.3.4 | Propositions supplémentaires pour des expériences | 76 |
| 7 | Horloges cellulaires | 77 |
| 7.1 | L'horloge antique de <i>Thalassomyxa australis</i> | 77 |
| 7.1.1 | Le phénomène | 77 |
| 7.1.2 | Élevage, méthodes d'observation | 77 |
| 7.1.3 | Propositions d'expérimentation | 78 |
| 7.1.3.1 | Étude 1 : Synchronisation de <i>Thalassomyxa australis</i> | 78 |
| 7.1.3.2 | Étude 2 : Changement de forme et la température | 78 |
| 7.1.3.3 | Étude 3 : Culture synchrone de <i>Thalassomyxa australis</i> | 78 |
| 7.1.3.4 | Étude 4 : Influence mutuellement ? | 80 |
| 8 | Rythmes circadiens chez les animaux | 81 |
| 8.1 | Rythmes d'activité locomotrice des animaux et leur analyse | 81 |
| 8.1.1 | Les bases | 81 |
| 8.1.2 | Élever et garder les animaux | 82 |
| 8.1.3 | Enregistrer l'activité locomotrice d'animaux | 84 |
| 8.1.3.1 | Montage et démarrage du système d'enregistrement | 85 |

Table des matières

| | | |
|------------|--|------------|
| 8.1.3.2 | Analyse | 85 |
| 8.1.4 | Exemples et propositions d'expériences | 85 |
| 8.1.4.1 | Rythme d'activité des mouches domestiques | 85 |
| 8.1.4.2 | Rythme d'activité locomotrice de mutants de <i>Drosophila</i> | 86 |
| 8.1.4.3 | Activité locomotrice des hamsters dorés | 87 |
| 8.2 | Rythmes de population | 87 |
| 8.2.1 | Introduction | 87 |
| 8.2.2 | Les animaux, leur élevage et leur conservation | 88 |
| 8.2.3 | Enregistrement du rythme d'éclosion | 88 |
| 8.3 | Rythmes circadiens chez les humains | 90 |
| 8.3.1 | Introduction | 90 |
| 8.3.2 | Matériel et méthodes | 91 |
| 8.3.3 | Proposition d'expérimentation | 92 |
| 8.3.4 | Planification et exécution de l'expérience | 93 |
| 8.3.4.1 | Répondre au questionnaire | 93 |
| 8.3.4.2 | Enregistrer la température rectale et l'activité | 93 |
| 8.3.4.3 | Analyse des données | 93 |
| 8.3.4.4 | Statistiques | 95 |
| 8.3.4.5 | Interprétation | 95 |
| 8.3.4.6 | Compte-rendu | 95 |
| 8.3.5 | Portée, perspectives et applications pratiques | 96 |
| 8.3.6 | Suggestions pour des expériences indépendantes | 96 |
| 8.3.7 | Questionnaire pour le type de phase chronobiologique | 97 |
| 9 | Signification du rythme circadien : le photopériodisme | 99 |
| 9.1 | Introduction | 99 |
| 9.2 | Expériences sur la formation des fleurs de <i>Pharbitis</i> | 99 |
| 9.2.1 | Culture des plantes | 100 |
| 9.2.2 | Détermination de la période sombre critique | 100 |
| 9.2.3 | Est-ce que la période sombre critique dépend de la température? | 100 |
| 9.3 | Photopériodisme chez <i>Drosophila littoralis</i> | 100 |
| 9.3.1 | Élevage | 101 |
| III | Les rythmes dans l'enseignement | 103 |
| 10 | La chronobiologie pour l'amateur intéressé et pour l'université populaire | 107 |
| 10.1 | Sujets et proposition de projets | 109 |
| 11 | Enseigner la chronobiologie dans les classes supérieures | 113 |
| 11.1 | Bibliographie introductive | 113 |
| 11.2 | Thèmes de chronobiologie pour l'enseignement | 113 |
| 12 | Enseignement universitaire et projets de recherche | 117 |

| | |
|---|------------|
| 13 Concepts et considérations didactiques | 121 |
| 13.1 Aides pédagogiques | 121 |
| 13.1.1 Programmes et leur description | 122 |
| 13.1.2 Films, films vidéo, diapositives | 123 |
| 13.1.3 Instruments, instructions, matériel de laboratoire, fournisseurs . . | 124 |
| 13.1.4 Élevage d'organismes expérimentaux, sources d'approvisionnement | 125 |
| Glossaire | 137 |
| Bibliographie | 149 |

Table des matières

Table des figures

| | | |
|------|--|----|
| 1.1 | Feuille de trèfle le jour et la nuit | 18 |
| 1.2 | Intensité de la senteur des fleurs de <i>Exacum affine</i> | 18 |
| 1.3 | Les hamsters dorés sont actifs la nuit et au repos la journée | 19 |
| 1.4 | Le canard qui boit | 20 |
| 1.5 | Exemple de mouvements des folioles latérales de <i>Desmodium</i> | 21 |
| 1.6 | Déroulement temporel du mouvement de foliole latérale | 22 |
| 1.7 | Enregistrement du mouvement de foliole latérale de <i>Desmodium</i> | 25 |
| 1.8 | Température et la longueur de période | 28 |
| 1.9 | Exemple d'un cahier de laboratoire | 28 |
| 1.10 | Exemple d'un cahier de laboratoire | 29 |
| 1.11 | Exemple de "Science Citation Index" | 32 |
| 1.12 | Revue spécialisée de chronobiologie | 32 |
| 2.1 | Enregistrement de mouvement foliaire par un système d'imagerie | 38 |
| 3.1 | Explication de l'amplitude, période et une tendance | 42 |
| 3.3 | Cellules de garde de <i>Vicia faba</i> | 43 |
| 3.2 | Position et le potentiel électrique du pulvinus de <i>Desmodium motorium</i> | 44 |
| 3.4 | Méthode du repliement de fréquence | 46 |
| 3.5 | Détermination de période à l'aide de la pente d'une ligne d'ajustement | 46 |
| 3.6 | Méthode de la moyenne du signal | 47 |
| 4.1 | Oscillations dans un système prédateur-proie simulé par un modèle | 49 |
| 4.2 | Diagramme fonctionnel du modèle de rétroaction | 51 |
| 4.3 | Diagramme de phase des oscillations d'un système prédateur-proie | 52 |
| 5.1 | Apparition d'oscillations chimiques | 58 |
| 5.2 | Belousov-Zhabotinsky réaction | 59 |
| 5.3 | Réaction de Belousov- Zhabotinsky avec motifs en ondes | 60 |
| 5.4 | Mouvement de pendule gravitropique | 62 |
| 5.5 | Déroulement temporel du mouvement gravitropique d'Ipoméie | 63 |
| 5.6 | Appareil stomatique dans la feuille d'Avoine | 64 |
| 5.7 | Transpiration rythmique dans une feuille d'avoine | 64 |
| 5.8 | Oscillations de transpiration : schéma de la boucle de régulation | 65 |
| 5.9 | Jeunes pousses d'avoine avec première feuille dans une cuvette | 66 |
| 6.1 | Fleurs de <i>Kalanchoe</i> à l'état fermé et ouvert | 70 |

Table des figures

| | | |
|------|---|-----|
| 6.2 | Rythme de pH du contenu cellulaire d'une plante CAM | 70 |
| 6.3 | Cuvette avec une feuille d' <i>Oxalis</i> | 71 |
| 6.4 | Enregistrement du mouvement de la feuille d' <i>Oxalis</i> | 72 |
| 6.5 | Coupe transversale du pulvinus d' <i>Oxalis regnellii</i> | 72 |
| 6.6 | Coupe transversale à travers un pétale de <i>Kalanchoe</i> | 73 |
| 6.7 | Coupe transversale à travers un pétale de <i>Kalanchoe</i> | 73 |
| 6.8 | Cuvette avec des fleurs de <i>Kalanchoe</i> | 74 |
| 6.9 | Filtrée numériquement du mouvement des pétales de <i>Kalanchoe</i> | 74 |
| 7.1 | <i>Pourcentage d'amibes Thalassomyxa en phase active en fonction du temps</i> | 79 |
| 7.2 | Cultures synchronisées à partir d'une population de <i>Thalassomyxa</i> | 79 |
| 8.1 | Exemples d'animaux actifs la nuit et le jour | 82 |
| 8.2 | Exemple d'actogramme | 83 |
| 8.3 | Mouche domestique <i>Musca domestica</i> | 84 |
| 8.5 | Boite de Pétri pour l'hébergement des mouches | 85 |
| 8.4 | Système d'enregistrement pour l'activité locomotrice d'insectes | 86 |
| 8.6 | Enregistrement de l'activité de <i>Drosophiles</i> | 87 |
| 8.7 | Pinces, dont les extrémités sont entourées de fils | 88 |
| 8.8 | Système pour l'enregistrement de l'éclosion des drosophiles | 89 |
| 8.9 | Méthode d'enregistrement par la suie pour le rythme d'éclosion | 90 |
| 8.10 | Exemple de courbe de rythme d'éclosion de <i>Drosophila</i> | 91 |
| 8.11 | Périodes sommeil-éveil d'un bébé | 92 |
| 8.13 | Température rectale d'une personne | 93 |
| 8.12 | Évolution de la température rectale d'une personne | 94 |
| 8.14 | L'heure de température minimale et type de phase chronobiologique | 95 |
| 9.1 | Bourgeon végétatif et bourgeon flora de <i>Pharbitis nil</i> | 100 |
| 9.2 | Induction florale en fonction de la période sombre chez <i>Pharbitis nil</i> | 101 |
| 9.3 | <i>Aspirateur pour le transfert des drosophiles</i> | 102 |
| 10.1 | Dépôt rythmique de couches de chitine d'une blatte | 112 |

Liste des tableaux

| | | |
|-----|--|----|
| 1.1 | Maximum, minimum, points d'inflexion des mouvements de <i>Desmodium</i> . | 22 |
| 1.2 | Temps des maximums, minimums et points d'inflexion du folioles latérales | 24 |
| 1.3 | Valeurs enregistrées des mouvements de <i>Desmodium</i> | 27 |
| 1.4 | <i>Invitation à une conférence</i> | 30 |
| 8.1 | Évaluation du type de phase chronobiologique | 92 |
| 8.2 | <i>Type de phase chronobiologique pour différentes personnes</i> | 94 |

Liste des tableaux

Première partie

Méthodes et instrumentation

1 Travail scientifique

«La formulation d'un problème est souvent plus importante que sa solution»

A. Einstein

Vue d'ensemble :

*Dans un travail scientifique, certaines règles sont utilisées, qui ont prouvé être utiles. La méthode des multiples hypothèses de travail sera expliquée. Nous apprendrons comment émettre et tester des hypothèses de façon critique et comment planifier, exécuter et analyser des expériences en utilisant la plante télégraphe *Desmodium motorium* comme exemple. La signification de la communication en science sera traitée. Les controverses et leur fonction en science seront mentionnées brièvement. Finalement quelques problèmes irrésolus dans le domaine de la chronobiologie sont mis en évidence pour vous motiver pour vos propres études.*

1.1 Comment le travail de recherche est fait

1.1.1 Introduction

Les manuels donnent souvent la mauvaise impression que la nature est bien connue par l'homme. Ils mettent l'accent sur le corpus de connaissances collecté et les problèmes qui ont été résolus, tandis que l'inconnu n'est souvent pas même mentionné. Dès qu'on démarre une étude de plus près sur un domaine de sciences naturelles, ça devient, toutefois, très évident que

beaucoup de choses sont inconnues, non étudiées ou non comprises.

Dans le domaine de la chronobiologie ceci est spécialement évident. C'est une branche relativement jeune de la biologie qui s'accroît rapidement et où beaucoup de connaissance a été accumulée ces dernières années. En dépit de ceci, des études intéressantes peuvent être faites avec de simples méthodes et sans études bibliographiques intensives.

Dans la première partie nous obtiendrons la connaissance de quelques méthodes générales du travail scientifique. Elles peuvent être utilisées dans vos propres recherches. Le travail scientifique consiste pour une part substantielle en émettre des questions et à y répondre. Les questions apparaissent, par exemple, par l'observation. Si nous marchons le soir dans une prairie, les feuilles tripartites du trèfle sont positionnées différemment de la journée. Elles sont pliées ensemble dans une position verticale, alors que pendant le jour elles sont étendues plus horizontalement (figure 1.1). Comment se réalise ce mouvement? Nous essayons de trouver des réponses (aussi nommées hypothèses) et de les tester expérimentalement.

Ou bien nous observons dans *Exacum affine* (Gentianaceae) un parfum intense au début de l'après-midi. Le matin et le soir l'odeur est moins intense (figure 1.2).

Les hamsters dorés sont actifs la nuit et se reposent pendant le jour (figure 1.3). Est-ce une conséquence directe du

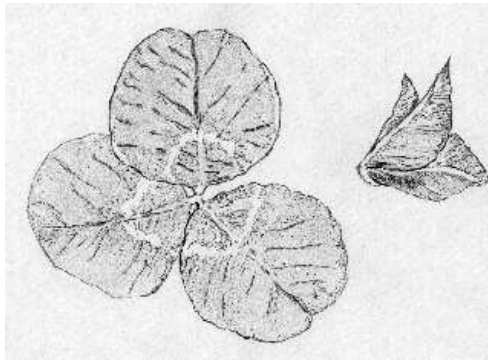


FIG. 1.1: Feuille de trèfle le jour (à gauche) et la nuit (droite). Vue supérieure

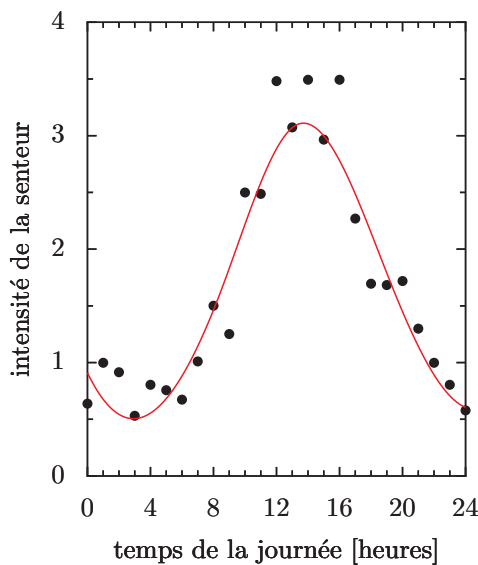


FIG. 1.2: Intensité de la senteur (fragrance) des fleurs de *Exacum* affine en fonction du temps de la journée, estimée par trois personnes différentes. Odeur la plus forte en début d'après-midi

cycle lumière-obscurité? Ou bien les animaux montrent-ils un changement rythmique entre l'activité et le repos aussi sous des conditions de lumière constantes (par exemple sous une lumière très faible)?

De telles observations mènent souvent aux questions auxquelles on peut tenter de répondre par des hypothèses et qui peuvent être éprouvées par des expériences :

phénomène \Rightarrow problème \Rightarrow hypothèse(s) \Rightarrow test

1.1.2 Méthode des hypothèses multiples et de l'inférence forte

En accord avec Chamberlain (21) et Platt (89) le travail scientifique est favorisé par l'utilisation conséquente de la méthode des hypothèses multiples et de l'inférence forte. Cette méthode consiste en les étapes suivantes :

1. Exposer les hypothèses alternatives
2. Planifier une (des) expérience(s) cruciale(s) pour réfuter des hypothèses
3. Exécuter les expériences pour obtenir un résultat clair
4. Répéter 1 à 3, si nécessaire avec de nouvelles hypothèses

La méthode des hypothèses multiples a été émise en 1890 par Chamberlain, un géologue, dans une conférence de la «Society of Western Naturalists». Elle évite le danger de la méthode de la simple hypothèse de travail, où l'on conclut un accord avec une affection maternelle avec sa propre hypothèse.

Proposition : Lire une copie de l'article original de Chamberlain «The method of multiple working hypotheses» (Chamberlain (21)). Platt a repris cette méthode et l'a recommandée comme spécialement utile pour le travail scientifique. Il appelle cette stratégie l'inférence forte. Les différentes

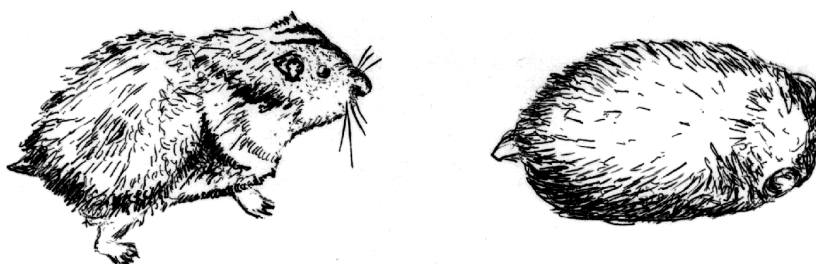


FIG. 1.3: Les hamsters dorés sont actifs la nuit (gauche) et au repos la journée

étapes ont déjà été mentionnées et nous conseillerions fortement de lire cet article par Platt (89).

En utilisant l'exemple du travail scientifique dans le Laboratoire de Biologie Moléculaire de Cambridge, Platt démontre comment cette méthode, si elle est utilisée systématiquement, conduit rapidement à progresser dans la résolution de problèmes. C'est une méthode orientée problème au lieu d'une méthode orientée procédure. Chaque jour les nouveaux résultats sont écrits sur le tableau noir, s'ils deviennent mauvais, comment les erreurs peuvent être évitées, et comment les hypothèses peuvent être testées de façon critique par des expériences. De nouvelles expériences et des contrôles pour tester les hypothèses sont proposés.

Il est toujours recommandable d'utiliser le système le plus simple qui montre toujours les caractéristiques auxquelles on s'intéresse. Il est plus important de se demander quelle expérience infirme une hypothèse que de se demander comment la prouver : «Utiliser le système le plus simple qui montre toujours les propriétés que vous voulez étudier».

Le travail scientifique est comparable au travail d'un détective dans la résolution d'un crime. Par l'observation ou par des informations orales ou écrites, il est confronté à un problème. Il essaie de résoudre ce «cas» en trouvant toutes les sortes possibles

d'explications («hypothèses»). Ni un bon détective ni un bon scientifique ne suivrait juste une seule hypothèse.

Si vous jouez au jeu de «mastermind», où vous avez à trouver la séquence des pions différemment colorés, ce serait peu judicieux de commencer par une idée préconçue de la solution correcte, avant d'avoir collecté assez d'informations. Ce jeu montre incidemment, ce qui est aussi vrai pour la science, que des «résultats négatifs», signifiant que notre supposition était fautive, amènent normalement plus rapidement à la solution en comparaison avec un résultat partiellement correct. Si, par exemple, dans notre jeu, sur quatre pions différemment colorés aucun n'est correct, nous savons que seulement une des deux couleurs restantes a été placée.

Réfuter des hypothèses est une meilleure stratégie que de les prouver. Au sens strict, prouver quelque chose signifie seulement «établi avec une haute probabilité».

«Chaque conclusion, qui n'est pas une exclusion, est incertaine et doit être testée de nouveau (Lederberg)».

«Une théorie, qui ne peut pas être frappée impitoyablement, est une théorie morte (Bacon)»

«Des hypothèses qui ne peuvent pas être réfutées sont insignifiantes (Bacon)»

Proposition : Si vous ne connaissez pas le jeu du «mastermind», jouez-y avec quelqu'un. Bien sûr tester juste une seule hypothèse fait aussi avancer notre connaissance. Toutefois cette méthode est moins économique. Les hypothèses alternatives sont habituellement proposées par d'autres chercheurs (voir section «controverses en science», paragraphe 1.3). Dans ce cas, des expériences cruciales sont aussi nécessaires pour décider entre différentes hypothèses, pour infirmer certaines et laisser certaines autres comme candidates pour un test ultérieur.

Proposition : Lire l'article de Popper (90) «Von den Quellen unserer Wissens und unserer Unwissenheit» et un roman policier (DuMont's Criminal-Rätsel (Wheatley and Links (112)). Dans ce roman policier la solution du «cas» est réservée aux pages finales. Utilisez la méthode des hypothèses multiples pour essayer de résoudre le cas.

1.1.3 Tester des hypothèses, analyser et interpréter des données

En plus d'émettre des hypothèses, des étapes importantes du travail scientifique sont :

- la planification et l'exécution d'expériences.
- l'utilisation de certaines méthodes pour observer, mesurer et enregistrer.
- la représentation graphique et l'analyse des résultats et leur interprétation.
- un protocole est nécessaire et sert de base à une publication ultérieure (Wilson (114)).

Nous ferons des exercices sur ces étapes dans différents exemples.

1.1.3.1 Formulation d'hypothèses : le canard qui boit

En utilisant le canard qui boit¹ (figure 1.4), nous pourrions voir comment des questions surgissent à partir d'observations et comment elles peuvent conduire à des hypothèses.

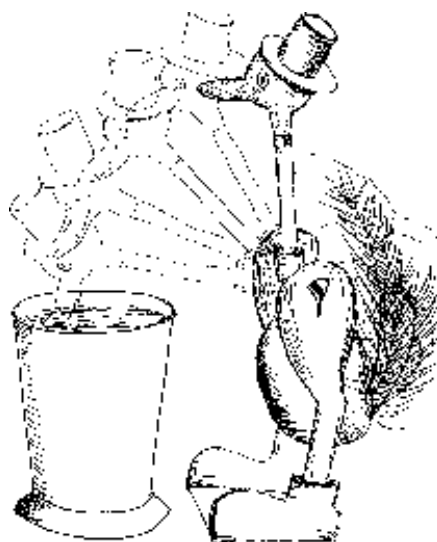


FIG. 1.4: Le canard qui boit plonge continuellement son bec dans le pot

Instruction : Remplir le vase avec de l'eau du robinet jusqu'au bord et tremper le bec du canard qui boit dans l'eau jusqu'à ce que le feutre de sa tête soit mouillé. Remettre le canard dans sa position initiale et observez-le. Notez vos observations.

Quelles questions apparaissent ? Quelles hypothèses permettraient de répondre à vos questions ? Comment pourriez-vous tester expérimentalement vos hypothèses ? Si le problème est trop compliqué, cela aide habituellement de le subdiviser en problèmes plus petits. Ils sont plus aisément solvables et peuvent finalement mener à la solution du problème principal.

¹parfois disponible dans les bazars et les stations-service

1.1.3.2 Analyse et interprétation de données : mouvement des folioles latérales de *Desmodium motorium*

L'analyse et l'interprétation de données peuvent être démontrées en utilisant *Desmodium motorium*, la plante-télégraphe indienne. Les petites folioles latérales de cette plante se meuvent rythmiquement. Regardez le film «*Desmodium motorium* (Fabaceae) - gyration» (Url and Bolhar-Nordenkampf (107)) et observez le mouvement directement sur la plante (figure 1.5).

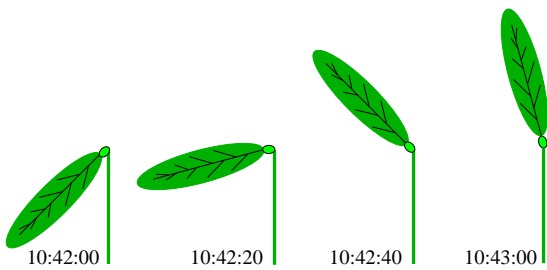


FIG. 1.5: Exemple de mouvements des folioles latérales de *Desmodium motorium*. Intervalles de 20 secondes entre images

L'oscillation est assez régulière. Nous voulons déterminer la durée d'un cycle du mouvement vers le haut et vers le bas (figure 1.6). Les périodes de séquence ne sont pas exactement les mêmes. Nous pouvons donc mesurer de nombreux cycles et calculer une valeur moyenne de la période. Nous trouverions aussi une mesure de la variabilité de la période. Pour enregistrer le temps nous utilisons un chronomètre. Quelle est le meilleur moyen pour mesurer la longueur d'une période ?

La longueur de période est le temps entre deux phases identiques de l'oscillation : par exemple le temps entre un maximum et le suivant, ou entre les minimums, ou entre les points d'inflexion (figure 3.1). Quelle phase (= temps fixé dans un cycle) utiliseriez-vous et pourquoi ? Dans un chapitre spécial (chapitre 3) nous nous

familiariserons avec des méthodes où la longueur de période est déterminée en utilisant toutes les données enregistrées et non juste un seul point de phase.

Ici vous devriez pour l'instant vous restreindre à une méthode très simple. Déterminez la longueur de période du mouvement de foliole latérale en accord avec vos considérations. Mesurez aussi exactement que possible les temps des points de phase des cycles que vous décidez d'utiliser. Utilisez le chronomètre et notez les temps. Déterminez les périodes à partir des différences entre les points de phase que vous avez choisis. Calculez une valeur moyenne selon l'équation suivante :

$$\bar{x} = \sum x_i/n$$

où \bar{x} est la valeur moyenne, x_i les valeurs individuelles, et n le nombre d'oscillations. \sum est la somme de toutes les valeurs individuelles (voir tableau 1.1 et 1.2).

Pourquoi n'avons nous pas déterminé le temps entre le premier maximum et le dernier maximum et l'avoir divisé par le nombre d'oscillations ? La raison est que nous voulons déterminer la variabilité de la période. Pour calculer la variabilité, nous avons besoin des longueurs de période individuelles. La variabilité est causée par les raisons biologiques et méthodologiques. En tant que mesure de la variabilité nous utiliserons l'écart-type = déviation standard (il y a d'autres mesures de variabilité).

La déviation standard SD est

$$SD = \sqrt{\sum (\bar{x} - x_i)^2/(n - 1)}$$

où \bar{x} est la valeur moyenne, x_i les valeurs individuelles, et n le nombre de périodes. Les différences des longueurs de période individuelles x par rapport à la longueur de période moyenne \bar{x} est déterminée. Cette valeur est mise au carré. Alors la somme de toutes les différences élevées au carré est

1 Travail scientifique

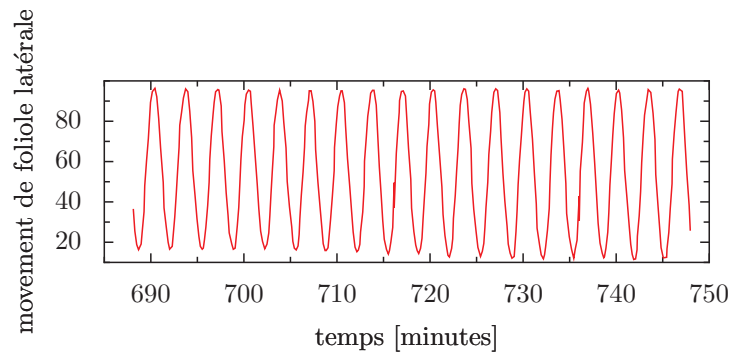


FIG. 1.6: *Déroulement temporel du mouvement de foliole latérale de Desmodium motorium*

TAB. 1.1: Tableau 1.1 : *Tableau des maximums, minimums, points d'inflexion des mouvements de folioles de Desmodium motorium*

| N° | maximum | minimum | point d'inflexion haut | point d'inflexion bas |
|----|---------|---------|------------------------|-----------------------|
| 1 | | | | |
| 2 | | | | |
| 3 | | | | |
| 4 | | | | |
| 5 | | | | |
| 6 | | | | |
| 7 | | | | |
| 8 | | | | |
| 9 | | | | |
| 10 | | | | |
| 11 | | | | |
| 12 | | | | |
| 13 | | | | |
| 14 | | | | |
| 15 | | | | |

calculée. Finalement, cette valeur est divisée par $n - 1$ et la racine carrée est prise.

A l'aide de la déviation standard nous pouvons mettre en évidence quelle phase est la plus convenable pour déterminer la longueur de période. Cette phase doit avoir la variabilité la plus basse, c'est à dire la plus petite déviation standard. Mettez en évidence si le maximum, le minimum ou le point d'inflexion vers le minimum est le plus convenable (tableau 1.2).

La déviation standard peut aussi être utilisée pour tester si la moyenne est significativement différente d'une autre moyenne (si, par exemple, la longueur de la période était déterminée par une autre température, voir paragraphe 1.1.3.4).

Dans ce but, l'erreur standard SE est calculée à partir de la déviation standard SD en utilisant la formule suivante :

$$SE = SD/\sqrt{n}$$

Si les moyennes sont différentes l'une de l'autre de 2 ou plus de 2 erreurs standard, la différence est hautement significative.

Quelle est la précision de la longueur de période calculée ? L'erreur possible la plus grande est la moitié de la plus petite unité de mesure. Si, par exemple, nous avons déterminé le temps au dixième de seconde, ce ne serait pas significatif de donner plus de 2 chiffres après le point décimal. Le dernier chiffre significatif doit être souligné, par ex. 3.75 minutes.

Comment interpréter nos évaluations ? Nous avons trouvé dans nos conditions une longueur de période moyenne de mouvement de foliole latérale de 3.75 minutes. La déviation standard est de 0.35 minutes. La variabilité est donc environ 10% de la moyenne. L'erreur standard est de 0.1. Nous devrions mémoriser cette valeur pour les expériences, quand nous mesurerons la longueur de période à différentes températures (voir paragraphe 1.1.3.4). Nous se-

rons alors capables de déterminer si les moyennes des périodes sont significativement différentes.

1.1.3.3 Planifier, exécuter et analyser une expérience

Planifier, exécuter et analyser une expérience est une des occupations principales d'un scientifique. C'est aussi une des plus difficiles. Spécialement l'analyse des résultats et l'extraction de conclusions de celle-ci sont pleines d'erreurs possibles et d'écueils. Un joli et spirituel livre à ce sujet a été écrit par Beck-Bornhold and Duben (10). La fantaisie et la créativité sont nécessaires autant que le soin, l'exactitude, la précaution et la procédure critique pour planifier une expérience. Si nous voulons expliquer un problème ou un phénomène ou comment quelque chose fonctionne, nous émettons une ou plusieurs hypothèses. Avec une expérience nous pouvons tester de façon critique ces hypothèses. Voici quelques principes de base (Wilson (114)).

- Essayer de comprendre le problème le mieux possible : C'est le prérequis le plus important pour planifier une expérience.
- Analyser le problème : après avoir compris le problème suffisamment bien, le mettre sous sa forme la plus simple, ou bien le diviser en parties qui sont plus facilement solvables.
- Former des hypothèses : pour résoudre un problème, nous établissons des hypothèses. Cette étape est beaucoup plus facile si la théorie et la base de la situation sont connues.
- Expériences cruciales, pour décider quelle hypothèse doit être rejetée, des expériences cruciales sont planifiées et réalisées. C'est une étape qui est d'habitude plus difficile que prévu, parce

TAB. 1.2: Temps et déviation standard (SD) des maximums, minimums et points d'inflexion (PI) du mouvement des folioles latérales de *Desmodium*

| temps | résultat | déviation standard | résultat |
|--------------------|----------|---------------------|----------|
| $x_{max} =$ | | $SD_{max} =$ | |
| $x_{min} =$ | | $SD_{min} =$ | |
| $x_{PI\nearrow} =$ | | $SD_{PI\nearrow} =$ | |
| $x_{PI\neg} =$ | | $SD_{PI\neg} =$ | |

que les résultats sont souvent interprétables de différentes façons. Si cette étape n'est pas faite par le chercheur individuel, d'autres collecteront des arguments pour ou contre les différentes hypothèses. Ils peuvent même être partiellement discutables.

- But d'une expérience : les expériences servent à tester des hypothèses. Vous devriez donc vous demander encore et encore avant de réaliser une expérience ce que je veux tester. Demandez-vous à chaque stade de l'expérience pourquoi vous la faites et si la prochaine étape vous dira ce que vous voulez savoir.
- Variables : le travail scientifique est basé sur la supposition que dans les mêmes circonstances, les mêmes événements vont arriver. Pour certains événements qui doivent arriver, des variables sont des conditions essentielles. Si nous observons le processus d'apporter de l'eau dans une bouilloire à ébullition, les conditions essentielles sont la température du feu, la pression atmosphérique, la conductivité thermique de la bouilloire, la pureté de l'eau. De là le temps d'ébullition peut être déduit. Personne ne s'étonnerait si l'événement calculé se produit alors.
- Témoins : en plus des variables contrôlées, il y a des variables inconnues ou incontrôlables. Si nous voulons comprendre l'influence de ces variables, les

expériences doivent être réalisées avec des témoins. Les témoins sont soumis aux mêmes traitements que les objets expérimentaux sauf la variable étudiée. Les témoins doivent être comparables.

- Échantillons : la sélection des échantillons est une part importante de la planification des expériences. La population à partir de laquelle l'échantillon est tiré doit être assez bien définie en accord avec le but de l'étude. La taille de l'échantillon doit être adéquate. Des difficultés expérimentales peuvent souvent être réduites par un bon choix de l'objet d'expérience.²

1.1.3.4 Exemple pour la résolution d'un problème : La longueur de période du rythme de mouvement des folioles latérales de *Desmodium motorium* dépend-elle de la température du voisinage ?

Comment construiriez-vous un appareil d'enregistrement du rythme de mouvement des folioles latérales de *Desmodium motorium*? Une boîte à température contrôlée est utilisée, dans laquelle la température peut être gardée constante à une certaine valeur (voir paragraphe 13.1.3 :

²L'introduction de *Drosophila* comme animal de recherche par Morgan est un bon exemple. Le court temps de génération de cet animal a permis de faire de rapides progrès.

1.1 Comment le travail de recherche est fait

«Construire une boîte à air conditionné»). Un thermomètre électronique sert à mesurer la température.

Planifiez une expérience dans laquelle la dépendance de la longueur de période du rythme de mouvement des folioles selon la température est étudiée.

Exécutez l'expérience et utilisez la méthode d'analyse expliquée dans la section précédente pour déterminer les valeurs moyennes, la déviation standard et l'erreur standard.

Tracez la longueur de période en fonction de la température. Ajoutez les erreurs standard comme des barres verticales aux moyennes. Interprétez les résultats et écrivez un rapport de vos expériences (voir paragraphe 1.2.2). Quelle est la taille de la valeur Q_{10} ? C'est calculé par³

$$Q_{10} = (\tau_1/\tau_2)^{10/(t_2-t_1)}$$

où τ_1 est la longueur de période à la température t_1 et τ_2 la longueur de période à la température t_2 . Si, par exemple, $\tau_1 = 10$ minutes à la température $t_1 = 30^\circ\text{C}$ et $\tau_2 = 20$ minutes à la température $t_2 = 20^\circ$, alors $Q_{10} = (20/10)^{10/10} = 2$.

Quelques conseils et aides : Pour faire croître les plantes, voir la section sur la plante télégraphe *Desmodium motorium* au chapitre «rythmes ultradiens» au chapitre ???. Pour enregistrer le mouvement vous pouvez utiliser l'organisation montrée à la figure 1.7 (Koukkari et al. (70)). C'est facile à construire. Ou bien utilisez la méthode de numérisation décrite au paragraphe 5.5. Coupez avec une lame de rasoir une feuille avec les folioles latérales qui bougent bien. Mettez-la immédiatement dans un petit trou dans un disque de polyuréthane flottant sur de l'eau distillée dans une petite

fiolle. Transférez dans la boîte à air conditionné. Si vous utilisez la méthode Koukkari, collez (avec une petite quantité de colle soluble à l'eau) un fil fin ou un cheveu humain à la pointe de la foliole et à l'extrémité d'une balance à fil fin. Coupez la deuxième foliole latérale et la foliole terminale. Couvrez la surface coupée d'une petite quantité de vaseline.

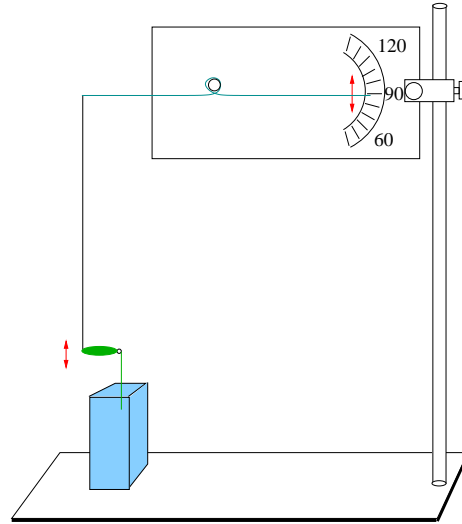


FIG. 1.7: Enregistrement du mouvement de foliole latérale de *Desmodium motorium* selon (Koukkari et al. (70)). A la pointe de la foliole un fil fin est accroché avec un point de colle soluble à l'eau. L'autre bout du fil est connecté à une balance faite d'un fil fin (cyan) faisant un tour autour d'un boulon (cercle noir). Le pointeur de la balance indique l'angle de la foliole (ici environ 90°)

Le mesurage est mieux fait par deux personnes : l'une annonce le temps auquel la phase est atteinte et qui sert de phase de référence. L'autre personne lit le temps à partir d'un chronomètre en fonctionnement et le note. Les angles sont introduits dans une table toutes les 15 secondes (voir table 1.3). Ces données sont la base pour une re-

³La valeur Q_{10} est une mesure de la dépendance d'un processus à la température.

présentation graphique des valeurs en fonction du temps (figure 1.9).

1.1.4 Protocole expérimental

Un protocole écrit est une partie indispensable d'un travail de recherche scientifique et certaines règles ont été trouvées être d'un grand secours (voir par exemple Wilson (114), page 130 et suivantes) :

- un cahier de laboratoire, de préférence en format A4, avec nom, adresse, date des expériences, et pages numérotées est recommandé. Les premières 8 à 10 pages sont réservées à la table des matières pour faciliter la recherche des entrées (figure 1.9). Il doit être disponible dans le laboratoire (figure 1.10). N'utilisez pas de feuilles volantes. Tout ce qui sera nécessaire plus tard pour écrire un rapport ou une publication devra être noté. Inscrivez la date, l'heure du jour, les initiales (au cas où plusieurs personnes inscrirez des notes).
- Les entrées et les remarques concernant la place, le temps, les instruments, les livres, les papiers, les diagrammes et les personnes devraient être suffisamment détaillées pour rester compréhensibles pendant de nombreuses années. On doit être capable de documenter avec l'aide du protocole chaque figure, description et déduction d'une publication.
- Les observations, résultats numériques, variables indépendantes telles que la température, les conditions d'éclairage, le type de milieu, doivent être enregistrées.
- Les données doivent être entrées dans leur forme originale et non changées ou transformées. Pour les nombres, faites

des tableaux. Indiquez les unités.

- Les figures, croquis, dessins, et tableaux doivent être inscrits directement dans le cahier de laboratoire ou sur du papier millimétré qui est collé sur une page.⁴
- Inscrivez les événements que vous ne comprenez pas sur l'instant, ou les «mauvaises» expériences, ou les expériences qui ont mal tourné. Ils peuvent au moins servir d'avertissement pour ce que vous voudriez éviter.
- Les inscriptions plus tardives devraient être faites avec une couleur différente, datées et signées.
- Quels appareils et instruments ont été utilisés ? Indiquez où les descriptions, plans et instructions peuvent être trouvés. Si des changements sont faits, ils doivent être indiqués immédiatement sur le cahier de laboratoire. Les étalonnages, changements et améliorations doivent être notés et datés. Gardez les originaux des schémas de câblage, les instructions, plans de construction en un lieu séparé. Inscrivez les numéros de référence de l'appareil aussi sur les instructions et les schémas de câblage.
- Les produits chimiques doivent être notés avec le nom du fabricant, la concentration et les traitements éventuels.
- Les photographies, les films, les enregistrements, les spectres etc. doivent être identifiés par des symboles qui se réfèrent au cahier de laboratoire et au numéro de page. Dans le cahier de laboratoire des données additionnelles et des notes peuvent se trouver. WEEII122c peut par exemple signifier moyenne, cahier de laboratoire

⁴Si nécessaire, couper une page du cahier pour compenser l'épaisseur

1.1 Comment le travail de recherche est fait

TAB. 1.3: Table pour entrer les valeurs enregistrées des mouvements de la foliole latérale de *Desmodium*

| temps (s) | 15° | 25° | 35° | temps (s) | 15° | 25° | 35° |
|-----------|-----|-----|-----|-----------|-----|-----|-----|
| 0 | | | | 0 | | | |
| 15 | | | | 15 | | | |
| 30 | | | | 30 | | | |
| 45 | | | | 45 | | | |
| 60 | | | | 60 | | | |
| 75 | | | | 75 | | | |
| 90 | | | | 90 | | | |
| 105 | | | | 105 | | | |
| 120 | | | | 120 | | | |
| 135 | | | | 135 | | | |
| 150 | | | | 150 | | | |
| 165 | | | | 165 | | | |
| 180 | | | | 180 | | | |
| 195 | | | | 195 | | | |
| 210 | | | | 210 | | | |
| 225 | | | | 225 | | | |
| 240 | | | | 240 | | | |
| 255 | | | | 255 | | | |
| 270 | | | | 270 | | | |
| 285 | | | | 285 | | | |
| 300 | | | | 300 | | | |
| 315 | | | | 315 | | | |
| 330 | | | | 330 | | | |
| 345 | | | | 345 | | | |
| 360 | | | | 360 | | | |
| 375 | | | | 375 | | | |
| 390 | | | | 390 | | | |
| 405 | | | | 405 | | | |
| 420 | | | | 420 | | | |
| 435 | | | | 435 | | | |
| 450 | | | | 450 | | | |
| 465 | | | | 465 | | | |
| 480 | | | | 480 | | | |
| 495 | | | | 495 | | | |
| 510 | | | | 510 | | | |
| 525 | | | | 525 | | | |

1 Travail scientifique

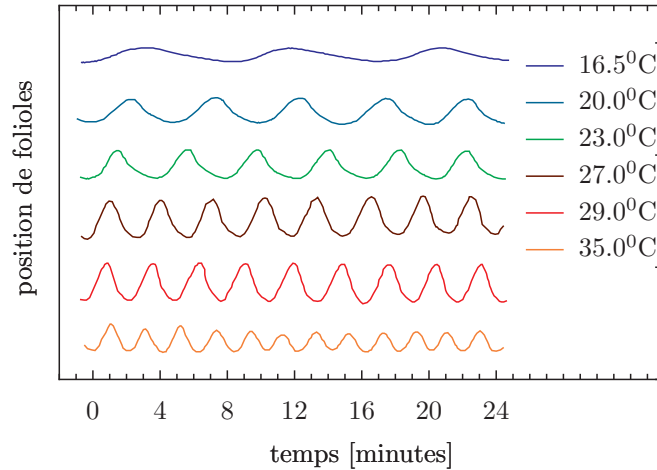


FIG. 1.8: Dépendance à la température de la longueur de période du mouvement de foliole latérale de *Desmodium motorium*

- II de WE, page 122, 3e entrée de cette page. De cette façon, il n'y aura pas besoin de donner d'explications supplémentaires de la façon de coder.
- Un système de rangement bien conçu pour les films, les photographies, les enregistrements, les diagrammes, les circuits, les dessins, les copies et le reste est particulièrement difficile pour tout ce qui est des nombres très petits ou très grands d'objets.
 - Indiquez le but de l'expérience et donnez un résumé des conclusions.

1.2 Communication en science

1.2.1 Introduction

Cette section est principalement pour les étudiants, pour qui c'est une partie importante du travail scientifique.

Possible 'Zeitgeber' of rhythmic alternation between activity and rest in *Thalassiosira australis* 12 Jan. 1987

| Biotop | page 2 |
|---|--------|
| First results: light/dark and temperature-change in 12:12 h do not synchronize | 3 |
| Experiments with shaking in a tidal rhythm | 3 |
| cell division rate, with figure | 4 |
| What determines phase relation to 'Zeitgeber'? | 5 |
| Results: Shaking alone does not suffice | 6 |
| Shaking and temperature changes combined, phase shifted to light/dark: synchronization? | 6 |
| Cultures too old | 7 |
| New cultures received. Shaking at different times | 8 |
| Significance of time of transfer or of density | 11 |
| Conclusions from results so far | 13 |
| Problems in the experiments | 15 |
| Period length, internal synchronization in freerun | 17 |
| Phase response curve by shaking pulses? | 19 |
| New experiment | 23 |

FIG. 1.9: Exemple d'un cahier de laboratoire : page de table des matières

Determination of cell division rate during
reexamination of 19 Jan to 28 Jan 1987

Average number of cells per vial

| vial | 19.01 | 20.01 | 21.01 | 22.01 | 23.01 | 24.01 | 25.01 | 26.01 | 27.01 | 28.01 |
|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| I | 35 | 62 | 84 | 49 | - | - | - | - | - | - |
| II | 40 | 50 | 76 | 91 | 158 | 221 | 267 | 281 | 355 | 303 |
| III | 47 | 56 | 80 | 117 | 156 | 237 | 270 | 308 | 365 | 356 |
| IV | 38 | 48 | 61 | 101 | 125 | 225 | 334 | 355 | 393 | 782 |
| V | 51 | 63 | 85 | 109 | 186 | 211 | 274 | 366 | 276 | 332 |
| Sum | 176 | 217 | 362 | 418 | 629 | 984 | 1105 | 1270 | 1319 | 1273 |

FIG. 1.10: Exemple de protocole d'une expérience : résultats et courbe

1.2.2 Comment les scientifiques rendent compte de leurs résultats

Un scientifique qui a fini un travail de recherche fait d'habitude un rapport des résultats. Il devrait l'expliquer d'abord à ses collègues, qui critiqueront de façon constructive les méthodes et l'exécution, et proposeront des alternatives pour l'interprétation des résultats. Alors il en parlerait à un groupe plus large de scientifiques. Ce pourrait être un colloque du département de recherche, ou une rencontre (voir l'invitation à la table 1.4).

Les propositions et critiques seront prises en compte au moment de l'écriture de la publication. Le manuscrit sera envoyé ou donné aux collègues et leur opinion et commentaires sur le contenu, le style, l'analyse et l'interprétation seront appréciés, avant qu'il soit soumis à un journal. D'habitude, le rédacteur en chef du journal envoie le manuscrit à un ou deux arbitres. Ils utilisent certaines règles pour leur jugement. Si l'opinion des deux arbitres est trop différente, le rédacteur en chef doit l'envoyer à un troisième ou décider lui-même, si le manuscrit est accepté. Dans la plupart des cas le manuscrit est renvoyé à l'auteur avec des

propositions d'amélioration de style et de contenu. Cela peut prendre un temps long entre la fin de l'écriture du manuscrit et son acceptation par un journal. Donc souvent des communications courtes sont publiées avant la publication finale, qui a moins de demandes rigoureuses. Des résultats et de nouveaux développements intéressants sont signalés dans des journaux spécialisés comme «Science News» et d'autres.

1.2.3 Publication scientifique : un exemple

A quoi ressemble une publication, comment est-elle structurée et comment la lire ?

Proposition : Lisez la publication de Sulzman et al. (105) : «*Neurospora* rhythm in space : a reexamination of the endogenous-exogenous question» dans le journal «Science».

Lisez ensuite le papier de Mergenhagen (79) dans le journal «Die Naturwissenschaften». Remarquez les différentes sections en accord avec le schéma du papier précédent. Si vous voulez une information rapide sur le contenu de l'article, la procédure suivante est proposée :

Titre intéressant ? \Rightarrow résumé \Rightarrow figures \Rightarrow introduction \Rightarrow discussion \Rightarrow résultat

D'abord se décider en lisant le titre, s'il est intéressant pour vous de regarder la publication de plus près. Alors lisez le résumé (abstract = summary). S'il semble digne d'intérêt pour vous, regardez les figures et les tableaux et leurs légendes, peut-être aussi l'introduction et la discussion. Les papiers importants doivent bien sûr être lus attentivement aussi dans la partie contenant les résultats. Parfois on peut être intéressé par une méthode ou un point de discussion seulement. Dans ce cas vous commenceriez

KOLLOQUIENREIHE DES SONDERFORSCHUNGSBEREICHES 45

Vortragender : Prof. Dr. C. S. Pittendrigh
Stanford Univ., USA

Thema : Circadian rhythmicity :
An evolutionist's view

Ort : Zoologisches Institut Frankfurt
Siesmayerstr. 70
Kleiner Hörsaal

Zeit : Donnerstag, den 17. Dezember 1987
18 Uhr 30

Gäste sind herzlich willkommen

gez. Prof. Dr. G. Fleissner

Beachten Sie bitte auch das Seminar mit Prof. Pittendrigh am darauffolgenden Vormittag über Photoperiodismus :

Redner : Prof. Dr. C. S. Pittendrigh
Thema : Evolutionary adjustment of critical daylength to
change in latitude
Zeit : Freitag, den 18.12.87, 9 Uhr 30

Ort : Zoologisches Institut Frankfurt, Sitzungszimmer (2.
Stock)
Siesmayerstr. 70
Frankfurt, den 1. Dezember 1987

TAB. 1.4: *Invitation à une conférence*

tout de suite à cet endroit particulier.

1.2.4 L'écriture de votre propre article scientifique

La meilleure méthode pour obtenir un bon style dans la publication d'un article est de lire des articles scientifiques. En le faisant, vous pourrez apprendre à partir de bons et de mauvais exemples. Il y a aussi des livres à ce sujet comme Kolle (69), Ebel et al. (29), Silyn-Roberts (102).

Travail : Écrivez un article sur les expériences que vous avez faites quand vous avez étudié comment la température influence le rythme des folioles de *Desmodium*. Utilisez la structure habituelle d'un article. Faites une esquisse de l'organisation expérimentale, un tableau des données et un graphique montrant la dépendance de la longueur de période selon la température. N'oubliez pas d'inclure la liste des références à la fin de l'article (voir aussi recherche bibliographique).

1.2.5 Recherche bibliographique

Avant de planifier un projet de recherche scientifique, nous aimerions savoir si la solution du problème a peut-être déjà été trouvée et publiée. Ou bien, si non, nous aimerions au moins connaître si d'autres personnes ont pensé au problème et ce qu'ils ont trouvé au sujet du contexte de mes études. Six heures de travail à la bibliothèque peuvent vous épargner six mois de travail au laboratoire.

Les encyclopédies sont les sources d'information les plus générales et les plus utiles si vous voulez vous familiariser avec un domaine de recherche. En outre, il existe des guides bibliographiques pour certains domaines avec des références de base, des revues critiques et des journaux avec résumés

comme Smith et al. (104). Des manuels sont aussi utiles pour devenir familier avec un nouveau domaine (Aschoff (6), Haupt and Feinleib (50)).

En utilisant des manuels vous pourrez vous familiariser avec le contexte, des monographies peuvent vous aider à faire la connaissance des détails de certains sujets. Des catalogues thématiques de bibliothèques, des catalogues de livres dans les librairies sont utiles à ce sujet. Pour décider si un certain livre est intéressant pour vous, vous pouvez consulter des revues critiques sur des livres («Reviews», par exemple, der «Naturwissenschaften» (26)). Un journal de résumés et d'index est Thomson Scientific (106) («Biological Abstract»). Des instructions sont incluses dans les éditions bimensuelles.

Très utile aussi est le «Science Citation Index» SCI (for Scientific Information (43), figure 1.11) : nous savons qu'un papier important mais ancien nous intéresse, et nous voulons trouver de la littérature plus récente. Cette publication indique tous les auteurs citant cet article particulier en tant que référence de leur propre publication. C'est probablement qu'un tel papier correspond aussi au même sujet ou à un sujet similaire. Avec l'aide de «Science Citation Index», il est donc possible de trouver des publications plus récentes sur un thème.

Les papiers les plus récents peuvent être trouvés dans les dernières parutions de journaux scientifiques. Les journaux suivants sont spécialisés dans le domaine de la chronobiologie (figure 1.12) :

- Chronobiologia
- Chronobiology International
- Journal of Biological Rhythms
- Biological Rhythms Research

La plupart des papiers dans le champ de la chronobiologie sont cependant publiés dans de nombreux journaux de domaines très di-

| | | | | |
|----------------------------|--------------|------|-----|------|
| 21 AM J MED SCI | 162 | 712 | | |
| SUGRUE M | J CLIN GAST | 18 | 139 | 94 |
| ASCHOFF A | | | | |
| 82 J NEUROSCI METH | 6 | 179 | | |
| WOLF R | EPILEPSIA | 35 | 226 | 94 |
| 87 J COMP NEUROL | 264 | 56 | | |
| SIMMONS DD | J CHEM NEUR | 6 | 407 | 93 |
| VATER M | J COMP NEUR | 341 | 534 | 94 |
| ASCHOFF J | | | | |
| 54 NATURWISSENSCHAFTEN | 41 | 49 | | |
| DETORO MB | MED CLIN | 102 | 150 | 94 |
| 62 HANDBUCH ZOOLOGIE I | 8 | 1 | | |
| SAARELA S | J COMP PH B | 163 | 546 | 93 |
| 62 J ORNITHOL | 103 | 2 | | |
| ZEHNER HC | J ORNITHOL | 135 | 81 | 94 |
| 63 DEUT MED WOCHENSCHR | 88 | 1930 | | |
| LEMMER B | ANN BIOL CL | 52 | 1 | 94 |
| 64 S ZOOLOGICAL SOC LON | 13 | 79 | | |
| SCRIBNER SJ | PHYSL BEHAV | 55 | 361 | 94 |
| 65 CIRCADIAN CLOCKS | | | | |
| LEMMER B | ANN BIOL CL | 52 | 1 | 94 |
| 65 SCIENCE | 148 | 1427 | | |
| DIJK DJ | NEUROSCI L | 166 | 63 | 94 |
| 66 ECOLOGY | 47 | 657 | | |
| BEDNEKOF PA | EVOL ECOL | 8 | 36 | 94 |
| 67 JAP J PHYSIOL | 17 | 450 | | |
| DIJK DJ | NEUROSCI L | 166 | 63 | 94 |
| RAO ML | BIOL PSYCHI | 35 | 151 | 94 |
| 70 J ORNITHOL | 11 | 38 | | |
| GOEDE AA | ARDEA-T NED | 81 | 81 | 93 |
| 70 PHYSL BEHAVIORAL TEM | p905 | | | |
| SCHRAMA JW | J ANIM SCI | 72 | 598 | 94 |
| 73 J COMP PHYSIOL PSYCH | 85 | 20 | | |
| KENNEDY GA | PHYSL BEHAV | 55 | 385 | 94 N |
| PETERS RV | BRAIN RES | 639 | 217 | 94 |
| 74 HEAT LOSS ANIMALS MA | p147 | | | |
| SCHRAMA JW | J ANIM SCI | 72 | 598 | 94 |
| 75 CHRONOBIOLOGIA | 2 | 23 | | |
| PRIGERSO HG | PSYCHIAT R | 51 | 33 | 94 |
| 78 NATURWISSENSCHAFTEN | 65 | 80 | | |
| PETERS RV | BRAIN RES | 639 | 217 | 94 |
| 79 Z TIERPSYCHOL | 49 | 225 | | |
| FERRER M | COMP BIOCH A | 107 | 81 | 94 |
| PETERS RV | BRAIN RES | 639 | 217 | 94 |
| 81 COMP BIOCHEM PHYS A | 69 | 611 | | |
| SCHRAMA JW | J ANIM SCI | 72 | 598 | 94 |
| 82 COMPANION ANIMAL PHY | p173 | | | |
| HAIM A | J COMP PH B | 163 | 602 | 93 |
| 85 ULTRADIAN RHYTHMS PH | p321 | | | |
| CONTE S | PHYSL BEHAV | 55 | 287 | 94 |
| 89 ANIM BEHAV | 37 | 881 | | |
| WALLA OJ | J CELL SCI | 107 | 719 | 94 |
| WILKIE DM | BEHAV PROC | 31 | 39 | 94 |
| ASCHOFF L | | | | |
| 50 TRATADO ANATOMIA PAT | 1 | 546 | | |
| SINHORIN IL | INT A AL IM | 103 | 166 | 94 |
| ASCHRAFT MW | | | | |
| 81 HEAD NECK SURG | 3 | 216 | | |
| LEGER AF | ANN ENDOCR | 54 | 241 | 93 |
| TALMONT I | " | 64 | 224 | 93 |

FIG. 1.11: Exemple de "Science Citation Index". La publication de J. Aschoff dans "Zeitschrift für Tierpsychologie 49", page 255 de 1979 a été citée par M. Ferrer dans Comp. Bioch. A. 107, page 81 (1994) et par R. V. Peters, Brain Res. 639, page 217 (1994)

vers : Physiologie végétale, physiologie animale, microbiologie, génétique, sciences du comportement, médecine.

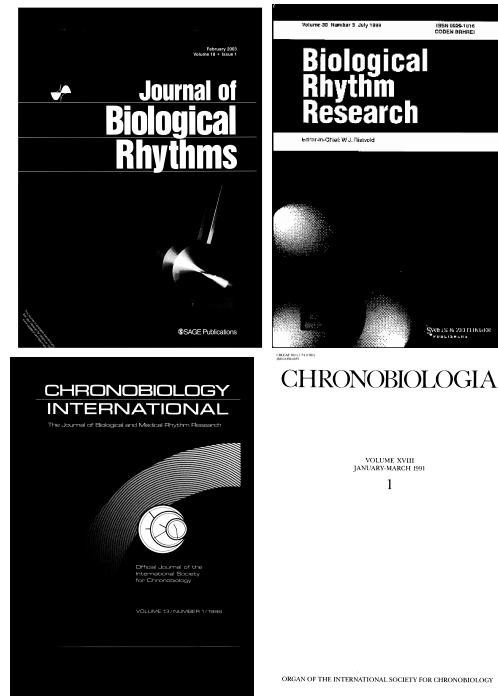


FIG. 1.12: Pages de titre de revues spécialisées dans les articles de chronobiologie : Journal of Biological Rhythms, Biological Rhythm Research (auparavant : Journal of Interdisciplinary Cycle Research), Chronobiology International, Chronobiologia (n'est plus édité)

Dans les «Current Contents», les pages de tables des matières des journaux de biosciences sont reproduits et ils peuvent contenir un index des sujets et des auteurs. On peut y trouver rapidement l'information recherchée. Sous circadian rhythms, par exemple, vous trouvez page 229, 4e colonne du numéro 14, volume 34 (8 avril 1991) :

127 57

127 41

Le premier nombre est la page dans la li-

vraison particulière de «Current Contents», le second nombre est la page de l'article correspondant dans le journal particulier (ici, c'est un papier par Queiroz- Claret et Queiroz). Le «Current Contents» est aussi disponible sur disquettes et peut être utilisé avec un programme confortable permettant de chercher la littérature par des mots-clés, auteurs, journaux, et pour produire des fichiers et impressions de la littérature pertinente.

Il est souvent utile de connaître les noms des scientifiques travaillant dans un domaine particulier (voir Science Citation Index). Vous pouvez écrire à ces personnes ou les questionner. Mais vous auriez obtenu d'abord un contexte théorique et général dans le domaine. Parfois il est aussi recommandé de naviguer à travers les domaines qui ne sont pas directement connectés à votre champ d'intérêt. De cette façon vous pourriez, par exemple, trouver des solutions aux problèmes méthodologiques.

«Une sélection sage plutôt qu'une couverture exhaustive est la clé du travail bibliographique».

Si vous êtes en train de planifier de démarrer votre propre fichier de littérature, vous pourriez utiliser les bases de données modernes et les systèmes de bases de données. Ils sont disponibles par les bibliothèques universitaires et par l'Internet, mais aussi par les éditeurs⁵. Avec leur aide il est facile d'utiliser des collections de tirés à part et de trouver les papiers de certains auteurs, selon certains mots-clés, ou selon par exemple l'année de publication. La littérature imprimée peut être lue avec un scanner vers un ordinateur et numérisée par un programme de reconnaissance

optique de caractères (OCR).

Proposition : Utilisez différentes méthodes mentionnées ci-dessus pour trouver les publications les plus importantes des deux dernières années pour un sujet chronobiologique de votre choix. Faites une liste bibliographique.

1.3 Controverses en science

La méthode des hypothèses multiples et de l'inférence forte n'est pas toujours utilisée par un travailleur scientifique particulier, peut-être parce qu'il ne la connaît pas ou parce que dans un cas spécial (où le problème est trop complexe pour permettre des alternatives ayant une signification) cette méthode n'est pas utile. Dans ces cas les hypothèses alternatives sont relevées à un autre niveau. D'autres scientifiques peuvent être en désaccord avec les propositions et les inférences et cela aboutit à des controverses scientifiques. Une telle controverse dans le domaine de la recherche sur les rythmes est donnée ci-dessous.

Proposition : Lisez le livre de Brown et al. (16) : *The biological clock : Two views*. Dans ce livre, deux vues contradictoires sont discutées au sujet des rythmes circadiens. Brown refuse qu'ils soient le résultat d'horloges internes des organismes et proclame qu'ils sont le résultat direct de facteurs extérieurs qui changent à un rythme de 24 heures. Exclure le cycle lumière/obscurité ou le cycle de température, comme c'est habituellement fait dans la recherche sur les rythmes circadiens, est insuffisant selon Brown. A la place, l'alternance rythmique d'autres facteurs devrait être empêchée, ce qui est, toutefois souvent impossible (champs magnétiques, radiations en haute altitude, etc.). Hastings, au contraire, proclame que les

⁵Medline (<http://www.biomednet.com>), Biological Abstracts, Swets and Zeitlinger avec le contenu de plus de 14000 journaux (<http://www.swetsnet.nl/direct>)

rythmes circadiens sont l'expression d'une horloge interne à l'intérieur de l'organisme. Elle continue à fonctionner même dans des conditions constantes rigoureuses de l'environnement. Ce point de vue est soutenu actuellement par la plupart des scientifiques travaillant dans ce domaine. Décrivez les deux points de vue dans vos propres mots. Comment les deux auteurs expliquent-ils le parcours libre? Collectez les arguments pour les deux hypothèses et notez les points faibles de chacun. Essayez de trouver des expériences cruciales qui peuvent être utilisées pour tester les hypothèses de façon critique. Lisez dans ce contexte les documents suivants qui ont été publiés après la parution du livre (Hamner et al. (46), Mergenhagen (79), Mergenhagen and Mergenhagen (80)).

1.4 Problèmes non résolus

Nous avons déjà souligné dans l'introduction que de nombreux problèmes dans les sciences de la nature ne sont pas résolus et que nous sommes loin de comprendre la nature autour de nous. L'un des principaux buts de la science est de réduire l'ignorance et la superstition de l'humanité.

Les problèmes inexplicables sont nombreux dans le domaine de la chronobiologie. La plus haute priorité dans la liste des problèmes inexplicables est la recherche des mécanismes des rythmes biologiques. Cette question n'a pas encore eu de réponse satisfaisante ni au niveau physiologique, ni au niveau moléculaire. Toutefois, des études moléculaires avec des chronomutants de Cyanobactéries, Drosophiles, *Neurospora* et Mammifères ont montré de nouveaux résultats et points de vue (voir Engelmann (33)).

L'important ici, ce n'est pas seulement

les méthodes, mais aussi les systèmes étudiés. Il est recommandable d'utiliser un système minimal, qui montre la propriété devant être étudiée, mais montre seulement quelques phénomènes qui pourraient perturber les études. En essayant de démêler le mécanisme des rythmes circadiens, un procaryote sera plus convenable qu'un eucaryote : le premier est beaucoup plus primitif pour ce qui est de la structure et du fonctionnement. Les structures génétiques sont extrêmement simples, consistant en un chromosome circulaire sans noyau. Les organites et compartiments sont absents. De nouvelles méthodes génétiques moléculaires peuvent être utilisées (Porter (91)). Ce serait donc un grand bond en avant si les rythmes circadiens étaient trouvés chez les eucaryotes (voir Engelmann (33)).

Un autre système minimal est dans les cellules eucaryotes spécialisées comme les globules rouges des Mammifères. Ils n'ont pas de métabolisme des acides nucléiques, n'ont pas de mitochondries ni de respiration, pas de synthèse de protéines et sont spécialisés dans le transport d' O_2 . Trouver un rythme circadien dans un tel système serait un pas important pour comprendre les mécanismes sous-jacents. Un grand nombre de modèles proposés seraient rejetés si un rythme circadien existait dans les érythrocytes. Et effectivement un rythme circadien des activités de différentes enzymes dans les érythrocytes a été décrit (Ashkenazi et al. (9), Ashkenazi et al. (8), Hartman et al. (48)). Cependant des tentatives pour répéter ces résultats ont été infructueuses dans un grand nombre de laboratoires (Mabood et al. (73), Ohm-Schrader et al. (84)). Voir aussi la sous-section précédente Controverses en science (page 33).

Finalement, un rythme circadien des semences sèches de haricots a été décrit (Bryant (17)). C'est un autre système mi-

nimal, étant donné qu'en dehors d'une très faible respiration aucun autre processus métabolique n'est trouvé. Ce résultat n'a pas été confirmé, bien que les expériences sont simples et que les résultats sont d'une suprême importance.

Nous avons étudié le mouvement des folioles latérales de *Desmodium motorium* et il serait intéressant de comprendre le mécanisme sous-jacent. C'est toutefois un problème difficile et non résolvable dans le cours d'un exercice de laboratoire.

Dans un tel cas, il est recommandé de diviser le problème en plus petits et d'essayer d'éclaircir ceux-ci. Dans le cas particulier du mouvement des folioles latérales il serait recommandable de diviser le problème en deux questions : d'une part quel mécanisme est responsable du mouvement, et d'autre part, comment le mouvement est rythmiquement contrôlé. Pour la première question, le pulvinus et le mécanisme de turgescence en tant que base du mouvement sont importants. Pour la seconde question du minutage, cependant, la cinétique du mouvement, la dépendance du rythme à la température et l'influence des inhibiteurs de divers processus comme la glycolyse ou la synthèse des protéines sont importants.

Proposition : Essayez de trouver un problème limité qui peut être résolu pendant des travaux pratiques. Des problèmes non résolus supplémentaires peuvent être trouvés à partir d'exemples de rythmes dans la seconde partie du livre. Par exemple : quels photorécepteurs extrarétiniens sont responsables de la synchronisation de l'activité locomotrice des mouches (voir «Rythmes d'activité chez les animaux», 81).

1 Travail scientifique

2 Méthodes d'enregistrement

Vue d'ensemble :

Parmi les nombreuses méthodes d'enregistrement, nous en présentons deux, qui sont assez polyvalentes et qui résistent à l'usage. Une méthode sert à enregistrer les mouvements et utilise une caméra vidéo connectée à un ordinateur par l'intermédiaire d'une carte de numérisation (« frame-grabber »). Avec des programmes spéciaux les images sont analysées. De plus une méthode utilisant un rayon lumineux infrarouge est expliquée, avec laquelle l'activité locomotrice d'animaux est enregistrée.

2.1 Enregistrement vidéo et analyse de rythme

2.1.1 Introduction

Beaucoup d'événements rythmiques chez les plantes, animaux et aussi chez les unicellulaires s'expriment par des mouvements. Ils sont aisément observables. Avec une caméra vidéo couplée par l'intermédiaire d'une carte de numérisation à un ordinateur et des méthodes d'imagerie de tels mouvements sont enregistrés, affichés et analysés.

2.1.2 Principe d'enregistrement

Le principe d'enregistrement est montré dans la figure 2.1. Le mouvement rythmique de la plante est utilisé comme exemple. Les images de l'objet sont prises en séquences prédéterminés et par une carte de numérisation transférées et stockées par un ordinateur. La position d'une

feuille est déterminée par un programme qui reconnaît automatiquement la pointe de la feuille. Cela stocke les valeurs de la position de la pointe comme des valeurs x et y . Elles peuvent être affichées graphiquement en fonction du temps. La longueur de période de l'oscillation peut être déterminée par des programmes d'analyse des séries temporelles.

2.1.3 Enregistrement

Comme un manuel (Engelmann (31)) existe pour l'imagerie, nous nous limiterons ici à l'essentiel. La caméra vidéo est connectée par un câble à une carte de numérisation d'un PC (voir aussi figure 2.1).

Le programme particulier d'imagerie nécessite Linux comme système d'exploitation. Les programmes sont disponibles sur l'Internet et expliqués (Engelmann (30)). Après avoir lancé le programme, l'objet doit être visé (avec l'objectif de la caméra vidéo) et la bonne taille doit être choisie (en ajustant la distance entre la caméra et l'objet). Un bon éclairage est important. Pour enregistrer dans une faible lumière ou à l'obscurité, on emploie une lumière infrarouge. Elle peut être produite par des diodes lumineuses (LED) infrarouges. L'objet à enregistrer doit être clairement visible et non masqué partiellement par d'autres structures. Ce n'est pas important que l'objet soit plus clair ou plus sombre que l'arrière-plan. Toutefois, les conditions d'éclairage doivent être constantes dans le temps et dans l'espace. Ensuite, le taux d'échantillonnage de la nu-

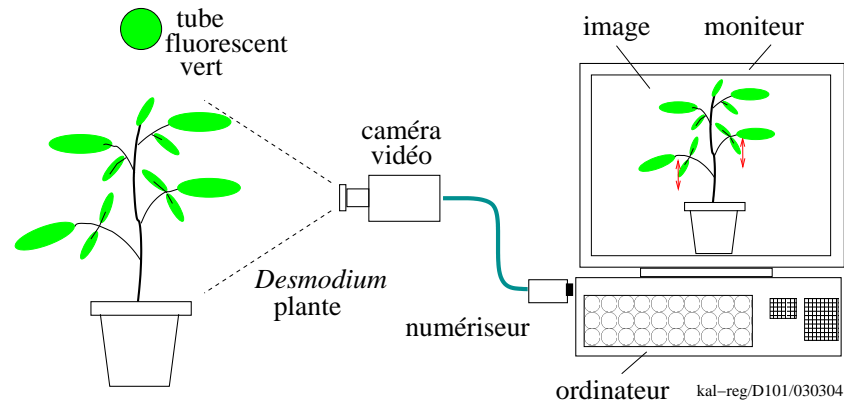


FIG. 2.1: Enregistrement de mouvement foliaire par un système d'imagerie. L'objet mobile (ici les folioles de *Desmodium gyrans*) est enregistré par une caméra vidéo, numérisé par une carte de numérisation d'un ordinateur, et les images sont stockées et affichées sur un écran. Les données sont stockées en vue d'analyses ultérieures

mérisation et l'intervalle d'enregistrement doivent être choisis.

Différents types de données peuvent être utilisés pour l'analyse du mouvement : par exemple, les coordonnées en x et/ou en y du centre ou la pointe de la feuille, le nombre de pixels (en tant que mesure de la taille de l'objet). Le paramétrage et un commentaire peuvent être stockés dans des fichiers. Après qu'un nom de fichier a été frappé, l'enregistrement peut commencer.

Pendant l'enregistrement, les données peuvent être affichées à l'écran en fonction du temps.

2.2 Enregistrement de l'activité locomotrice d'animaux en utilisant des faisceaux lumineux

2.2.1 Introduction

L'activité locomotrice de nombreux animaux et d'unicellulaires mobiles est contrôlée par une horloge endogène. Ces mou-

vements peuvent être enregistrés aussi par le système d'imagerie venant d'être décrit. Des exemples sont donnés dans Engelmann (Engelmann (30)). Toutefois, dans le cas d'objets se déplaçant rapidement, ce système n'est pas à recommander. Nous mentionnons donc un système à rayon lumineux infrarouge qui est décrit dans un manuel (Engelmann and Hellrung (35)) en détail (voir figure 8.6).

2.2.2 Principe d'enregistrement

Des animaux isolés sont placés dans des récipients translucides et alimentés avec de l'eau et de la nourriture. Un faisceau de lumière infrarouge surveille une partie du récipient et transmet un signal si l'animal interrompt le faisceau lumineux.

Le système permet d'enregistrer l'activité de jusqu'à 288 individus. Il est rapide (chaque animal est contrôlé toutes les 25 ms) et assez sensible (il avait été originellement développé pour enregistrer l'activité de *Drosophiles*). Il fonctionne de façon fiable dans des conditions variées de lumière et de température de l'environne-

ment.

RODA a été écrit par Joachim Schuster.

L'activité des animaux peut être affichée sous forme d'un actogramme : elle est déterminée si pendant une certaine durée (par exemple 4 minutes) l'animal a interrompu le faisceau lumineux un certain nombre de fois (sélectable). Ou bien, au contraire, il est enregistré combien de fois le faisceau lumineux est interrompu pendant une certaine durée (par exemple une heure).

Avec le système, les conditions environnantes comme l'intensité lumineuse et la température peuvent en plus être surveillées. Il peut aussi être utilisé pour contrôler température, lumière, et autres événements.

Les données sont stockées dans une unité périphérique (sorte de mini-ordinateur) via un multiplexeur (sorte de moulinette par laquelle les données des différents lieux d'enregistrement passent par le même tuyau de données) et sont stockées dans un tampon qui y est connecté. Elles sont transférées toutes les heures sur la disquette d'un ordinateur-hôte. Une horloge basée sur un transmetteur radio sert de référence de temps. L'unité de traitement est alimentée par une batterie. Ainsi, aucune donnée n'est perdue en cas de défaillance d'alimentation électrique.

Les données sont disponible dans un certain format, pour lequel un programme de traçage existe. De plus, les données peuvent être transformées par un programme (HELLRODA) dans d'autres formats. Avec des programmes spéciaux (voir le chapitre suivant) les données peuvent être analysées.

Le système a été construit et les programmes ont été écrits par Winfried Hellrung¹. Le programme de transfert HELL-

¹Adresse : Buchenweg 27, D72820 Sonnenbühl (Allemagne)

2 Méthodes d'enregistrement

3 Affichage et analyse de séries temporelles

Vue d'ensemble :

Si les mesures de variables en fonction du temps sont réalisées et que les données sont stockées, nous obtenons ainsi des séries temporelles. Une courte vue d'ensemble sur les procédures et programmes d'analyse des séries temporelles est donnée. En utilisant deux exemples dans le domaine des rythmes biologiques, certaines de ces procédures seront montrées.

3.1 Introduction

Si nous voulons étudier les rythmes, nous avons besoin non seulement d'obtenir des données en utilisant des méthodes d'enregistrement. Nous avons aussi besoin de procédures pour afficher et analyser les données. Voici les questions que nous allons traiter :

1. Comment sont trouvées et affichées les périodicités ? (section « termes élémentaires » et « affichage graphique des séries temporelles », paragraphe 3.3).
2. Comment supprimer le bruit à partir des données enregistrées et comment se débrouiller des tendances dans les courbes ? (section « lissage » paragraphe 3.4, et « suppression des tendances » paragraphe 3.5)
3. Quelle est la longueur de période de l'oscillation, quelles procédures utiliser pour les déterminer ? (section « méthodes d'analyse des séries temporelles », paragraphe 3.6).

Ce chapitre est seulement pour les étudiants, qui ont besoin d'informations pour

analyser les résultats expérimentaux.

3.2 Termes élémentaires

Les signaux avec une composante rythmique sont caractérisés par au moins trois points :

- Amplitude : c'est la différence entre le maximum et le minimum d'une oscillation.
- Longueur de période : c'est l'intervalle de temps entre deux maximums ou minimums successifs (ou d'autres points de phase identique).
- Relation de phase avec un point de référence choisi arbitrairement, comme le maximum d'une oscillation.

Avec ces paramètres, une oscillation peut être caractérisée (voir figure 3.1). De plus, la forme de l'oscillation est importante : elle peut être sinusoïdale ou rectangulaire, en dents de scie ou de toutes sortes d'intermédiaires. Une oscillation peut posséder une tendance (vers le haut ou vers le bas), et être bruitée (figure 3.1, courbe de droite). Une série temporelle peut aussi consister en de nombreuses oscillations qui peuvent se superposer les unes aux autres.

3.3 Affichage graphique des séries temporelles

Presque toujours le premier pas dans l'analyse de séries temporelles est l'affichage graphique des résultats expérimentaux. De cette façon, on peut mettre en

3 Affichage et analyse de séries temporelles

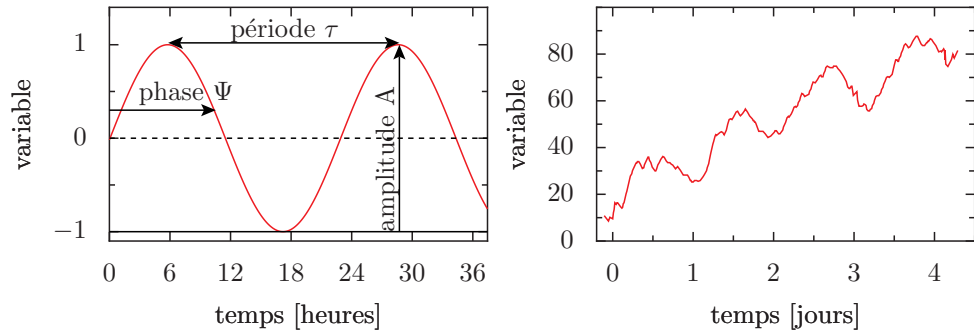


FIG. 3.1: À gauche : explication de l'amplitude, la longueur de période et la phase d'une oscillation. À droite : superposition d'une oscillation à une tendance et au bruit

évidence si les tendances (l'oscillation ne doit pas dévier plus ou moins symétriquement d'une valeur moyenne, mais tend à des valeurs plus grandes ou plus basses avec le temps) ou le bruit se superposent à l'oscillation. L'affichage graphique montre de plus si une ou plusieurs périodicités existent, quelle forme a l'oscillation, si elle est atténuée et si la période est constante. L'affichage graphique permet de décider si une analyse de séries temporelles des données vaut la peine. Si la longueur de la période de l'oscillation peut être déterminée déjà à partir de l'affichage graphique, les procédures suivantes ne sont pas toujours nécessaires, spécialement lorsqu'elles consomment du temps.

C'est spécialement vrai pour les données qui ne sont pas lisibles par la machine et doivent être entrées manuellement dans l'ordinateur, et aussi, si elles ne sont pas disponibles à des intervalles de temps réguliers (aussi nommées échantillonnage non équidistant).

Un exemple d'affichage graphique de séries temporelles est montré à la figure 1.6. Le mouvement des folioles latérales de la plante télégraphe indienne *Desmodium motorium* a été tracé en fonction du temps (voir page 21 et la légende pour les détails).

La longueur de période est de l'ordre de la minute. Les oscillations sont assez régulières et l'amplitude assez grande. Le bruit des données enregistrées est faible. Donc la longueur de période peut être estimée directement sans utiliser de procédures spéciales d'analyse des séries temporelles.

Si de nombreux résultats sont mesurés simultanément comme dans la figure 3.2, la relation de phase mutuelle peut être déterminée de façon graphique : les séries temporelles ne sont pas tracées par la manière habituelle comme une fonction du temps, mais un résultat en fonction de l'autre résultat. L'information temporelle est encore présente si pour chaque paire de donnée un point est tracé dans le système de coordonnées et si les points sont par la suite entrés comme une fonction du temps. Avec un échantillonnage équidistant, la distance des points successifs correspond à un certain intervalle de temps. Si l'amplitude et la position de phase de deux résultats enregistrés sont stationnaires (ils ne changent pas avec le temps), les dernières oscillations se placent sur les autres. Si elles diminuent, la courbe va vers le centre. Si les périodes varient, des figures compliquées apparaissent.

Un exemple de l'interprétation d'un tel diagramme de phase est donné en figure 3.2. Les courbes montrent les résultats des mesures sur les folioles latérales de *Desmodium motorium*

(Antkowiak (4)). La position des folioles était enregistrée en même temps que le potentiel électrique dans le pulvinus de la foliole. Le potentiel varie entre -10 et -110 mV. Le traçage de la phase de la position de la foliole en fonction du potentiel montre tout d'abord que les deux résultats oscillent avec la même période. De plus, l'amplitude est stable. Un fort changement de potentiel vers les valeurs négatives apparaît à la position supérieure de la foliole. Pendant cette ainsi nommée hyperpolarisation, la foliole reste en position supérieure. Ce n'est pas avant l'arrivée de la repolarisation que le mouvement vers le bas commence. Ceci montre que l'hyperpolarisation gouverne le mouvement vers le bas. Le mouvement vers le haut ne commence pas avant que le potentiel ait atteint les petites valeurs négatives. Pendant le mouvement vers le haut, le potentiel reste plutôt constant. A partir de la distance variable entre les points successifs on peut en outre conclure : l'hyperpolarisation dans la position supérieure de la foliole et la repolarisation qui suit pendant le mouvement vers le bas sont des événements rapides. Entre deux points successifs de grandes distances sont parcourues dans la direction des x. La distance des points dans la direction des y renseigne au sujet du temps pris par le mouvement des folioles.

Avec l'aide de cette sorte de représentation graphique, de possibles relations causales entre les valeurs enregistrées peuvent être vérifiées. Dans l'exemple donné, on peut déduire que le potentiel total du pulvinus de la foliole est plus proche de l'oscillateur que le mouvement de la foliole, parce que l'hyperpolarisation brutale gouverne le mouvement de la foliole vers le bas. Il se pourrait de plus qu'il y ait une relation causale entre les deux points (qui ne peut pas, cependant, être déduite du tracé).

Un autre exemple est montré dans la figure 3.3. Il provient d'une publication de Gorton et al. (44). La largeur des stomate de cellules de garde isolées de l'épiderme de *Vicia faba* fut déterminée chaque heure sous le microscope. Les valeurs furent tracées en fonction du temps (pour les bases

du mouvement des stomates, voir page 63). Il est difficile de reconnaître directement une oscillation à partir de la courbe. Il convient donc d'utiliser certaines procédures qui seront démontrées par la suite.

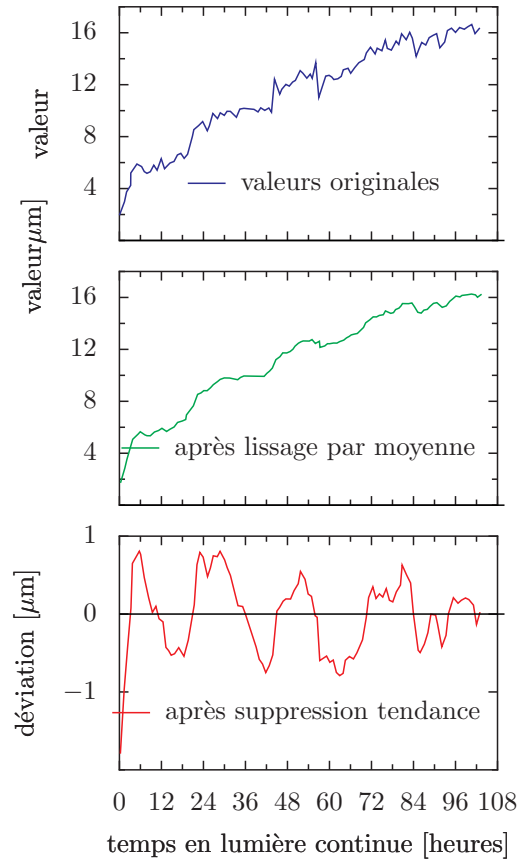


FIG. 3.3: Valeurs moyennes des largeurs de stomates de 5 systèmes isolés de cellules de garde de *Vicia faba*. Courbe du haut : valeurs originales. Courbe du centre : après lissage par moyenne. Courbe du bas : après suppression de la tendance

3.4 Lissage

Une observation attentive de la courbe supérieure de la figure 3.3 révèle un par-

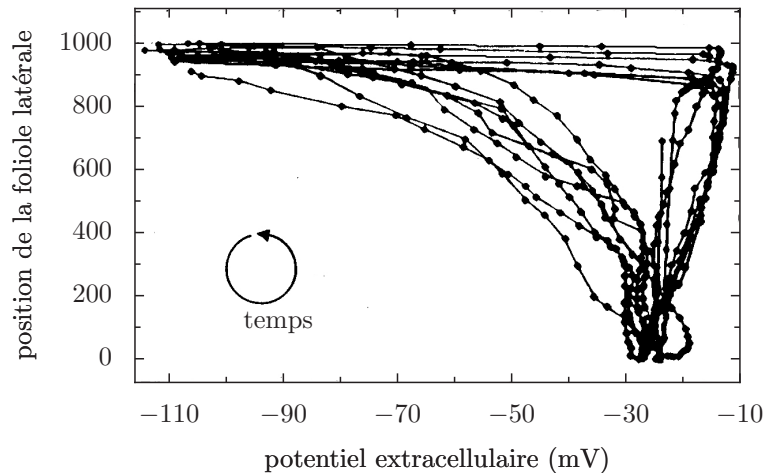


FIG. 3.2: Sur la foliole latérale de *Desmodium motorium*, la position et le potentiel électrique du pulvinus ont été enregistrés simultanément, et le premier tracé en fonction du second

cours en escalier. Cependant, le bruit est assez prononcé. Donc les valeurs ont d'abord été lissées. Dans ce but, une moyenne de lissage est réalisée avec les valeurs.

A partir de cinq valeurs successives, une moyenne est formée et cette valeur est gardée à la place de la troisième valeur. La «fenêtre de lissage», consistant en cinq données, est alors déplacée vers un renregistrement suivant, et la procédure est répétée. Après que toutes les valeurs ont été ainsi moyennées, la nouvelle série temporelle est plus courte des deux premières valeurs et des deux dernières, mais les écarts à la courbe sont réduits (courbe centrale de la figure 3.3). Le lissage s'améliore avec la longueur de la fenêtre de lissage (mais en même temps plus de données sont perdues au début et à la fin).¹

¹Il y a d'autres procédures de lissage, dans lesquelles les valeurs de la fenêtre de lissage sont pondérées; la valeur centrale peut par exemple avoir un poids fort, les valeurs voisines un poids plus petit, et les valeurs périphériques un poids encore plus petit. Des filtres numériques donnent une pondération avec des fon-

Nous voyons maintenant que le parcours en escalier de la courbe des données des stomates est meilleure (figure 3.3, courbe centrale), mais il y a une tendance forte vers le haut.

3.5 Suppression des tendances

Une tendance d'habitude perturbe l'analyse d'un rythme existant et doit être supprimée. Ensuite il peut être décidé si un rythme est pertinent.

Une simple méthode de suppression des tendances est d'ajuster les données avec une courbe polynomiale. Cette courbe ajustée montre une somme minimale des écarts quadratiques par rapport aux valeurs individuelles lissées (une caractéristique d'un bon ajustement). Les déviations (les écarts) sont montrées dans la courbe inférieure de la figure 3.3, et un tracé rythmique est maintenant clairement visible. Tendance et bruit sont supprimés. Les nouvelles données

peuvent maintenant être analysées pour les périodicités. Comment cela peut être fait va être décrit ci-après.

3.6 Procédures d'analyse de séries temporelles

3.6.1 RUN-test

Le RUN-test est une procédure simple et rapide pour reconnaître des périodicités. C'est un test indépendant de la distribution, c'est à dire qu'il n'y a pas de besoins spéciaux pour ce qui est de la distribution des données. Après une suppression de tendance si nécessaire, la valeur moyenne de toutes les données de la série temporelle est déterminée. Les valeurs qui sont plus grandes que la moyenne sont remplacées par un +, et les valeurs plus petites par un -. Dans l'étape suivante, la longueur des ainsi nommés «runs» est déterminée. Un «run» est la séquence des signes + ou -. Si la série temporelle est caractérisée seulement par un bruit, les longueurs des runs seront distribuées au hasard. Si cependant un rythme est présent, les runs fluctueront autour d'une longueur de la moitié de la période.

Pour des analyses plus poussées, nous utiliserons trois procédures. Elles servent à déterminer la longueur de période d'un rythme dont on a montré l'existence par l'utilisation d'un RUN-test ou par simple observation.

3.6.2 Repliement de fréquence

Dans cette procédure, la série temporelle est coupée en morceaux qui correspondent en gros à la longueur de la période. Les morceaux sont tracés au dessous l'un de l'autre (voir figure 3.4).

D'habitude, on peut alors facilement reconnaître si les points de phase correspondant des périodes individuelles sont placés l'un au dessous de l'autre : dans ce cas la longueur de période a été correctement estimée. Autrement, la période était trop courte ou trop longue. Dans ce cas, la période peut être estimée de nouveau ou bien une ligne est tracée à travers le maximum de chaque période (voir figure 3.5 : sa pente reflète la longueur de période. Cette procédure permet aussi de reconnaître des changements dans la longueur de période. Dans ce cas, les périodes peuvent être déterminées séparément pour les différentes sections. Cette procédure convient spécialement pour la détermination des longueurs de période dans les actogrammes (voir page 3.6.6).

3.6.3 Filtres numériques

Dans le cas du filtrage numérique, la série temporelle est transformée par un algorithme numérique. De cette façon, les longueurs de période peuvent être déterminées à partir des rythmes qui, autrement, seraient moins bien analysables à cause du bruit (voir figure 3.1).

3.6.4 Analyse spectrale d'entropie maximale

Cette procédure relativement nouvelle d'analyse spectrale d'entropie maximale (MESA) convient spécialement pour déterminer de façon fiable une série temporelle même courte.

3.6.5 Moyenne du signal

Si la longueur de période a été déterminée, on peut comme obtenir une courbe moyenne de la période (voir figure 3.6). Dans ce but, la méthode de la moyenne

3 Affichage et analyse de séries temporelles

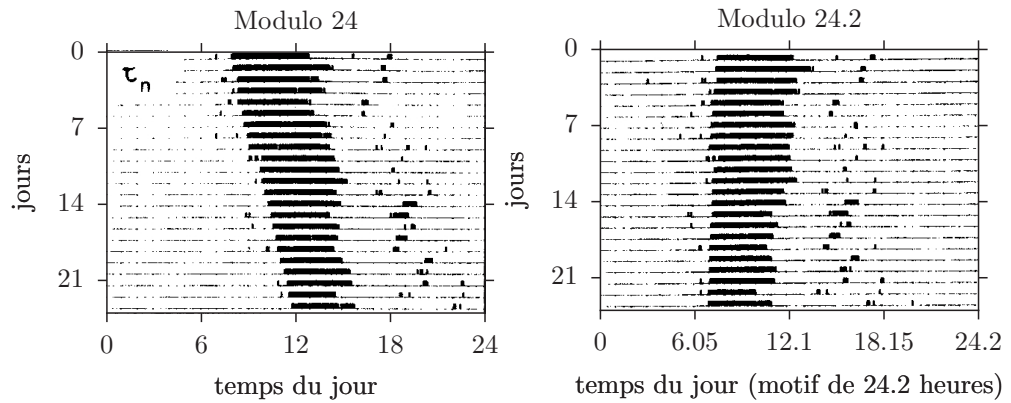


FIG. 3.4: Méthode du repliement de fréquence. Les bandes d'activité qui étaient originellement coupées en morceaux de 24 heures (à gauche) sont coupées en moceaux de façon que les activités entre la 7^e et la 24^e période soient superposées. L'axe des x correspond maintenant à la longueur de période dans cet intervalle de temps (environ 24,5 h) et non plus 24 h

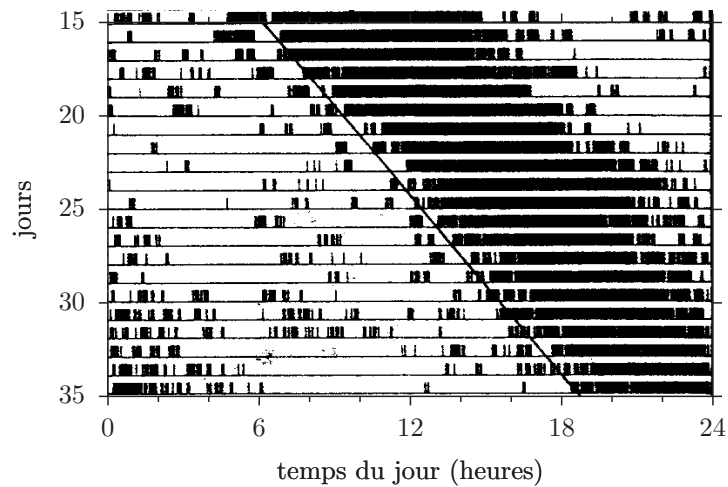


FIG. 3.5: Détermination de période à l'aide de la pente d'une ligne d'ajustement. La longueur de période est 24,6 heures (comme on peut l'estimer aussie en contrôlant la position de la ligne d'ajustement entre le 25^e jour (12h) et le 35^e jour (18h) : la différence est de 6 h, divisée par 10 (35 - 25) ce qui donne 0,6 (24 + 0,6 = 24,6 heures)

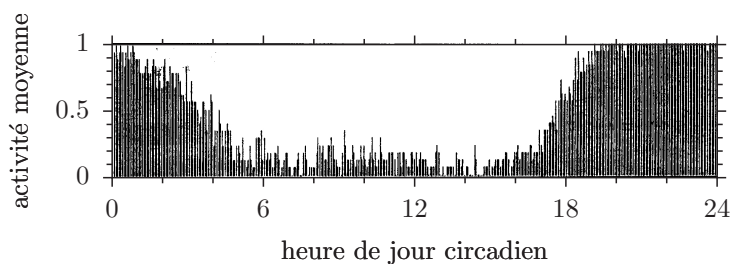


FIG. 3.6: Méthode de la moyenne du signal : l'activité du jour 7 au jour 24 de la figure de droite de 3.4 a été sommée et un jour moyen circadien (période de 24,6 h) a été obtenu. La plus petite activité était 4 minutes

du signal (signal average method) de De Prins and Cornelissen (25) est utile. Elle superpose les morceaux individuels correspondant à une période et détermine les valeurs moyennes avec l'écart-type (déviations standard). Cette méthode peut aussi être utilisée pour analyser les «résidus». Si la périodicité est déterminée, d'autres oscillations peuvent encore se cacher dans l'ensemble des données qu'on obtient après que l'oscillation analysée a été enlevée (les «résidus»). Ils peuvent alors être plus facilement analysés en comparaison de lorsqu'ils étaient cachés par l'oscillation principale. Cette procédure est aussi utile pour séparer les signaux du bruit.

3.6.6 Affichage de l'actogramme

En mesurant l'activité locomotrice des animaux, on obtient la distribution des événements dans le temps. elle est habituellement affichée sous la forme d'un actogramme. Les données sont souvent réduites aux événements oui/non : l'animal est soit actif, soit inactif. Pour obtenir un actogramme, la série temporelle est coupée en morceaux de 24 heures et les morceaux sont superposés (voir figure 3.5). De façon semblable à la méthode de repliement de fréquence, ces intervalles de temps

peuvent être choisis aussi d'une telle longueur qu'ils correspondent à la longueur de période (voir figure 3.6, partie en bas). Si les valeurs correspondantes des jours individuels (subjectifs) sont récapitulées verticalement, un «jour moyen» est obtenu. Ce jour moyen peut être comparé au jour moyen correspondant d'un autre intervalle de temps qui pourrait avoir reçu un autre traitement (voir figure 6.6 et la section précédente).

Avec cette méthode, les oscillations superposées avec des fréquences voisines peuvent être différenciées. Ceci est beaucoup plus difficile avec d'autres méthodes. Dans ce but, un repliement de fréquences est réalisé en utilisant la période de l'une des oscillations. L'oscillation superposée est maintenant beaucoup plus facilement reconnaissable à partir de la figure.

3.6.7 TIMESDIA

Un ensemble de programmes pour l'analyse et la simulation des séries temporelles a été développé par W. Martin à Bonn. Il est disponible sur de gros ordinateurs (par exemple VAX, IBM) et (jusqu'à maintenant) sur un ordinateur HP. Une documentation détaillée est disponible (Martin et al. (76)). Les données doivent être équi-

distantes.

Le programme permet par des dialogues d'entrer et afficher graphiquement les ensembles de données (jusqu'à 9 séries temporelles en même temps). Deux séries temporelles peuvent être analysées simultanément. Les données peuvent être manipulées (copiées, supprimées, ajoutées, concaténées, choisies, listées), caractérisées (maxima, minima, valeur moyenne, variance, écart-type, erreur standard, variabilité, asymétrie) et analysées.

Les méthodes d'analyse offertes comprennent une démodulation complexe (une technique de filtre passe-bande qui permet d'analyser des périodes non-stationnaires).² D'autres méthodes d'analyse peuvent être utilisées comme l'analyse de périodogramme, l'analyse spectrale, l'autocorrélation, l'analyse de Fourier, des techniques numériques différentes. Des détails sont trouvés dans la description du programme TIMESDIA.

Pour la bibliographie concernant l'analyse des séries temporelles, voir (Martin et al. (76), Randall (92), (Halfmann)).

3.6.8 MATLAB

Matlab (pour MATrix LABoratory) est un programme puissant et professionnel pour le travail mathématique. Il contient aussi des routines qui sont utiles pour l'analyse des séries temporelles (incluant les transformations rapides de Fourier, corrélations, divers filtres, etc). Un grand nombre d'ingénieurs et de scientifiques utilise ce logiciel, et ainsi de nombreux programmes sont disponibles gratuitement³.

²la période ne reste pas constante, mais change avec le temps.

³NdT D'autres logiciels du domaine public permettent probablement les mêmes études, en particulier Scilab et Octave

Au contraire de nombreux programmes, vous pouvez étudier chacune des fonctions de MATLAB et les modifier comme vous voulez⁴.

Les manipulations des données sont très faciles et permettent de s'asseoir et de demander «Que se passe-t-il si?» et avoir une réponse souvent en quelques minutes. Même des tracés très complexes peuvent être générés rapidement.

MATLAB est disponible pour Macintosh, Windows et Unix (X-Windows comme Linux). Les programmes sont hautement portables. Des réductions pour l'enseignement sont disponibles, et beaucoup d'universités ont déjà le logiciel. Références : Hanselman and Littlefield (47), Marchand (74). Voir aussi la page web <http://www.mathworks.com/>.

⁴NdT : On peut étudier les fonctions qui ont été écrites en langage Matlab sous forme de script, mais non les fonctions intégrées du logiciel lui-même.

4 Travailler avec des modèles

Vue d'ensemble :

Les modèles jouent un rôle important dans l'étude des rythmes biologiques. Ils permettent de simuler le comportement dans le temps. Les résultats des simulations sont testés par des expériences, et le modèle amélioré, si des différences sont trouvées. Nous renvoyons ici à quelques programmes de modélisation et fournissons des exemples d'événements rythmiques.

4.1 Introduction

Si l'homme veut comprendre son environnement, qu'il soit physique, social ou économique, il utilise des modèles. C'est parce que les systèmes réels sont beaucoup trop complexes pour l'analyse. Seulement par simplification nous avons une chance de mieux le comprendre. C'est valable aussi pour les processus rythmiques. Les modèles dynamiques conviennent spécialement dans ce cas. Ils consistent en des variables d'état (indicateurs de l'état du système), en des combinaisons de variables d'état et en des paramètres de l'environnement qui affectent le système. Si ces parties du système sont connues, effectif de la population proie prédateur temps (Bossel (13)).

Générer des systèmes dynamiques complexes est assez compliqué. Heureusement une procédure a été développée et des programmes sont sur le marché, qui permettent même au profane de construire des modèles dynamiques et de travailler avec eux. Nous décrivons quelques-uns de ces programmes,

et apporterons des exemples de modèles à partir du domaine des rythmes biologiques dont les oscillations peuvent être simulées.

4.2 Construction de modèle et simulation avec MODUS

Le «Deutsches Institut für Fernstudien (DIFF)» de Tübingen a développé le programme «Modus» pour PC (Walser et Wedekind (1991)). Avec ce programme¹ des modèles dynamiques peuvent être construits et utilisés pour des simulations. Des systèmes dynamiques réagissent en fonction du temps. Si leurs paramètres caractéristiques sont tracés en fonction du temps, il est facile de reconnaître le comportement du système. Dans la figure 4.1, un système oscillant est montré.

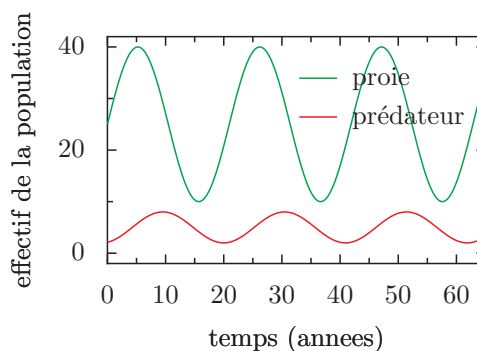


FIG. 4.1: *Oscillations dans un système prédateur-proie simulé par un modèle. Proie en vert, prédateur en rouge son comportement peut être simulé*

¹fourni par «CoMet Verlag für Unterrichtssoftware, Duisburg»

Avec Modus, certains symboles peuvent être connectés avec d'autres, et utilisés pour représenter des systèmes dynamiques en tant que graphique sur l'écran de l'ordinateur. Les diagrammes de structure ainsi formés sont alors convertis dans les équations correspondantes par le programme. Différentes méthodes existent. MODUS utilise une notation originellement remontant à Hering et al. (Hering and et al. (53)). Elle est basée sur la méthode de la dynamique des systèmes introduite par et permet de décrire des systèmes dynamiques en interaction.

Les symboles suivants sont utilisés par MODUS : variables d'état et de changement, fonctions, constantes et connexions (sous forme de flèches). On peut aussi construire des composants de modèles qui peuvent être connectés aux autres. Si vous voulez travailler avec le modèle, vous devriez obtenir le programme et la description détaillée chez l'éditeur. En huit étapes vous êtes initiés au maniement du programme. Sur les disques du programme sont aussi un certain nombre d'exemples, parmi lesquels le modèle proie-prédateur décrivant les oscillations entre des populations de prédateurs et de proie.

4.3 Construction de modèle et simulation avec d'autres programmes

Le programme DSP a été développé par un technicien audio, M. Schick, et tourne sur ordinateur ATARI. Pour la fourniture, voir chapitre 121.

Il permet des simulations d'audiotechnique numérique, de technique de contrôle et de réseaux neuronaux sans apprentissage. Il peut, cependant, aussi être utilisé pour construire des systèmes dynamiques

en biologie, qui peuvent osciller. Nous ajoutons quelques exemples dans l'appendice (page 121).

Vous devriez prendre connaissance du programme en lisant les instructions qui sont fournies avec le disque. En mode création, les processus sont créés et connectés entre eux par le flux de signal. Il y a des sources de signal, des unités de transformation du signal et des abaissement de signaux (stockages). Des sous-systèmes permettent une abstraction hiérarchique (structure de blocs).

4.4 Exemples de modèles pour les rythmes

Nous verrons comment connaître par la suite quelques exemples de modèles pour ce qui est des rythmes biologiques. Ces exemples sont réalisables avec MODUS ou avec d'autres programmes.

4.4.1 Modèle de rétroaction pour les rythmes biologiques

Johnsson et Karlsson ont développé un modèle de rétroaction qui simule par exemple le mouvement pendulaire gravitropique (voir page 61 et Andersen and Johnsson (3)), mais aussi des phénomènes circadiens (Johnsson and Karlsson (62)). Il a été utilisé par Lewis (71) pour simuler le rythme circadien d'activité locomotrice d'insectes actifs la nuit. Le modèle consiste en unités fonctionnelles qui sont montrées ensemble avec leurs connexions à la figure 4.2. On peut étudier avec ce modèle l'influence d'une température environnementale qui change, le cycle lumière-obscurité ou différentes intensités lumineuses. De cette façon, la réaction du modèle à ses conditions environnementales peut être

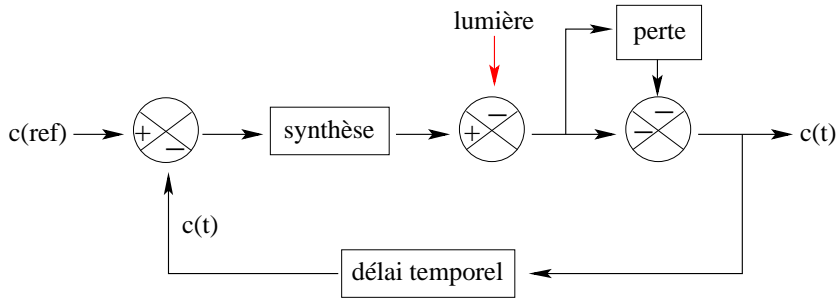


FIG. 4.2: Diagramme fonctionnel du modèle de rétroaction pour simuler le rythme d'activité locomotrice d'un insecte nocturne, d'après Lewis. La valeur $c(t)$ oscille de façon circadienne si la fonction de synthèse, la fonction de perte et le délai temporel sont choisis convenablement. La lumière influence le système en détruisant le produit de la synthèse du système

contrôlée et comparée avec les données obtenues expérimentalement.

Vous pouvez essayer les conditions suivantes :

- Insecte actif la nuit dans un cycle lumière- obscurité de 12-12 heures
- Parcours libre (c'est le rythme sans déterminisme du temps, c'est à dire en conditions environnementales constantes) en obscurité continue.
- Effet de pulses de lumière donnés à différents temps circadiens CT.
- Courbe de réponse de phase envers un pulse de lumière de une heure : vous tracez les résultats d'une simulation comme une fonction du temps d'illumination (avance en relation avec le contrôle au dessus de la ligne du zéro, délai au dessous de la ligne du zéro)
- Parcours libre à différentes températures environnementales

Comparez vos résultats avec ceux de la littérature, qui ont été trouvés par Lewis en utilisant le weta, un criquet de Nouvelle-Zélande (Christensen and Lewis (22)).

Un modèle de rétroaction légèrement différent simule le mouvement des folioles latérales de *Desmodium motorium*. En oppo-

sition avec le modèle expliqué auparavant, il montre une forte dépendance de la période à la température. Il est donc utile pour simuler les rythmes come cela a été trouvé pour le mouvement des folioles latérales de *Desmodium motorium*. Essayez de déterminer les longueurs de périodes différentes à différentes températures de l'environnement, et calculez la valeur Q_{10} .

Propositions supplémentaires : Comparez vos résultats avec vos données obtenus expérimentalement

4.4.2 Modèle proie-prédateur

Les rythmes de population existent si un prédateur décime la population de proies. Cependant, à une basse densité de population de proies, le prédateur a un taux de propagation réduit. Dans le modèle de Lotka-Volterra, ces relations sont décrites mathématiquement. Il est supposé que le taux de mortalité des proies dépend du nombre de prédateurs. Plus grande est la population de prédateurs, plus il y aura de proies qui en seront les victimes. D'un autre côté, les prédateurs vont d'autant mieux qu'il y a beaucoup de proies disponibles.

Dans le diagramme temporel (figure 4.1) les nombres de prédateurs et de proies sont tracés sur l'axe des y. L'axe des x est une échelle de temps avec des divisions en unités de temps (générations).

Le modèle de Lotka-Volterra est aussi un modèle de rétroaction : la population de proies a un effet positif sur la population de prédateurs, alors que cette dernière a un effet négatif (inhibiteur) sur la taille de la population de proies. Des oscillations en résultent, comme on le voit à la figure 4.1. La population de prédateurs qui, pour ainsi dire, grandit sur la population de proies en tant que substrat, est en retard de 90° sur la population de proies. Ceci est montré dans un diagramme de phase dans lequel le nombre de prédateurs est tracé en ordonnée alors que le nombre de proies est sur l'axe des abscisses (figure 4.3). Si les paramètres sont choisis de façon convenable, les deux populations se déplacent le long d'un chemin fermé autour du point d'équilibre.

Dans la nature, de tels cycles ont été observés chez le lièvre des neiges et le lynx au Canada. Mais les choses sont plus complexes que le modèle le suggère, parce qu'il est trouvé que la population de lièvres des neiges oscille même dans des zones où le lynx n'existe plus depuis longtemps.

4.4.3 Construction d'un modèle et simulation avec un modèle de Diez-Noguera

Un modèle spécial pour simuler les rythmes chez les animaux a été développé par Diez-Noguera pour les PC². Avec son aide, des exemples de modèles d'activité locomotrice rythmique ont été simu-

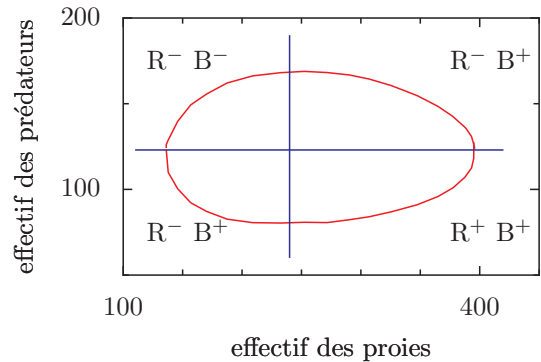


FIG. 4.3: Diagramme de phase des oscillations d'un système prédateur-proie. R = prédateur, B = proie, $+$ = accroissement, $-$ = décroissance. Dans la partie en bas à droite, la population de prédateur et la population de proie s'accroissent, dans la partie en haut à droite, les prédateurs s'accroissent et les proies diminuent, dans la partie en haut à gauche les populations de proies et de prédateurs diminuent, et dans la partie en bas à gauche, les prédateurs s'accroissent et les proies diminuent

²Dr. Diez-Noguera, Group de Cronobiologia, Laboratori de Fisiologia, Facultat de Farmacia, Av. Diagonal 643, SP 08028 BARCELONA (Espagne)

4.4 Exemples de modèles pour les rythmes

lés chez des rats (Diez-Noguera (27)) et des mouches (Helfrich-Förster and Diez-Noguera (52)). Il utilise des oscillateurs couplés dont les propriétés sont légèrement différentes l'un de l'autre. Cette situation est commune dans les organismes vivants.

Deuxième partie

Exemples pour l'observation des rythmes et l'expérimentation

5 Rythmes ultradiens l'expérimentation

Vue d'ensemble :

Des exemples d'événements rythmiques avec des périodes de l'ordre de la minute et de l'heure sont présentés. Ce sont des réactions chimiques, des réactions de jeunes plantes après stimulation par la gravité, la transpiration due aux mouvements des stomates, et les mouvements de feuilles entraînés par des contractions des articulations.

5.1 Introduction

Beaucoup d'oscillations biologiques sont ultradiennes : leur longueur de période est plus courte qu'une oscillation circadienne. Typiquement, la période est de l'ordre de la minute jusqu'à l'heure. Des oscillations chimiques peuvent servir de modèle pour ce type d'oscillations. Les séquences des réactions dans quelques cas sont assez bien connues. Elles seront décrites dans la section suivante.

Dans la troisième section de ce chapitre, il sera montré comment de jeunes plantes cultivées à l'obscurité montrent des oscillations pendulaires après une stimulation par la gravité. L'enregistrement sera expliqué, et des expériences proposées.

La transpiration des herbes par leurs stomates peut être rythmique, comme on le verra dans la quatrième section. La perte d'eau par les feuilles est enregistrée et il est étudié comment l'oscillation dépend de l'intensité de la lumière.

Les folioles latérales de la plante télégraphe *Desmodium motorium* bougent relativement vite vers le haut et vers le bas.

Ces mouvements apparaissent comme le résultat de changements de volume de cellules motrices dans des jointures spéciales. L'enregistrement de ces mouvements et des propositions d'expériences sont décrits dans la cinquième section.

5.2 Oscillateur chimique

Comme exemple d'oscillateur chimique, on montre la réaction de Belousov-Zhabotinsky. La vitesse de la plupart des réactions chimiques dépend de la température. Nous essaierons donc de mettre en évidence si la longueur de période de cet oscillateur chimique est aussi température-dépendant. Ce système montre d'ailleurs des oscillations dans le temps comme dans l'espace, qui se manifestent comme un modèle dans l'activité chimique.

5.2.1 Contexte

Pour une introduction, voir Field (40), Becker and Leschik (11), Winfree (115). La réaction de Belousov-Zhabotinsky fut découverte par Belousov en 1958 et étudiée en détail par Zhabotinsky (117).

En accord avec les lois de la thermodynamique, tous les changements chimiques spontanés dans un système homogène et clos se produisent parallèlement à une diminution de l'enthalpie libre de ce système.

Des oscillations seraient donc impossibles. Cependant, sous certaines conditions, les concentrations des intermédiaires peuvent osciller autour des valeurs atten-

dues de l'état stationnaire, en s'approchant de l'équilibre (figure 5.1).

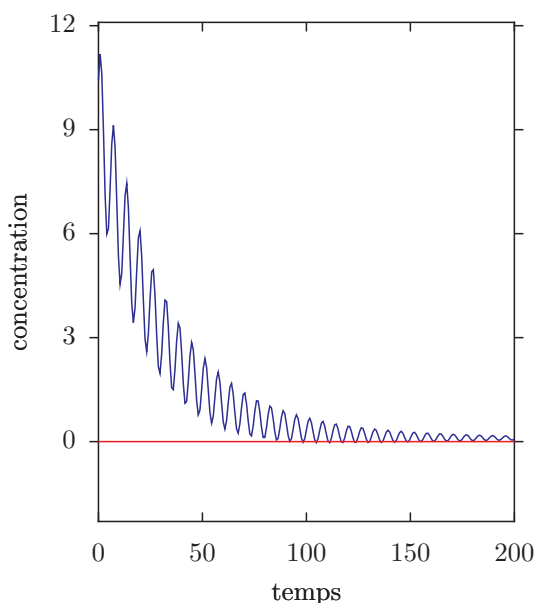


FIG. 5.1: Apparition d'oscillations chimiques dans un système fermé avant d'atteindre l'équilibre (ligne rouge)

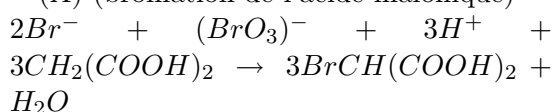
Des oscillations dans le temps et dans l'espace apparaissent. Un prérequis est que le système ne soit pas encore à l'équilibre et qu'il contienne une rétroaction. La réaction de Belousov-Zhabotinsky consiste en deux réactions principales A et B. Elles interagissent seulement marginalement, parce que les réactions de A consistent en des ions et molécules avec des spins électroniques appariés (singulets), et B consiste en des réactions radicalaires. Que A ou B domine dépend de la concentration des ions Br^- : si la concentration des ions Br^- est haute, A domine, si la concentration de Br^- est basse, B domine. A consomme Br^- : donc la réaction B est induite. B produit Br^- : donc la réaction A est induite (figure 5.2).

A : bromure et bromate forment avec l'acide malonique l'acide bromomalonique. La ferroïne est d'abord bleue, à cause du fer

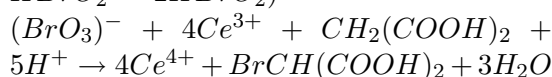
trivalent (le bromate oxyde Fe^{2+} en Fe^{3+}). Cependant, à cause du bromate qui est enlevé, Fe^{2+} est formé et la ferroïne vire au rouge.

B : le bromomalonate est assez concentré pour réduire Fe^{3+} en Fe^{2+} . Acide acétique, CO_2 (le gaz fait des bulles!) et bromure sont formés. Le dernier inhibe la réaction A. Ceci en retour inhibe la formation du bromomalonate, et la réaction B est inhibée. Le cycle peut recommencer.

(A) (bromation de l'acide malonique)



(B) (contient une partie autocatalytique $HBrO_2 \rightarrow 2HBrO_2$)



5.2.2 Démonstration

Le changement rythmique de couleur de l'oscillation de Belousov-Zhabotinsky est démontrée dans ce qui suit. La recette des solutions nécessaires est donnée et il est montré comment observer le modèle en ondes de l'activité chimique. comme alternative, un des deux films peut être montré, qui parle des oscillateurs chimiques (Hock and Bolze (54), Hock and Bolze (55)).

5.2.2.1 Instructions

- Verser 6 mL de solution 1 dans un tube à essais. Ajouter 0,5 mL de solution 2 et 1 mL de solution 3 sous la hotte.
- Fermer le tube à essai par du parafilm et secouer la solution.
- Ajouter 3 gouttes de solution 4 après que la couleur jaune du brome ait disparu complètement, et mélanger en secouant.
- Observer le changement de couleur

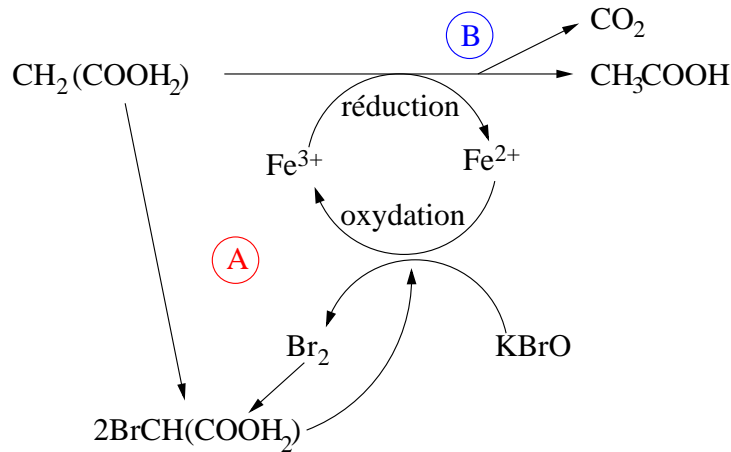


FIG. 5.2: Schéma de la réaction de Belousov-Zhabotinsky avec les deux réactions sous-jacentes A et B

entre le rouge et le bleu qui commence aussitôt après et déterminez la longueur de la période d'oscillation avec un chronomètre.

Préparation des solutions : Les quatre solutions mères sont nécessaires :

- Solution 1 : verser soigneusement 2 mL d'acide sulfurique concentré à 50 mL d'eau distillée (attention, toujours ajouter l'acide sulfurique dans l'eau, et jamais l'inverse ! Danger d'éclaboussures !) et ajouter 5 g de bromate de sodium. Après dissolution, remplir à 70 mL.
- Solution 2 : dissoudre 1 g de NaBr dans 10 mL d'eau distillée.
- Solution 3 : dissoudre 1 g d'acide malonique dans 10 mL d'eau distillée.
- Solution 4 : ferroïne 0,025 molaire (indicateur ferroïne phénantroline-ferrosulfate Merk N° 9161).
- Toutes les solutions peuvent être gardées longtemps dans des bouteilles fermées.

5.2.2.2 Motifs en ondes d'activité chimique

Verser la solution décrite dans une boîte de Pétri en plastique propre (environ 10 cm de diamètre) sur une hauteur de 5 mm. Un motif de vagues se forme (figure 5.3). Une trace de détergent facilite le mouillage de la boîte. Les mêmes processus chimiques que décrits précédemment sont aussi responsables de la formation de ces motifs. Toutefois, la diffusion des ions brome due au manque de mélange joue maintenant un rôle.

5.2.3 Expérience : dépendance à la température de la longueur de période

- Il devrait être déterminé si la longueur de période (temps entre les changements de couleur du bleu au rouge) dépend de la température de la solution. Ceci devrait vous aider à planifier et à exécuter une expérience simple. Donc seulement quelques propositions générales sont faites ici, et quelques conseils sont donnés, comment obte-

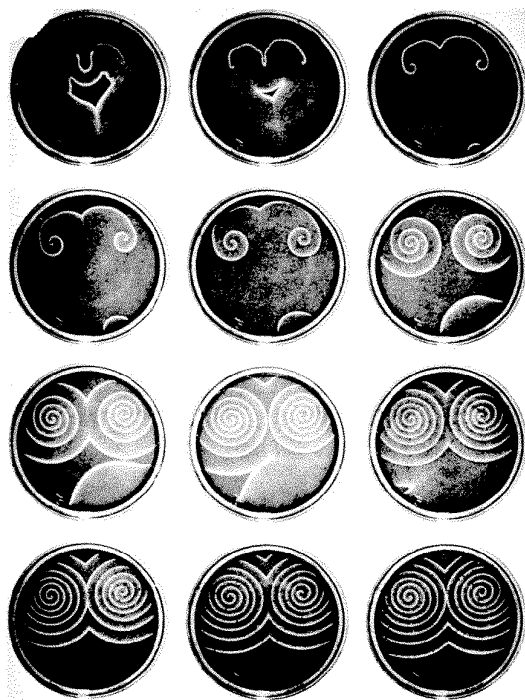


FIG. 5.3: Réaction de Belousov- Zhabotinsky avec motifs en ondes dans une boîte de Pétri. La solution est d'abord rouge. Après une perturbation, les ions brome sont consommés et le bromate oxyde Fe^{2+} (rouge) en Fe^{3+} (bleu). Les ions brome diffusent dans la zone oxydée (bleue). La zone rouge donne un anneau bleu. Après que Fe^{3+} ait été réduit par le bromomalonate, la zone redevient rouge

nir l'information nécessaire. Il est judicieux de travailler selon le chapitre «Travail scientifique».

Utiliser la procédure suivante :

- Quel est le but de l'expérience ?
- Quels sont les prérequis (produits chimiques, verrerie, équipement et mode opératoire) ?
- Quoi et comment mesurer ? (Température : comment l'établir ? Quelle gamme ? Quel intervalle entre les températures ? Oscillations : comment puis-je déterminer la longueur de période moyenne ? Quelle mesure de variabilité vais-je utiliser ?)
- Analyse
- Rédaction d'un compte-rendu

Après avoir déterminé la longueur de période à différentes températures, la longueur de période moyenne et l'erreur standard sont tracées en fonction de la température sur un graphique. Lisez dans le glossaire ce qui concerne le tracé d'Arrhenius et transformez les valeurs de cette façon. Déterminez la valeur Q_{10} et interprétez les résultats. Pour l'affichage graphique, vous pouvez utiliser un logiciel grapheur. Ce qui doit être pris en compte pour la rédaction d'un rapport est décrit en page 28

5.2.3.1 Difficultés et sources d'erreur

Le système oscille seulement à des températures jusqu'à $40^{\circ}C$. À cette température, l'oscillation cesse après 3 minutes. À température ambiante, l'oscillation peut se poursuivre jusqu'à 4,5 heures. Les concentrations doivent être respectées soigneusement, sauf la concentration de $KBrO_3$ (elle peut varier jusqu'à deux fois la valeur) et la concentration de ferroïne (peut varier jusqu'à 8 fois). Des traces d'ions chlorures (par exemple sur les doigts) peuvent inhiber la réaction.

5.3 Pendule gravitropique

De jeunes plantes cultivées à l'obscurité peuvent montrer un mouvement pendulaire après stimulation par la gravité. Elles peuvent être étudiées en utilisant l'Ipomée (*Pharbitis nil*). Les oscillations peuvent être enregistrées par un système d'enregistrement vidéo. La longueur de période et le temps de latence peuvent être analysés en fonction de la température environnante et de la longueur de l'hypocotyle en utilisant différents programmes.

5.3.1 Contexte

La gravité est utilisée par de nombreuses plantes comme une référence pour l'orientation dans l'espace : les pousses grandissent dans la direction opposée, les racines principales dans la direction du vecteur gravité. Les mécanismes physiologiques du système d'équilibration des plantes ne sont pas complètement compris, ni au niveau cellulaire, ni au niveau moléculaire. La même chose est vraie pour le système d'équilibration des humains et des animaux. Les expériences dans l'espace ont fourni de nouvelles possibilités d'étudier le fonctionnement du système d'équilibration humain en absence de gravité. C'est aussi le cas des plantes (Wilkins (113), Johnsson (59), Johnsson and Heathcote (61)).

Les mouvements de courbure contrôlés par la gravité sont trouvés dans pratiquement toutes les plantes supérieures. Les céréales qui ont été couchées par le vent repoussent vers le haut. Les jeunes plants de tournesol, d'Ipomée et autres plantes qui ont été placés horizontalement font de même. La base physiologique de cette réaction gravitropique a été examinée par Volkman and Sievers (108) et par Iversen (58). La sédimentation des amyloplastés (orga-

nites avec des grains d'amidon) amène à une distribution asymétrique et une stimulation du reticulum endoplasmique. Comment cela arrive n'est pas encore compris en détail. Selon Pickardt (88), cependant, la gravité est supposée influencer les structures cellulaires dans leur ensemble et induire des réactions de tension qui amènent à la réaction gravitropique. Pour une discussion plus complète et une étude plus récente, voir Engelmann (34).

Après stimulation gravitropique, des gradients d'acide indol-acétique (AIA), K^+ et Ca^{2+} apparaissent (Pickardt (88), Firm and Digby (41)). L'intensité de la réaction dépend de la force et de la direction du stimulus. Souvent, la réaction à un stimulus apparaît sous la forme d'une oscillation amortie. Il y a, cependant, aussi des oscillations endogènes auto-entretenues, par exemple dans le cas des mouvements pendulaires. De telles «circumnutations» des jeunes plants de tournesol ont été modélisés par Israelsson and Johnsson (57). Selon le modèle, le mouvement était complètement dépendant de la gravité. Cependant, une expérience de laboratoire spatial en 1983 (spacelab 1) montra que sous des conditions de microgravité, les oscillations continuaient à se produire. Elles sont, cependant, moins régulières (Brown (15)). Déjà Darwin (24) regardait les circumnutations comme des mouvements autonomes, qui apparaissent indépendants de facteurs externes. Un modèle pour le pendule gravitropique doit donc supposer l'existence d'un oscillateur interne et une influence supplémentaire de la gravité.

5.3.2 Matériel

Des semences d'Ipomée *Pharbitis* sont traitées¹ pendant 45 minutes avec du acide sulfurique concentré dans un erlenmeyer et secouées (attention! risque d'éclaboussures). Ce traitement cause le gonflement des coques des semences. Après le traitement, verser l'acide dans un évier rempli avec beaucoup d'eau et ajouter rapidement beaucoup d'eau aux semences. La courte et forte augmentation de température amène à une germination uniforme des semences. Utiliser l'eau courante pendant une nuit pour éliminer l'acide. Placer un filet sur le haut du récipient pour empêcher les semences de flotter et de partir. Le jour suivant, les semences sont plantées individuellement à environ 15 mm de profondeur dans du sable dans un pot de plastique (2-3 cm de diamètre et maintenues humides. A 30-32°C les semences germent en 20-30 heures. Elles sont maintenue en «lumière de sécurité» verte (physiologiquement inactive)² jusqu'à ce que les hypocotyles aient environ 50-60 mm de long. Ceci prend à température ambiante de 4 à 6 jours.

5.3.3 Induction du mouvement gravitropique pendulaire

Les pots avec les jeunes pousses sont mis en position horizontale sous conditions de lumière de sécurité pendant 20 minutes, puis remises en position verticale. Les jeunes pousses commencent à se courber après une période de latence dans la direction selon laquelle elles auraient crû si elles avaient été laissées horizontalement. Après quelque temps, la courbure

dans cette direction s'arrête, et les plantes croissent maintenant en direction opposée. Comme un pendule, ce mouvement oscillant continue pendant quelque temps (voir figure 5.4).

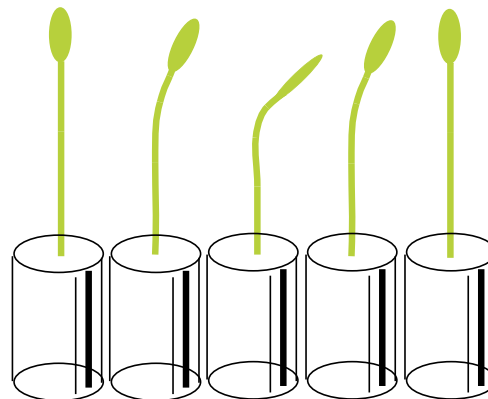


FIG. 5.4: *Mouvement de pendule gravitropique d'hypocotyle d'Ipomée poussé dans l'obscurité. De gauche à droite : 30, 45, 60, 70, 80 minutes après l'application d'une stimulation gravitropique de 30 minutes*

5.3.4 Enregistrement du mouvement pendulaire, affichage graphique et analyse

Des images de l'hypocotyle sont prises avec une caméra vidéo et transmises à un ordinateur équipé d'une carte de numérisation. La position de l'hypocotyle est déterminée par analyse d'image. Les données sont affichées graphiquement et analysées sur l'écran (voir figure 5.5). Le fonctionnement et l'utilisation du système d'imagerie et les programmes d'analyse sont décrits dans un manuel (Engelmann (32)). Il est disponible sur l'Internet (Engelmann (30)). La longueur de période est déterminée par filtrage numérique. Il a déjà été décrit dans la première partie.

En outre, d'autres procédures de filtrage

¹disponible chez Marutane Trading Co, à Kyoto, Japon

²tubes fluorescents verts Philips TL40W/17 couverts par une feuille verte n° 39 Cinemoid

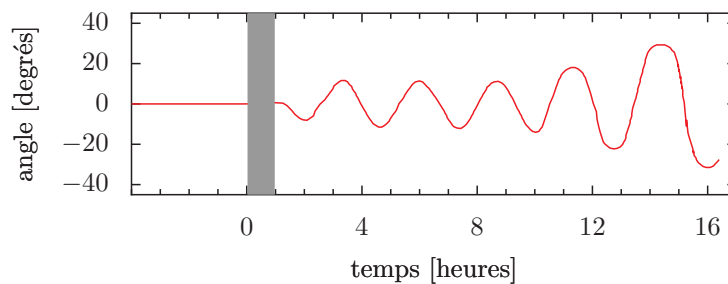


FIG. 5.5: Déroulement temporel du mouvement gravitropique d'un hypocotyle d'*Ipomée* après un stimulus gravitropique de 30 minutes

numérique peuvent être utilisées pour analyser les oscillations pendulaires qui ont aussi été décrites dans la première partie du livre (analyse de périodogramme, analyse spectrale d'entropie maximale, page 45).

5.3.5 Propositions d'expériences

- Comment la longueur de période dépend de la température environnante
- Comment la longueur de période dépend de la longueur de l'hypocotyle
- Comment la longueur de période dépend des conditions hydriques du système racinaire.

5.4 Rythme de transpiration

La transpiration des herbes par les stomates peut se produire rythmiquement. La perte d'eau des feuilles est enregistrée et on étudie comment l'oscillation dépend de l'intensité lumineuse.

5.4.1 Contexte

Les plantes terrestres nécessitent CO_2 à partir de l'air pour leur photosynthèse. Cependant, en parallèle à la prise de CO_2 , de l'eau est perdue, ce qui peut amener des difficultés dans l'équilibre hydrique de

la plante, spécialement dans des conditions sèches. Donc pendant l'évolution des mécanismes spéciaux furent développés, qui aident à résoudre le dilemme d'une plante entre la faim et la soif : une cuticule sur la partie externe des cellules épidermiques qui a une basse perméabilité à l'eau (et, malheureusement, aussi au CO_2), et des structures cellulaires spéciales, les stomates, pour l'assimilation contrôlée de CO_2 et la transpiration d'eau (figure 5.6).

La transpiration des plantes par les stomates dépend des conditions de lumière, de l'état hydrique, de la concentration du CO_2 dans le tissu foliaire, de la température et d'autres conditions. Les stomates s'ouvrent et se ferment souvent rythmiquement et de façon synchrone dans la plante entière, bien que les conditions externes soient gardées constantes. Ceci aboutit à des oscillations des deux, transpiration et absorption d'eau dans les racines (figure 5.7).

Diverses boucles de régulation contrôlent l'état hydrique. Ceci permet aux oscillations d'apparaître. Des déviations par rapport à l'état hydrique normal changent aussi les conditions hydriques dans les cellules intermédiaires et avec un certain délai dans les cellules de garde. Un haut contenu hydrique dans les cellules de garde induit l'ouverture, un bas contenu hydrique induit la fermeture des stomates (Cowan (23), Johnsson (60) et figure

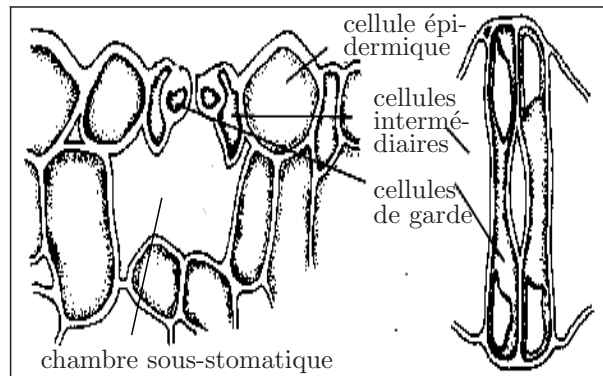


FIG. 5.6: *Appareil stomatique dans la feuille d'un plant d'Avoine. A gauche : section transversale, à droite : vue supérieure. Près des cellules de garde sont des cellules intermédiaires, qui jouxtent les cellules épidermiques. La chambre sous-stomatique est une partie du système intercellulaire*

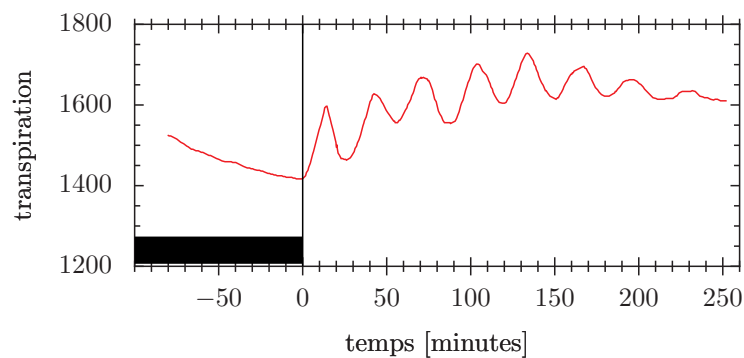


FIG. 5.7: *Transpiration rythmique dans une feuille d'avoine. Jusqu'au temps 0, la plante était gardée à l'obscurité. Au temps 0, la plante a été illuminée par de la lumière blanche. Transpiration en unités relatives*

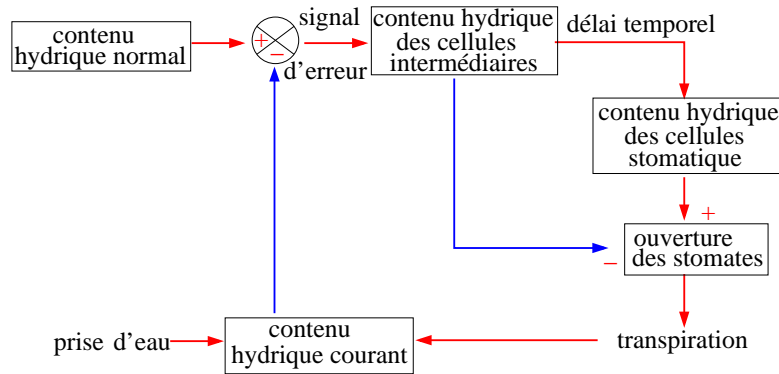


FIG. 5.8: Comment les oscillations de transpiration sont créées dans une feuille d'avoine : schéma de la boucle de régulation. L'état courant du contenu hydrique est comparé avec la valeur de consigne (dans le cercle avec + et -). Dans le cas d'une différence, un signal d'erreur est produit, qui amène à un changement dans l'ouverture stomatique (fermeture si l'état hydrique est bas, ouverture s'il est haut). Les délais temporels sont importants pour que des oscillations surviennent

5.8).

Des rythmes ultradiens dans la transpiration ont été observés chez des herbes sous certaines conditions (voir page 54 et Johnson and Heathcote (61), Johnsson (60)). Pour enregistrer la transpiration, nous utiliserons un capteur d'humidité. Il surveille l'humidité de l'air après passage sur des jeunes pousses d'avoine.

5.4.2 Matériel et méthode d'enregistrement

Culture des plantules d'avoine : Des grains d'avoine sont trempés pendant une nuit dans un tamis placé sur un pot rempli d'eau et placés à germer. Quand la première feuille a rompu le coléoptile (gaine protectrice de la première feuille) et s'est complètement dépliée, une plantule est soigneusement enlevée du tamis avec toutes ses racines. Elle est utilisée pour l'enregistrement (figure 5.9).

5.4.2.1 Principe d'enregistrement

La feuille est montée dans une cuvette d'enregistrement. De l'air sec est pompé à travers la cuvette par une pompe d'aquarium. L'air sera humidifié par la plante à divers degrés, selon l'intensité de la transpiration. L'air passe à travers un tube et atteint le capteur d'humidité. Le signal électrique du capteur est proportionnel à l'humidité. Il est amplifié et enregistré avec un enregistreur de tension (figure 5.9). Ou bien les données sont transmises directement à un ordinateur par un convertisseur analogique/numérique, stockées et analysées.

5.4.2.2 Cuvette

La cuvette est faite de verre acrylique comme montré dans la figure 5.9 Elle consiste en une partie avant et une partie arrière, un tube d'entrée et de sortie pour l'air, et une petite fente dans la partie inférieure où la feuille est scellée avec de la

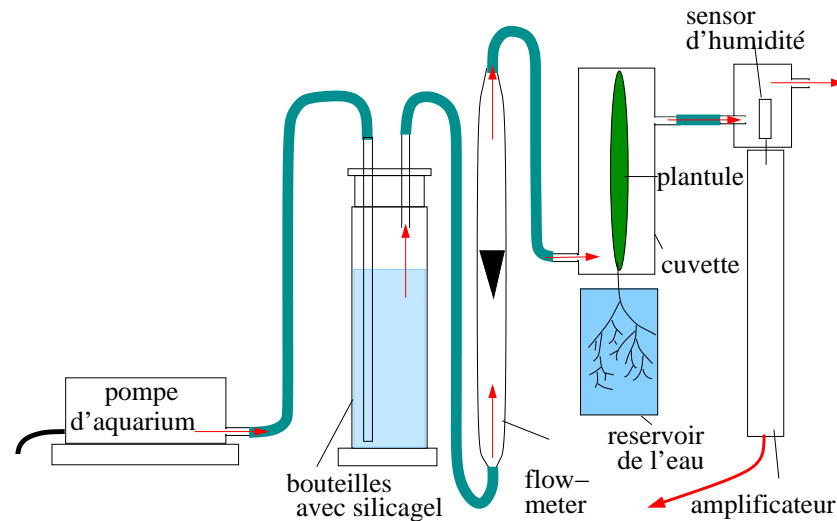


FIG. 5.9: Jeunes pousses d'avoine avec première feuille dans une cuvette, pour enregistrer la transpiration. Au dessous de la cuvette, un pot de verre pour les racines. Une pompe d'aquarium comprime l'air à travers deux bouteilles contenant du silicagel sec. L'air sec entre dans la cuvette et est humidifié par la transpiration de la feuille d'avoine. L'humidité est mesurée électroniquement, le signal est amplifié et enregistré.

colle en pâte³

5.4.2.3 Capteur d'humidité

L'humidité est mesurée avec un capteur d'humidité (Vaisala, Finlande, voir page 110). Il consiste en un condensateur avec, entre les plaques du condensateur, un polymère diélectrique qui est sensible à l'humidité. Des changements dans l'humidité changent la constante diélectrique et donc aussi la tension entre les plaques du condensateur.

5.4.3 Montage du système d'enregistrement

La cuvette pour enregistrer la transpiration est fixée sur un support. La première feuille de la plante est soigneusement insé-

rée dans la fente de la cuvette qui a été remplie de colle. Cela scelle la tige de la plante hermétiquement par rapport à l'air extérieur. Le couvercle avant de la cuvette est vissé à la partie arrière par 4 boulons (voir figure 5.9). De l'air est pompé à travers la cuvette par une pompe d'aquarium via des tubes à travers des bouteilles de purification. Elles sont remplies par du silicagel sec (bleu), qui absorbe toute l'humidité de l'air entrant. Un débit-mètre juste avant la cuvette contrôle le flux d'air. A partir de la cuvette, l'air atteint le capteur d'humidité via un tube. La tige du capteur contient un convertisseur qui produit un signal électrique. Celui-ci est amplifié et enregistré par un enregistreur de tension. La plante dans la cuvette est illuminée par un projecteur de diapositives. Si la distance de la source lumineuse à la plante est changée et/ou des filtres gris insérés, l'intensité lumineuse peut être ajustée.

³par exemple plasticine (NdT : une sorte de mastic ')

5.4.4 Enregistrement

Pour commencer l'enregistrement

- Monter la plante et fermer la cuvette
- Lancer la pompe d'aquarium et contrôler le flux d'air avec le bouton de réglage ou l'écraseur, jusqu'à ce que le débit soit de 0,5 litre/minute.

Montage de l'enregistreur

- Fixer la vitesse de déroulement du papier d'enregistrement à 120 mm/h
- Connecter l'amplificateur à l'enregistreur
- Fixer la sensibilité à 50 mV⁴

5.4.4.1 Procédure expérimentale

- Mesurer la transpiration à l'obscurité, jusqu'à ce que la valeur enregistrée soit stabilisée.
- Allumer le projecteur et éclairer à 5500 lux pendant 12 minutes. Réduire l'intensité lumineuse à 2300 lux. A ce niveau, des oscillations de la transpiration peuvent apparaître. Enregistrer pendant 4 heures. La longueur de période peut être d'environ 30 minutes à 27°C.

5.4.5 Analyse et affichage graphique

Pour analyser les données par filtrage numérique ou une autre procédure d'analyse de série temporelle, les données doivent être entrées à la main à partir du papier d'enregistrement vers l'ordinateur. Une façon plus commode est de numériser les données par un convertisseur analogique/numérique et de transférer les données vers l'ordinateur. La courbe peut aussi être scannée et convertie en données par un programme

⁴Si le décalage de l'enregistreur n'est pas suffisant, utiliser un contre-voltage, pour réduire le signal à partir de l'amplificateur. Ceci permet de basculer vers une gamme de voltage plus petite.

spécial (par exemple Scandata). Des programmes de tracé (par exemple Techplot) sont utilisés pour tracer les données en fonction du temps (voir sous-section 13.1.1) et des programmes d'analyse de séries temporelles pour déterminer la longueur de période (voir chapitre 3).

Sinon, la position du pointeur d'un instrument enregistrant le voltage est déterminée par imagerie (Engelmann (32)) comme une fonction du temps.

En plus de la procédure de filtrage numérique, d'autres programmes sont disponibles pour l'analyse du rythme de transpiration. Ils ont déjà été décrits dans la première partie du livre (en page 45).

5.4.6 Propositions d'expériences

1. Longueur de période en fonction de la température ambiante
2. Rythme de transpiration en fonction de l'intensité de la lumière (Brogardh and Johnsson (14))
3. Rythme de transpiration pour d'autres plantes (Johnsson et al. (63))

5.5 Enregistrer des mouvements chez *Desmodium*

La plante télégraphe *Desmodium motorium* montre des mouvements rapides vers le haut et vers le bas des folioles latérales. Ils sont basés sur le changement de volume de cellules motrices dans des articulations spéciales. Ce rythme est enregistré avec un système d'imagerie.

5.5.1 Contexte

Beaucoup de gens ne sont pas conscients du fait que pas mal de plantes supérieures montrent des mouvements actifs. Si le maïs

a été couché par le vent ou la pluie, il recommence bientôt à croître vers le haut. Mais les feuilles peuvent bouger aussi, comme cela peut facilement être vu chez les Légumineuses : les plants de haricot, de pois, de trèfle et de *Robinia* bougent pendant la nuit leurs feuilles ou folioles vers la position verticale, contrairement à la position horizontale de la journée. Le mouvement est trop lent pour être reconnu immédiatement. Mais en comparer les plantes dans la position de la nuit et du jour montre la différence très clairement. Chez certaines plantes des mouvements beaucoup plus rapides sont trouvés, qui sont plus évidents. L'exemple le mieux connu est la fermeture rapide des folioles de la plante sensitive *Mimosa*. Non moins évident, mais moins bien connu, est le mouvement vers le haut et vers le bas des folioles latérales de *Desmodium motorium*, la plante télégraphe indienne.

5.5.2 Observer le mouvement des folioles latérales

Les folioles latérales de *Desmodium motorium* montrent des mouvements verticaux ou circulaires. Cette plante est donc nommée «plante télégraphe» en Inde, parce que les folioles semblent envoyer des messages entre eux. Observez ce mouvement soigneusement (figure 1.5). Nous utiliserons ces mouvements pour mettre en pratique l'analyse et l'interprétation des données. Un système d'imagerie est utilisé pour enregistrer ces mouvements (voir page 37). Pour analyser les données nous utilisons un programme de filtrage numérique (voir page 45). A quoi ressemble une telle courbe est montré dans la figure 1.6.

5.5.3 Expérience

Les ions lithium ralentissent beaucoup de rythmes circadiens. Nous essayons de découvrir si ceci s'applique aussi au rythme ultradien de *Desmodium motorium*. Comment effectuerez-vous l'expérience ? Quelle concentration utiliserez-vous, quelle serait la longueur de l'expérience, quel type de contrôles feriez-vous fonctionner ?

6 Rythmes circadiens chez les plantes

Vue d'ensemble :

Les rythmes circadiens (quotidiens) sont largement répandus parmi les plantes supérieures. Comme exemple, nous étudions les mouvements des folioles de *Oxalis regnellii* et les mouvements des pétales de *Kalanchoe blossfeldiana*. Les mouvements sont enregistrés avec une caméra vidéo et un ordinateur. La longueur de période peut être déterminée en utilisant des programmes d'analyse spéciaux. D'autres événements rythmiques chez les plantes (rythme de senteur, métabolisme acide) sont mentionnés.

6.1 Introduction

L'un des rythmes quotidiens les plus évidents chez les plantes fut décrit déjà par Androsthène en marche pour l'Inde avec Alexandre le Grand : les folioles de *Tamarindus indica* sont repliés ensemble pendant la nuit et s'étalent horizontalement pendant la journée. Ces mouvements nyctinastiques sont largement répandus non seulement parmi les Fabacées, mais aussi dans d'autres familles de plantes comme les Oxalidacées et Maranthacées. Les mouvements sont provoqués par les changements de turgescence dans des articulations spéciales nommées pulvinus (ou pulvini au pluriel). Dans d'autres cas comme les tomates et d'autres Solanacées, ou le coton et *Arabidopsis*, le mouvement est causé par la croissance en alternance de la partie supérieure et de la partie inférieure des feuilles (Haupt (49)). A Madurai (Inde du sud), 62

plantes d'un petit jardin botanique ont été observées pour montrer les mouvements des feuilles (Chandrashekar, non publié).

Il y a de nombreuses hypothèses essayant d'expliquer la signification de ces mouvements nyctinastiques des feuilles. Selon Darwin (1899), la perte de chaleur vers l'environnement est réduite dans les nuits fraîches si les feuilles sont en position verticale plutôt qu'en position horizontale (voir aussi Enright (38)). Selon Bünning and Mosser (20), la position verticale réduit la quantité de lumière lunaire absorbée. Ceci évite à la plante de réagir photopériodiquement à la mauvaise époque de l'année (pour la signification du photopériodisme, voir page 87). Selon Karve et al. (64), les Fabacées sont capables de croître très proches les unes des autres à cause de leur capacité de fixer l'azote. Cependant, le couvert végétal dense qui en résulte ne permettrait pas suffisamment à la lumière rouge d'atteindre les axes des feuilles le soir et le matin. C'est, cependant, nécessaire pour l'induction de la floraison. La position verticale des feuilles le matin et le soir résoudrait ce problème.

Quelques fleurs montrent aussi des mouvements quotidiens, comme la plante crassulacée *Kalanchoe blossfeldiana* de Madagascar (figure ??). L'enregistrement de ce mouvement et l'expérimentation sont décrits dans ce chapitre. D'autres fleurs montrent un rythme de senteur évident, comme *Cestrum nocturnum* (odeur plus forte pendant la nuit, Altenburger and Matile (2), Matile and Altenburger (77), Overland (86)) ou *Exacum affine* (odeur plus

forte en début d'après-midi, figure 18).

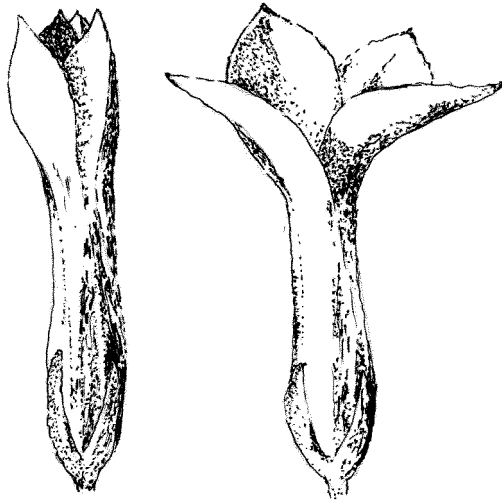


FIG. 6.1: Fleurs de *Kalanchoe* à l'état fermé (à gauche) et ouvert (à droite) L'un des rythmes quotidiens les plus évidents chez les plantes fut décrit déjà par Androsthène en marche pour l'Inde avec Alexandre le Grand : les folioles de *Tamarindus indica* sont repliés ensemble pendant la nuit et s'étalent

Le métabolisme des plantes est aussi souvent contrôlé par une horloge circadienne. Le métabolisme CAM (Crassulacean Acid Metabolism) des Crassulacées acidifie les vacuoles des cellules pendant la nuit et les alcalinise pendant le jour (figure 6.2, Kluge and Ting (67)).

Sous des conditions constantes, ces rythmes continuent. Cependant, le rythme n'est alors plus exactement de 24 heures, mais environ 24 heures : dans le cas de *Kalanchoe* par exemple 22 heures. Ceci est une indication claire que ces événements périodiques sont contrôlés par une horloge circadienne. De tels mouvements sont facilement observables et nous utiliserons encore un système d'imagerie pour l'enregistrement automatique (figure 2.1).

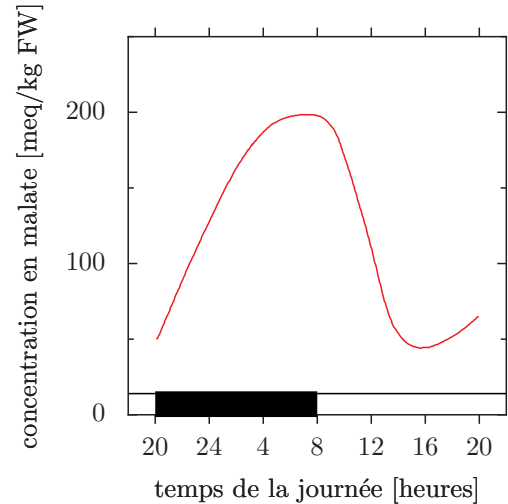


FIG. 6.2: Rythme de pH du contenu cellulaire d'une plante CAM : acidification des vacuoles cellulaires pendant la nuit et alcalinisation pendant le jour (concentration en malate en fonction du temps du jour)

Ces rythmes peuvent être influencés par des impulsions de lumière, de température et de substances chimiques. Les résultats de telles expériences peuvent aider à comprendre le mécanisme sous-jacent.

6.2 Mouvement foliaire de *Oxalis regnellii*

Pour montrer les mouvements foliaires circadiens, nous utilisons les feuilles de l'oseille sauvage *Oxalis regnellii*. Les trois folioles sont repliées ensemble pendant la nuit et dirigées vers le bas. Pendant la journée, elles sont étalées horizontalement (figure 6.3).

6.2.1 Culture des plantes

Les plantes sont conservées dans de nombreux jardins botaniques et faciles à culti-

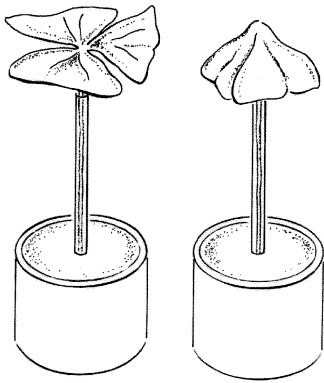


FIG. 6.3: Cuvette avec une feuille d'*Oxalis* dans une paille plastique, lequel est monté dans un disque de polyuréthane. Position de jour (gauche) et de nuit (droite)

ver. La multiplication végétative à partir des tubercules est la plus facile. Mettre un bulbe dans un grand pot de fleur contenant de la terre riche en tourbe et la garder bien humide. L'intensité lumineuse ne doit pas être trop grande. En cas de symptômes de maladie, c'est mieux de couper toutes les feuilles. Les plantes redémarreront rapidement en formant de nouvelles feuilles.

6.2.2 Préparation de l'enregistrement

Les feuilles sont coupées et le pétiole placé dans une paille de plastique montée au centre d'un disque de polyuréthane flottant sur l'eau d'une cuvette (figure 6.3). Avec une caméra vidéo, les cuvettes sont enregistrées à partir du haut. La caméra est connectée par une carte de numérisation à un ordinateur. Avec un logiciel d'imagerie comme décrit précédemment (page 37), les mouvements peuvent être enregistrés et analysés. Le montage pour l'enregistrement est montré à la figure 6.4. Pour l'éclair-

rage, des tubes fluorescents verts (Philips TL 20W/15) sont utilisés. L'intensité lumineuse maximale est $1,4 \text{ W/m}^2$.

6.2.3 Analyse

Les données sont affichées comme une série temporelle par un programme grapheur. La longueur de période est déterminée par filtration numérique ou d'autres méthodes d'analyse (page 45).

6.2.4 Expériences

Une caractéristique des rythmes circadiens est que les changements périodiques continuent même dans des conditions constantes. Nous enregistrons de tels «parcours libres» (voir section suivante). Pour comprendre la base anatomique des mouvements foliaires nous faisons des coupes transversales à travers les pulvinus et les étudions au microscope.

6.2.5 Parcours libre

Les feuilles sont coupées à la fin d'un cycle lumière-obscurité et montées dans les cuvettes. Elles sont alors transférées dans une chambre d'enregistrement et exposées à une lumière verte continue. L'enregistrement avec un système d'imagerie est démarré et fonctionne pendant 7 à 10 jours. Toutes les 20 minutes une image est prise.

Les longueurs de période sont déterminées en utilisant les programmes adéquats. En éclairage permanent, la longueur de période ne doit plus être exactement de 24 heures, comme c'était le cas dans un cycle lumière-obscurité, mais s'en écarte. Ceci prouve la nature circadienne de cette oscillation.

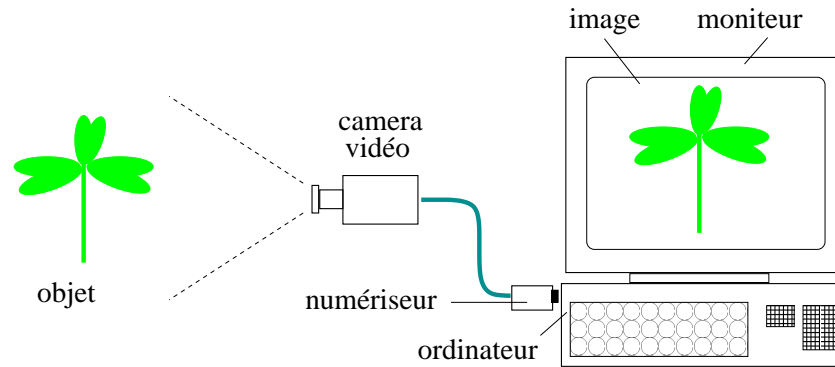


FIG. 6.4: Enregistrement du mouvement de la feuille d'Oxalis avec une numérisation vidéo et un ordinateur

6.2.5.1 Anatomie du pulvinus

Des coupes transversales à travers un pulvinus montrent la structure et la position des cellules motrices (cellules de grand volume) entre l'épiderme et la partie centrale de phloème, xylème et tissus de soutien. Dans le pétiole, par ailleurs, les vaisseaux conducteurs et tissus de soutien sont plus à la périphérie. Une telle structure ne permettrait pas de mouvement (figure 6.5).

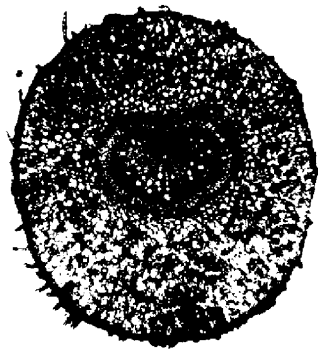


FIG. 6.5: Coupe transversale du pulvinus d'Oxalis regnellii avec les tissus conducteurs et de soutien en position centrale, et les cellules motrices en périphérie. La couche de cellules extérieur est l'épiderme avec des poils épidermiques

6.2.5.2 Mouvements foliaires dans d'autres plantes

Vous pouvez étudier d'autres plantes avec des mouvements rythmiques des feuilles.

Propositions : Contrôlez différentes espèces de trèfle, haricot, oseille sauvage, Marnanthacées.

6.3 Horloge florale de *Kalanchoe*

Les pétales des fleurs de la Crassulacée *Kalanchoe blossfeldiana* montrent un mouvement diurne. Elles sont ouvertes pendant le jour et fermées pendant la nuit (figure ??).

Ce mouvement rythmique continue même en conditions constantes de température et en lumière faible verte continue. L'intervalle de temps d'une ouverture maximale à la suivante est maintenant, toutefois, seulement de 22 heures et non de 24 heures. Ce mouvement est le résultat d'un changement de volume des cellules de l'épiderme supérieur et du mésophylle (figure 6.6), qui en lui-même est causé par des changements dans la

valeur osmotique des vacuoles des cellules (figure 6.7).

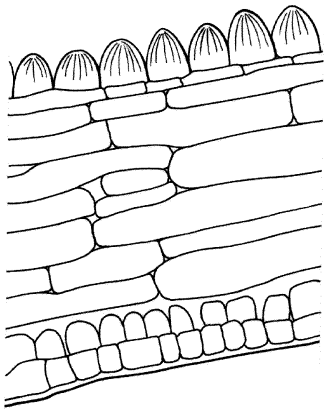


FIG. 6.6: Vue microscopique d'une coupe transversale à travers un pétale de Kalanchoe avec les épidermes supérieur (papilleux) et inférieur, et les cellules du mésophylle entre les deux

6.3.1 Matériel et méthodes

Des plantes sont induite à fleurir par un traitement de jours courts (11 heures de lumière, 13 heures d'obscurité par jour) pendant quelques mois. Après que la formation des fleurs et le démarrage de l'ouverture-fermeture quotidienne, elles sont transférées dans un cycle lumière-obscurité 12 :12 heures (fin de la lumière par exemple à 10 heures du matin) à par exemple 22°C. Nous enregistrons avec un système d'imagerie (page 37). Les fleurs sont séparées de la plante avec des pinces à épiler peu avant la fin de la période de lumière (dans notre cas, 10 heures précises) et montées dans une plaque de polyuréthane¹ (figure 6.8). La plaque flotte sur une solution de saccharose 0,2 molaire dans un récipient rec-

¹Fa. Stereo Optik, Mainstr. 13, D63128 DIETZENBACH, Tel. 06074 27222

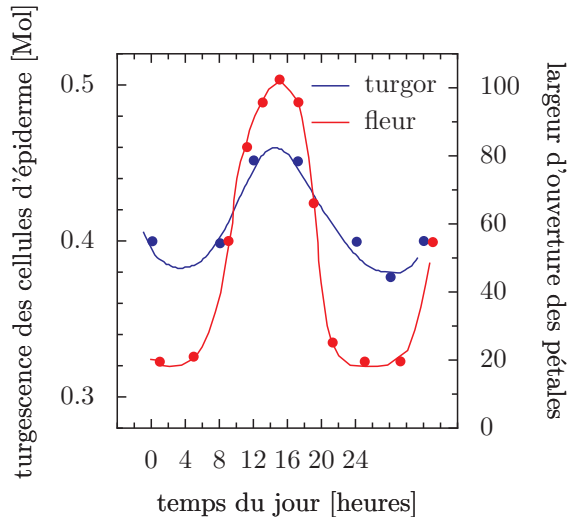


FIG. 6.7: Changements journaliers de la pression osmotique des cellules épidermiques supérieures (bleu) et mouvements des pétales (rouge) de Kalanchoe

tangulaire de plastique.

Les récipients avec les fleurs sont illuminés par le dessus par deux tubes fluorescents verts (Philips TL40W/15) et deux feuilles grises (Cinemoid Foil² n° 60). L'intensité lumineuse au niveau des pétales devrait être voisine de 35 lux, parce qu'aux hautes intensités le rythme des pétales est amorti.

6.3.2 Enregistrement et analyse

Le programme d'imagerie est démarré sur l'ordinateur. Il est suffisant d'échantillonner les images chaque heure pendant 7 jours. Ajouter quotidiennement de l'eau distillée aux cuvettes pour remplacer l'eau évaporée.

Pour analyser les résultats, un programme d'analyse de séries temporelles

²Les tubes peuvent être en plus couvert par une feuille colorée verte (Cinemoid Foil No. 39, Strand Electric).

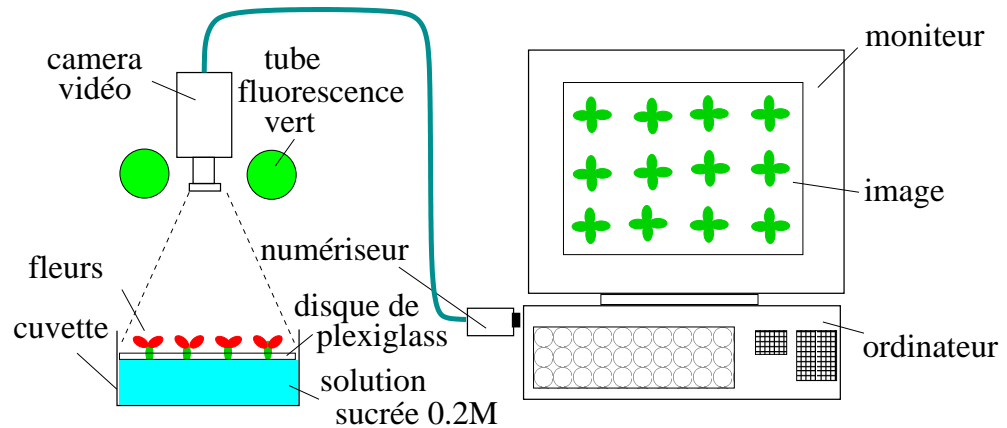


FIG. 6.8: Cuvette avec des fleurs de Kalanchoe. Un disque de plexiglass pour les pédoncules floraux, solution sucrée 0,2 M dans la cuvette. Éclairage avec deux tubes fluorescents verts et une feuille supplémentaire verte. Enregistrement avec une caméra vidéo et numérisation du signal par une carte de numérisation. Les images sont stockées sur un disque dur d'ordinateur. Les fleurs sont montrées sur le moniteur

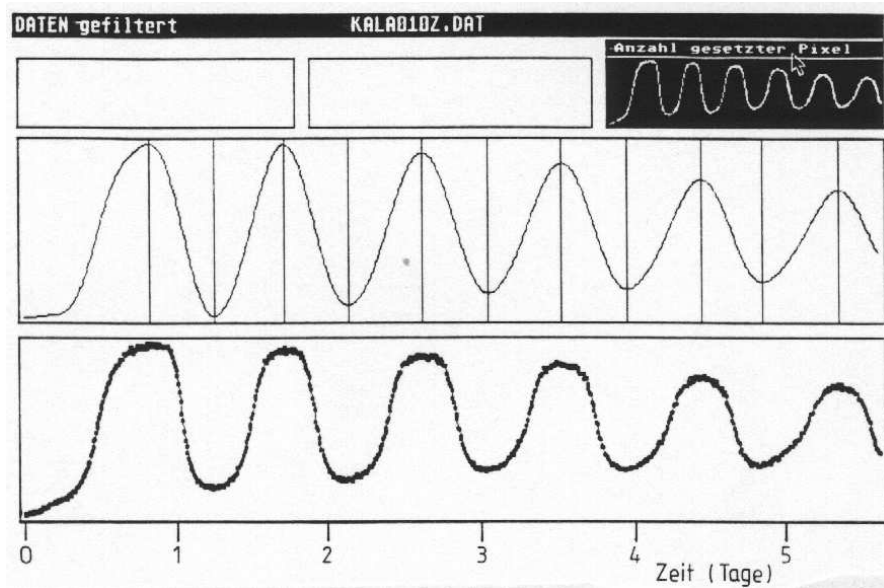


FIG. 6.9: Courbe originale (en bas) et filtrée numériquement (au-dessus) du mouvement des pétales de Kalanchoe (temps : jours)

comme un filtre numérique est utilisé. Il a été décrit précédemment (page 45). Il filtre les données échantillonnées numériquement et détermine les longueurs de période du rythme de mouvement des pétales de chaque fleur individuelle (figure 6.9).

Calculez la moyenne des périodes des fleurs individuelles des différents groupes, et tracez graphiquement le résultat.

6.3.3 Expériences

Trois expériences sont proposées : dans les deux premières, l'effet des ions Li^+ et du TEA (chlorure de tétréthylammonium, un bloquant des canaux potassium) sur la longueur de période du rythme de mouvement des pétales est étudié. Dans la troisième expérience, les changements de turgescence dans les cellules motrices des pétales sont déterminés. Les changements de turgescence sont la base du mouvement des pétales.

6.3.3.1 Effet de Li^+ sur l'horloge de *Kalanchoe*

Les fleurs de *Kalanchoe* peuvent être utilisées pour étudier l'effet de substances sur le rythme circadien. De cette façon, le mécanisme sous-jacent pourrait être mieux compris. Une solution 5mM de Li^+ par exemple ralentit l'horloge d'environ 2 heures. Utiliser 1 et 5 mM et un témoin qui contient uniquement une solution de sucre. Li^+ pourrait agir via le cycle du phosphoinositol.

Réalisez l'expérience et évaluez-la. Rédigez un compte-rendu des résultats en tuilant votre protocole (voir page 29).

6.3.3.2 TEA sur les mouvements de pétales de *Kalanchoe*

Pendant le mouvement foliaire, le transport des ions à travers les membranes cellulaires joue un rôle important et les canaux K^+ y participent. Le chlorure de tétraéthylammonium (TEA) inhibe les canaux K^+ et peut donc être utilisé pour vérifier si de tels canaux participent vraiment au mouvement rythmique des pétales de *Kalanchoe*.

Utilisez un groupe témoin (première cuvette) et trois groupes expérimentaux avec des concentrations 0,5, 1 et 5 millimolaires de TEA dans une solution de saccharose 0,2 molaire. Enregistrez pendant 7 jours et analysez les données comme cela a déjà été décrit. Tracez les longueurs de période en fonction des différentes concentrations utilisées. Comparez aussi d'autres caractéristiques du mouvement rythmique comme l'amortissement et la largeur d'ouverture à la fin de l'expérience. Quelles sont vos conclusions au sujet d'un effet possible du TEA ?

Lisez l'article de Satter et al. (95), Ruge and Hampp (94), Mayer and Hampp (78) sur les bases et les hypothèses de mouvements de repos chez les plantes.

6.3.3.3 Changements de turgescence à la base du mouvement des pétales de *Kalanchoe*

L'épiderme supérieur coloré en rouge des pétales est pelé avec une fine paire de pinces à épiler. Il est transféré dans une solution de mannitol (0,3 à 0,5 molaire) sur une lame microscopique et couvert d'une lamelle. Après 2 à 5 minutes, le nombre de cellules plasmolysées est déterminé sous le microscope; Ceci est répété toutes les 3 heures avec des morceaux d'épiderme d'autres fleurs. Pour éviter le travail de

6 Rythmes circadiens chez les plantes

nuit, vous pouvez garder quelques plantes 1 à 2 semaines auparavant sous un cycle lumière-obscurité inversé 12 :12 heures. La période lumineuse de 12 heures est pendant la nuit et l'obscurité prévaut pendant la journée. De cette façon les morceaux d'épiderme des groupes normaux et inversés qui sont observés pour la mesure sont à chaque instant décalés de 12 heures.

6.3.3.4 Propositions supplémentaires pour des expériences

Un assez grand nombre de plantes montre un rythme de senteur de leurs fleurs (Altenburger and Matile (2), Matile and Altenburger (77), Overland (86)). Ceci est souvent une adaptation à la pollinisation par les insectes. Etudiez différentes plantes qui sont en fleur et essayez de découvrir comment on peut contrôler la sensibilité rythmique du nez humain qui prétendrait un rythme de senteur bien qu'il n'y en ait pas.

7 Horloges cellulaires

Vue d'ensemble :

Les rythmes circadiens ne sont pas seulement trouvés dans des organismes pluricellulaires, mais aussi dans les unicellulaires et dans les cellules des tissus et organes. Les rythmes circadiens ont été décrits récemment même chez les Procaryotes (Cyanobactéries). Comme exemple de rythme chez les unicellulaires le cas un peu spécial de *Thalassomyxa australis* est présenté. Ici, en contraste avec les rythmes normaux circadiens, la longueur de période dépend de la température et la synchronisation par métronome est inhabituelle.

7.1 L'horloge antique de *Thalassomyxa australis*

L'amibe nue marine *Thalassomyxa australis* fut découverte par Grell en 1983 sur la côte ouest de l'Australie (Grell (45)). Elle change de forme entre une forme de crêpe, phase inactive, et une phase mobile dans laquelle un réseau d'extrusions plasmodiales est formé, par lequel l'animal se déplace et capture de la nourriture (voir film de Grell (1985)). Le changement entre la forme inactive ρ et la phase active α survient rythmiquement et la longueur de période dépend, en contraste avec les rythmes normaux circadiens, de la température (Silyn-Roberts et al. (103)). A la température de 20°C, les animaux passent environ 2/3 du temps dans la phase de repos et 1/3 dans la phase active. La longueur de période est environ 28 heures. Comme nourriture, on peut utiliser des algues marines unicellulaires. La

diatomée *Amphiprora*, l'algue verte *Dunaliella* et une espèce de *Chlorella* marine sont éprouvées.

7.1.1 Le phénomène

Regardez le film «Le changement de forme de *Thalassomyxa australis*». A la fin du film, une scène est montrée dans laquelle des bandes concentriques sont formées. Revenez en arrière de cette partie et regardez-la de nouveau. Essayez de comprendre comment ces anneaux sont formés et couchez sur le papier vos idées. Comment pourrait-on déterminer le temps entre deux anneaux de dépôt voisins ? Connaissez-vous d'autres événements rythmiques qui se manifestent de façon similaire ? Faites-en un commentaire.

7.1.2 Élevage, méthodes d'observation

Thalassomyxa et les organismes nutritifs sont conservés au département de zoologie de l'université de Tübingen. Les amibes sont élevées dans de l'eau de mer à 20°C et sous une lumière faible dans des boîtes de Pétri. Les diatomées (par exemple *Amphiprora*) servent de nourriture. D'habitude les diatomées se divisent assez rapidement et elles doivent seulement rarement être ajoutées à la culture. Les cultures peuvent, toutefois, mourir après quelque temps. Renouveler l'eau de mer à temps ou transférer les amibes vers de nouvelles boîtes en mettant des lames microscopiques dans les boîtes. Une fois que les amibes ont colonisé les nou-

velles lames, elles peuvent être transférées vers de nouvelles boîtes.

Les animaux peuvent être observés sous le microscope à un grossissement de 100 fois. La phase inactive est facilement distinguée de la phase active. Si les boîtes sont examinées toutes les 2 à 3 heures, les changements de forme peuvent être enregistrés en fonction du temps (figure 7.1). Avec un système d'imagerie (Engelmann (30), Engelmann (32)) le processus peut être enregistré en continu et reproduit en accéléré en film.

7.1.3 Propositions d'expérimentation

Quatre expériences sont proposées. Elles sont décrites ci-dessous. Utilisez les conseils qui ont été donnés précédemment dans ce livre pour planifier des expériences et pour conduire les protocoles expérimentaux.

7.1.3.1 Étude 1 : Synchronisation de *Thalassomyxa australis*

Pour synchroniser les horloges biologiques avec l'environnement, des «métronomes» (Zeitgeber, pacemaker) sont utilisés. Le métronome le plus important pour synchroniser les rythmes circadiens est le changement quotidien sur 24 heures de lumière et d'obscurité. Comment essaieriez-vous de découvrir si le changement de forme de *Thalassomyxa australis* est synchronisé par le cycle lumière-obscurité? Faites l'expérience, évaluez les données et écrivez un rapport (voir page 28). Quel type d'autres métronomes pourraient synchroniser *Thalassomyxa australis*? Comment testeriez-vous vos hypothèses?

7.1.3.2 Étude 2 : Dépendance du changement de forme à la température chez *Thalassomyxa australis*

Les rythmes circadiens aussi bien que les horloges habituelles fonctionnent à différentes températures de l'environnement à la même vitesse. Les organismes dans des conditions vraiment constantes de l'environnement comme certaines parties des tropiques ou de la mer avec des températures d'eau uniformes n'ont pas besoin d'avoir des horloges indépendantes de la température. Toutefois, même dans ces circonstances, la dépendance de la longueur de période à la température est basse, bien que pas exactement aussi basse que dans les organismes des hautes latitudes de la Terre avec des changements quotidiens et annuels plus prononcés dans la température. Des rythmes ultradiens (longueur de période de l'ordre de la minute ou de l'heure), d'un autre côté, sont habituellement fortement dépendants de la température (voir chapitre Rythmes ultradiens, page ?? et suiv.). On connaît aussi, toutefois, des rythmes ultradiens compensés en température. Comment testeriez-vous si le changement de forme de *Thalassomyxa australis* est, comme d'autres rythmes circadiens, indépendant de la température environnementale? Planifiez une expérience, exécutez-la et analysez les résultats. Écrivez un compte-rendu (voir page 1.2.2).

7.1.3.3 Étude 3 : Culture synchrone de *Thalassomyxa australis*

Si vous voulez étudier les processus biochimiques et physiologiques pendant le changement de forme de *Thalassomyxa australis*, il faut une méthode pour synchroniser mutuellement les amibes. La première étude a montré qu'un cycle lumière-

7.1 L'horloge antique de *Thalassomyxa australis*

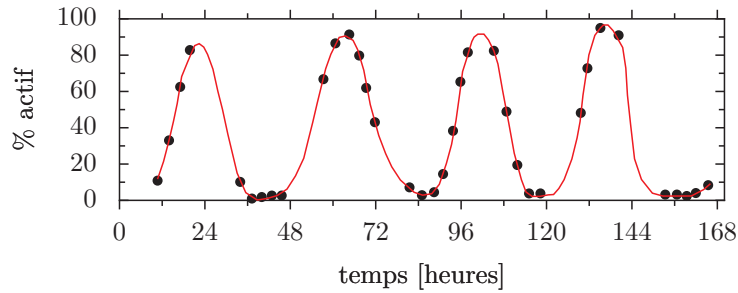


FIG. 7.1: Pourcentage d'amibes *Thalassomyxa* en phase active en fonction du temps

obscurité ne synchronise pas la culture. Il y a cependant une méthode très simple pour produire une culture synchrone. Elle consiste en sélectionner des amibes dans la même phase, qui resteront alors en phase pendant de nombreux jours parce que leur longueur de période est très similaire (ou parce qu'elles se synchroniseront mutuellement?)¹. La méthode suivante est recommandée : verser l'eau de mer hors d'une boîte densément peuplée, envoyer un jet d'eau de mer à partir d'une pipette d'une hauteur de 4 cm sur les amibes au fond de la boîte en faisant tourner la pipette tout autour de la boîte. Secouer vigoureusement et verser toutes les amibes qui avaient perdu le contact avec la surface de la boîte (figure 7.2).

Les animaux qui ont été lessivés sont surtout en phase active. Les animaux dans la phase de repos ne sont pas détachés de la boîte par ce traitement. Contrôler sous le microscope si vraiment les animaux ont été lessivés et répétez cette procédure si nécessaire. Ajouter de l'eau de mer à la boîte, attendez quelques heures, et répétez le traitement. Les amibes collectées alors sont toutes dans une phase similaire, parce qu'elles sont parties de la phase de repos vers la phase active presque en même temps. Elles peuvent être utilisées comme

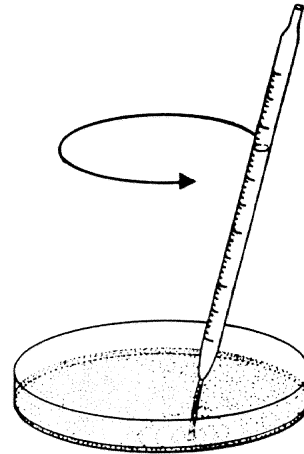


FIG. 7.2: Établissement de cultures synchronisées à partir d'une population de *Thalassomyxa australis*, par sélection des états de même phase. Pour éliminer les amibes actives, on utilise un jet d'eau de mer. Les animaux en état de repos restent collés au récipient

¹voir 7.1.3.4

une culture synchrone.

7.1.3.4 Étude 4 : Est-ce que les *Thalassomyxa australis* s'influencent mutuellement dans leurs changements rythmiques de forme ?

Si la collecte d'amibes de la même phase est répétée après 12 heures, on peut utiliser les deux cultures pour tester si les cellules s'influencent mutuellement. Planifiez une expérience et l'évaluation nécessaire, réalisez-la et écrivez un rapport (voir paragraphe 1.2).

On peut aussi utiliser un **modèle informatique** qui simule une telle expérience de mélange d'amibes à différentes phases avec différentes quantités d'amibes au début. Il est supposé qu'il n'y a pas d'influence mutuelle. Un avantage d'une telle simulation est d'obtenir en un temps court des résultats de différentes «expériences». On peut alors chercher ces résultats qui permettent une décision claire. Par exemple, la phase optimale des deux cultures à mélanger et le nombre de cellules de chaque pouvant être trouvée de cette façon. Intuitivement, on mélangerait probablement une culture avec une autre qui est en phase décalée de 180° , et on attendrait une nouvelle oscillation qui résulterait de la superposition des oscillations des deux cultures originales, et l'on prendrait probablement une quantité égale d'amibes de chacune des cultures. S'il y a, toutefois, une influence mutuelle des deux cultures, cette combinaison n'est pas à recommander, parce que l'influence de la culture 1 sur la culture 2 est la même que l'inverse. Il serait mieux d'utiliser un petit nombre de par exemple la culture 2, et d'utiliser une phase qui diffère de la culture 1 par 90° , parce qu'alors la culture 2 bloquerait la culture 1 après un certain temps.

8 Rythmes circadiens chez les animaux

Vue d'ensemble :

*Les rythmes d'activité locomotrice sont largement répandus parmi les animaux. Comme exemples, les mouches domestiques, les mouches des fruits (*Drosophila*) et les hamsters dorés seront décrits ici et les méthodes d'enregistrement seront présentées.*

Le rythme d'éclosion des mouches des fruits hors de leur puppe sert d'exemple pour un rythme observable seulement dans une population d'animaux.

Finalement nous arriverons à connaître quelques rythmes circadiens de l'homme et leur signification pour notre vie.

8.1 Rythmes d'activité locomotrice des animaux et leur analyse

Le comportement de la plupart des animaux est contrôlé de manière diurne. Donc les mouches sont actives pendant la journée et se reposent la nuit, alors que c'est une l'autre façon pour le hamster syrien. Les mouches *Drosophila pseudoobscura* éclosent surtout dans les premières heures de la matinée de leur puppe. Vers la fin de la matinée, il n'y en a que peu qui émergent, et le soir et la nuit aucune. Ces rythmes sont non seulement largement trouvés, mais aussi facilement enregistrés. Nous utiliserons encore un système d'imagerie pour l'enregistrement (voir page 2.1).

D'abord nous mentionnerons brièvement le contexte des rythmes d'activité cir-

adiens. Après quoi, nous décrirons comment obtenir ou élever les animaux nécessaires et comment les garder.

Ensuite nous décrirons comment les différentes activités sont enregistrées et analysées. Nous utiliserons les méthodes déjà décrites dans la première partie du livre (système d'imagerie et méthode des rayons lumineux). Au page 124, la construction d'une boîte de conditionnement d'air est décrite. Elle peut être utilisée pour garder la température et l'éclairement constants.

Finalement, différentes expériences sont proposées. Nous renvoyons à un manuel dans lequel les méthodes sont décrites en détail et dont les programmes et données sont disponibles avec de l'aide pour mieux comprendre les procédures (Engelmann (30)). Avec ce livre sont aussi une collection de données d'activités qui peuvent aider à apprendre l'analyse et la compréhension des actogrammes.

8.1.1 Les bases

L'activité locomotrice de nombreux animaux est adaptée au cycle lumière-obscurité. Les animaux nocturnes se reposent durant la journée, les animaux diurnes pendant la nuit. Des exemples des premiers sont les blattes, les chouettes et les souris, des exemples des seconds sont les mouches, de nombreux oiseaux, les lézards (figure 8.1).

Le changement quotidien de l'activité et du repos se continue dans une pièce avec une lumière continue, une température constante et de la nourriture dispo-

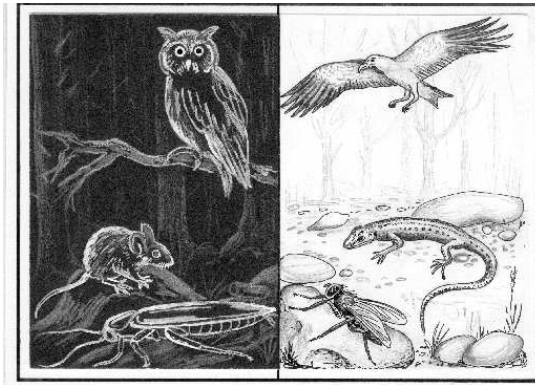


FIG. 8.1: Exemples d'animaux actifs la nuit (à gauche : blatte, hibou, souris) et le jour (à droite : mouche, oiseau, lézard). Dessin par C. Förster

nible à volonté. Il semble que les animaux sont encore capables de s'apercevoir du changement entre le jour et la nuit. Ceci peut être expliqué de deux façons. Soit les animaux sont encore synchronisés par un ou plusieurs facteurs environnementaux que nous n'avons pas éliminés, soit les animaux utilisent une horloge interne qui dit quand être actif ou quand se reposer. Il est facile de décider entre les deux possibilités. Dans le cas de la synchronisation par un facteur externe (inconnu), le rythme de l'animal continue à être exactement de 24 heures, alors qu'il est invraisemblable qu'une horloge interne fonctionne exactement à 24 heures. L'observation de nos animaux montre : alors que dans une journée de 24 heures avec des cycles lumière-obscurité les animaux deviennent actifs ou inactifs au même moment de la journée, ils commencent à être actifs dans des conditions sans signaux chaque jour un peu plus tôt ou un peu plus tard, selon la vitesse de leur horloge interne. De ceci nous concluons que le jour interne de l'animal est environ 24 heures («circadien», du latin *circa*, environ, et *dies*, le jour), bien que très précise

pour chaque individu.

Dans la figure 8.2, l'activité locomotrice d'une mouche domestique est montrée. L'animal a été pendant 7 jours dans un cycle lumière-obscurité, et pendant encore 30 jours dans des conditions constantes de lumière rouge faible et une température environnementale de 22°C tout le temps. La figure 8.2 est ainsi nommée actogramme, une sorte de boîte noire de la mouche (aussi utilisée pour les camions et les avions pour suivre la trace de «l'activité» du véhicule) : l'activité est représentée par des tirets verticaux, le repos par une ligne horizontale. Le temps du jour est montré sur l'axe vertical (de minuit à minuit : toutefois pour une meilleure visibilité l'actogramme est montré deux fois à côté du tracé minuit-minuit : un double tracé, comme on l'appelle), les jours en séquence superposés. Pendant le temps des cycles lumière-obscurité, l'animal devint actif avec la lumière et l'activité stoppa avec le début de l'obscurité. Quand le changement de lumière et obscurité a été interrompu, les périodes de haute activité alternèrent encore avec les périodes de repos. Toutefois, l'activité (et le repos) commencèrent chaque jour environ 35 minutes plus tard et arrêterent 35 minutes plus tard. La journée de cette mouche particulière était donc de 24 heures et 35 minutes.

8.1.2 Élever et garder les animaux

Musca domestica peut facilement être élevée. Toutefois, parce que nous avons besoin seulement d'un petit nombre de mouches et parce qu'elles sont habituellement trouvées pendant toute l'année dans les maisons, nous donnerons une référence seulement pour l'élevage (West (110)). L'identification de l'espèce ne devrait pas être difficile (figure 8.3).

8.1 Rythmes d'activité locomotrice des animaux et leur analyse

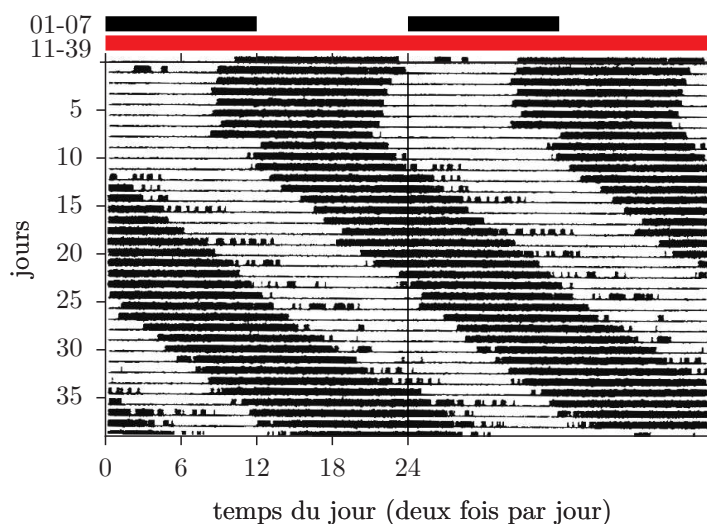


FIG. 8.2: Exemple d'actogramme (sorte de boîte noire) d'une mouche domestique, dont l'activité locomotrice a été enregistrée pendant les 7 premiers jours dans un cycle lumière-obscurité de 12 :12 heures, et ensuite pendant 30 jours sous des conditions constantes en lumière rouge faible à 22°C. Les activités des jours successifs tracées les unes sous les autres, le temps du jour en axe x (échelle de 0 à 24 h) ; chaque jour est tracé 2 fois. Les données ont été obtenues par la méthode d'imagerie décrite et affichées par un programme de tracé. Une ligne droite connectant les débuts d'activité peut être utilisée pour déterminer la longueur de période

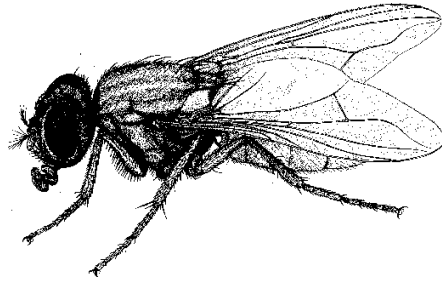


FIG. 8.3: *Mouche domestique* *Musca domestica*. Dessin par C. Helfrich-Förster

Drosophila melanogaster peut être obtenue à partir des départements de génétique ou achetée. Pendant les mois d'été et d'automne, elles peuvent être facilement capturées sur des fruits en fermentation. Les cultures peuvent être faites sur la nourriture qui est préparée de la manière suivante :

Mesurez

- 850 mL d'eau du robinet ? 100 g jus de betterave à sucre
- 15 g d'Isabgol (ou 10 g d'agar)
- 100 g de semoule de maïs ou de blé.
- 8 g de flocons de levure¹

dans l'ordre indiqué et remuez pendant que vous versez les ingrédients dans de l'eau chaude pour éviter le grumeaux. Faites bouillir pendant 5 minutes en remuant en permanence, et ajouter

- 5 g de Nipagin (= 4-hydroxy-benzoate-méthylester, 2, 5 g dans 50 mL d'éthanol à 96%)
- 1,5 mL d'acide propionique

Versez pendant que c'est encore chaud dans des pots de verre ou de plastique, fermez-les avec des bouchons de mousse ou de cellulose, et attendez que ça refroidisse. Cette nourriture peut être gardée au réfrigérateur pendant quelques semaines. Un peu de le-

vure desséchée peut être ajoutée avant d'introduire les mouches (West (110)). Les animaux adultes sont transférés via un pot de même diamètre d'ouverture. Si les parois du pot avec la nourriture sont mouillées, il faut les sécher avec du papier-filtre et/ou un morceau de papier-filtre peut être mis à la surface de la nourriture avant d'introduire les animaux². Marquez les pots (espèce, mutation, date) et élevez la génération suivante dans un cycle lumière-obscurité de 12 :12 h à environ 25°C. Les larves éclosent à partir des oeufs et se nourrissent de la levure croissant sur la nourriture. La pupaison arrive environ 14 jours plus tard sur la paroi des pots ou sur des parties sèches de la nourriture.

Les hamsters dorés peuvent être achetés dans des boutiques d'animaux. On peut aussi y trouver des cages à hamster qui sont déjà équipées de roues d'activité. De la nourriture spéciale pour hamster peut être achetée, mais du maïs ou des détritrus de cuisine suffisent aussi.

8.1.3 Enregistrer l'activité locomotrice d'animaux

L'activité locomotrice d'animaux peut être enregistrée par différentes méthodes. Les roues d'activité, les cages branlantes et les méthodes photo-électriques, dans lesquelles un animal vit dans un petit récipient et interrompt un faisceau lumineux lorsqu'il se déplace, en sont des exemples. Ici nous utiliserons une procédure d'imagerie pour l'enregistrement de l'activité locomotrice des mouches domestiques. Ce système a déjà été mentionné dans la première partie de ce livre (section 2.1). Le programme détermine la position de l'animal dans la cage. S'il n'a pas changé après

¹un substitut de l'agar à partir de graines de plantain indien

²pour empêcher les mouches d'être collées par l'eau

un certain intervalle, il est considéré comme inactif pendant ce temps. Ceci est répété par exemple toutes les 4 minutes, et poursuivi pendant de nombreux jours. Les résultats peuvent être affichés à l'écran comme un «actogramme» et observés pendant l'enregistrement. En plus, les données sont stockées dans un fichiers pour une analyse ultérieure.

Pour l'enregistrement de l'activité locomotrice de mouches de type *Drosophila*, nous utilisons le système décrit dans la première partie du livre (paragraphe 2.2).

8.1.3.1 Montage et démarrage du système d'enregistrement

Avec l'activité locomotrice des mouches domestiques comme exemple, le montage du système d'enregistrement va être décrit (figure 8.6).

Un trou (5mm de diamètre) est percé dans le fond d'une boîte de Pétri de 10 cm de diamètre, à travers lequel une mouche, tête la première, peut être transférée dans la boîte. Une mèche faite d'une bande de torchon est insérée dans le trou de façon qu'elle aspire l'eau d'un récipient et permette à la mouche de boire. Un morceau de sucre est fixé avec de la plasticine à la boîte de Pétri et sert de nourriture. Soit de nombreuses cages de ce type sont placées sur une plaque de verre dépoli au dessus d'une lumière rouge homogène, soit la lumière rouge³ arrive de côté comme indiqué sur la figure 8.5. L'ensemble du système est placé dans la boîte à air conditionné (page 124).

La caméra vidéo est montée au dessus de la boîte à air conditionné et surveille les boîtes avec les mouches. Un câble connecte la caméra à la carte d'acquisition, qui est

³tube fluorescent rouge avec une feuille rouge Cinemoid n°6, rouge primaire

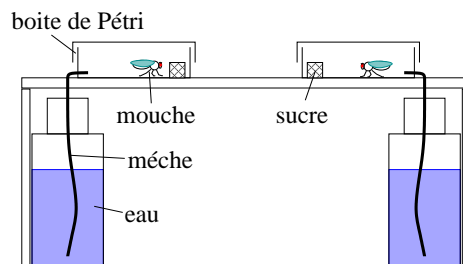


FIG. 8.5: Boîte de Pétri pour l'hébergement des mouches. Une mèche pour l'alimentation en eau et du sucre comme nourriture

insérée dans un connecteur de l'ordinateur. Pour des détails, voir (Engelmann (30), Engelmann (32)).

Pour l'intervalle de temps entre chaque image élémentaire (temps d'échantillonnage), nous pouvons choisir par exemple 4 minutes, pour le temps total d'enregistrement 7 jours.

8.1.3.2 Analyse

Avec un programme d'analyse décrit dans la partie 1, les données d'activité obtenues avec le montage sont affichées comme un actogramme (figure 8.2) et la longueur de période peut être déterminée (page 45 et voisins).

8.1.4 Exemples et propositions d'expériences

Des expérience pour étudier les rythmes d'activité locomotrice des mouches domestiques, des drosophiles et des hamsters dorés sont proposés dans ce qui suit.

8.1.4.1 Rythme d'activité des mouches domestiques en conditions constantes

Des mouches domestiques sont gardées individuellement dans des cycles lumière-

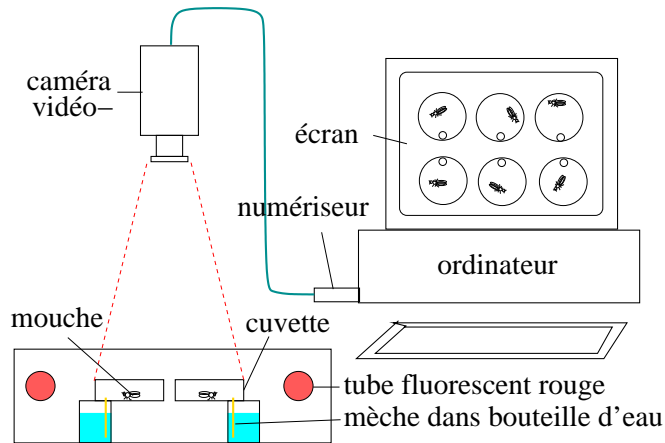


FIG. 8.4: Système d'enregistrement pour l'activité locomotrice d'insectes utilisant une caméra vidéo, un numériseur et un ordinateur. Des boîtes de Pétri avec des mouches sont placées dans une boîte à air conditionné. Illumination latérale par lumière rouge

obscurité de 12 :12h pendant 7 à 10 jours dans des récipients décrits précédemment. Elles sont alors enregistrées pendant 7 à 10 jours en lumière rouge de sécurité. Un changement entre activité et repos est encore trouvé dans ces conditions constantes. Toutefois, la longueur de période n'est plus 24 heures comme c'était le cas dans les cycles lumière-obscurité de 12 :12 heures, mais quelque chose d'un peu plus long ou un peu plus court (figure 8.2, Helfrich et al. (51)).

Une expérience supplémentaire serait la démonstration de la compensation en température de ce rythme de parcours libre. Indépendante de la température (constante) environnementale (entre 18 et 35°C), la longueur de période est pratiquement la même.

8.1.4.2 Rythme d'activité locomotrice de mutants de *Drosophila melanogaster*

Un certain nombre de mutants de *Drosophila melanogaster* est disponible avec différentes longueurs de période. Les mieux

étudiés sont les mutants *per*. Cette mutation affecte le rythme d'éclosion et le rythme d'activité locomotrice. *per^s* a un plus court, *per^l* a un plus long, et *per⁰* n'a pas de rythme. Comme expérience, il est proposé de comparer la longueur de période de ces mutants avec celle d'un type sauvage. Parce que les *Drosophiles* sont plus petites que les mouches domestiques, le système d'imagerie pourrait poser des problèmes. Plus convenable est le système d'enregistrement de rayons lumineux qui est spécialement développé pour cela. Il a déjà été décrit dans la première partie du livre. Les cages d'enregistrement sont aussi différentes. Nous utilisons des cuvettes plastiques comme celles des spectrophotomètres. La figure 8.6 montre la construction d'une unité d'enregistrement pour des mouches. Les mouches sont transférées individuellement dans des cuvettes contenant un petit morceau de sucre et une mèche pour l'alimentation en eau. Elles sont d'abord enregistrées pendant quelques jours à un cycle lumière-obscurité 12 :12 heures à température constante (par

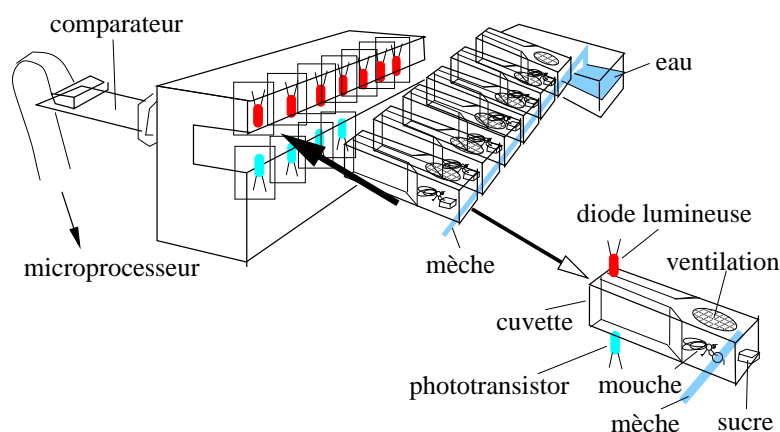


FIG. 8.6: Enregistrement de l'activité de *Drosophiles* dans des cuvettes, avec un rayon de lumière infrarouge et système informatique

exemple 22°C). Après quoi l'enregistrement de l'activité est poursuivi sous une lumière rouge faible. Le motif d'activité et la longueur de période des individus sont déterminés et la valeur moyenne calculée.

8.1.4.3 Activité locomotrice des hamsters dorés

Des hamsters dorés mâles⁴ sont gardés individuellement dans des cages. L'eau est fournie par des biberons avec une tétine pour boire, des croquettes pour hamster servent de nourriture.⁵ Pour l'enregistrement, le système d'imagerie doit encore être utilisé. Si le hamster est reconnu pendant qu'il est au voisinage du biberon, du récipient à nourriture et de la roue d'activité, boire, manger et faire tourner la roue peuvent être détectés séparément (voir Engelmann (32)). Comme expérience, la dépendance du rythme circadien à l'intensité de la (faible!) lumière continue peut être démontrée. La longueur de période et l'ex-

pression du rythme sont déterminés pour les différentes intensités lumineuses (par exemple 0,1, 1 et 10 lux).

8.2 Rythmes de population

Nous enregistrons le rythme d'éclosion des mouches *Drosophila pseudoobscura* avec un système d'imagerie. Les rythmes sont analysés par filtrage numérique. Des propositions d'expériences avec *Drosophila* sont faites.

8.2.1 Introduction

Avec le système d'imagerie nous pouvons non seulement enregistrer l'activité des mouches, mais aussi le rythme d'éclosion des *Drosophiles*. C'est un rythme de population, qui peut être observé seulement sur un grand nombre d'animaux (Winfree (116)) : l'éclosion d'une mouche hors du puparium arrive une seule fois dans la vie de l'animal. Que cet événement est aussi contrôlé par une horloge circadienne est montré par le comportement seulement de la population : l'éclosion est répartie non uniformément le long

⁴Chez les femelles, le rythme circadien est moins bien exprimé parce qu'il est superposé au cycle sexuel.

⁵par exemple de la compagnie Altromin

du jour, mais se produit pendant une fenêtre temporelle spéciale pendant la journée. Dans un cycle lumière-obscurité 12 :12 heures, les mouches *Drosophila pseudoobscura* éclosent quelques heures après l'apparition de la période lumineuse. Dans la période sombre qui suit (ou la lumière rouge continue comme lumière physiologique de sécurité), ce rythme d'éclosion continue.

8.2.2 Les animaux, leur élevage et leur conservation

Drosophila pseudoobscura peut être obtenue à partir des départements de génétique ou des centres de stockage des Drosophiles. Ces espèces vivent dans des zones sèches de la partie sud des Etats- Unis. *Drosophila pseudoobscura* est élevée de la même façon que *Drosophila melanogaster* (paragraphe 8.1.2). Le développement prend un peu plus de temps (à 20°C 21 jours).

8.2.3 Enregistrement du rythme d'éclosion

Les pupes sont insérées individuellement dans des trous de 3 mm de diamètres dans une plaque rectangulaire de métal en utilisant une paire de pinces spéciales (figure 8.7). Un filet fin de nylon blanc sur la partie inférieure de la plaque empêche les pupes de tomber à travers. Une diapositive noircie (50*50 mm) est mise au dessus de la plaque de métal⁶. Laisser partir les substances toxiques de la suie en attendant une nuit.

Au dessous de la plaque métallique est une lumière de sécurité rouge⁷. Dès que

⁶noircir avec une bougie. Les bougies bon marché font plus de suie, et sont à préférer dans ce cas.

⁷Philips TL20W/15 avec trois couches de feuille rouge Cinemoid n°6 et une couche de feuille jaune n°5a.

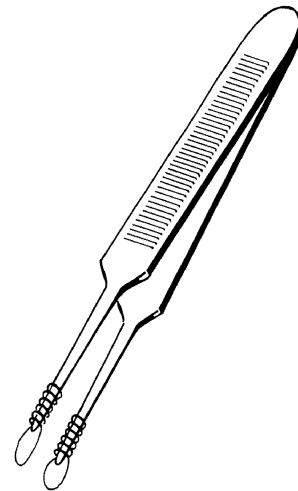


FIG. 8.7: Pinces, dont les extrémités sont entourées de fils. Elles facilitent le maniement des pupes de drosophiles

les mouches éclosent du puparium, elles essaient de se libérer. Ce faisant, elles grattent la suie sur le haut du trou. Elles meurent rapidement et se dessèchent. La lumière rouge peut maintenant passer à travers le trou (figure 8.9). Une caméra vidéo est montée au dessus de la boîte à air conditionné. L'objectif est inséré dans un trou et voit les plaques de métal avec les pupes dans la boîte par dessus la lumière rouge (figure 8.8). L'accroissement des points brillants correspond au déroulement de l'éclosion.

Le nombre de trous illuminés (mouches écloses) est enregistré chaque heure avec le système avec le système d'imagerie décrit auparavant. Les données sont stockées sur l'ordinateur (figure 8.10). Si nous enregistrons 3*3 = 9 plaques de métal (avec 10*10 = 100 trous contenant des pupes), nous obtenons pour 9 groupes de 100 mouches chacun le déroulement de l'éclosion en courbes en escalier. Elles peuvent être figurées comme des diagrammes à l'écran pen-

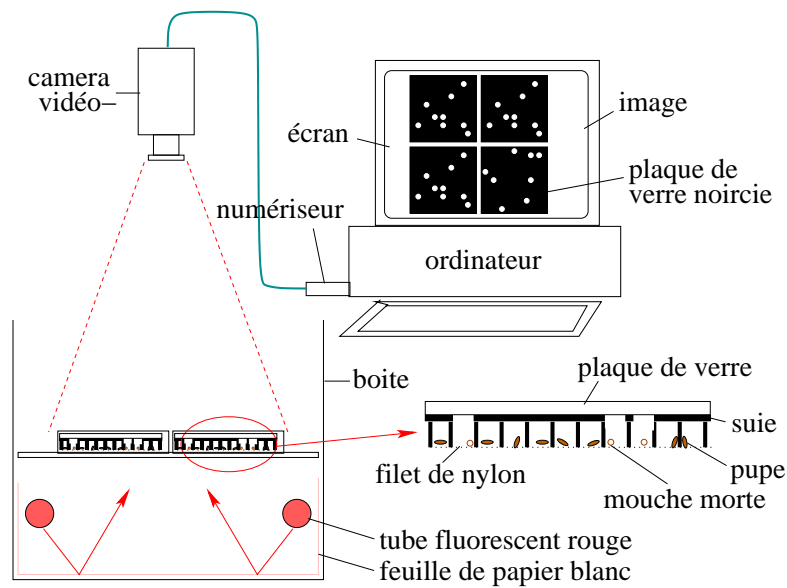


FIG. 8.8: *Système pour l'enregistrement de l'éclosion des drosophiles hors du puparium, avec une caméra vidéo, une carte d'acquisition et un ordinateur, en utilisant la méthode de la suie. La lumière de deux tubes fluorescents rouges est reflétée par une feuille de papier blanc vers le support des pupes, comme montré en détail en bas à droite. Une plaque de métal avec 10*10 trous, chacun contenant une pupa. Un filet de nylon blanc à mailles fines garde les pupes en place. Les mouches écloses effacent la suie de la plaque de verre au dessus. La lumière rouge peut traverser ces trous et est vue par la caméra (voir écran du moniteur et figure 8.9). Les données sont stockées et tracées en fonction du temps (voir figure 8.10)*

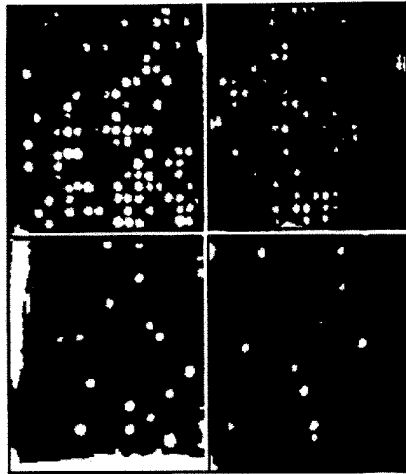


FIG. 8.9: *Méthode d'enregistrement par la suie pour le rythme d'éclosion de Drosophila pseudoobscura à partir du puparium. Les pupes sont placées individuellement dans 100 trous de plaques de métal, comme décrit dans le texte, et une plaque de verre noircie mise par dessus. Pendant l'éclosion, les mouches enlèvent la suie en grattant, et la lumière passe alors à travers ces points, et est enregistrée par la caméra vidéo*

dant l'enregistrement.

Le montage du système est décrit dans la première partie du livre et dans un manuel (Engelmann and Schuster (37)).

8.3 Rythmes circadiens chez les humains

8.3.1 Introduction

En moyenne, nous dormons environ 8 h par jour et sommes éveillés pendant 16 h. Cette alternance d'activité et de repos est causée par un oscillateur qui fonctionne même en absence d'un métronome externe comme des cycles lumière-obscurité ou des contacts sociaux (Aschoff (7), Aschoff (5), Schulz and Lund (98)).

Les humains restant dans des unités bien isolés ou des bunkers (Wever (111), Moore-Ede et al. (81)) ou dans des caves (Siffre (101)) continuent encore à aller au lit et à se réveiller sur une base presque journalière, donc en expérimentant une nuit subjective et un jour subjectif. Parallèles à ces cycles veille-sommeil, des rythmes dans les profils de température corporelle, émission d'urine, concentration des ions dans l'urine, vigilance corporelle et psychologique sont trouvées (Aschoff (5), Aschoff (7)). Toutefois, la longueur de période de ces rythmes, comme par exemple entre deux maximums successifs n'est plus exactement 24 h comme dans les conditions normales jour-nuit. Elle est typiquement 25 h ou légèrement plus. Ce «rythme de parcours libre» de 25 h s'exprime chez les bébés nouveau-nés humains sous des conditions naturelles jour-nuit, même s'il est souvent ponctué par des cycles rapides sommeil-éveil (figure 8.11). C'est seulement après les premières semaines que les bébés humains prennent le rythme de la durée

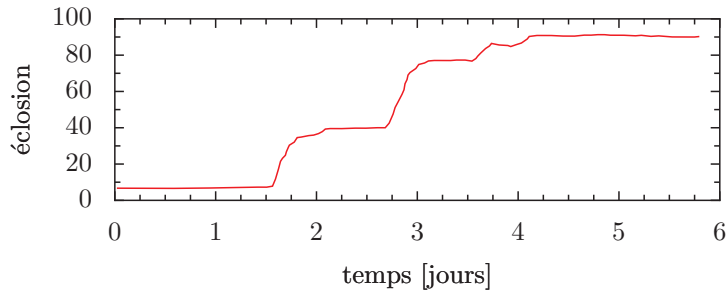


FIG. 8.10: Exemple de courbe de rythme d'écllosion de *Drosophila pseudoobscura*. Les données ont été obtenues par enregistrement à la suite et un système d'imagerie

jour-nuit de 24 heures du monde extérieur (Kleitman (66)). Dans le cours des années suivantes de la vie, les humains développent des tendances à appartenir aux «lève-tôt», «couche-tard» ou à des types indifférents (Östberg (85), Kerkhof (65)).

Nous proposons de conduire un test qui montrera à quel type de phase vous appartenez.

En outre vous pouvez enregistrer votre propre température corporelle automatiquement et déterminer les maximums et minimums de température dans chaque cycle. Nous pourrions attendre que les personnes «du matin» manifestent une température minimale plus précocement dans la nuit que les personnes du type «du soir». L'activité locomotrice peut aussi être mesurée en utilisant des appareils d'enregistrement spéciaux.

8.3.2 Matériel et méthodes

Le test est réalisé sous forme d'un questionnaire (voir page 97). Pour enregistrer la température corporelle, nous utilisons un instrument portable avec une thermosonde qui est insérée dans le rectum. La température rectale est enregistrée à un certain intervalle de temps et les données enregistrées. Les mouvements du poignet peuvent aussi être enregistrés en utilisant le même

appareil.

Le remplissage du questionnaire ne devrait pas poser de problèmes. Suivez les instructions. La table 8.1 montre l'évaluation du type de phase chronobiologique possible.

Quelques conseils méthodologiques peuvent être utiles à ce stade. Un revêtement protecteur est tiré sur la thermosonde (comme des revêtements protecteurs jetables pour thermomètres médicaux «steritemp»). La thermosonde consiste en PVC avec un câble de polyvinyl. Donc il ne faut pas utiliser de solvants organiques comme de l'alcool, de l'acétone ou autres. Les désinfectants médicaux ne devraient pas agir sur elle trop longtemps. La sonde avec son câble doit être lentement et doucement introduite dans le rectum sur environ 6 cm de long presque jusqu'à la fin du revêtement (humidifier ou utiliser de la crème). La meilleure façon pour le faire est d'être couché sur le dos, les jambes allongées. Le câble de la sonde à l'instrument ne doit pas être tendu, pour éviter au câble de se rompre. Relâcher le câble du côté de la connexion en faisant une boucle. La meilleure façon de porter l'instrument est sur la ceinture du pantalon.

La fonction et l'application de l'appareil d'enregistrement sont décrites dans le mode d'emploi du fabricant. L'appareil doit être

TAB. 8.1: *Évaluation du type de phase chronobiologique à partir des résultats du questionnaire néerlandais*

| type de phase chronobiologique | score |
|--------------------------------|---------|
| type extrême du soir | 7 à 10 |
| type du soir modéré | 11 à 14 |
| type indifférent | 15 à 21 |
| type du matin modéré | 22 à 25 |
| type extrême du matin | 26 à 31 |

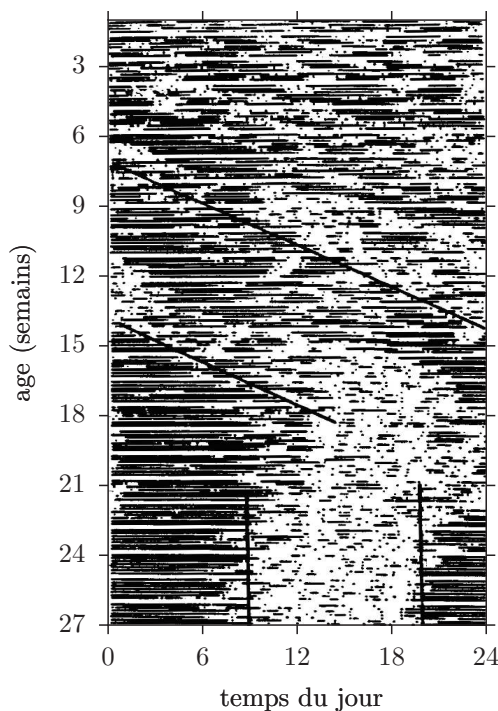


FIG. 8.11: *Périodes sommeil-éveil d'un bébé dans les premières 26 semaines de vie (selon Kleitman (66), modifié). Dans les 16 premières semaines, les périodes de sommeil (-) sont caractérisées par de fréquents réveils. Un "parcours libre" d'environ 24,5 heures peut être vu (indiqué par la droite dans la partie supérieure de la figure). A partir de la 16e semaine, l'enfant est synchronisé avec le jour de 24 heures. L'activité est alors surtout restreinte au jour, le sommeil à la nuit, les parents se détendent*

équipé d'un ensemble neuf de piles. Les données sont transférées via une interface vers le PC et affichées comme une fonction du temps sur l'écran en utilisant un logiciel spécial fourni par le fabricant.

Un cahier de notes doit être utilisable pour noter l'heure du lever, les heures de repas, la nature et la durée des activités pendant la journée, les événements spéciaux, l'heure du coucher, le temps d'endormissement et d'éveil.

8.3.3 Proposition d'expérimentation

Essayez de découvrir s'il y a une corrélation entre l'heure de température minimale et la classification du type «matin» ou «soir» (qui est obtenu par le questionnaire). Ceci signifierait bien sûr que votre propre expérience et vos propres données sont seulement une brique parmi d'autres, et qu'une série d'expériences doit être réalisée sur de nombreuses personnes, jusqu'à ce qu'une réponse claire et nette puisse être trouvée. Pour cette raison même il est important de tenir une description détaillée des procédures et des notations qui soit intelligible aussi par les autres et d'ajouter vos résultats à ceux qui ont été collectés par des chercheurs précédents. Ceci explique pourquoi la stratégie expérimentale a été expliquée davantage que pour d'autres expériences.

8.3.4 Planification et exécution de l'expérience

8.3.4.1 Répondre au questionnaire

Après avoir répondu à toutes les questions, il faut ajouter la somme des scores des questions individuelles. Le type de phase chronobiologique peut être obtenu à partir de la table 8.1. Ajouter les données importantes comme l'âge, le sexe, la profession, le temps de travail, la structure de la journée.

8.3.4.2 Enregistrer la température rectale et l'activité

Utilisez le mode d'emploi livré avec les appareils, et commencez l'enregistrement. Enregistrer la température rectale et l'activité comme décrit pendant au moins une semaine de façon continue. Il est important de noter l'heure exacte de l'éveil, du lever, des repas, des activités physiques, des boissons et leur nature (spécialement alcool, café, thé, cacao), de s'asseoir, de se mettre debout, des mouvements, de s'allonger, d'aller au lit, etc. Il est recommandé de faire des notes de façon élaborée, qui pourront être nécessaires plus tard pour interpréter les données enregistrées et leur parcours temporel.

8.3.4.3 Analyse des données

Les résultats peuvent être présentés graphiquement après que les données aient été entrées dans l'ordinateur. Avec un programme spécial, la température corporelle et l'activité peuvent être affichées sur l'écran de contrôle et imprimées par une imprimante. Les données peuvent être analysées par des programmes d'analyse de séries temporelles.

Un exemple de telle courbe de température et d'activité est donnée par la figure 8.12. Une estimation grossière de la longueur de période peut être faite à partir du graphique.

Plus précise est, toutefois, l'évaluation par une procédure d'analyse de série temporelle. Elles sont décrites au page 45. Pour transférer les données dans tel ou tel programme, elles doivent être transformées dans une forme convenable.

Avec une méthode de moyenne du signal, un «jour moyen» peut être obtenu (figure 8.13), à partir duquel la température minimale peut être obtenue. Ces valeurs et l'activité minimale sont entrées dans la table 8.2 et dans l'affichage graphique (figure 8.14).

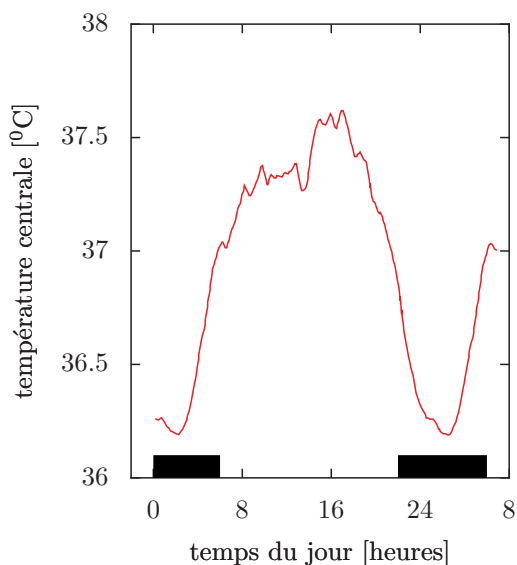


FIG. 8.13: Température rectale d'une personne. Les bandes sombres au-dessus de l'axe du temps représentent les périodes de sommeil, le temps entre elles est le temps d'éveil

8.3.4.4 Statistiques

Quand suffisamment de données sont disponibles (à partir d'autres personnes), une analyse de corrélation peut être entreprise. Pour ceci, entrez le score du type de phase et l'heure à laquelle la température minimale est trouvée. Le coefficient de corrélation r^2 est calculé⁸. De façon similaire, r^2 est 1 calculé pour une corrélation possible entre l'activité minimale et le score de type de phase. Au cas où les points de données ne dépendent pas linéairement du type de phase, d'autres sortes d'ajustement de données doivent être considérées.

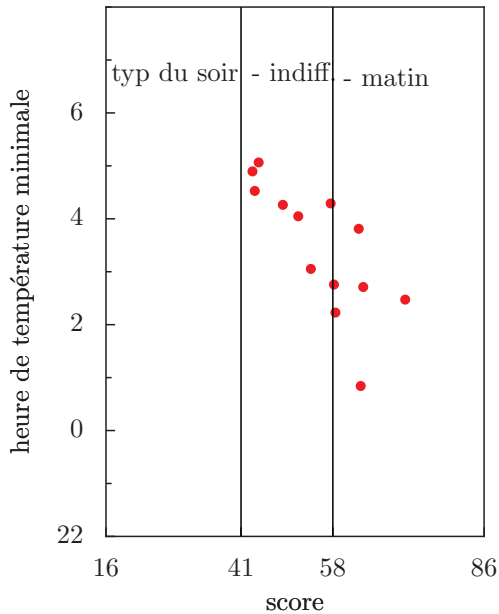


FIG. 8.14: *Dépendance de l'heure de température minimale nocturne (ordonnées) au type de phase chronobiologique (soir, indifférent, matin). Le score 16 représente le type extrême du soir, le score 86 un type extrême du matin*

8.3.4.5 Interprétation

Quand les données d'au moins 15 personnes sont disponibles, les résultats peuvent être interprétés. Il est possible qu'il n'y ait pas de corrélation entre les types de phase chronobiologiques et les minimums de température et d'activité. Il se peut que des incohérences apparaissent dans les données pour certaines personnes. Il serait intéressant de chercher des traits de personnalité et d'autres facteurs qui rendent compte de ces écarts. Dans de tels cas, il serait mieux de corrélérer seulement les cas nets et d'essayer de trouver des critères simples qui caractériseraient l'autre «type».

8.3.4.6 Compte-rendu

Faites le rapport des résultats et utilisez aussi les résultats d'autres personnes pour répondre à la question initiale (« Les

⁸NdT : en toute rigueur mathématique, r^2 représente le coefficient de détermination, qui peut varier entre 0 et 1, qui donne la proportion de la variance de y pouvant être expliquée par la liaison de y avec x (dans un modèle linéaire). Le coefficient de corrélation est r, qui peut varier entre -1 et +1.

types de phases chronobiologiques peuvent-ils être corrélés avec la température et/ou l'activité minimale? » (page 29, Kerkhof (65)).

8.3.5 Portée, perspectives et applications pratiques

L'expérience réalisée était supposée répondre à la question si les types de phase chronobiologiques, comme indiqué dans le questionnaire, étaient vraiment reliés aux minimums de température et/ou d'activité.

Dans le cas de types de phases du soir, on peut attendre des minimums plus tard dans la nuit subjective et dans les types du matin, des minimums plus précoces. Ces résultats sont importants dans le contexte de travail décalé parce qu'il s'avère que les personnes de type matinal marqué sont inaptes au travail décalé de nuit (Akerstedt (1), Döhre (28), Knauth and Rutenfranz (68)).

D'autres applications pratiques de ces conclusions peuvent émerger. Il y a des indications que les types de phase chronobiologiques peuvent dans certains cas apparaître comme une fonction de l'âge et que des fluctuations sont trouvées durant l'âge où les enfants vont à l'école. Malheureusement notre société ne fait guère attention à ces phénomènes. En fait beaucoup d'accidents impliquant des enfants d'âge scolaire pourraient être évités en ajustant le temps scolaire aux traits de comportement chronobiologique des enfants. Evidemment la vigilance et les compétences de performance des enfants sont aussi très fortement corrélés aux types de phase chronobiologiques. Ceci peut être démontré facilement par des expériences. Un grand ensemble de possibilités expérimentales se trouve dans ce domaine de la chronobiologie. Quelqu'un a remarqué que davantage de mariages sont rompus à cause d'incompatibilité de phase

chronobiologique des partenaires que pour d'autres raisons. Faites attention!

8.3.6 Suggestions pour des expériences indépendantes

A côté de la température corporelle et de l'activité matérielle, un beaucoup d'autres processus physiologiques montrent une rythmicité circadienne distincte chez les humains. Ceux qui souhaitent enquêter sur eux sont renvoyés à Koukkari et al. (70). Même la température corporelle et l'activité peuvent être utilisées pour répondre à une série d'autres questions, comme par exemple :

- Est-ce que les drogues et stimulants (tabac, alcool, méthylxanthines comme la caféine et la théophylline) influencent les rythmes circadiens?
- Les changements dans les profils circadiens de courbe de température sont-ils changés pendant le cycle menstruel?
- Le rythme circadien est-il influencé par les conditions d'éclairage?
- Le rythme d'activité montre-t-il des changements en relation avec l'âge, par exemple pour les enfants scolarisés. Le rythme scolaire est-il par exemple approprié à l'état physiologique des enfants?

8.3.7 Questionnaire pour le type de phase chronobiologique

Cette liste consiste en des questions reliées à votre activité et sensation d'être éveillé le matin et le soir. En répondant aux questions 1 à 4 vous devez supposer que vous avez à travailler pendant 8 heures pendant la journée au temps que vous aurez choisi. Répondez honnêtement à toutes les questions. Marquez seulement une réponse pour chaque question.

Quelle difficulté serait pour vous si vous deviez aller au lit chaque jour à une heure du matin ?

- 4 Très difficile, je serais terriblement fatigué pendant longtemps
- 3 Assez difficile, je serais fatigué pendant un certain temps
- 2 Pas difficile, je me sentrais un petit peu fatigué
- 1 Pas de difficulté, pas de problème

Quelle difficulté serait pour vous si vous aviez à vous lever le matin chaque jour à 6 heures du matin ?

- 1 Très difficile, je serais terriblement fatigué
- 2 Assez difficile, je me sentrais fatigué
- 3 Pas difficile, un peu désagréable, pas de gros problème
- 4 Pas de difficulté, pas de problème

Imaginez que vous décidez de participer à un entraînement de mise en forme. Votre ami(e) propose une heure d'entraînement deux fois par semaine. Pour lui/elle, le meilleur moment de la matinée serait de 7 h à 8 h du matin. Comment cela vous irait-il ?

- 4 Cet horaire serait optimal
- 3 Cela pourrait aller
- 2 J'aurais des difficultés, je préférerais plus tard
- 1 Ce serait trop dur pour moi

Imaginez que vous décidez de participer à un entraînement de mise en forme. Votre ami(e) propose une heure d'entraînement deux fois par semaine. Pour lui/elle, le meilleur moment du soir serait de 23 h à minuit. Comment cela vous irait-il ?

- 4 Cet horaire serait optimal
- 3 Cela pourrait aller
- 2 J'aurais des difficultés, je préférerais plus tôt
- 1 Ce serait trop dur pour moi

Soulignez à quel heure vous allez normalement au lit

| | | | | | | | |
|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 20 :00 | 21 :00 | 22 :00 | 23 :00 | 24 :00 | 01 :00 | 02 :00 | 03 :00 |
|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|

Exemple :

| | | | | | | | |
|--------|--------|--------|---------------|--------|--------|--------|--------|
| 20 :00 | 21 :00 | 22 :00 | <u>23 :00</u> | 24 :00 | 01 :00 | 02 :00 | 03 :00 |
|--------|--------|--------|---------------|--------|--------|--------|--------|

Soulignez à quelle heure vous sortez normalement du lit

| | | | | | | | |
|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 05 :00 | 06 :00 | 07 :00 | 08 :00 | 09 :00 | 10 :00 | 11 :00 | 12 :00 |
|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|

Êtes-vous une personne active du matin ou du soir ?

8 Rythmes circadiens chez les animaux

- 5 extrêmement active le matin
- 4 assez active le matin
- 3 ni l'un ni l'autre
- 2 assez active le soir
- 1 extrêmement active le soir

L'évaluation du questionnaire est à la table [8.1](#)

9 Signification du rythme circadien : le photopériodisme

Vue d'ensemble :

*Un assez grand nombre d'organismes utilisent la longueur du jour pour leurs réactions photopériodiques. De cette façon, ils sont capables de s'adapter aux changements des conditions environnementales durant l'année. Des expériences sur les réactions photopériodiques de *Drosophiles* et sur l'induction florale en jours courts sont décrites.*

9.1 Introduction

Les organismes vivant dans les latitudes tempérées ou élevées de la Terre doivent s'adapter aux changements saisonniers de l'environnement. Ils utilisent surtout la longueur du jour comme indicateur le plus fiable du temps sur l'année. Les jours plus courts en automne signalent que l'hiver est en train d'arriver et avec lui des conditions de vie défavorables. A ce moment de l'année, les organismes ont encore assez de temps pour s'y préparer par des changements comportementaux (par exemple les larves s'enfoncent dans le sol) ou métaboliques (les insectes par exemples protègent leur corps contre le gel).

Il y a de nombreux exemples de réactions photopériodiques. Chez les plantes, la longueur du jour détermine souvent la formation des fleurs. Aux latitudes tempérées ou hautes, cela intervient d'habitude en jours longs (comme la montée des salades). Mais il y a aussi des plantes de jours courts, chez

lesquelles la floraison est induite par des jours courts. L'une d'elles est la Crassulacée *Kalanchoe blossfeldiana*, des zones arides de Madagascar.

De nombreux insectes survivent aux conditions défavorables dans un état de diapause. La diapause est dans la plupart des cas induite photopériodiquement.

Chez les Mammifères, la couleur du pelage peut être contrôlée photopériodiquement. Le hamster de Sibérie est blanc en hiver et brun en été. Un autre exemple : la saison du rut est induite par certaines longueurs de jours. Pour celui-ci et d'autres exemples, voir Aschoff (6).

Des réactions photopériodiques sont importantes en pratique dans l'agriculture (les poules par exemple pondent des oeufs seulement en jours longs. En utilisant un éclairage supplémentaire pendant la nuit, la ponte est maintenue aussi en hiver). De plus, en horticulture, le traitement photopériodique est utilisé pour induire la floraison à certaines dates de l'année, quand ces plantes d'habitude ne fleurissent pas.

9.2 Expériences sur la formation des fleurs de *Pharbitis*

Un certain nombre de plantes peuvent être induite à fleurir par des jours courts. L'ipomée *Pharbitis nil* est un exemple. Dans la variété «violett», un seul jour court est suffisant pour induire la réaction photopériodique. En outre, cette plante peut être

9 Signification du rythme circadien : le photopériodisme

induite dès le stade plantule. Cela prend seulement quelques jours jusqu'à ce que la réaction photopériodique soit visible à la loupe binoculaire. Cela permet de réaliser des expériences de faible durée.

9.2.1 Culture des plantes

Les semences peuvent être achetées auprès de Maruthane Trading Company à Tokyo (Japon). Elles peuvent être gardées au congélateur pendant quelques années.

Les semences sont traitées à l'acide sulfurique concentré (45 minutes), l'acide éliminé en le versant (dans beaucoup d'eau, attention, jamais un peu d'eau dans l'acide concentré, danger d'éclaboussures!) et beaucoup d'eau du robinet ajoutée aux semences. Elles sont chauffées pendant un temps court, ce qui synchronise la germination. Après 12 heures de trempage sous l'eau courante du robinet (avec un filet au dessus des semences pour éviter que celles-ci soient emportées par le courant), plantez les semences à 15 mm de profondeur dans du terreau de jardin dans des pots et faites germer en lumière continue.

9.2.2 Détermination de la période sombre critique

Après le dépliement des cotylédons, les plantes peuvent être induites photopériodiquement. Une seule période sombre est suffisante pour la variété «violett». Ensuite, les plantes sont de nouveau transférées en éclairage permanent. Faites varier la longueur de la période sombre par groupe de 10 plantes entre 6 et 20 heures.

Déjà une semaine après le traitement d'obscurité, la condition des bourgeons peut être déterminée sous la loupe binoculaire. Les boutons floraux ont deux longues bractées et un apex large, alors que les

bourgeons végétatifs possèdent un apex pointu (figure 9.1).

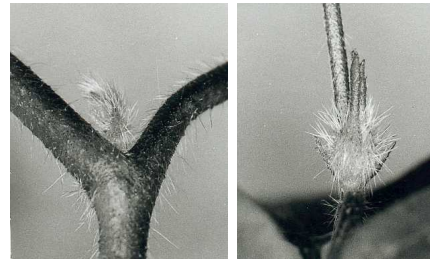


FIG. 9.1: À gauche : bourgeon végétatif; à droite : bourgeon floral de *Pharbitis nil*

Déterminez le nombre moyen de fleurs par plante dans chaque groupe. Tracez les résultats en fonction de la longueur de la période sombre. La période sombre critique est la longueur où les plantes montrent 50% du maximum d'induction des fleurs (figure 9.2).

9.2.3 Est-ce que la période sombre critique dépend de la température ?

Les expériences peuvent être réalisées à une autre température environnementale pour tester si la période sombre critique est influencée par elle. Souvenez-vous que les rythmes circadiens sont compensés en températures dans leur longueur de période. Selon Bünning (18) la mesure de la longueur du jour dans les réactions photopériodiques se produit à l'aide de l'horloge circadienne. En conséquence, la longueur de jour critique devrait être indépendante de la température environnementale.

9.3 Photopériodisme chez *Drosophila littoralis*

Chez de nombreux insectes, les étapes du développement sont contrôlées photopé-

9.3 Photopériodisme chez *Drosophila littoralis*

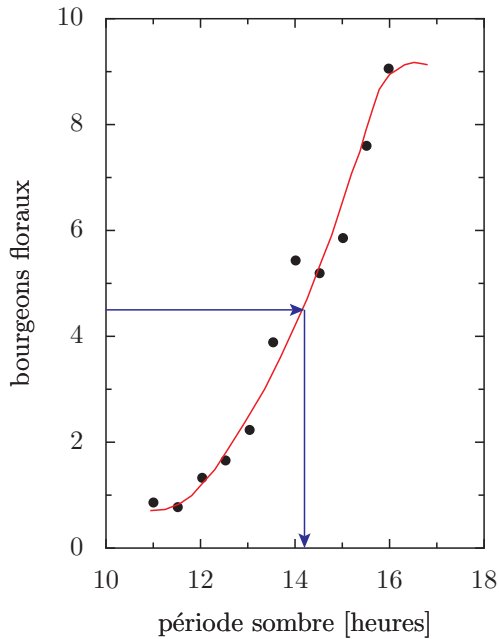


FIG. 9.2: Induction florale en fonction de la longueur de la période sombre chez *Pharbitis nil*. Ordonnées : nombre moyen de fleurs par plante (10 plantes par valeur); abscisses : longueur de la période sombre en heures

riodiquement. Prenez le développement des ovaires de la femelle de *Drosophila littoralis* comme exemple. Il est bloqué en jours courts. Les cultures sont conservées au département de génétique, SF 90570 Oula (Finlande). Il y a de nombreuses races, dont les longueurs de jour critiques varient. La souche 1008 provenant du Tessin n'a pas de diapause («Ticino»), la souche 1036 a une longueur de jour critique de 20 heures («Oulu 1A»), im-3 («Kutaissi»), et 1052 («Batumi») de 12 heures. La longueur de jour auquel leur développement ovarien est stoppé est d'autant plus courte qu'elles sont trouvées loin vers le sud.

9.3.1 Élevage

Faites l'élevage dans des bouteilles de 250 mL. Pour que la ponte survienne, les mouches doivent être au moins âgées de 2 semaines. Faites partir les larves avec de l'eau, transportez les en petites quantité dans des pots qui ont été maintenus humides et fournis en levure. Utilisez des bouchons de coton ou de cellulose. Pour la recette de nourriture, voyez Lumme (1978). La Nipagin peut éviter la croissance des moisissures. A 19 ou 20°C, le développement entre la ponte et l'éclosion prend 3 semaines. L'éclosion est éparpillée sur une semaine. Changez la nourriture tous les quatre jours et utilisez environ 100 mouches par pot. Transférez les mouches avec un aspirateur (voir figure 9.3).

Les adultes sont sensibles à la photopériode (Lumme (72), Saunders (96)). Après l'éclosion, tous les deux jours, les mouches sont collectées et transférées vers différentes photopériodes à 16°C. Par exemple 6, 9, 12, 13,5, 15, 16,5, 18, 21 h de lumière par jour. La meilleure méthode est d'utiliser des boîtes à égalité de lumière en lumière continue. Elles sont fermées

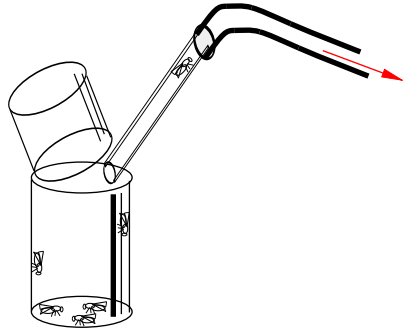


FIG. 9.3: *Aspirateur pour le transfert des drosophiles*

par des couvercles pendant les périodes sombres. L'ouverture et la fermeture des couvercles peuvent être aussi automatiquement contrôlées par un moteur via une minuterie électrique.

Après 2 ou 3 semaines, les femelles sont contrôlées pour le développement des oeufs (les mâles sont facilement reconnaissables par leurs testicules rouges). Séparez l'abdomen avec deux épingles pointues, et contrôlez au grossissement $\times 25$ les ovocytes dans une goutte d'eau. Les ovaires développés sont beaucoup plus gros. Cela prend environ 15 minutes de contrôler 100 mouches.

Pour chaque enregistrement, environ 200 mouches de chaque culture sont nécessaires. Entrez les résultats dans un tableau et tracez graphiquement les valeurs (% de diapause en fonction de la longueur de la période lumineuse).

Troisième partie

Les rythmes dans l'enseignement

Introduction

Cette partie du livre est quelque peu une ébauche et devra être révisée dans le futur. Je la considère importante, parce que le développement du domaine des rythmes biologiques dépend des jeunes gens qui viennent en contact avec lui, et de l'intérêt du public. Dans le premier chapitre de cette partie, des livres sont listés et commentés pour initier le profane intéressé dans ce domaine. Des propositions sont faites pour des projets en formation pour adultes, et du matériel d'enseignement est mentionné.

Dans le chapitre suivant, des projets pour des écoles sont décrits à deux niveaux. Le niveau inférieur vise les élèves et étudiants qui veulent être initiés dans ce domaine et l'étayer par des observations, des expériences simples et de la modélisation. Au niveau avancé, des projets plus élaborés sont introduits et l'accent est mis sur la planification personnelle et l'exécution des expériences. Dans ce chapitre, des références sont fréquemment faites aux méthodes décrites dans la partie 1 et aux exemples donnés dans la partie 2.

Un troisième chapitre est concerné par l'enseignement de ce domaine au niveau universitaire, où j'ai une plus grande expérience personnelle. Des sujets d'exposé, des propositions et des styles de séminaires sont brièvement mentionnés.

Dans le dernier chapitre, des considérations didactiques seront discutées.

En outre, des instruments, des systèmes d'enregistrement, du matériel de laboratoire, des sources de matériel et des organismes qui manipulent et élèvent des unicellulaires, des plantes et des animaux qui

ont été proposés pour être utilisés dans ce livre sont décrits.

9 Signification du rythme circadien : le photopériodisme

10 La chronobiologie pour l'amateur intéressé et pour l'université populaire

Vue d'ensemble :

Il y a un grand nombre de livres qui introduisent au domaine de la chronobiologie. Quelques-uns sont listés dans la section suivante, et leur contenu est résumé. Dans une section ultérieure, les thèmes pour de petits projets sont proposés auxquels les profanes intéressés pourront s'attaquer par exemple dans le cadre d'un enseignement pour adulte. Ce chapitre se termine par des conseils pour du matériel audiovisuel.

Les livres suivants sont utiles comme introduction à la chronobiologie et leur contenu est résumé brièvement :

- Beck, S.D. : Animal Photoperiodism. Holt, Rinehart and Winston Inc. New York 1963. Le photopériodisme chez les Mammifères, les humains, les oiseaux, les insectes. Signification et relation avec les rythmes circadiens
- Brady, J. : Biological clocks. Studies in Biology No. 104. Arnold Ltd., London 1979. Rythmes quotidiens, tidaux, lunaires, et annuels. Exemples de rythmes circadiens, Sensibilité temporelle. Orientation spatiale par rapport au soleil. Photopériodisme. Mécanismes d'horloges biologiques.
- Brady, J. : Biological time-keeping. Soc. Exp. Biol. Seminar series 14, Cambridge Univ. Press 1982. Contributions de S. Daan (rythmes circadiens chez les animaux et chez les plantes), E. Naylor (rythmes tidaux et lunaires), K. Hoffmann (orientation spatiale solaire), D. Saunders, B.K. Follet et D. Vince-Prue (photopériodisme), J. Brady, J. Aschoff, M. Kluge et J.W. Jacklett (physiologie et mécanisme des rythmes circadiens des plantes, animaux et humains).
- Brown, F.A. ; Hastings, J.W. ; Palmer, J.D. : The Biological clock. Two views. Academic Press New York, London, 1970. Introduction aux rythmes biologiques et opposition entre une hypothèse de F.A. Brown (les rythmes circadiens sont causés par des rythmes exogènes) et une autre hypothèse présentée par J.W. Hastings où les rythmes circadiens sont endogènes.
- Bünning, E. : The physiological clock. Circadian rhythmicity and biochronometry. 2. edition, Springer Berlin, Heidelberg, New York 1977. Un travail classique qui survole la mesure du temps par les organismes basée sur les rythmes circadiens, les effets de facteurs externes sur les rythmes circadiens, les bases physiologiques et les modèles, la signification des rythmes pour l'orientation et le photopériodisme, les perturbations des rythmes et leurs conséquences.
- Conroy, R.T.W.L., Mills, J.N. : Human circadian rhythms. J. and A. Churchill, London 1970. Rythmes différents, sommeil-éveil, sensibilité au temps, rythmes quotidiens, aspects appliqués et cliniques.
- Engelmann, W., Klemke, W. : Bio-rhythmen. Biol. Arbeitsbücher 34.

- Quelle und Meyer 1983. Instructions pour l'expérimentation sur les rythmes chez les unicellulaires, champignons, insectes et vertébrés, avec des références aux méthodes.
- Gwinner, E. : *Circannual rhythms*. Springer Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo 1986. Exemples de rythmes annuels d'organismes, leurs propriétés et les influences de facteurs externes. Mécanismes et signification.
 - Haupt, W. : *Bewegungsphysiologie der Pflanzen*. Thieme Verlag Stuttgart 1977. Dans le 14e chapitre, les circunutations et les mouvements circadiens sont décrits
 - Held, M., Geissler, K.A. : *Ökologie der Zeit*. S. Hirzel Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft Stuttgart 1993. Contributions intéressantes par Roenneberg (le temps comme espace vital), Zulley (sommeil et éveil), Lemmer (Rythmes circadiens et médecine)
 - Hildebrandt, G. : *Biologische Rhythmen und Arbeit*. Bausteine zur Chronobiologie und Chronohygiene der Arbeitsgestaltung. Springer Verlag, Wien, New York 1975. Signification de la chronobiologie pour les humains au travail, au repos, et pendant le sommeil, dans le travail décalé et les vols à travers les fuseaux horaires. Types matinaux et vespéraux chez les humains
 - Hildebrandt, G., Moser, M., Lehofer, M. : *Chronobiologie und Chronomedizin*. Hippokrates Verlag Stuttgart 1998. Après une introduction dans le champ de la chronobiologie, la connexion entre les rythmes biologiques et la médecine est discutée, des méthodes décrites et des résultats d'études chez les humains présentés.
 - Hobson, J.A. : *Gehirnaktivität im Ruhezustand*. Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft Heidelberg 1990. Le sommeil et la physiologie du sommeil.
 - Lofts, B. : *Animal Photoperiodism*. Arnold Publ. London 1970. Courte vue d'ensemble du photopériodisme chez les mammifères, oiseaux, vertébrés inférieurs et invertébrés. Mécanismes.
 - Moore-Ede et al. : *The clocks that time us*. Harvard Univ. Press 1971. Caractéristiques des rythmes circadiens, organisation du système circadien et ses bases neuronales. Contrôle circadien des systèmes physiologiques (cycle sommeil-éveil, nourriture, boisson, régulation de température, système endocrine, activité rénale, reproduction). Structure du système circadien humain, aspects médicaux des rythmes circadiens.
 - Palmer, J.D. : *An introduction to biological rhythms*. Acad. Press New York, San Francisco, London 1976. Introduction aux rythmes biologiques avec des exemples tirés des plantes, animaux et humains, rythmes tidaux, orientation et photopériodisme
 - Palmer, J.D. : *Biological clocks in marine organisms : The control of physiological and behavioral tidal rhythms*. J. Wiley and sons. New York, London, Sydney, Toronto, 1974. Rythmes d'activité, rythmes de migrations verticales, changements de couleur, rythmes dans la consommation d'oxygène, rythmes dépendant de la lune.
 - Palmer, J.D. : *The biological rhythms and clocks of intertidal animals*. Oxford University Press 1995. ISBN 0-19-509435-2

- Reinberg, A., Smolenski, M.H. : Biological rhythms and medicine. Cellular, metabolic, physiopathologic, and pharmacologic aspects. Springer Berlin 1983. Articles de différents auteurs sur p. ex. chronopathologie, chronopharmacologie, chronobiologie et prise de nourriture.
- Rensing, L. : Biologische Rhythmen und Regulation. Gustav Fischer Verlag Stuttgart 1973. Rythmes de mouvements et de processus membranaires dans les cellules, les systèmes excitables, les systèmes enzymatiques et les activités de gènes. Spectre des différents rythmes. Mécanismes. Signification. Résultats et objectifs.
- Saunders, D.S. : An introduction to biological rhythms. Blackie, Glasgow, London 1977. Rythmes adaptés à l'environnement, caractère endogène, synchronisation, photorécepteurs, sensibilité temporelle et orientation céleste, photopériodisme, localisation des oscillateurs, mécanisme.
- Saunders, D.S. : Insect clocks. 3rd edition, Elsevier Boston, London, New York, Oxford, Paris, San Diego, San Francisco, Singapore, Sydney, Tokyo 2002. Rythmes circadiens d'activité et autres propriétés des insectes, leur synchronisation, physiologie et localisation anatomique, rythmes de population, photopériodisme, modèles.
- Schmidt-König, K. : Migration and homing in animals. Springer Berlin, Heidelberg, New York 1975. Orientation spatiale chez les animaux.
- Sweeney, B.M. : Rhythmic phenomena in plants. Academic Press, London, New York, 1969. Observations, termes, adaptation aux rythmes environnementaux, autres rythmes, rythmes de division cellulaire, mécanismes.
- Ward, R.R. : The living clocks. Alfred A. Knopf Inc., New York 1971. ISBN 0-394-41695-3 Introduction au domaine de la chronobiologie : compte-rendu de spécialistes éminents dans le domaine et dans leurs spécialités jusqu'à 1970
- Winfree, A.T. : The timing of biological clocks. Scientific American Library, Scientific American Books, Inc., New York 1986. Exposition intéressante de différents problèmes concernant les horloges biologiques, description topologique des oscillations et de la possibilité d'apporter des rythmes dans un état particulier, où il n'y a plus d'oscillations. Signification de ces rythmes. Illustrations spéciales en couleurs.

10.1 Sujets et proposition de projets pour le profane intéressé et pour l'enseignement pour adultes

Sujets et proposition de projets Les sujets suivants sont utiles pour de petits projets :

Mouvements des feuilles et fleurs

Un certain nombre de plantes montrent des mouvements foliaires, qui sont adaptés au rythme quotidien. Légumineuses, Oxalidacées et Maranthacées possèdent des articulations spéciales qui sont responsables du mouvement (Pfeffer (87), Satter et al. (95)). Il y a, toutefois, aussi des mouvements de feuilles chez les plantes sans articulations spéciales. Ici, des différences périodiques quotidiennes dans la croissance entre la face supérieure et la face inférieure dirigent ces mouvements.

Les fleurs peuvent s'ouvrir et se fermer de façon quotidienne. Le mouvement peut

être provoqué par des changements de turgescence dans les cellules des pétales. Des exemples sont les mouvements de pétales de *Kalanchoe* que nous avons déjà vu (paragraphe 6.2.4). Les pétales des nénuphars bougent aussi de façon circadienne. Même des bandes coupées de pétales montrent ce mouvement (Bünning (19)).

Quelques fleurs s'ouvrent à certains moments de la journée. C'est spécialement impressionnant chez *Oenothera*. Le processus d'ouverture survient en quelques minutes. Un projet intéressant est de déterminer le temps d'ouverture en fonction du temps de l'année (et par conséquent en fonction de la longueur du jour). Les premières fleurs s'ouvrent au début de juillet, les dernières en octobre ou même novembre. Est-ce que l'instant de la journée auquel elles s'ouvrent est influencé par la température, les nuages, le vent? Les fleurs de l'ipoméée *Pharbitis* s'ouvrent aussi à certaines heures.

L'ouverture des fleurs est souvent liée à la production de parfum. D'autres fleurs comme chez *Exacum* sont ouvertes en permanence, mais la senteur survient rythmiquement. On devrait aussi tester si la sensibilité du nez humain et non la senteur des fleurs change rythmiquement. Dans ce but, des substances odorantes peuvent être reniflées à différentes concentrations à différentes heures de la journée. La valeur seuil (la plus petite concentration encore reconnaissable) devrait rester constante, si la sensibilité du nez ne change pas.

Beaucoup de mouvements de pétales ou d'ouverture de fleurs ou de production d'odeur de plants sont reliées à l'attraction pour les insectes, pour assurer la pollinisation. Ceci offre aussi la possibilité d'identifier les insectes pollinisateurs.

Rythmes chez les algues : Utilisez des échantillons d'eau avec des algues de lacs, bassins, flaques et mares. Pour iso-

ler des espèces, les échantillons sont dilués considérablement, versés dans des tubes de test et fermés par un bouchon de coton. De cette façon, on peut réussir à avoir une seule cellule dans l'échantillon dilué. Après un grand nombre de divisions, on finit par avoir une population dense. Pour déterminer les algues, il faut absolument un microscope. Utilisez Ettl et al. (39) pour trouver les espèces. Il est, toutefois, plus facile d'acheter des algues à partir d'un lieu où les algues collectées sont conservées comme la collection Pringsheim d'algues à Göttingen (Schlösser (97)).

La suspension d'algues dans le tube à essai est observée toutes les 3-4 heures, et la densité enregistrée. Chez beaucoup d'algues une partie substantielle de la population colonise durant la nuit le fond, et durant la journée elles sont plus ou moins uniformément distribuées dans le milieu. La cause de ceci est dans le cas des euglènes une différence dans le battement des flagelles, et une perte des flagelles pendant la nuit. Il y a toutefois aussi des indications de migrations verticales diurnes basées sur une densité différente des cellules (Ettl et al. (39)). Ces événements peuvent être décrits par des photographies ou des films. De cette façon il est plus facile de comparer les différences de densité dans différentes parties du tube à essai.

Spécialement intéressantes sont les études sur les cyanobactéries. Ce fut seulement dans les dernières années que les rythmes quodidiens et circadiens furent décrits chez ces procaryotes (Huang et al. (56)). Ces rythmes sont visibles dans la photosynthèse, la fixation d'azote et d'hydrates de carbone. D'autres mouvements de cyanobactéries sont peut-être aussi contrôlés de façon circadienne. Les cyanobactéries montrent des mouvements verticaux dûs à des différences de densité.

Pour déterminer les cyanobactéries, voir Bittner (12)).

Ronds de sorcières chez les champignons : Dans les bois ou les prairies on peut souvent trouver des fructifications fongiques en structures d’anneau, ainsi nommées ronds de sorcières. Elles sont formées parce que le mycélium qui s’accroissait radialement à partir d’une seule spore a fructifié simultanément. Ici nous étudierons une autre sorte de rond de sorcière qui est souvent trouvé chez les moisissures. Nous utilisons un milieu d’agar fongique dans une boîte de Pétri de 10 cm de diamètre et gardons la boîte ouverte pendant un certain temps. Elles sont alors fermées et examinées quotidiennement. En germant, les spores de différentes espèces de moisissures forment des mycéliums qui s’accroissent radialement. Ils sont reconnaissables par leur motif circulaire. Quelques uns montrent un rythme journalier (testable par des marques journalières sur le front de croissance du mycélium), qui pourraient même être indépendants de la température (Lysek (1984)). La méthode est utile aussi pour vérifier l’émission de spores périodique pendant le cours de la journée. Pour déterminer les moisissures, voir Müller and Löffler (82) ou Reiss (93).

Événements rythmiques chez les insectes : Chez les sauterelles, les criquets et les blattes, des dépôts diurnes de cuticule de chitine peuvent être observés. Un animal est tué par du chloroforme et le tibia d’une patte est isolé. Il est encastré dans un morceau de moelle ou de polyuréthane et coupé transversalement avec une lame de rasoir neuve. Un motif de couches peut être vu au microscope à un grossissement d’environ 500 fois (figure 10.1)).

Il est spécialement bien reconnaissable en lumière polarisée. Utiliser une feuille de polaroïd (voir fournisseurs paragraphe 13.1.1)

devant la lampe du microscope. Le motif est provoqué par les fibres de chitine arrangées dans des directions préférentielles. Les processus qui sont reliés au développement des insectes sont souvent contrôlés de façon circadienne. Ainsi chez quelques espèces, la ponte, la mue larvaire, la pupaison ou l’éclosion des adultes à partir de la pupa interviennent seulement à certaines heures de la journée. Ceci arrive une seule fois dans la vie de l’animal. Le contrôle rythmique peut donc être étudié seulement dans une population d’animaux (voir paragraphe 8.2).

D’un autre côté, des événements rythmiques sont aussi observables chez des individus : activité de course et de vol, attraction des mâles par des phéromones (p. ex. chez les papillons) ou par des signaux lumineux (p. ex. chez les vers luisants) en sont des exemples. Dans l’œil de nombreux arthropodes on peut observer une migration de pigment de façon quotidienne ou circadienne. Ceci protège l’œil de l’exposition à une lumière trop intense (Fleissner and Fleissner (42)).

Un piège temporel : l’activité quotidienne de drosophiles peut être montrée expérimentalement en utilisant un piège temporel. Déposez un pot de verre avec une banane en fermentation dans une zone où *Drosophila* est présent. Remplacez les toutes les heures par un nouveau, fermez l’ancien et déterminez l’espèce et le nombre de mouches en utilisant une loupe binoculaire. Le nombre de mouches capturées dépend de façon caractéristique de l’heure de la journée pour différentes espèces (Markow and O’Grady (75)).

Rythmes quotidiens chez les humains : L’efficacité de nos organes des sens est modulée de façon journalière. Ceci peut être montré pour la vision, l’audition, l’odorat et le goût (Moore-Ede et al. (81)). La performance fluctue aussi pendant la jour-

née, comme on a pu le montrer. Au paragraphe 8.3, il a déjà été fait référence à la rythmicité journalière de la locomotion et de la température corporelle humaine. La phase de ces rythmes dépend du type de phase chronobiologique, c'est à dire si quelqu'un est plutôt du matin ou plutôt du soir. Utilisez le questionnaire paragraphe 8.3.7 pour déterminer votre type de phase.

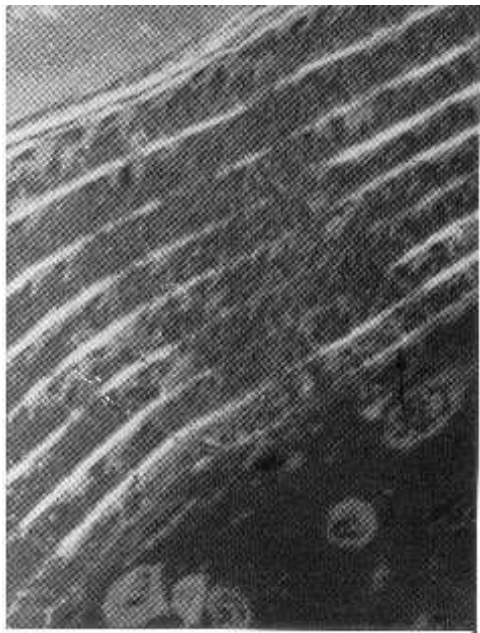


FIG. 10.1: *Dépôt rythmique de couches de chitine dans le tibia d'une blatte*

Les thèmes chronobiologiques sont aussi intéressants pour les cours d'enseignement pour adultes et y sont utilisés. Les scientifiques travaillant dans ce domaine sont habituellement de bonne volonté pour faire des rapports sur leur travail. Spécialement motivants sont les thèmes concernant les rythmes humains et leur signification, comme le travail décalé ou les vols vers l'est ou l'ouest («jetlag»). Des propositions pour des observations et des projets personnels peuvent être données comme celui du paragraphe 10.1. Des films et des références bi-

bliographiques enrichissent le programme.

Adresses de groupes travaillant dans le domaine de la chronobiologie. Pour l'Allemagne, elles peuvent être trouvées sur l'Internet à Roenneberg, Universität München, Institut für physiologische Psychologie. Aux Etats-Unis, il y a le Center of Biological Timing in Charlottesville, University of South Carolina. Les annuaires d'université ou les pages internet sur les champs de recherche des universités sont utiles. Les publications des groupes aident aussi à se familiariser avec le travail qui y est fait.

11 Enseigner la chronobiologie dans les classes supérieures

Vue d'ensemble :

Quelques livres sont mentionnés, qui en plus de ceux du dernier chapitre introduisent au domaine de la chronobiologie. Dix thèmes de chronobiologie pour les classes supérieures sont proposés.

d'ensemble des différents rythmes pour différents organismes, des unicellulaires jusqu'aux humains.

11.2 Thèmes de chronobiologie pour l'enseignement

11.1 Bibliographie introductive

Comme introduction, les livres et articles suivants sont bien adaptés :

- Brady, J. : Biological clocks. Studies in Biology No. 104. Arnold Ltd., London 1979
- Brown, F.A. ; Hastings, J.W. ; Palmer, J.D. : The Biological clock. Two views. Academic Press New York, London, 1970.
- Bünning, E. : The physiological clock. Circadian rhythmicity and biochronometry. 3. edition, Springer Berlin, Heidelberg, New York 1977.
- Palmer, J.D. : An introduction to biological rhythms. Acad. Press New York, San Francisco, London 1976
- Saunders, D.S. : An introduction to biological rhythms. Blackie, Glasgow, London 1977.
- Winfree, A.T. : The timing of biological clocks. Scientific American Library, Scientific American Books, Inc., New York 1986.

Une présentation multimédia sera construite qui vise à motiver l'étudiant dans ce domaine. Elle offrira une vue

Les thèmes à partir du domaine de la chronobiologie sont bien adaptés pour un cours supérieur. Par la suite, dix unités sont décrites avec leur contenu, le temps nécessaire pour les réaliser, et le type d'instruments nécessaires.

Première unité : Introduction : Une courte introduction dans le domaine présentée par l'enseignant ou par la bibliographie proposée. Observation du mouvement des folioles latérales de *Desmodium motorium*. Détermination de la longueur de période moyenne d'une oscillation à différentes températures environnementales avec un chronomètre ou une montre-bracelet montrant les secondes. Représentation graphique des résultats : forte dépendance à la température de ces rythmes. Comparaison des résultats avec ceux de la littérature. Q_{10} de 2 (voir glossaire). Mention du mouvement circadien de la foliole terminale. But : montrer une oscillation à court terme et la dépendance de cette période à la température. Discussion : quelle est la base physiologique de ces oscillations ? Processus chimiques ? Les processus

chimiques peuvent-ils montrer des oscillations? Equipement : chronomètre ou montre avec les secondes. Temps nécessaire : une heure.

Seconde unité : oscillations : chimiques :

Observation de réaction de Belousov-Zhabotinsky (comment la faire : voir paragraphe 5.2.2 ou par un film, paragraphe 13.1.2). Différences avec les ondes aquatiques. Démonstration de la réaction de Belousov-Zhabotinsky. Dépendance à la température. But : montrer que même des processus chimiques peuvent osciller. Discussion : les séquences de réaction sont assez bien connues. Rétroaction et amplification comme prérequis pour les oscillations (voir aussi unité 10).

Troisième unité : mouvements de repos

des plants de haricot : Dans l'unité suivante, les feuilles de haricot sont enregistrées et analysées en utilisant la méthode du kymographe ou le système vidéo décrit. Le mouvement de la course de la feuille est étudié en lumière naturelle, en cycle artificiel lumière-obscurité avec 12 heures de lumière et 12 heures d'obscurité, normal et inversé (c'est à dire sombre pendant le jour et clair pendant la nuit) et en conditions constantes. But : les processus circadiens montrent un parcours libre en conditions constantes, mais sont synchronisables à 24 heures par un cycle lumière-obscurité. Analyse de l'expérience après une semaine. Instruments : kymographe, système d'enregistrement vidéo avec imagerie (paragraphe 2.1.2), éclairage fluorescent, minuterie, boîte à air conditionné. Temps nécessaire : une heure pour démarrer l'expérience, une heure pour analyser les résultats, et une se-

maine d'enregistrement.

Quatrième unité : réalisation de bandes

dans les moisissure du pain : La réalisation de bandes de *Neurospora* est facile à démontrer ou à réaliser à cause de la méthode simple (auto-enregistrement) (Engelmann et Klemke (1983)). Une semaine plus tard, analyse des résultats par les étudiants. Détermination de la longueur de période avec une règle. But : démonstration du réglage temporel des processus reproductifs et végétatifs. Discussion : des conseils pour d'autres événements similaires (voir unité 6, contrôle de rythme semi-lunaire). Mutations frq de *Neurospora*. Instruments : tubes de croissance faits de tubes de verre de 10 mm de diamètre dont les extrémités ont été courbés vers le haut. Fil d'inoculation, expliqué dans (Engelmann et Klemke (1983)). Temps nécessaire : Une heure et demi (préparation à l'avance), une demi-heure pour l'inoculation et le marquage.

Cinquième unité : activité locomotrice

des blattes L'activité locomotrice des blattes dans un cycle lumière-obscurité et une lumière rouge faible et continue. Evaluation par les étudiants après une semaine. But : démontrer les rythmes circadiens chez les insectes. Discussion : les insectes sont de bons objets pour la localisation des centres de contrôle des rythmes. Instruments : un système d'enregistrement vidéo-ordinateur avec un programme d'imagerie. Un programme pour analyser les données. Temps nécessaire : montage du système d'enregistrement et mise des animaux dans les récipients d'enregistrement, environ une heure. Une semaine d'enregistrement. Une

heure pour l'évaluation des données obtenues.

Sixième unité : rythmes lunaires :

Montrer deux films sur les rythmes tidaux dépendant des marées : *Clunio*, grunion = Ährenfisch (Athérinidés) (Neumann (83), Walser and Wedekind (109)). But : rythmes lunaires et tidaux. Discussion : signification de ces rythmes pour le biotope côtier. Augmentation des probabilités de fécondation. Le ver Palolo comme exemples. Instruments : projecteur pour les films. Films de IWF de Göttingen. Temps nécessaire : une heure.

Septième unité : photopériodisme :

Mesure de la longueur de jour comme un moyen de repérage dans le temps de l'année. Plante de jours courts *Pharbitis nil*, plante de jours longs *Lolium perenne*. Evaluation de l'induction photopériodique des fleurs sous la loupe binoculaire par les étudiants. But : le photopériodisme comme la méthode la plus précise pour un organisme de déterminer le temps dans l'année. Discussion : comment la longueur du jour est-elle mesurée ? Instruments : loupe binoculaire, pinces, aiguille pour préparation. Semences (paragraphe 9.2), acide sulfurique concentré. Erlenmeyer, terre de jardin, pots à fleur. Temps nécessaire : une heure pour la préparation et le semis, une semaine d'induction photopériodique dans l'obscurité ou dans une boîte (minuterie), une heure pour l'évaluation après une autre semaine.

Huitième unité : rythmes humains :

Rythmes humains de température et d'activité, type de phase chronobiolo-

gique. Remplissage du questionnaire. Comment les types de phase sont-ils répartis à l'intérieur de la classe ? Démontrer le rythme journalier de la température corporelle avec les types extrêmes du matin et du soir. But : démonstration des rythmes journaliers chez les humains. Discussion : autres rythmes journaliers chez l'homme. Développement des rythmes circadiens chez les bébés. Instruments : aucun. Questionnaire. Temps nécessaire : une heure pour remplir et évaluer le questionnaire.

Neuvième unité : le pendule gravitropique :

Démonstration du phénomène pendant une leçon d'une heure. Démonstration et interprétation des courbes. But : oscillation induite externe, principe de la rétroaction. Discussion : comment le pendule gravitropique fonctionne. Expériences dans l'espace. Instruments : Système d'enregistrement par vidéo-ordinateur, avec un programme d'imagerie. Un programme pour évaluer les données obtenues. Temps nécessaire : une heure.

Dixième unité : modèles : Simulation d'oscillations avec le programme «Modus». Expliquer le programme et démontrer le modèle proie-prédateur. Les étudiants par groupe de deux peuvent changer les paramètres. Amortissement, augmentation de l'oscillation. But : les modèles en tant qu'outils pour le travail scientifique. Discussion : les oscillations proie-prédateur prises comme exemple avec les fourrures de lièvre des neiges et de lynx vendues par la Hudson Bay Company. Effet d'autres facteurs. Instruments : ordinateur PC avec souris et écran

11 Enseigner la chronobiologie dans les classes supérieures

couleurs. Programme Modus et son manuel. Temps nécessaire : au moins cinq heures.

Les diapositives, films, vidéos et programmes informatiques adéquats sont mentionnés dans le dernier chapitre de cette partie («aides pédagogiques»).

12 Enseignement universitaire et projets de recherche

Vue d'ensemble :

Conférences, séminaires, cours en tant qu'introduction à la chronobiologie dans les universités, projets de recherche, groupes de recherche.

Le champ de la chronobiologie peut être proposé dans des cours, séminaires, colloques et conférences. Des détails sont trouvés dans la liste des conférences des universités. Voir aussi chapitre 10.

J'ai une expérience de nombreuses années dans l'enseignement des thèmes chronobiologiques. Dans un cycle de conférences «adaptation des organismes à la structure temporelle de leur environnement», j'ai couvert en cinq semestres les sujets suivants :

- Photopériodisme et rythmes annuels
- Rythmes chez les unicellulaires
- Horloges des insectes
- Rythmes chez les plantes supérieures
- Rythmes chez les humains

Le contenu de ces conférences est présenté sur l'Internet. Voici quelques courts aperçus du contenu :

Photopériodisme et rythmes annuels :

Introduction, contexte historique, exemples des règnes animal et végétal, signification, mesure du temps photopériodique et système circadien, induction florale chez les plantes de jours courts et de jours longs, modèles pour les réactions photopériodiques (coïncidence externe et interne, modèle d'amplitude), diapause, compteur photopériodique, photopériodisme et

rythmes annuels, mécanisme des réactions photopériodiques, localisation, rythmes annuels chez les oiseaux, les mammifères, les plantes et les unicellulaires, métronome pour le rythme annuel.

Rythmes chez les unicellulaires :

Introduction, évolution et adaptation des rythmes circadiens, rythmes circadiens chez les procaryotes, les champignons, les amibes (*Thalassomyxa*), les algues (*Euglena*, *Chlorella*, *Chlamydomonas*, *Acetabularia*, *Gonyaulax*), les ciliés (*Paramecium*), les systèmes minimaux (érythrocytes, semences, cyanobactéries), divisions cellulaires rythmiques, enregistrement et analyse, mécanismes et modèles, aspects génétiques.

Horloges d'insectes :

Introduction, exemples (blattes, criquets, papillons, mouches, moustiques, coccinelles), rythmes de populations (interaction proie-prédateur, rythme d'éclosion), rythmes annuels, photopériodisme et diapause, rythmes tidaux et lunaires, orientation par rapport au soleil et mémoire temporelle, système circadien, localisation des centres de contrôle, mécanisme des rythmes circadiens, études biologiques, génétiques et moléculaires, modèles.

Rythmes chez les plantes supérieures :

Introduction, pendule gravitropique, mouvement héliotropique, rythmes

de croissance, mouvement des folioles latérales de *Desmodium*, mouvements d'endormissement chez les plantes, le pulvinus comme organe moteur, synchronisation, horloge florale *Kalanchoe*, rythme de transpiration, formation de couches, rythmes de dépôt, métabolisme CAM, rythme photosynthétique, méthodes de biologie moléculaire.

Rythmes humains : Introduction, spectre de rythmes, exemples de rythmes circadiens (température, activité locomotrice, veille-sommeil), localisation des oscillateurs circadiens, influences et perturbations du système circadien (maladies, travail décalé, changements de fuseaux horaires), ontogénie.

L'un des obstacles principaux dans la préparation de ces conférences est le manque de livres récents et d'articles-bilans. Donc on doit utiliser assez souvent des articles originaux, en sélectionner les conclusions les plus importantes et essayer de couvrir les résultats les plus récents de ce champ en expansion rapide.

Des séminaires sont utiles pour l'initiation au domaine de la chronobiologie. J'ai utilisé différentes stratégies et trouvé utile la méthode Epstein. Tous les participants lisent la même publication à la maison, et elle est discutée pendant le séminaire. L'idée de base est qu'un article original reflète assez précisément la façon de travailler scientifiquement d'un chercheur. Cette stratégie fait ressortir principalement les méthodes utilisées et la façon de présenter les résultats, alors que le contenu même de la publication est moins important. De cette façon, ce qui est appris est transférable à d'autres champs de la biologie et des sciences naturelles.

J'ai aussi proposé des séminaires dans lesquels des aides pédagogiques ont été produites par les participants, et quelques unes sont référencées dans cette partie. Cette sorte de séminaire est spécialement intéressant pour les étudiants qui se destinent à l'enseignement.

Les travaux pratiques sont les arrangements pédagogiques les plus efficaces pour connaître le domaine de la chronobiologie. A l'université de Tübingen, nous proposons des projets à travailler en petits groupes. Les étudiants ont deux ou trois semaines pour ces travaux pratiques. Ils sont, toutefois, déjà familiarisés avec le domaine et les méthodes par un séminaire introductif. Il est de la plus grande importance de travailler sur des projets qui n'ont pas été étudiés aussi loin. La connaissance de travailler à la frontière de la science compense le danger qu'une telle étude puisse aussi aboutir à un résultat peu excitant. Il est cependant nécessaire d'avoir à sa disposition des méthodes d'enregistrement et d'autres aides. Autrement trop de temps devrait être investi au détriment des études elles-mêmes. Une raison pour écrire ce livre a été d'offrir les prérequis nécessaires pour cela.

Souvent les travaux de recherche dans le domaine de la chronobiologie sont démarrés comme conséquence d'un travail sur un tel projet d'enseignement. Un certain nombre d'étudiants deviennent si motivés qu'ils décident de continuer le projet sous forme de mémoire de diplôme, ou d'examen de professorat, ou même de thèse doctorale.

Comment trouver un thème ou un projet a déjà été décrit précédemment (page 109). Une liste de groupes travaillant dans le champ de la chronobiologie est disponible sur l'Internet (page 112). Des listes de conférences ou d'activités de recherche dans les universités sont utiles comme l'Internet. L'utilisation des publications des

groupes de recherche permet d'obtenir une vue d'ensemble du travail fait dans ces groupes.

13 Concepts et considérations didactiques

Vue d'ensemble :

Des considérations didactiques, des buts d'enseignements pour la chronobiologie comme des programmes, des films, des diapositives, des instruments, du matériel de laboratoire, des sources d'approvisionnement et l'élevage des organismes expérimentaux.

Les aspects didactiques sont importants dans les écoles, les cours pour adultes et les universités. Ceci s'applique au champ de la chronobiologie comme à d'autres champs des sciences naturelles. Je mentionnerai ici brièvement quelques objectifs d'enseignement supérieur qui sont essentiels et ferai référence à la bibliographie (Schwab (99), Siedentop (100)).

Objectifs importants d'enseignement :

- encourager le comportement de curiosité
- arriver à connaître le travail scientifique
- chercher des problèmes et trouver des solutions
- mettre à exécution des projets pour vous-mêmes ou en groupe
- apprentissage contrôlé par soi-même, apprentissage par l'enseignement, discussions
- démocratisation de l'enseignement

Pour atteindre ces buts, un certain nombre d'aides doivent être proposées, comme

- introductions au sujet
- vues d'ensemble écrites
- abrégés
- parcours de travail, organisation, orga-

nisateur

- conseil, heures de consultation d'experts, temps de recherche
 - mise à disposition de littérature (livres, articles, rapports)
 - conférences et conseils par des spécialistes (par exemple conférences par des invités)
 - offre de places d'apprentissage et de travail
 - fourniture de ressources
 - organisation d'excursions
 - tests de la réussite de l'apprentissage
- Offrir des places d'apprentissage et de travail et fournir des ressources est, spécialement pour le travail de recherche, le travail le plus élaboré.

13.1 Aides pédagogiques

Comme aides pédagogiques, ce qui suit devrait être disponible :

- Information par la littérature, les aides audio- visuelles comme des diapositives, des films, des bandes vidéo, des programmes d'ordinateur.
- Des modes d'emploi pour les instruments, les programmes, les procédures. Entraînement pratique
- Organismes expérimentaux (élevage, conservation, enregistrement)
- Matériel de laboratoire
- Procédures d'analyse

Les aides décrites dans le livres et les sources d'approvisionnement sont compilées ci-après :

13.1.1 Programmes et leur description

- systèmes d'enregistrement : enregistrement des mouvements chez les plantes et animaux, enregistrement de la température et de l'activité chez l'homme.
- Programmes de tracé et d'analyse : Un assez grand nombre de programmes de traçage pour affichage graphique et description des données enregistrées sont disponibles (Matlab, Techplot, ...). Les données peuvent être analysées par différentes méthodes d'analyse des séries temporelles (voir page 31). Les programmes d'enregistrement pour l'ordinateur Atari connecté à un numériseur ont été développés par J. Schuster (Tübingen) (OXALIS, OXALACTO et OXALIMAG). Des programmes pour la collecte des données d'activités locomotrices d'animaux (p. ex. des insectes comme *Drosophila*) en utilisant des PC avec le système d'exploitation Linux ont été écrits par W. Hellrung (Tübingen). Des programmes pour l'enregistrement de température et d'activité chez l'homme ont été fournis par W. Himmer (Tübingen) et par les compagnies vendant les enregistreurs correspondants. Des programmes d'analyse des séries temporelles sont «Timesdia» par W. Martin (Bonn), les programmes de De Prince (Bruxelles), le programme «Circadian» (Université Harvard), le programme «Chrono» (T. Roenneberg, Munich), le programme «Chronobio» (Diez-Noguera, Barcelone), le programme «SCK» (Stanford), le programme «Tau» (Oregon), et les programmes «Oxaldifi» et «Oxalacto» (Schuster, Tübingen). Suppression de tendance, run-test, autocor-

relation, analyse de Fourier, analyse spectrale, analyse de périodogramme, filtrage numérique (dans le programme OXALDIFI), démodulation complexe, analyse spectrale d'entropie maximale, repliement de fréquence et autres sont utilisés. Pour numériser les diagrammes, le programme «Scandata» peut être utilisé pour obtenir des données à partir de courbes dans des figures à partir de publications. Les diagrammes peuvent être tracés par des programmes de traçage. J'ai surtout utilisé «Techplot». Les deux programmes, Scandata et Techplot, sont de Dittrich, Braunschweig.

- Modèles et simulations : le paquet logiciel «Matlab» contient une partie de simulation. D'autres paquets logiciels sont disponibles. Nous utilisons le programme «Modus», «Comet Verlag für Unterrichtssoftware, Duisburg», les «DSP-programs» (Copyright 1993 par MAXON Computer GmbH, Industriestrasse 26, W-65760 Eschborn), «Symbion» (Witte, Wiesbaden) et le programme «Chronobio» (Diez-Noguera, Barcelone). La plupart de ces programmes contiennent des exemples de systèmes oscillants comme le modèle prédateur-proie, des modèles de rétroaction et d'autres.
- Des exemples de données, des banques de données, des programmes d'analyse de séries temporelles sont trouvés dans la littérature sur les rythmes biologiques (voir aussi l'Internet, Current Contents, Biological Abstracts, Medline, le service bibliographique du Center for Biological Timing de Charlottesville (USA), Sheffield Service «Biological Rhythms» de l'université de Sheffield (Grande Bretagne).

13.1.2 Films, films vidéo, diapositives

Films du catalogue des films scientifiques de l'«Institut für den wissenschaftlichen Film» (IWF) (Göttingen) (disponibles partiellement en versions anglaises).

Oscillateurs chimiques :

- Hock, B., Bolze, A. 1980. Die Zhabotinsky- Reaktion als Modell einer Musterbildung. C1473 IWF
- Hock, B., Bolze, A. 1980. Die Briggs-Rauscher- Reaktion als Modell einer chemischen Uhr. E1495 IWF
- Gross, W.O. 1977-1980. Fibroblast - bedingte Cardio- Myogenese in vitro. Synchronisation of muscle cell pulsations of the heart. Synchronisation der Muskelzellen- Pulsationen des Herzens. E2673 IWF

Transpiration :

- Trolldenier, G. 1968. Bewegung der Spaltöffnungen. Turgoränderungen der Schliesszellen von Spaltöffnungen. Schliesszellentypen. C973 IWF C973 IWF Trolldenier, G.1968

Circumnutation :

- Gradmann, H. 1925, 1926. Bewegungen der Rankenpflanze *Sicyos angulatus* (Cucurbitaceae). B1419 IWF
- Gradmann, H. 1925, 1926. Zusammenwirken von Geotropismus und Phototropismus bei der Haferkoleoptile. B1420 IWF
- Rawitscher, F. 1926. Gradmann, H. 1925, 1926. Kreisen und Winden bei *Calystegia sepium*. W918 IWF
- Baillaud, L. 1966. Mouvements des tiges volubiles du haricot. C918 IWF
- Denffer, D.v. 1953. Rankenbewegungen der Bohne - I. Grunderscheinungen. C 677 IWF
- Denffer, D.v. 1953/54. Rankenbewegungen - II. Reizort, Reizalter und Reaktionstypen. C678 IWF ?

- Url, W. 1981. *Desmodium gyrans* (Fabaceae) - Gyration. Laterale Seitenerbewegung der Indischen Telegraphenpflanze. E2619 IWF

Mouvements nyctinastiques :

- Calabek, J. 1959. Autonome Bewegungen bei Pflanzen. W531 IWF Nutationsbewegungen
- Url, W. 1972. Plasmolyse und Zytorrhise. C1144 IWF. Demonstration und Experimente zur Plasmolyse
- Nultsch, W., Schuchart, H. 1982. Traubische Zelle. C1454 IWF. Wasseraufnahme und Osmose

Rythmes chez les unicellulaires et les algues :

- Hemleben, C., Spindler, M. 1983. Lebenszyklus der planktonischen Foraminifere *Hastigerina pelagica*. C1516 IWF. Lunarperiodischer Fortpflanzungszyklus
- Grell, K.G. Der Formwechsel von *Thalassomyxa australis* (Promycetozoida). C1631 IWF

Rythmes des Insectes :

- Schimanski, B. 1979. Schlüpfen der Stubenfliege. The development of *Drosophila melanogaster* - I. Normal development. W361 IWF
- Schimanski, B. 1979. *Musca domestica* (Muscidae) - Häutung zur Imago. E2489 IWF Metamorphosis and eclosion of *Musca domestica* (Muscidae). E2489 IWF
- Ede, D.A., Counce, S.J. 1958. The development of *Drosophila melanogaster* - I. Normal development. Schlüpfen der Fruchtfliegen aus dem Puparium. W361 IWF

Insectes et fécondation :

- Baumann, H. 1998 : Der Herr der Blüten, Videoband

Mammifères, humains :

- Borbely, A. 1998 : Bits of sleep.

Insights and results of sleep research. Section of psychopharmacology and sleep research. Institute of Pharmacology, University of Zürich. <http://www.unizh.ch/phar/sleepcd>

Rythmes lunaires et tidaux :

- Neumann, D. 1970/71. Semilunarperiodische Fortpanzung von *Clunio marinus* - Biologische Zeitmessung in der Gezeitenzone. C1091 IWF
- Hemleben, C., Spindler, M. 1983. Lebenszyklus der planktonischen Foraminifere *Hastigerina pelagica*. Lunarperiodischer Fortpanzungszyklus. C1516 IWF
- Walker, B.W. Fish, moon and tides - The Grunion story. Abblachen des Kalifornischen Ährenfisches zu bestimmten Mond- und Gezeitenphasen am Strand, Schlüpfen der Jungfische 9 Tage später. W791IWF

Photopériodisme et orientation solaire :

- Frisch, C. v., Lindauer, M. 1979. Entfernungs- und Richtungsweisung durch Rundtanz und Schwänzeltänze. C1335 IWF Entfernungs- und Richtungsweisung durch Rundtanz und Schwänzeltänze

Modèles :

- Meinhardt, H., Gierer, A. 1984. Activator- inhibitor - A model of biological pattern formation. D1571 IWF. Oscillating patterns, periodic patterns

13.1.3 Instruments, instructions, matériel de laboratoire, fournisseurs

Construction d'une «Klimabox» : Pour permettre les études sous des conditions constantes de température et en lumière contrôlée, nous proposons la construction d'une boîte à air

conditionné. Cette petite pièce pour des conditions constantes consiste en une base solide (contreplaqué ou carte électronique), une paroi de 10 cm d'épaisseur de plaques de polystyrène pour isolation thermique et un banc de contreplaqué qui est inséré dans la boîte.

Sur le haut de ce banc est une fenêtre couverte de plexiglas pour permettre à la lumière de trois tubes fluorescents d'entrer. Les tubes fluorescents sont connectés ou déconnectés par une minuterie. Les douilles et ballasts sont aussi montés sur le haut. Sur le côté gauche du banc, un ventilateur tangentiel maintient une circulation permanente de l'air. Au dessous du ventilateur sont montées deux feuilles de chauffage (80 W chacune). Les feuilles de chauffage sont contrôlées par un thermostat. Le nombre de tours peut être réduit en ajoutant une résistance (p. ex. une lampe à incandescence de 25 watts). Autrement, le flux d'air est trop fort. en fonction de la température désirée et de la précision, un refroidissement doit être ajouté. Dans ce but, un tube de cuivre en spirale (8 mm de diamètre) peut être monté sur le côté droit du banc. L'eau de refroidissement coule en permanence dans le tube (12-14°C). La paroi frontale contient une porte, qui permet de manipuler à l'intérieur de la boîte. Des trous pour l'air échangent aussi bien que des ouvertures pour p. ex. une caméra d'enregistrement peuvent être faits avec un couteau. Pour les températures demandées au dessous de la température de la pièce (limite inférieure à environ 15°C), le tube de cuivre de refroidissement doit être dimensionné plus largement, ou

le flux d'eau doit être augmenté.

Eclairage : Lumière de sécurité avec tubes fluorescents rouges ou verts. Filtres et feuilles (Cinemoid ou Rosco, Dedo Weigert Film GmbH, Karl Weinmair Str. 10, 80807 München). Des projecteurs de diapositives comme sources de lumière. Des tubes fluorescents blancs. Une minuterie électrique (programmeur) pour obtenir des cycles lumière-obscurité («photopériodes»). Mesure de l'intensité de la lumière avec un instrument de mesure de lumière, en réglant l'intensité lumineuse par des feuilles grises. Lumière polarisée en utilisant une feuille polarisante.

Ordinateur : Description des caractères souhaités, voir Engelmann and Schrempf (36). Carte de numérisation comme convertisseur A/N (numériseur) pour connecter une caméra vidéo à l'ordinateur. Programmes pour enregistrer, voir Engelmann (31)

Enregistrement : des voltages, courants, résistances avec l'ordinateur, en utilisant des circuits spéciaux (convertisseurs analogiques-numériques).

Enregistreur de température corporelle : Un appareil indépendant pour l'enregistrement de la température corporelle humaine.

Enregistreur d'activité pour les comptages (p. ex. mouvements du bras comme mesure de l'activité locomotrice).

Equipement vidéo avec intervalles de temps voir ci-après

Système d'enregistrement de W.

Hellrung pour les activités locomotrices d'animaux avec rayon infrarouge, multiplexeur, interface et unité de traitement périphérique,

horloge radiopilotée comme référence temporelle.

Enregistrement du rythme d'éclosion

des drosophiles, avec une plaque métallique trouée, méthode de la suie.

Mesure de transpiration avec un capteur d'humidité de Driesen et Kern, Wiesenweg 2, PF 1126, 2000 TANGSTEDT

Pompe d'aquarium dans les magasins d'aquariophilie

Débitmètre chez les fournisseurs de matériel de laboratoire

Cages : cage à mouche, cage inclinable, cages à hamster, croquettes de nourriture, biberon pour boire, roues d'activité.

Microtome à main pour couper le matériel végétal ou les pattes des insectes.

Cuvettes : pour les fleurs de *Kalanchoe* avec des plaques de polyuréthane, pour feuilles d'Oxalis et trèfle, cuvettes de spectrophotomètre pour enregistrer l'activité locomotrice de drosophiles.

Méthode Koukkari d'enregistrement pour les mouvements foliaires.

Microscope pour le travail anatomique (coupes de pulvinus, structure de pétales de fleurs de *Kalanchoe*).

Un enregistreur de température, électronique. Pour enregistrer la température dans les chambres et les boîtes.

13.1.4 Élevage d'organismes expérimentaux, sources d'approvisionnement

– *Amphiprora*, algue marine, comme nourriture pour *Thalassomyxa*. Département de zoologie, université de Tü-

- bingen, Auf der Morgenstelle, Algen-sammlung Pringsheim, Göttingen
- *Avena sativa*, avoine, Graminées, semences chez les grainetiers, à semer dans la terre de jardin ou la vermiculite ; utiliser les plants pour les mesures de transpiration 7 jours après germination (première feuille complètement étirée).
 - *Phaseolus coccineus*, haricot coureur, Fabacées (Papilionacées), semences chez les grainetiers. Tremper dans l'eau pendant une nuit, planter dans la terre de jardin en pots à fleurs. Les mouvements foliaires circadiens peuvent être observés dès que les premières feuilles sont dépliées.
 - *Cestrum nocturnum*, Solanacées, rythme d'odeur avec un maximum pendant la nuit. Jardins botaniques, jardineries.
 - *Chlorella*, algue marine comme nourriture pour *Thalassomyxa* ; «Algen-sammlung Pringsheim», Göttingen
 - *Clunio marinus*, chironomide marin (moucheron) de la côte atlantique du sud de l'Espagne jusqu'au nord de la France, en mer du Nord jusqu'à la Norvège. Prof. Neumann, département de zoologie, Université de Köln, Köln
 - *Desmodium motorium* («plante télégraphe», «automobile»), Fabacées (Papilionacées), semences obtenues de la compagnie A. Schenkel, Blankeneser Hauptstr. 53a, D22587 Hamburg
 - *Drosophila melanogaster*, mouche des fruits (mouche du vinaigre), Diptères, Phywe Göttingen, Postfach 665, 3400 Göttingen, ou départements de génétique, mutants perS, perL et per0 ; prof Rensing, biologie, université de Brême, Bremen. Nourriture, voir page 8.1.2.
 - *Drosophila littoralis*, Diptères, Dr Lankinen, Génétique, Université de Oulu, Finlande.
 - *Dunaliella*, algue marine comme nourriture pour *Thalassomyxa* : département de zoologie, université de Tübingen, Tübingen ; «Algensammlung Pringsheim», Göttingen
 - *Exacum affine*, Violette de Perse, rythme d'odeur avec un maximum vers midi. Chez les fleuristes ou les marchés aux fleurs.
 - Hamster sibérien *Phodopus sungorus*, croquettes de nourriture de la compagnie Altromin.
 - *Helianthus annuus*, tournesol, Composées (Astéracées), semences chez les grainetiers ; imbitez-les dans de l'eau pendant une nuit, mettez les semences dans de la terre de jardin dans des pots à fleurs en plastique de 2-3 cm de diamètre. Gardez-les à température ambiante à l'obscurité ou en lumière de sécurité rouge jusqu'à ce que l'hypocotyle ait environ 6 cm de haut. Utiliser pour l'expérience du pendule géotropique en lumière rouge.
 - *Kalanchoe blossfeldiana*, plante panda, plante succulente Crassulacée. Semences chez Engelmann, Biologie I, Tübingen, Auf der Morgenstelle. Semences minuscules, qui ont besoin de lumière pour germer, terre de jardin sableuse. A partir de la germination, maintenir en jours longs (13 heures de lumière, 11 heures d'obscurité par jour). Les fleurs sont induites par un traitement de jours courts (11 h de lumière, 13 h d'obscurité). Environ 3 mois en jours longs et 1 mois en jours courts jusqu'à la formation des fleurs.
 - *Leucophaea maderae*, blatte, cafard, élevage en récipients de verre avec de la nourriture pour chiens ou des déchets de cuisine. Obtention par Engelmann, Biologie I, Tübingen, Auf der

- Morgenstelle 1
- *Mesocricetus auratus*, hamster syrien, dans les animaleries. Pour les études d'activité locomotrices. Cages à hamsters dans des boutiques spécialisées (Zoohandlung, Fa. Becker und Co. GmbH, Postfach 546, 4620 Castrop-Rauxel, Fa. Wagner und Keller GmbH und Co., Uhlandstr. 13-21, Postfach 1125, 7140 Ludwigsburg), nourriture Altromin.
 - *Musca domestica*, mouche domestique, Diptères. Dans les bâtiments. Elevée dans quelques départements, p. ex. Max Planck Institut für biologische Kybernetik, Tübingen. Cultiver sur fromage ou viande; pour enregistrement de l'activité locomotrice, de l'eau et un morceau de sucre dans une boîte de Pétri sont suffisants.
 - *Neurospora crassa*, moisissure rouge du pain, Ascomycètes
 - *Nymphaea*, nénuphar blanc (fleurs)
 - *Oenothera* fréquemment dans les jardins
 - *Oxalis regnellii*, oseille des bois, Oxalidacées, jardins botaniques. Pour la multiplication, mettez les bulbes dans de la terre de jardin acide ou de la tourbe.
 - *Paramecium* Ciliés; trouvé en grandes quantités dans le foin recouvert d'eau pendant quelques jours. Départements de zoologie.
 - *Pharbitis nil*, Ipomée = « morning glory »; semences : Maruthane Trading Company, Tokyo.
 - *Thalassomyxa australis* amibe nue marine. Institut de zoologie, Université de Tübingen; culture dans l'eau de mer avec des algues marines (voir *Amphiprora*, *Dunaliella*, *Chlorella*) dans des récipients de verre. cycle lumière-obscurité 12 :12, 15 à 22°C.
 - *Trifolium repens*, trèfle blanc, Légumineuses (Fabacées = Papilionacées), dans les prairies, pelouses, bords de route.

Index

- accidents, 96
- acide, 69
- acide bromomalonique, 58
- acide indol-acétique, 61
- acide propionique, 84
- acide sulfurique, 59, 62, 100
- activité minimale, 95
- activité, 93, 96
- activité locomotrice, 50, 81, 84, 91, 114
- activité minimale, 93
- actogramme, 39, 45, 47, 81, 82, 85
- âge, 96
- agriculture, 99
- aides, 118
- aides pédagogiques, 118, 121
- alcool, 96
- algues, 110
- amibe nue, 77
- Amphiprora*, 77
- amplitude, 41
- amyloplast, 61
- analyse, 67, 85
- analyse de corrélation, 95
- analyse de Fourier, 48
- analyse de série temporelle, 41, 73, 93
- analyse de séries temporelles, 45
- analyse spectrale, 48
 - d'entropie maximale, 45
- analyser, 23
- analyser des période, 48
- anatomie, 71
- animaux diurnes, 81
- animaux nocturnes, 81
- apex, 100
- appareil, 28
 - d'enregistrement, 25
- Arabidopsis*, 69
- arthropodes, 111
- aspects didactiques, 121
- aspirateur, 101
- attirance, 110
- autocorrélation, 48

- bande de torchon, 85
- bases de données, 33
- Biological Abstract, 31
- blattes, 111, 114
- boite à air conditionné, 25, 85
- boite à température, 124
- boite de Pétri, 85
- boucles de régulation, 63
- bractées, 100
- bruit, 41, 42, 44, 45
- bunkers, 90

- caféine, 96
- cages à hamster, 84
- cages branlantes, 84
- cahier de laboratoire, 25, 28
- cahier de notes, 92
- caméra vidéo, 37, 62, 71, 85
- capteur d'humidité, 65, 66
- carte de numérisation, 37, 71
- catalogues thématiques, 31
- caves, 90
- cellules de garde, 43, 63
- cellules motrices, 67, 72, 75
- Cestrum*, 69
- change de forme, 77
- changement de forme, 78
- changement de lumière et obscurité, 82
- chauffage, 124

Index

- chercheurs, 92
- chitine, 111
- Chlorella*, 77
- chlorure de tétraéthylammonium, 75
- chronobiologie, 32, 113, 117
- Cinemoid, 73
- circadien, 82
- circumnutations, 61
- Clunio*, 115
- CO₂, 63
- coléoptile, 65
- colloques, 117
- compensation en température, 86
- compte-rendu, 60, 75, 95
- conditions hydriques dans les cellules intermédiaires, 63
- conditions sans signaux, 82
- conférences, 117
- controverses scientifiques, 33
- coordonnées, 38
- corrélation, 92
- coton, 69
- couleur du pelage, 99
- courbe de température, 93
- courbe polynomiale, 44
- cours, 117
- cours pour adultes, 121
- cours supérieur, 113
- Crassulacée, 72
- Crassulacean Acid Metabolism, 70
- criquets, 111
- croissance, 109
- croquettes pour hamster, 87
- culture synchrone, 80
- cultures, 84
- Current Contents, 32
- cuticule, 63
- cuvette, 65
- cuvette d'enregistrement, 65
- cyanobactéries, 77, 110
- cycle du phosphoinositol, 75
- cycle lumière-obscurité, 114
- cycle menstruel, 96
- cycles lumière-obscurité, 90
- cycles veille-sommeil, 90
- d'une feuille, 37
- débit-mètre, 66
- décalage de l'enregistreur, 67
- démodulation complexe, 48
- dépôts diurnes, 111
- déviations standard, 23
- Desmodium*, 21, 25, 35, 42, 51, 67, 68, 113
- diagramme de phase, 52
- diagramme temporel, 52
- diagrammes, 90
- diagrammes de structure, 50
- diapause, 99, 101, 102
- disque de polyuréthane, 71
- divisions cellulaires rythmiques, 117
- données, 93
- Drosophila*, 24, 38, 81, 85–87
- Drosophila littoralis*, 101
- Drosophila* nourriture, 84
- drosophiles, 85
- Dunaliella*, 77
- écarts quadratiques, 44
- échantillons, 24
- éclairage, 37, 71
- éclairage supplémentaire, 99
- éclairage, 96
- école, 96, 121
- élevage, 101
- encyclopédies, 31
- enfants scolarisés, 96
- enregistrement, 28, 85
- enregistrer, 25
- enregistreur de tension, 65
- enseignement, 121
- épiderme, 72
- erreurs standard, 25
- espace, 115
- eucaryote, 34
- euglènes, 110
- évolution, 63
- Exacum*, 70, 110

- expérience, 23
- expériences cruciales, 20, 24, 34
- Fabacées, 69
- faisceau lumineux, 84
- ferroïne, 58
- feuille de polaroid, 111
- feuilles de chauffage, 124
- fichier de littérature, 33
- figures, 28
- film, 77
- films, 58, 77, 112, 116, 121
- filtrage numérique, 45, 62
- filtration numérique, 71
- filtre passe-bande, 48
- filtres gris, 66
- fixation d'azote, 110
- fixation l'azote, 69
- fleurs, 69, 109
- forme a l'oscillation, 42
- forme de l'oscillation, 41
- fructifié, 111
- générations, 52
- globules rouges, 34
- graphique, 50, 62, 75, 93, 102
- gravité, 61
- gravitropique pendulaire, 62
- grunion, 115
- guides bibliographiques, 31
- hamster de Sibérie, 99
- hamsters dorés, 17, 81, 84, 85, 87
- haricot, 68, 72, 114
- homme, 81
- horloge basée sur un transmetteur radio, 39
- horloge circadienne, 70
- horloge interne, 82
- horloges
 - des insectes, 117
 - insectes, 117
- horloges internes, 33
- horticulture, 99
- humains, 115
- hydrates de carbone
 - production, 110
- hypocotyle, 62
- hypothèses, 18–20, 23
- hypothèses alternatives, 33
- imagerie, 37, 62, 67, 70, 73, 78, 84, 87
- induction florale, 69, 117
- informatique, 80
- inhibiteurs, 35
- insecte, 50, 76
- insectes, 99, 110
- instrument avec thermosonde, 91
- intensité de la lumière, 67, 87
- intensité lumineuse, 73
- interface, 92
- inversé, 114
- ipomée, 110
- Isabgol, 84
- jetlag, 112
- journal d'index, 31
- journal de résumés, 31
- journaux, 29, 31
- journaux de la chronobiologie, 31
- jours courts, 99
- jours longs, 99
- Kalanchoe*, 69, 70, 72, 75, 99, 110
- Klimabox, 124
- l'enthalpie libre, 57
- l'erreur standard, 23
- l'exécution d'expériences, 20
- l'inférence forte, 33
- Légumineuses, 68, 109
- larves, 84
- levure desséchée, 84
- lièvre des neiges, 52, 115
- lissage, 44
- liste des conférences, 117
- lithium, 75
 - ions, 68
- localisation, 114
- logiciel d'imagerie, 71

Index

- Lolium*, 115
longueur de jour, 99, 100, 115
longueur de l'hypocotyle, 61
lumière de sécurité, 62, 88
lumière infrarouge, 37
lumière lunaire, 69
lumière physiologique de sécurité, 88
lumière polarisée, 111
lumière rouge, 85, 114
lynx, 52, 115
- mécanisme, 35
mécanisme de turgescence, 35
mécanismes
 des rythmes biologiques, 34
mésophylle, 72
métabolisme CAM, 70
méthode de la dynamique des systèmes, 50
méthode de moyenne du signal, 93
méthode des hypothèses multiples, 18, 33
méthode Epstein, 118
méthode Koukkari, 25
méthodes d'enregistrement, 37, 118
méthodes génétiques moléculaires, 34
méthodes photo-électriques, 84
méthodes pour observer, mesurer et enregistrer, 20
métronome, 77, 78, 90
mèche, 85
Mammifères, 99
manuels, 31
manuscrit, 29
Maranthacées, 69, 72, 109
mariages, 96
mastermind, 19
maximum, 21
migration de pigment, 111
migrations verticales
 diurnes, 110
Mimosa, 68
minimums, 21
minutage, 35
- modèle de rétroaction, 50–52
modèle proie-prédateur, 50
modèles, 49
 exemples, 50
modèles dynamiques, 49
modes d'emploi, 121
moisissures, 111
monographies, 31
morceau de sucre, 85
mouches, 101
mouches des fruits, 81
mouches domestiques, 81, 85
mouvement des folioles latérales, 113
mouvements de courbure, 61
mouvements de repos, 75, 114
mouvements foliaires, 109
mouvements verticaux, 110
moyen, 47
moyenne du signal, 47
mue larvaire, 111
multiplexeur, 39
Musca domestica, 82
mutants, 86
mutation frq, 114
mycélium, 111
- Neurospora*, 114
Nipagin, 84, 101
nommées échantillonnage non équadis-
 tant, 42
nourriture pour hamster, 84
numérisation, 38
numériseur, 85
- objectifs d'enseignement, 121
Oenothera, 110
ordinateur, 37, 39, 62, 71, 73, 85
organes, 77
organisation, 121
orientation
 rapport au soleil, 117
oscillateur chimique, 57
oscillations chimiques, 114
oseille sauvage, 72

- ovaires, 101
- Oxalidacées, 69, 109
- Oxalis*, 69, 70
- période, 21, 41, 45, 47, 51, 61, 75, 77–79, 85, 87, 90, 93
- période de latence, 62
- période sombre critique, 100
- périodicités, 41, 45
- pétales des nénuphars, 110
- pacemaker, 78
- paire de pinces, 88
- palolo, 115
- paramétrage, 38
- parcours libre, 34, 71, 90, 114
- parfum
 - production, 17
- pendule gravitropique, 50, 115
- per mutants, 86
- performance, 111
- perte d'eau des feuilles, 63
- phéromones, 111
- Pharbitis*, 61, 62, 99, 110, 115
- phase, 21, 41, 79
- phase mobile, 77
- photographies, 28
- photopériodes, 101
- photopériodisme, 69, 115, 117
- photosynthèse, 63, 110
- pipette, 79
- pixels, 38
- planifier, 23
- planifiez une expérience, 25
- plante de jours longs, 115
- plante jours courts, 115
- plante-télégraphe indienne, 21
- plantes
 - jours longs, 117
 - supérieures, 117
- plantes de jours courts, 117
- plantules d'avoine, 65
- plaque de métal, 88
- plasticine, 85
- plusieurs périodicités, 42
- points d'inflexion, 21
- pois, 68
- pollinisation, 76, 110
- polymère diélectrique, 66
- pompe d'aquarium, 65
- ponte, 111
- potentiel électrique, 43
- présentation multimédia, 113
- première feuille, 66
- problème, 21, 23, 121
- procaryote, 34, 77
- procaryotes, 110
- process, 50
- production de parfum, 110
- produits chimiques, 28
- programme, 50
- programme DSP, 50
- programme Modus, 49
- programmes, 61
- programmes d'analyse, 93
- programmes d'ordinateur, 121
- programmes de modélisation, 49
- proie-prédateur, 115
- projecteur de diapositives, 66
- projets, 118, 121
- protocole, 20, 75
- protocole écrit, 25
- publication, 29, 31
- pulvinus, 35, 69
- pupaison, 84, 111
- puparium, 87
- Q_{10} , 25, 51, 60, 113
- questionnaire, 91, 92, 97, 115
- réaction de Belousov-Zhabotinsky, 57, 114
- réaction gravitropique, 61
- réactions photopériodiques, 99
- réactions radicalaires, 58
- réalisation de bandes, 114
- résidus, 47
- résultats, 29

Index

- représentation l'analyse interpréta-
tion, 20
 - résumé, 29
 - rétroaction, 115
 - rapport, 25, 78
 - rayon de lumière infrarouge, 87
 - rayons lumineux, 81
 - recherche scientifique, 31
 - reconnaissance optique de caractères, 33
 - repliement de fréquence, 45
 - repliement de fréquences, 47
 - repolarisation, 43
 - reproductifs, 114
 - reproduit en accéléré, 78
 - reticulum endoplasmique, 61
 - revues critiques sur des livres, 31
 - Robinia*, 68
 - ronds de sorcières, 111
 - roues d'activité, 84
 - rythme d'éclosion, 81, 87
 - rythme d'activité, 85, 86
 - rythme d'activité circadiens, 81
 - rythme de pH, 70
 - rythme de population, 87
 - rythme de senteur, 69, 76
 - rythme de transpiration, 67
 - rythme humains, 96
 - rythme population, 81
 - rythme semi-lunaire, 114
 - rythme ultradien, 65, 78
 - rythmes
 - humains, 117, 118
 - rythmes chez plantes, 117
 - rythmes circadiens, 77
 - rythmes de populations, 117
 - rythmes humains, 112
 - rythmes humains d'activité, 115
 - rythmes humains de température, 115
 - rythmes lunaires, 115
 - rythmes tidaux, 115
 - rythmes unicellulaires, 117
- séminaire introductif, 118
- séminaires, 117
- série temporelle, 41, 71
- saison du rut, 99
- salades, 99
- sauterelles, 111
- scanneur, 33
- Science Citation Index, 31
- semences, 35, 62, 100
- senteur, 110
- simulation, 80
- singulets, 58
- Solanacées, 69
- spectrophotomètres, 86
- spore, 111
- stomate, 43, 63
- stratégie l'inférence forte, 19
- suppression des tendances, 44
- synchronisation, 77, 82, 114
- système d'enregistrement vidéo, 114
- système d'imagerie, 67, 81, 86, 88
- système minimal, 34
- témoins, 24
- tétine pour boire, 87
- tabac, 96
- Tamarindus*, 69
- techniques numériques différentes, 48
- température, 25, 51, 77, 96, 100, 113, 114
- température compensés, 100
- température corporelle, 90, 96
- température minimale, 91–93
- température rectale, 91
- temps de latence, 61
- tendances, 41, 42
- test, 45
- testicules, 102
- théophylline, 96
- Thalassomyxa*, 77
- thermodynamique, 57
- thermomètre électronique, 25
- tibia, 111
- Timesdia, 47
- tissus, 77
- tournesol, 61
- trèfle, 72

tracé d'Arrhenius, 60
transpiration, 63
travail décalé, 96, 112
travail décalé de nuit, 96
travaux pratiques, 118
tubes fluorescents, 73, 124
turgescence, 75, 110
type de phase chronobiologique, 93, 96,
97, 115

ultradiennes, 57
unicellulaires, 117
unité de traitement, 39
unités bien isolés, 90
universités, 121
urine, 90

végétatifs, 114
vacuoles des cellules, 70, 73
valeur moyenne, 21
valeur osmotique, 73
variabilité, 21, 23
variables, 24
variables indépendantes, 27
ventilateur, 124
vers luisants, 111
Vicia, 43
vigilance, 90, 96
vols, 112

Zeitgeber, 78

Index

Glossaire

Remarque : en *italiques* sont les noms latins et les références aux autres entrées du glossaire.

actogramme représentation graphique de l'activité locomotrice d'animaux

agar ou agar-agar : polysaccharide gélatineux provenant d'algues rouges. Utilisé comme ingrédient de solidification pour des milieux de culture. Absorbe au moins 20 fois son poids d'eau.

Amphiprora diatomée

amyloplaste organelle (organite) des cellules végétales, dans lequel les sucres sont convertis en amidon

apex pointe de la tige (ou de la racine) qui engendre les tissus

arthropode : membre du plus grand embranchement du règne animal. Le plus grand groupe de cet embranchement est constitué par les Insectes, mais il contient en plus les Chélicérates (araignées, scorpions, tiques...), les Crustacés (crevettes, crabes, homards, écrevisses, puces de mer) et les Trilobites fossiles. Symétrie bilatérale, corps segmenté, avec exosquelette

aspirateur : gadget utilisé ici pour aspirer les drosophiles, constitué d'un tube de verre, d'un petit filet et d'un tube de caoutchouc. Facilite le transfert des mouches isolées.

autocorrélation : mesure de \$\$\$ Informally, it is a measure of how well

a signal matches a time-shifted version of itself, as a function of the amount of time shift. More precisely, it is the cross-correlation of a signal with itself. Autocorrelation is useful for finding repeating patterns in a signal, such as determining the presence of a periodic signal which has been buried under noise, or identifying the missing fundamental frequency in a signal implied by its harmonic frequencies.xxx

Avena sativa : avoine, céréale avec des grains comestibles amylicés, cultivée dans les régions tempérées. Famille des Poacées = Graminées

Belousov-Zhabotinsky (réaction de)

: réaction chimique oscillante décrite par B. Belousov en 1958 et spécialement étudiée par A.M. Zhabotinsky

binaire : les nombres utilisés dans le système binaire sont seulement deux symboles distincts, 0 et 1. Utilisé dans les systèmes informatiques

blatte = cafard : insecte primitif, souvent avec de grandes ailes, de l'ordre des blattoïdes. Souvent trouvé dans les climats tropicaux ou tempérés

bractée(s) : feuilles modifiées intermédiaires entre le calice (la plus externe des enveloppes florales) et les feuilles normales

bruit de fond : écart statistique des données enregistrées

caféine : composé organique azoté

du groupe des alcaloïdes. Triméthylxanthine dérivée de purine. Poudre blanche. Dans le thé, le café, le cacao, et d'autres plantes.

cage à basculement : cage qui est en équilibre, de façon qu'elle change de position si l'animal se déplace. Des contacts sur le fond perçoivent les mouvements

CAM = Crassulacean Acid Metabolism ou métabolisme acide journalier. Mécanisme spécial chez de nombreuses plantes succulentes pour la fixation du dioxyde de carbone («plantes CAM»)

carbohydrate : membre des substances organiques de type sucres, amidon et cellulose. Formule générale $C_n(H_2O)_n$

cellule intermédiaire : cellule voisine des cellules de garde d'un stomate

Cestrum : jasmin de nuit, famille des Solanacées, Cestroïdées. Arbrisseau avec quelques baies contenant les semences

chitine : substance cornée blanche qui forme l'exosquelette des insectes, crustacés, et la paroi squelettique des champignons. Formule $(C_8H_{13}NO_5)_n$, carbohydrate complexe avec une masse molaire de 400 000 qui est dérivé de la N- acétyl-D-glucosamine. Similaire à la molécule de cellulose.

Chlorella : genre de chlorococcales ou algues vertes, dans l'eau douce ou salée, ou bien dans le sol

chloroplaste : organe cellulaire de la photosynthèse

chronobiologie : décrit et étudie la structure temporelle des organismes

circadien : cycles d'à peu près 24 heures dans les organismes

circumnutation : mouvements de croissance circulaires ou pendulaires des plantes ou des organes végétaux. Basée sur la croissance différente des différents côtés

Clunio : moucheron marin (chironomides), insecte

coléoptile : couche protectrice qui couvre les feuilles embryonnaires des herbes pendant la germination

colloque : présentation orale scientifique, rencontre de scientifiques et d'étudiants

constante diélectrique : indique comment la capacité d'un condensateur augmente si un minéral avec des propriétés diélectriques est inséré entre les deux plaques du condensateur

corrélation : mesure de l'association entre deux ou plusieurs variables et sa description mathématique. Le coefficient de corrélation varie entre -1 et +1 (0 : pas de corrélation)

cotylédon : premières feuilles à apparaître après la germination

Crassulacées : famille d'herbes vivaces ou petits arbustes, avec des feuilles épaisses, originaires de régions chaudes et sèches (ordre des Rosales)

cuticule lamelle imperméable couvrant les parois externes des cellules épidermiques végétales ; couche plus ou moins rigide constituant l'exosquelette des Arthropodes

cuvette : petit récipient de verre ou de plastique

cyanobactérie : bactérie avec un pigment bleu-vert qui lui permet la photosynthèse

débit-mètre : appareil pour enregistrer et contrôler les flux de fluides et de gaz

décalé (travail) = travail posté : les heures de travail sont divisées en deux ou trois postes (postes du matin, du soir et de nuit)

démodulation complexe : méthode d'analyse des séries temporelles pour déterminer la longueur de période et la position de phase des données. Aussi utilisable pour les ensembles de données avec des périodes non-stationnaires.

Desmodium : trèfle-horloge, plante télégraphe indienne (Fabacées = Papilionacées)

déviatiion standard : mesure statistique de la variabilité (dispersion ou étendue) d'un ensemble de valeurs numériques autour de leur moyenne arithmétique.

diagramme de structure : représentation de la structure d'un processus dynamique sous forme de modèle

diagramme temporel : affichage graphique d'une variable (axe y = axe des ordonnées) en fonction du temps (axe x = axe des abscisses)

diapause : interruption spontanée du développement de certains animaux (spécialement des insectes) pendant un certain laps de temps. Marqué par la réduction de l'activité métabolique. Rôle de survie dans des conditions défavorables de l'environnement. Peut survenir dans tous les stades de la vie

diélectrique : matériau non conducteur avec une grande résistivité. Isolant dans les condensateurs

digitalisation : voir numérisation

digitaliseur = frame-grabber : voir numériseur

disquette : disque magnétique permettant le stockage magnétique de données pour le lecteur de disquette de l'ordinateur

Drosophila : drosophile = mouche du vinaigre = mouche des fruits, genre d'insecte (ordre des diptères)

Dunaliella : algue verte unicellulaire flagellée (ordre des Volvocales)

dynamique du système : réseau complexe avec une ou plusieurs boucles de rétroaction, dans lequel les effets d'un processus reviennent causer des changements dans la source du processus

écart-type : voir déviation standard

échantillon : partie représentative d'un ensemble plus vaste, ou population, spécialement pour une enquête

endogène : causé par des causes internes

enregistrement : mesure continue de grandeurs physiques

enthalpie : somme de l'énergie interne et du produit de la pression et du volume d'un système thermodynamique. Il existe l'enthalpie libre et l'enthalpie liée

entropie maximale (analyse spectrale par)

: méthode d'analyse des séries temporelles pour déterminer la longueur de période d'ensembles de données qui peuvent être plutôt courts.

- épiderme** : couche externe de cellules couvrant les différentes parties des plantes. Sur cet épiderme, une cuticule cireuse fournit une barrière protectrice contre les blessures mécaniques, la déshydratation et les infections.
- équation d'Arrhenius** : équation qui décrit l'effet de la température sur la vitesse d'une réaction chimique. C'est la base du calcul des constantes de réaction
- erreur standard** : déviation standard divisée par la racine du nombre des cas observés
- érythrocyte** : cellule rouge sanguine, constituant du sang auquel il donne sa couleur caractéristique. Il circule dans le sang et son hémoglobine transporte l'oxygène des poumons vers les tissus. Sans noyau chez les Mammifères.
- eucaryote** : cellule ou organisme qui possède un noyau nettement défini. Les eucaryotes ont une enveloppe nucléaire (double membrane), des chromosomes bien définis et d'autres organites. Tous les autres organismes appartiennent aux procaryotes.
- Euglena** : algue, protozoaire unicellulaire, avec un ou deux flagelles, en forme de fuseau, habituellement vert, trouvé communément dans l'eau stagnante
- évolution (théorie de l')** : cette théorie postule que les divers types d'organismes ont leur origine dans d'autres types préexistant, et que les différences sont dues aux modifications dans les générations successives.
- Exacum affine** : Violette de Perse, famille des Gentianacées
- feedback** : voir rétroaction
- ferroïne** complexe de 1, 10 phenanthroline-ferrisulfate, indicateur redox
- filtre de bande passante** : filtre qui laisse passer les fréquences seulement entre deux fréquences extrêmes seulement
- filtre digital = filtre numérique** : procédure mathématique pour filtrer les séries temporelles
- folioles latérales** : pour des feuilles composées pennées, ce sont les folioles sur le côté de la feuille (par opposition à la foliole terminale)
- Fourier (analyse de)** : détermination des composants harmoniques d'une série temporelle
- freerun = parcours libre** : déroulement de rythmes biologiques sans synchronisation par un «métronome» = «Zeitgeber» = «pacemaker»
- frq (mutants)** : mutants de *Neurospora* avec une longueur de période circadienne changée
- fructification** : formation du fruit. Ici, formation des parties reproductrices des champignons. Voir aussi ronds de sorcières
- fruits (mouche des)** : voir aussi *Drosophila*
- garde** (cellules de) : cellules épidermiques spéciales, souvent en forme de haricot. Deux cellules de garde bordent un stomate.
- gloire du matin** : Ipomée = *Pharbitis nil*, plante volubile du genre *Ipomoea* (Convolvulacées)

gravitropique (pendule) : croissance inégale des flancs des tiges de plantes et des vrilles, qui est induite par la gravité et aboutit à des mouvements pendulaires

grunion *Leuresthes tenuis* poisson (Athérinidés). Les oeufs sont fécondés et déposés sur la plage à certains moments des phases lunaires et tidales

hamster : le hamster sibérien *Podopus sungorus*, ordre des rongeurs, famille des Critécidés. Queue courte, avec des poches dans les joues pour le transport de la nourriture. Le hamster syrien *Mesocricetus auratus* est le hamster doré Les croquettes pour hamster sont de la nourriture comprimée en petits morceaux

Hellrung (système) : système à lumière infrarouge pour enregistrer le comportement locomoteur des animaux

humidité (capteur d') : capteur électrique pour enregistrer l'humidité

hyperpolarisation : accroissement du potentiel de membrane négatif des cellules

hypocotyle : partie entre les cotylédons et la racine des plantes

hypothèse : affirmation sans contradiction, qui peut être vraie

indole-acétique (acide) = AIA : hormone végétale pour p. ex. l'élongation

infrarouge : un émetteur infrarouge (diode lumineuse infrarouge) et un récepteur infrarouge (phototransistor) permettent de percevoir une interruption dans un rayon lumineux infrarouge par un animal, en provoquant un signal électrique

inhibiteur : substance chimique qui inhibe une réaction chimique ou un processus physiologique

interface : circuit imprimé utilisé pour convertir les signaux

inversé (cycle lumière-obscurité) : dans un cycle inversé 12 :12 heures de lumière-obscurité, la période normale de lumière est remplacée par l'obscurité, et la période sombre est remplacée par la lumière

isabgol : substitut bon marché de l'agar, à partir des cosses d'un plantain indien

jetlag : perturbation du système circadien après un voyage en avion à travers différents fuseaux horaires (vers l'ouest ou vers l'est). Il dure plusieurs jours, jusqu'à ce que le système circadien humain soit adapté aux nouvelles conditions

jours courts : jour avec une période lumineuse courte, et une longue période sombre (p. ex 11h de lumière et 13h d'obscurité). Voir aussi photopériodisme plante de jours courts : plante qui fleurit dans des conditions de jours courts uniquement

jours longs : jour avec une longue période de lumière et une courte période d'obscurité (p. ex. 13 h de lumière et 11 h d'obscurité) plante de jours longs : elles fleurissent uniquement en jours longs.

Kalanchoe : plante panda, genre de plantes succulentes de la famille des Crassulacées

larve : stade juvénile de certains animaux, qui subit des changements de forme et de taille pour la maturation jusqu'au stade adulte

- latence (temps de)** : temps entre le stimulus et la réaction qu'il déclenche
- Légumineuses** : famille de plantes de l'ordre des Fabales, avec la sous-famille des Fabacées (Papilionacées), un groupe très important d'Angiospermes
- lièvre des neiges** = *Lepus timidus* : mammifère des forêts de l'hémisphère nord et des Alpes
- lissage** : procédure mathématique pour réduire les écarts entre données enregistrées. La fenêtre de lissage détermine le type de lissage. Voir aussi moyenne mobile
- longueur de jour critique** : longueur de la période de lumière dans un jour de 24 heures, où 50% d'une réaction photopériodique est déclenchée. Exemple : à la longueur de jour critique de 11,5h d'une plante particulière de jours courts, la moitié des plantes de l'expérience va fleurir, à des périodes de lumière plus courtes il y en aura plus, à des périodes plus longues il y en aura moins. A la longueur de jour critique d'une certaine plante de jours longs, la moitié des plantes de l'expérience vont fleurir, à des périodes de lumière plus courtes il y en aura moins, à des périodes plus longues il y en aura plus.
- Lotka-Volterra (modèle de)** : description mathématique du système proie-prédateur par Lotka (1925) et Volterra (1926)
- lumière polarisée** : les ondes de cette lumière vibrent dans une direction spécifique, alors que dans la lumière ordinaire elles vibrent dans toutes les directions
- lunaire (rythme)** : rythme avec une période proche du cycle lunaire (28 jours)
- mammifères** : membre de la classe des vertébrés où les jeunes sont nourris par le lait de leur mère. Poils, sang chaud, quatre pattes.
- manuscrit** : document soumis pour publication
- Maranthacées** : famille de plantes monocotylédones, de l'ordre des Zingiberales, provenant de forêt tropicales humides ou marécageuses, particulièrement en Amérique
- matrice** : disposition rectangulaire d'éléments mathématiques, en rangées horizontales et verticales
- menstruation** : écoulement périodique à partir du vagin de sang, de sécrétions et de tissus désagrégés qui ont tapissé l'utérus de la femme
- mésophylle** : tissu parenchymateux des feuilles (parenchyme palissadique et lacuneux)
- Métronome** : voir Zeitgeber
- Mimosa** : plante sensitive, genre de la famille des Mimosacées, provenant des régions tropicales et subtropicales des hémisphères nord et sud
- Modus** : programme spécial pour la modélisation
- moisissure** : mycélium produit par divers champignons, qui se développe à la surface d'objets organiques
- moléculaire (génétique)** : partie de la génétique, dans laquelle la structure et le fonctionnement de l'information génétique sont étudiés au niveau des molécules (acides nucléiques, protéines)

monographie : compte-rendu écrit sur un seul sujet

moteur (tissu) et motrices (cellules)

: le tissu moteur est un ensemble de cellules motrices qui permet au pulvinus des feuilles des plantes de bouger

mouvement de repos : mouvement périodique vertical des feuilles

moyenne : nom d'une valeur x_m , où n valeurs données sont combinées selon certaines règles. Elle se trouve entre la plus grande et la plus petite valeur. Moyennes arithmétique, géométrique, harmonique et quadratique.

moyenne du signal : méthode pour l'analyse des séries temporelles, voir chapitre «affichage et analyse des séries temporelles», «affichage d'actogrammes»

moyenne mobile : formation de valeurs moyennes d'une série de valeurs, qui sont décalées d'une valeur après chaque calcul de moyenne.

mue larvaire : dépouillement de la vieille cuticule lors du passage d'un stade larvaire à un autre (en particulier chez les Arthropodes)

multimedia (présentation) : présentation qui utilise différents moyens techniques

multiplexeur : forme de transduction du signal dans laquelle chaque canal est utilisé plusieurs fois (il y a des multiplexeurs temporels et des multiplexeurs en fréquence)

Musca domestica : mouche domestique commune (insecte de l'ordre des Diptères et de la famille des Muscides)

mutant : lignée individuelle ou caractère résultant d'une mutation à partir d'un type sauvage

mutation : changement relativement permanent dans le matériel héréditaire mycélium : masse de filaments tubulaires ramifiés (hyphes) de champignons

Neurospora : moisissure rouge du pain. Champignon de la classe des Ascomycètes, souvent trouvé sur le pain mouillé

nipagine : fongicide (tue les champignons)

numérisation : transformation de données analogiques en information binaire pouvant être transmise à l'ordinateur

numériseur = frame-grabber : circuit imprimé d'ordinateur, pour numériser les valeurs enregistrées analogiques

objectif : objet de verre ou d'autre matériau transparent (lentille) utilisé pour former une image d'un objet sur lequel il est mis au point. Des lentilles composées équipent les appareils photos, les microscopes, les caméras. Le système de lentilles d'un appareil d'optique fait face à l'objet

obscurité physiologique : lumière qui n'a pas d'effet sur le processus physiologique particulier. De cette façon, le processus peut être observé sans l'influencer. Voir aussi lumière de sécurité

OCR (Optical Character Recognition)

: programme pour la reconnaissance des caractères et leur conversion en signes informatiques

Oenothera : plante de l'ordre des Myrtales et de la famille des Onagracées

organe : groupe de tissus d'un organisme qui remplit une certaine fonction.

orientation solaire : capacité des organismes à s'orienter en utilisant la direction du soleil (directement, ou par la polarisation de la lumière solaire). Les changements quotidiens et annuels du soleil sont ainsi pris en compte.

ovaire : gonade femelle. Il contient, nourrit et guide le développement de l'ovule. Il a d'importantes fonctions endocrines.

Oxalis : oseille sauvage, famille des Oxalidacées

palolo = *Eunice viridis* : annélides des récifs coralliens polynésiens

Paramecium : Protozoaire cilié, couvert d'une multitude de cils qui battent rythmiquement pour le propulser

paramètre : une variable pour laquelle la gamme des valeurs possibles identifie une collection de cas distincts dans un problème.

per (mutants de *Drosophila melanogaster*) : sans rythme circadien d'activité locomotrice ou d'éclosion (mutants per0), ou avec longueur de période changée en plus court (pers) ou en plus long (perl)

période : longueur de période = temps après lequel une certaine phase d'une oscillation survient de nouveau

périodicité quotidienne : processus périodique dont la longueur de période est 24 heures. Voir aussi circadien.

périodogramme (analyse) : procédure mathématique pour déterminer la longueur de période d'une oscillation

Pétri (boîte de) : récipient contenant du milieu nutritif pour la culture des micro-organismes, à la suite du microbiologiste R. J. Pétri (1852-1921).

pH (valeur) : potentiel d'hydrogène. Contenu en ion hydrogène H⁺ dans une solution, il caractérise l'acidité d'une solution, sa neutralité ou son caractère basique. pH7 signifie 10⁻⁷ g d'ions H dans une solution.

Pharbitis : Ipomée, plante grimpante du genre Ipomoea, famille des Convolvulacées

phase (diagramme de) ou tracé de phase : affichage graphique de deux variables tracées respectivement sur les axes x et y.

phase (position de) : état particulier dans un cycle de changement. Voir aussi «période»

phéromone : substance pour la communication chimique entre des organismes de la même espèce. Elle est efficace à des concentrations extrêmement basses.

phosphoinositol (cycle du) : cycle spécial dans les cellules pour la libération du calcium

photoélectrique (méthode) : méthode d'enregistrement avec un rayon lumineux. Voir aussi «infrarouge»

photopériode : (1) longueur de la période lumineuse d'un jour ; (2) quotient entre la durée de l'éclairement et la durée de l'obscurité dans une journée.

photopériodique (induction) : induction d'une réaction physiologique par la durée du jour

photopériodique (réaction) : réponse physiologique d'un organisme à un traitement photopériodique.

photopériodisme : comportement d'un organisme en réponse à la longueur du jour. Voir «jours courts», «jours longs»

photosynthèse : synthèse de composés organiques à l'aide de la lumière, spécialement la formation de carbohydrates à partir de CO_2 et de sources de H (comme l'eau), sous la catalyse de la chlorophylle dans les chloroplastes contenus dans les tissus végétaux.

pigment : matière colorée

pipette : petit tube de verre calibré pour mesurer les volumes

pixel : l'un des petits éléments qui ensemble constituent une image (comme sur un écran d'ordinateur)

plasticine : mélange de moulage constitué de kaolin, zinc, craie, pigments, cire et huile (équivalent à mastic')

point d'inflexion : point d'une courbe où la pente change de signe \$\$ discutable : c'est plutôt la traversée de la tangente

polynôme et polynômiale (courbe)

: expression mathématique dans laquelle les membres sont connectés entre eux par des + ou des - seulement \$\$ discutable

polyuréthane : matériau plastique formant une mousse légère (consistant en alcools et isocyanates)

population : ensemble des individus d'une espèce dans une certaine région. Ils sont reliés génétiquement

les uns aux autres pendant de nombreuses générations

potentiel : mesure de l'énergie en un certain point du champ (p. ex. champ électrique)

pratiques (travaux) : unité d'enseignement pour fournir des compétences pratiques

première feuille : la première feuille après les cotylédons, lors de la germination d'une graine

procaryote : tous les organismes (bactéries, algues bleues = cyanobactéries = cyanophycées) avec l'équivalent d'un noyau (le nucléoïde) à la place d'un vrai noyau tel qu'on le trouve chez les eucaryotes

processeur : partie d'un ordinateur qui agit sur les données

proie-prédateur (modèle) : ce modèle décrit l'interaction mutuelle entre des populations de prédateurs et des populations de proies

propionique (acide) : liquide piquant avec un effet antimicrobien

protocole : description détaillée d'une expérience scientifique, d'un traitement ou d'une procédure

pulvinus : coussin, masse de grosses cellules à paroi fine entourant un faisceau conducteur à la base d'un pétiole ou pétiolule, et agissant dans les mouvements de turgescence des feuilles ou folioles. Trouvé spécialement chez les Fabacées (Papilionacées), Oxalidacées, Maranthacées

pupaison : transformation en pupe. Au stade pupal, la larve se change (métamorphose) en imago = insecte adulte

- puparium** : enveloppe rigide formée pendant la métamorphose des insectes à partir du tégument larvaire et qui couvre et protège la pupa
- Q_{10} (**valeur**) : mesure de la dépendance d'un processus à la température. Cette valeur est calculée comme :
$$Q_{10} = \frac{R_{T+10}}{R_T}$$
expression
- radicalaire (réaction)** : réaction impliquant des radicaux, c'est à dire des groupes d'atomes liés entre eux en une entité
- rectale (température)** : température mesurée dans l'anus
- repliement de fréquence** : découpage d'une série temporelle en parties qui correspondent à la longueur de période de l'événement enregistré. De cette façon, les cycles successifs sont positionnés les uns sous les autres. Procédure simple et sensible pour déterminer la longueur de période
- repolarisation** : restauration de l'état d'hyperpolarisation Q_{10} discutable : reprise d'une polarisation normale après une dépolarisation
- reticulum endoplasmique RE** : système membranaire intracellulaire, fortement ramifié, chez tous les eucaryotes
- rétroaction** : en biologie, réponse dans un système qui influence l'activité suivante ou la productivité de ce système; contrôle d'une réaction biologique par le produit final de cette réaction
- rhizome bulbeux** : rhizome plus ou moins épaissi, qui est nettement différent des racines Q_{10} un rhizome est une tige, donc différente des racines
- Robinia pseudacacia** : arbre de la famille des Fabacées (Papilionacées)
- rond de sorcière** : forme circulaire des fructifications de champignons, causé par une croissance radiale du mycélium
- run-test** : procédure mathématique pour tester si les valeurs d'une série temporelle sont distribuées au hasard ou non
- rythme** : changement quantitatif régulièrement récurrent dans un processus biologique variable. Voir aussi oscillation
- rythme quotidien (ou journalier)** : rythme trouvé chez les organismes dont la longueur de période est synchronisée à 24 heures par des signaux de rythme 24 heures («métronome» = «pacemaker» = «zeitgeber»)
- scanner** : appareil pour numériser les images ou le texte, et stocker les données sous forme binaire. Ces informations peuvent être transférées à un ordinateur
- sécurité (lumière de)** = obscurité physiologique : lumière sans effet dans un processus physiologique spécial. Cela permet d'observer un processus sans interférer avec lui
- semence** : structure végétale de propagation. Un ovule fécondé mûr d'une plante fleurie contenant un embryon, une enveloppe de la semence et normalement un tissu nourricier. Capable de germer pour produire une nouvelle plante.
- semilunaire (rythme)** : rythme de période 14 jours, correspondant à la moitié du cycle lunaire

séminaire : méthode universitaire d'enseignement. Il initie au travail scientifique autonome (indépendant)

série temporelle : série de données (habituellement équidistantes), d'une variable pendant un certain laps de temps Analyse de séries temporelles : analyse statistique pour déterminer par exemple la tendance, l'influence d'événements aléatoires et les périodicités

simulation : technique qui reproduit les systèmes, les événements réels et les processus en utilisant des modèles, souvent impliquant des procédures mathématiques hautement complexes

singulet : un état de base d'une molécule

Solanacées : famille végétale de la pomme de terre, de la tomate et du tabac

spacelab : station spatiale construite par l'ESA (agence spatiale européenne), fournissant de la place et des équipements pour la recherche dans l'espace.

spectrale (analyse) : méthode pour mesurer le spectre (d'absorption) d'une substance dans un spectrophotomètre

spore : cellule de propagation, souvent avec une grande résistance contre les conditions défavorables

stomate : ouvertures ou pores microscopiques dans l'épiderme des feuilles et des jeunes tiges des plantes. Ils permettent l'échange des gaz entre l'air extérieur et le système ramifié des canaux aérifères à l'intérieur des feuilles. Bordé par deux cellules de garde

succion (force de) : valeur positive du potentiel hydrique négatif ($S = -\psi$)

sulfurique (acide) : H_2SO_4 , liquide fortement hygroscopique et agressif

suppression de tendance : procédure mathématique où une périodicité peut être mieux reconnue que si elle est originellement superposée à une tendance

synchronisation : condition de deux ou plusieurs rythmes, qui ont la même longueur de période à cause de leurs interactions

synchronisée (culture) : culture cellulaire qui se divise au même moment

Tamarindus : arbre tropical (Césalpiniacées) d'Asie

télégraphe (plante) : voir *Desmodium gyrans*

température (compensation en) : la longueur de période des rythmes circadiens n'est pas ou peu dépendante de la température de l'environnement

tendance : ici, tendance d'une série temporelle dans une certaine partie

testicule : gonade mâle. Il contient des cellules germinales qui se différencient en spermatozoïdes matures, des cellules de soutien (cellules de Sertoli) et des cellules produisant la testostérone (cellules de Leydig)

tétraéthylammonium (chlorure de) : $[(C_2H_5)_4N] + Cl^-$: inhibiteur des canaux potassium

Thalassomyxa : amibe nue marine

théophylline : alcaloïde purique (méthylxanthine) des feuilles de plantes (thé et autres plantes). Chimiquement proche de la caféine et de la théobromine

thermodynamique : science fondamentale de l'énergie et de son transfert d'un endroit à un autre

tibia partie d'une patte d'insecte. Elle consiste en coxa (proche du corps), trochanter, fémur, tibia et tarse (avec plusieurs segments et des griffes)

tidal (rythme) : fluctuation biologique périodique dans un organisme qui correspond à (et est en réponse à) des changements environnementaux des marées (flux et reflux des océans). Deux marées hautes et deux marées basses interviennent pour chaque jour de 24,8 heures, donc la période du rythme tidal est environ 12,4 heures

Timesdia : programme pour l'analyse des séries temporelles, écrit par W. Martin

transpiration : perte d'eau principalement à travers les stomates des feuilles des plantes

Trifolium repens : Trèfle (famille des Fabacées)

turgescence : pression hydrostatique causée par l'eau dans les vacuoles des cellules végétales. La turgescence est la cause de la rigidité dans les tissus des plantes vivantes

ultradien (rythme) : oscillation avec une période plus courte que les oscillations circadiennes, c'est à dire dans la gamme des minutes ou des heures

vacuole : organite cytoplasmique remplissant des fonctions telles que le stockage, l'ingestion, la digestion, l'excrétion et l'expulsion d'eau excédentaire. Dans les cellules végétales, un grand espace central qui est vide

de cytoplasme, entouré d'une membrane et rempli de liquide

variability : fluctuation, déviation par rapport à la normale

variable : facteur qui peut prendre différentes valeurs pendant l'observation. La variable indépendante est tracée selon l'axe x, la variable dépendante est tracée selon l'axe y.

végétative (reproduction) = reproduction asexuée, de faisant pas intervenir de fusion entre spermatozoïde et ovule

verticale (migration) : mouvement vers le haut et vers le bas de petits organismes dans les rivières, les lacs et la mer

Vicia faba : fève, famille des Fabacées = Papilionacées

Zeitgeber : terme allemand désignant le donneur de temps, le signal temporel. Il synchronise un rythme biologique.

Bibliographie

- [1] Akerstedt, T. (1984). Work schedules and sleep. *Experientia*, 40 :417–422. **96**
- [2] Altenburger, R. and Matile, P. (1988). Circadian rhythmicity of fragrance emission in flowers of *Hoya carnosa*. *Planta*, 174 :248–252. **69, 76**
- [3] Andersen, H. and Johnsson, A. (1972). Entrainment of geotropic oscillations in hypocotyls of *Helianthus annuus*- an experimental and theoretical investigation. I. The geotropic movement initiated by one single geotropic stimulation. *Physiol. Plant.*, 26 :197–226. **50**
- [4] Antkowiak, B. (1992). *Elektrophysiologische Untersuchungen zur Seitenfiederblattbewegung von *Desmodium motorium**. Phd thesis, Universität Tübingen. **43**
- [5] Aschoff, J. (1973). Grundlagen der Tagesperiodik und ihre Bedeutung für die angewandte Physiologie und Klinik. *Verhdlg. D. Ges. innere Medizin*, 79 :19–32. **90**
- [6] Aschoff, J. (1981). Biological Rhythms. In *Handbook of behavioral Neurobiology*, volume 4. Plenum Press, New York und London. **31, 99**
- [7] Aschoff, J. (1983). Die innere Uhr des Menschen. In Peise, A. and Mohler, A., editors, *Die Zeit*, Schriften der Carl Friedrich von Siemens Stiftung, pages 133–144. Oldenbourg Verlag München, Wien. **90**
- [8] Ashkenazi, I., Brok-Simoni, F., Ramot, B., and Holtzman, F. (1973). Blood leucocyte enzyme activities. I. Diurnal rhythm in normal individuals. *J. interdiscipl. Cycle Res.*, 4 :193. **34**
- [9] Ashkenazi, I., Hartman, H., Strulovitz, B., and Dar, O. (1975). Activity rhythms of enzymes in human red blood cell suspension. *J. interdiscipl. Cycle Res.*, 6 :291–301. **34**
- [10] Beck-Bornhold, H. and Duben, H. (2003). *Der Hund, der Eier legte*. Rororo. **23**
- [11] Becker, D. and Leschik, E. (1973). Chemischer Oszillator als Modell für biologische Schwingungen. *Praxis Naturwiss.*, 8 :233–237. **57**
- [12] Bittner, E. (1972). *Blaualgen*. Kosmos Verl. Franckh, Stuttgart. **111**
- [13] Bossel, H. (1982). *Simulation dynamischer Systeme*. Vieweg und Sohn Braunschweig, Wiesbaden. ISBN 3-528-04746-1. **49**
- [14] Brogardh, T. and Johnsson, A. (1975). Regulation of transpiration in *Avena*. Responses to white light steps. *Physiol. Plantarum*, 35 :115–125. **67**
- [15] Brown, A. (1993). Circumnutations : from Darwin to space flights. *Plant Physiol*, 101 :345–348. **61**

Bibliographie

- [16] Brown, F., Hastings, J., and Palmer, J. (1970). *The biological clock : Two views*. Academic Press New York, London. **33**
- [17] Bryant, T. (1972). Gas exchange in dry seeds : Circadian rhythmicity in the absence of DNA replication, transcription, and translation. *Science*, 178 :634–636. **34**
- [18] Bünning, E. (1936). Die endogene Tagerhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 54 :590–607. **100**
- [19] Bünning, E. (1942). Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. *Z. Botanik*, 37 :433–486. **110**
- [20] Bünning, E. and Moser, I. (1969). Interference of moon light with the photoperiodic measurement of time by plants, and their adaptive reaction. *Proc. Nat. Acad. Science (USA)*, 62 :1018–1022. **69**
- [21] Chamberlain, T. (1965). The method of multiple working hypotheses. *Science*, 148 :754–759. **18**
- [22] Christensen, N. and Lewis, R. (1982). The circadian locomotor rhythm of *Hemideina thoracica* (Orthoptera) : The circadian clock as a population of interacting oscillators. *Physiol. Entomol.*, 7 :1–13. **51**
- [23] Cowan, I. (1972). Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance : observations and a model. *Planta*, 106 :185–219. **63**
- [24] Darwin, C. (1899). *Das Bewegungsvermögen der Pflanzen*. Gesammelte Werke. Carus, J., 2 edition. **61**
- [25] De Prins, J. and Cornelissen, G. (1975). Numerical signal averaging. *J. Interdisc. Cycle Res.*, 6 :95–102. **47**
- [26] der «Naturwissenschaften», S., editor (1923-). *Ergebnisse der exakten Naturwissenschaften*. Springer, Berlin, Göttingen Heidelberg. **31**
- [27] Diez-Noguera, A. (1994). A functional model of the circadian system. *Am. J. Physiology*, 267 :R1118–1135. **53**
- [28] Döhre (1977). Morgen- und Abendtyp beim Menschen. *Unterricht Biologie*, 51(Nov.). **96**
- [29] Ebel, H., Bliedert, C., and Russey, W. (1990). *The art of scientific writing*. VCH Verlagsgesellschaft mbH, Weinheim. **31**
- [30] Engelmann, D. (1998). The Image Processing Handbook. <http://bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de/imaging/Library/library.html>. **37, 38, 62, 78, 81, 85**
- [31] Engelmann, D. (1999a). Informations on image processing, programs and software. <http://bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de/imaging/Library/imaging-project.html>. **37, 125**
- [32] Engelmann, D. (1999b). Informations on image processing, programs and software. <http://bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de> /

- imaging/Library/imaging-project.html*. 62, 67, 78, 85, 87
- [33] Engelmann, W. (2002). Rhythms of Life. *www.bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de*. 34
- [34] Engelmann, W. (2003). Rhythmen in Strukturen von Pflanzen. *http://bioclox.bot.biologie.uni-tuebingen.de*. 61
- [35] Engelmann, W. and Hellrung, W. (1993). *Recording of locomotor activities*. Engelmann, Tübingen. 38
- [36] Engelmann, W. and Schrepf, M. (1979). Membrane models for circadian rhythms. *Photochem. Photobiol. Reviews*, 5 :49–86. 125
- [37] Engelmann, W. and Schuster, J. (1993). *OXALIS-Recording of movements with a video-computer-system*. Engelmann, Tübingen. 90
- [38] Enright, J. (1982). Sleep movements of leaves : In defense of Darwin's interpretation. *Oecologia*, 54 :253–259. 69
- [39] Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H., and Mollenhauer, D. (1985). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Fischer Verlag Stuttgart, New York. ISBN 3-437-30402-x. 110
- [40] Field, J. (1974). Das Experiment : Eine oszillierende Reaktion. *Chemie in unserer Zeit*, 7 :171–176. 57
- [41] Firm, R. and Digby, J. (1980). The establishment of tropic curvature in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 31 :131–148. 61
- [42] Fleissner, G. and Fleissner, G. (1988). *Efferent control of visual sensitivity in arthropod eyes : with emphasis on circadian rhythms*. Fischer Stuttgart, New York. 111
- [43] for Scientific Information, I., editor (1956-). *Science Citation Index*. Thomson Scientific, Inc. 31
- [44] Gorton, H., Williams, W., Binns, M., Gemmell, C., Leheny, E., and Shepherd, A. (1989). Circadian stomatal rhythms in epidermal peels from *Vicia faba*. *Plant Physiol.*, 90 :1329–1334. 43
- [45] Grell, K. (1987). Der Formwechsel von *Thalassomyxa australis* (Promycetozoidae)". *Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen*, Movie. 77
- [Halfmann] Halfmann, T. *Beschreibung zum Programm Digitale Filter*. Halfmann, T. Theodor Heuss Ring 34, 5090 Leverkusen. 48
- [46] Hamner, K., Finn, J., Sirohi, G., Hoshizaki, T., and Carpenter, B. (1962). The biological clock at the south pole. *Nature*, 195 :476–480. 34
- [47] Hanselman, D. and Littlefield, B. (1996). *Mastering MATLAB : A Comprehensive Tutorial and Reference*. Prentice Hall. 48
- [48] Hartman, H., Ashkenazi, I., and Epel, B. (1976). Circadian changes in membrane properties of human red blood cells in vitro, as measured by a membrane probe. *FEBS letters*, 67 :161–163. 34

Bibliographie

- [49] Haupt, W. (1977). *Bewegungsphysiologie der Pflanzen*. Thieme Stuttgart. 69
- [50] Haupt, W. and Feinleib, M. E. (1979). Physiology of movements. In *Encycl. Pl. Physiol. N.S.*, volume 7. Springer. 31
- [51] Helfrich, C., Cymborowski, B., and Engelmann, W. (1985). Circadian activity rhythm of the house fly continuous after optic tract severance and lobectomy. *Chronobiol. Intern.*, 2 :19–32. 86
- [52] Helfrich-Förster, C. and Diez-Noguera, A. (1993). Use of a multioscillatory system to simulate experimental results obtained from the period-mutants of *Drosophila melanogaster*. *J. interdisc. Cycle Res.*, 24 :225–231. 53
- [53] Hering, E. and et al. (1988). Neue grafische Darstellungsmethode für Simulationsmodelle. *Angew. Informatik*, 2 :90–93. 50
- [54] Hock, B. and Bolze, A. (1980). Die Briggs-Rauscher-Reaktion als Modell einer chemischen Uhr. *Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen*, Film C1495. 58
- [55] Hock, B. and Bolze, A. (1983). Die Zhabotinsky-Reaktion als Modell einer Musterbildung. *Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen, Germany*. 58
- [56] Huang, T., Tu, J., Chow, T., and Chen, T. (1990). Circadian rhythms in the prokaryote *Synechococcus* sp. RF-1. *Pl. Physiol.*, 92 :531–533. 110
- [57] Israelsson, D. and Johnsson, A. (1967). A theory for circumnutations in *Helianthus annuus*. *Physiol. Plant.*, 20 :957–976. 61
- [58] Iversen, T. (1982). The effect of gravity on plant cells. *The Physiologist*, 25(6, Suppl.) :1–4. 61
- [59] Johnsson, A. (1971). Aspects of gravity induced movements in plants. *Rev. of Biophys.*, 4 :277–320. 61
- [60] Johnsson, A. (1977). Zur Biophysik biologischer Oszillatoren. In Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H., and Ziegler, H., editors, *Biophysik. Ein Lehrbuch*, pages 441–449. Springer Berlin, Heidelberg, New York. 63, 65
- [61] Johnsson, A. and Heathcote, D. (1973). Experimental evidence and models on circumnutations. *Z. Pflanzenphysiol.*, 70 :371–405. 61, 65
- [62] Johnsson, A. and Karlsson, H. (1972). A feedback model for biological rhythms. I. Mathematical description and basic properties of the model. *Journal of theoretical Biology*, 36 :153–174. 50
- [63] Johnsson, M., Issaias, S., Brogardh, T., and Johnsson, A. (1976). Rapid, blue-light-induced transpiration response restricted to plants with grass-like stomata. *Physiol. Plant.*, 37 :1–4. 67
- [64] Karve, A., Deshmukh, A., Bhale-
rao, A., and Deshmukh, V. (1984). Photomorphogenetic regulation of reproductive development in groundnut and the significance of nyctinastic leaf movements. *New Phytol.*, 96 :535–543. 69

- [65] Kerkhof, G. (1985). Inter-individual differences in the human circadian system : A review. *Biol. Psychol.*, 20 :83–112. [91](#), [96](#)
- [66] Kleitman, N. (1963). *Sleep and wakefulness*. University of Chicago Press, Chicago and London. [91](#), [92](#)
- [67] Kluge, M. and Ting, I. (1978). *Cras-sulacean acid metabolism : Analysis of an ecological adaptation*. Springer Berlin, HD, NY. [70](#)
- [68] Knauth, P. and Rutenfranz, J. (1975). Untersuchungen zur Circadianrhythmik der Körpertemperatur bei langsam und schnell rotierenden Schichtplänen. In *Biologische Rhythmen und Arbeit. Bausteine zur Chronobiologie und Chronohygiene der Arbeitsgestaltung*. Springer Verlag, Wien, New York. [96](#)
- [69] Kolle, K. (1964). *Leitfaden für Verfasser wissenschaftlicher Arbeiten*. Springer Berlin, Göttingen, Heidelberg. [31](#)
- [70] Koukkari, W., Tate, J., and Warde, S. (1987). Chronobiology projects and laboratory exercises. *Chronobiologia*, 14 :405–442. [25](#), [96](#)
- [71] Lewis, R. (1976). The circadian rhythm of *Hemideina thoracica* (Orthoptera). Free running rhythms, circadian rule and light entrainment. *Int. J. Chronobiol.*, 3 :241–254. [50](#)
- [72] Lumme, J. (1978). Phenology and photoperiodic diapause in northern populations of *Drosophila*. In Dingle, H., editor, *Evolution of insect migration and diapause*, pages 145–170. Springer, New York. [101](#)
- [73] Mabood, S., Newman, P., and Nimmo, I. (1978). Circadian rhythm in the activity of acetylcholin esterase in human erythrocytes incubated in vitro. *Biochem. Soc. Trans.*, 6 :303–308. [34](#)
- [74] Marchand, P. (1996). *Graphics and GUIs with MATLAB*. CRC Press. [48](#)
- [75] Markow, T. A. and O’Grady, P. (2005). *Drosophila : A Guide to Species Identification and Use*. Academic Press Inc.,U.S. [111](#)
- [76] Martin, W., Kipry, U., and Brinkmann, K. (1977). Timesdia-Ein interaktives Programm zur Analyse periodischer Zeitreihen. *EDV in Medizin und Biologie*, 3 :90–94. [47](#), [48](#)
- [77] Matile, P. and Altenburger, R. (1988). Rhythms of fragrance emission in flowers. *Planta*, 174 :242–247. [69](#), [76](#)
- [78] Mayer, W. and Hampp, R. (1995). Movement of pulvinated leaves. *Progress in Botany*, 56 :236–262. [75](#)
- [79] Mergenhagen, D. (1986). The circadian rhythm of *Chlamydomonas reinhardi* in a Zeitgeber-free environment. *Naturwiss.*, 73 :410–417. [29](#), [34](#)
- [80] Mergenhagen, D. and Mergenhagen, E. (1987). The biological clock of *Chlamydomonas reinhardi* in space. *European J. Cell Biol.*, 43 :203–207. [34](#)
- [81] Moore-Ede, M., Sulzman, F., and Fuller, C. (1982). *The clocks that time us. Physiology of the circadian timing system*. Harvard University Press, Cambridge, London. [90](#), [111](#)

Bibliographie

- [82] Müller, E. and Löffler, W. (1982). *Mykologie*. Fischer Verlag Stuttgart, New York, 5 edition. ISBN 3-13-436804-8. **111**
- [83] Neumann, D. (1972). Semilunar-periodische Fortpflanzung von *Clunio marinus*. Biologische Zeitmessung in der Gezeitenzone. *Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen.*, Film C 1091. **115**
- [84] Ohm-Schrader, L., Holzapfel, G., and Hardeland, R. (1980). Circadian rhythms in human erythrocytes in vitro not confirmed. *J. interdisc. Cycle Res.*, 11 :199–207. **34**
- [85] Östberg, O. (1976). Zur Typologie der circadianen Phasenlage. Ansätze einer praktischen Chronohygiene. In Hildebrandt, G., editor, *In : Biologische Rhythmen und Arbeit*, pages 117–137. Springer Wien etc. **91**
- [86] Overland, L. (1960). Endogenous rhythm in opening and odor of flowers of *Cestrum nocturnum*. *Am. J. Bot.*, 47 :378–382. **69, 76**
- [87] Pfeffer, W. (1875). *Die periodischen Bewegungen der Blattorgane*. Wilhelm Engelmann, Leipzig. **109**
- [88] Pickardt, B. (1985). Roles of hormones, protons and calcium in gravitropism. *Plant Physiol. Rev.*, 11 :193–281. **61**
- [89] Platt, J. (1964). Strong inference. *Science*, 146 :347–353. **18, 19**
- [90] Popper (1975). Von den Quellen unseres Wissens und unserer Unwissenheit. In *Mannheimer Forum, Boehringer*, volume 75+76. von Ditfurth, H. **20**
- [91] Porter, R. (1986). Transformation in cyanobacteria. *CRC Rev. in Microbiol.*, 13 :111–132. **34**
- [92] Randall, R. (1987). *Frequency analysis*. Larsen, Glostrup, 3 edition. **48**
- [93] Reiss, J. (1986). *Schimmelpilze*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg New York, Tokyo. ISBN 3-540-16419-7. **111**
- [94] Ruge, W. and Hampp, R. (1987). Leaf movements of nyctinastic plants - a review. *Pl. Phys. Life Sc. Adv.*, 6 :149–158. **75**
- [95] Satter, R., Gorton, H., and Vogelmann, T. (1990). *The pulvinus : Motor organ for leaf movement*. Am. Soc. Plant Physiol., Rockville. **75, 109**
- [96] Saunders, D. (1982). *Insect clocks*. Pergamon Press New York, 2 edition. **101**
- [97] Schlösser, U. (1994). SAG-Sammlung von Algenkulturen at the University of Göttingen : Catalogue of strains. *Bot. Acta*, 107 :113–186. **110**
- [98] Schulz, H. and Lund, R. (1977). Unser 25-Stunden-Tag. *Psychologie Heute*, Mai :50–56. **90**
- [99] Schwab, J. (1968). *Biological Science Curriculum Study*. J. Wiley and Sons Inc., New York, London. **121**
- [100] Siedentop, W. (1971). *Methodik und Didaktik des Biologieunterrichts*. Quelle und Meyer Heidelberg, 3 edition. **121**
- [101] Siffre, M. (1975). Six months alone in a cage. *National Geography*, march. **90**

- [102] Silyn-Roberts, H. (1996). *Writing for Science. A practical handbook for science, engineering and technology students*. Addison Wesley Longman New Zealand Limited. ISBN 0 582 87816 0. **31**
- [103] Silyn-Roberts, H., Engelmann, W., and Grell, K. (1986). Thalassomyxa australis rhythmicity I. Temperature dependence. *Interdisc. Cycle Res.*, 17 :181–187. **77**
- [104] Smith, R., Reid, W., and Luchsinger, A. (1980). *Smith's guide to the literature of the life sciences*. Minneapolis/Minn., 9 edition. **31**
- [105] Sulzman, F., Ellman, D., Fuller, C., Moore-Ede, M., and Wassmer, G. (1984). Neurospora rhythm in space : a reexamination of the endogenous-exogenous question. *Science*, 225 :232–234. **29**
- [106] Thomson Scientific, I., editor (1926-). *Biological Abstracts*. Bioscience Information Service BIOSIS. Philadelphia (Pennsylvania, USA). **31**
- [107] Url, W. and Bolhar-Nordenkamp, H. (1981). Desmodium gyrans (Fabaceae) - Gyration. *Institut für den wissenschaftlichen Film, Göttingen*, Film E 2619. **21**
- [108] Volkmann, D. and Sievers, A. (1979). Gravity perception in multicellular organisms. In Haupt, W. and Feinleb, M., editors, *Encyclop. Plant Physiol.*, volume New Ser. Vol 7. Springer Verlag, Berlin New York. **61**
- [109] Walser, W. and Wedekind, J. (1991). *Modus*. CoMet Verlag für Unterrichtsoftware Duisburg. ISBN 3-89418-686-0. **115**
- [110] West, L. (1951). The fly as an experimental animal. In *The housefly*, chapter 15. Comstock Publ. Co. Ithaca, New York. **82, 84**
- [111] Wever, R. (1979). *The circadian system of man. Results of experiments under temporal isolation*. Springer New York, Heidelberg, Berlin. **90**
- [112] Wheatley, D. and Links, J. (1984). *Der Mord im Landhaus*. DuMont's Criminal-Rätsel. DuMont Buchverlag, Köln. ISBN 3-7701-1577-5. **20**
- [113] Wilkins, M. (1984). Gravitropism. In Wilkins, M., editor, *Advanced Plant Physiology*, pages 163–185. Pitman, London. **61**
- [114] Wilson, E. (1952). *An introduction to scientific research*. McGraw Hill New York, Toronto, London. **20, 23, 26**
- [115] Winfree, A. (1974). Rotating chemical reactions. *Scientific American*, 230, June :82–95. **57**
- [116] Winfree, A. (1987). *The timing of biological clocks*. Scientific American Books Inc. New York. **87**
- [117] Zhabotinsky, A. (1973). Autowave processes in a distributed chemical system. *Journal of Theoretical Biology*, 40 :45–61. **57**