

## La maîtrise de la reproduction par la photopériode et la mélatonine chez les mammifères d'élevage

Philippe Chemineau, Xavier Berthelot, Benoît Malpaux, Yvon Guérin, Daniel Guillaume, Jean Pelletier

La plupart des animaux domestiques originaires des zones tempérées présentent des variations saisonnières de leur activité de reproduction. Celles-ci sont plus ou moins marquées selon les espèces ; les bovins et les porcins ne manifestent qu'un relativement faible saisonnement alors que les équins, et surtout les petits ruminants, ont des périodes d'arrêt complet de leur reproduction [1].

Plusieurs facteurs de l'environnement (lumière, température, alimentation, relations inter-individuelles) sont responsables de ces variations saisonnières. L'importance de chacun d'entre eux dépend des espèces.

Chez les ovins/caprins, espèces dites de « jours courts », la lumière (par le fait des variations de la durée de la phase claire du jour, la photopériode), constitue certainement la principale cause des importantes variations saisonnières de reproduction observées pour l'ensemble des races d'Europe du Nord. Des résultats récents permettent, d'une part de mieux connaître et de mieux comprendre les mécanismes par lesquels la photopériode agit sur la fonction de reproduction et d'autre

part, de mettre au point des manipulations lumineuses ou des traitements biochimiques, pour aboutir au report ou à l'annulation des variations saisonnières.

Dans les autres espèces, l'espèce équine, dite de « jours longs », est la plus sensible aux variations lumineuses. Les bovins (espèce de « jours longs » également) et les porcins (espèce de « jours courts ») ont une reproduction qui n'est que peu sensible aux variations photopériodiques. Étudiés depuis de nombreuses années chez les espèces présentant une sensibilité marquée, les effets directs de la photopériode sont maintenant assez bien connus. Cependant, les mécanismes impliqués dans les effets de la lumière sur la reproduction ne sont pas encore tous élucidés. Certains progrès récents permettent néanmoins d'envisager, chez les petits ruminants, la mise au point de traitements pour maîtriser les variations saisonnières de la reproduction.

### Effets des variations photopériodiques sur la reproduction des petits ruminants

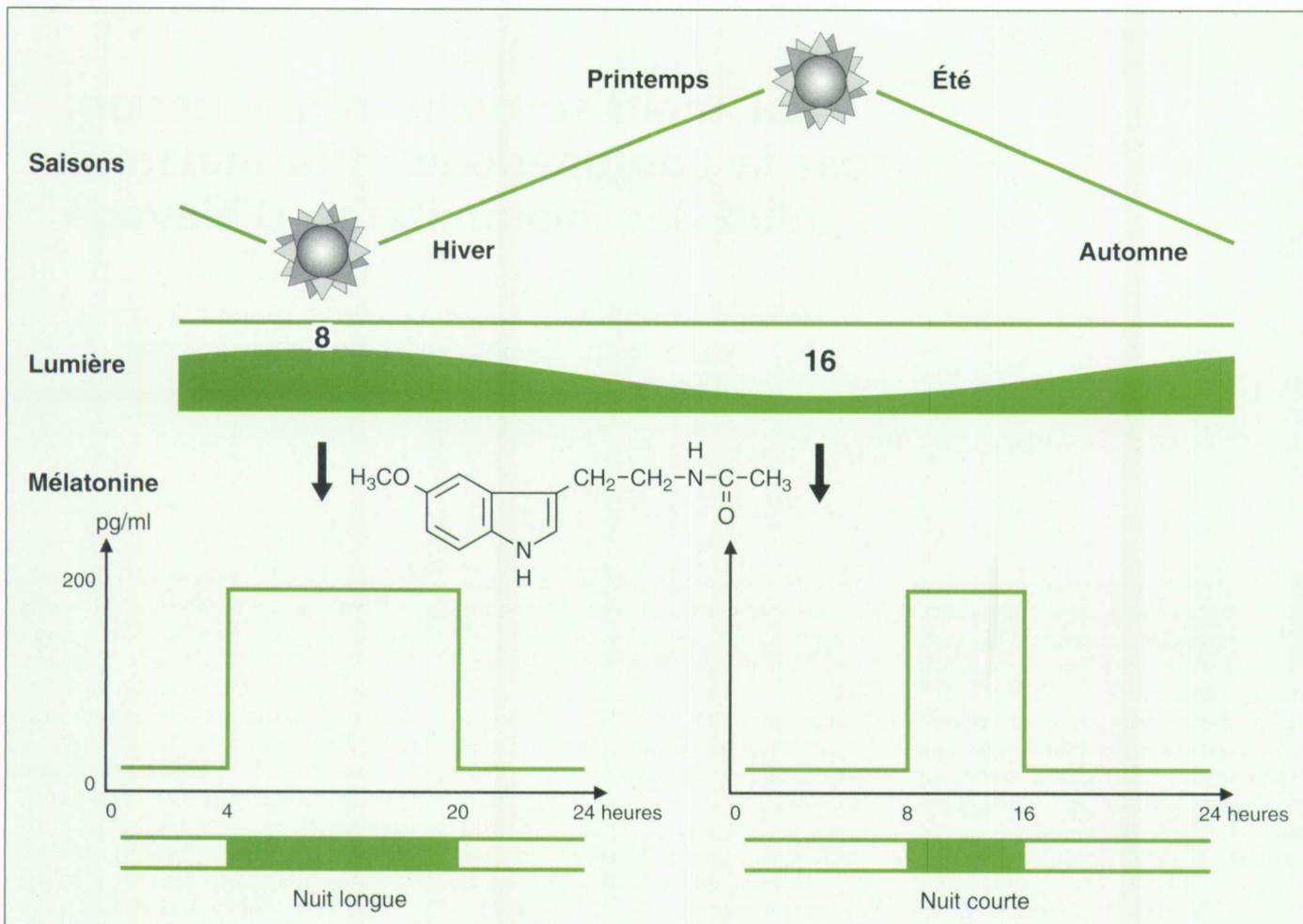
#### Effets des jours courts (JC) et des traitements de type « jours courts » (« JC »)

Les JC (dans la plupart des cas, moins de 12 heures de lumière par 24 heures, succédant à des jours longs, JL), appliqués pendant suffisamment longtemps ont un effet stimulateur sur la reproduction. Les ovulations débutent environ 80 jours chez la chèvre alpine et 50 jours chez la brebis Ile-de-France, après le changement JL/JC [2]. Cependant ces JC ne sont pas toujours stimulateurs, puisqu'après environ 70 jours d'activité sexuelle, celle-ci s'arrête et les animaux deviennent alors « réfractaires » aux JC. C'est l'installation d'un état réfractaire aux JC de l'hiver qui est responsable, en partie au moins, de l'arrêt saisonnier de l'activité aux alentours du mois de février [3].

Les JC peuvent être remplacés par un traitement approprié avec de la mélatonine [4-6] (voir ci-dessous le mécanisme impliqué). Ceci est vérifié même si les animaux sont maintenus en JL (si leurs yeux perçoivent des JL), ce qui est généralement le cas au printemps et en été lorsque l'on souhaite induire une activité sexuelle à contre-saison, mais où il est difficile de maintenir les animaux dans un local fermé. L'utilisation est donc envisageable en bâtiment ouvert ou au pâturage, les animaux réagissant comme en JC grâce au traitement. La mélatonine peut être distribuée dans l'alimentation, tous les jours en fin d'après-midi (ce qui correspondrait au crépuscule des JC) ou bien, et c'est la forme la plus facile à utiliser, libérée en permanence par un dispositif sous-cutané (implant) ou intra-ruminal (bolus).

P. Chemineau, B. Malpaux, Y. Guérin, D. Guillaume, J. Pelletier : INRA, Physiologie de la reproduction, 37380 Nouzilly, France.

X. Berthelot : Département des productions animales, ENV, 31076 Toulouse Cedex, France.



**Figure 1.** Représentation schématique des changements saisonniers de l'éclairement quotidien (lumière) et des conséquences qu'ils induisent sur la durée de sécrétion de mélatonine dans le plasma sanguin au cours de 24 heures, au solstice d'hiver (nuit longue) ou au solstice d'été (nuit courte).

**Figure 1.** Schematic representation of seasonal changes in day length and their consequences on the duration of secretion of blood plasma melatonin during 24-hour periods at the winter solstice (long night) or summer solstice (short night).

## Tableau 1

**Effets de deux traitements photopériodiques sur la reprise d'activité ovulatoire post-partum chez des vaches Salers**

	% de vaches cycliques		
	50 j pp	60 j pp	env 70 j pp
Lot 1 (lumière naturelle)	0 <sup>a</sup>	15 <sup>a</sup>	20 <sup>a</sup>
Lot 2 (300 lux durée normale du jour)	0 <sup>a</sup>	37 <sup>b</sup>	45 <sup>b</sup>
Lot 3 (300 lux pendant 16 heures/jour)	20 <sup>b</sup>	45 <sup>b</sup>	60 <sup>c</sup>

Vingt vaches par lot ; pour un même stade post-partum, les chiffres affectés de lettres différentes sont significativement différents au seuil de  $p < 0,05$  ; d'après [17].

**Effects of two photoperiodic treatments on the resumption of post-partum ovulatory activity in the Salers cow**

## Effets des jours longs (JL) et des traitements de type « jours longs » (« JL »)

Les JL (dans la plupart des cas, plus de 12 heures de lumière, succédant à des JC), appliqués pendant suffisamment longtemps, ont un effet inhibiteur sur la reproduction. La chèvre alpine arrête ses ovulations environ 80 jours et la brebis Ile-de-France environ 35 jours après le passage JC/JL. Cependant ces JL ne sont pas toujours inhibiteurs puisqu'après un certain temps en JL l'activité sexuelle reprend ; les animaux deviennent alors « réfractaires » aux JL [7]. C'est probablement l'installation d'un état réfractaire aux JL qui est, en partie au

moins, responsable du déclenchement du début de la saison sexuelle en août/septembre. Mais les JL ont également la propriété de « lever » l'état réfractaire aux JC, et donc de leur restituer un effet stimulateur. Cette particularité est intéressante lorsque l'on souhaite débiter les traitements en fin d'hiver ou début de printemps.

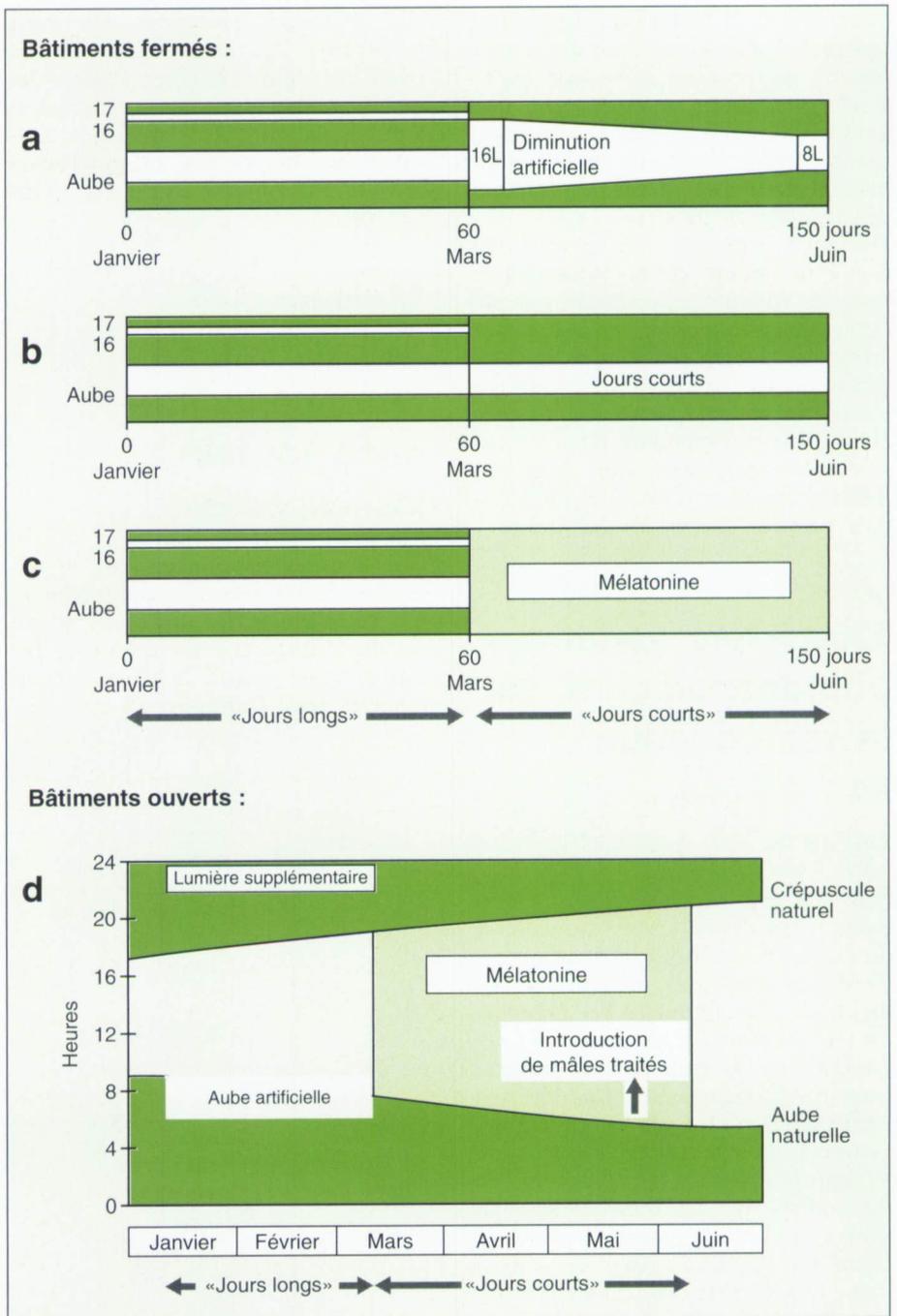
Il est possible de remplacer ces JL réels par un traitement photopériodique de type « JL » plus économe en électricité. Le moment d'éclairage pendant le rythme circadien (au cours de 24 heures) a été démontré comme étant plus important que sa durée elle-même. En effet, lorsque la lumière est présente de 15 à 18 heures après l'aube, les animaux font la lecture d'un jour long [8-10]. Cette propriété permet d'utiliser dans des bâtiments normaux, une courte période d'éclairage pendant la nuit après avoir réalisé une aube fixe, au lieu de JL réels plus coûteux sur le plan électrique. Ce traitement est donc appelé de type « JL » ou également « flash » bien que la durée d'éclairage nocturne soit de 1 à 2 heures.

### Importance du « passé photopériodique », existence d'un rythme endogène

Les différents effets de la photopériode qui viennent d'être mentionnés, ont été identifiés dans des bâtiments fermés où la lumière est strictement contrôlée. Dans les conditions naturelles, d'autres phénomènes contribuent aux variations saisonnières de reproduction.

Le « passé photopériodique » des animaux conditionne leur réponse aux changements de la durée du jour. Ainsi, des jours avec 12 h de lumière seront considérés comme des JC si les animaux étaient auparavant placés sous 16 h d'éclairage, mais comme des JL si ceux-ci percevaient auparavant 8 h de lumière.

Il est également bien admis maintenant que la plupart des mammifères originaires des zones tempérées possèdent un rythme endogène d'activité sexuelle qui ne se manifeste, de façon évidente, que lors de l'absence totale de variations photopériodiques. La période de ce rythme endogène serait proche de 10 à 11 mois, chez le



**Figure 2.** Traitements photopériodiques utilisables en bâtiments fermés, où sont fournis 60 jours avec une aube fixe et éclairage de la phase photosensible 16 à 17 heures après l'aube, suivis de (a) 90 jours décroissants de 16 à 8 heures d'éclairage par jour, (b) 90 jours courts, ou (c) 90 jours de traitement avec de la mélatonine. Traitements photopériodiques utilisables en bâtiments ouverts où un éclairage supplémentaire est fourni sous forme d'une aube artificielle et de deux heures de lumière de 16 à 18 heures après celle-ci pendant au moins 60 jours, suivi d'un traitement avec de la mélatonine ; s'il s'agit de femelles, l'introduction de mâles traités de la même façon se fait 70 jours après le début du traitement avec de la mélatonine.

**Figure 2.** Photoperiodic treatments used in light-proof buildings, where 60 days with a fixed dawn and lighting of the photosensitive phase 16 to 17 hours after dawn are provided, followed by (a) 90 decreasing days from 16 to 8 hours of light per day, (b) 90 short days or (c) 90 days of a melatonin treatment. Photoperiodic treatments may be used in open barns where extra light is given as an artificial dawn and two hours of light 16 to 18 hours later for more than 60 days, followed by a melatonin treatment ; if females are treated, introduction of males, treated in the same way, is done 70 days after the onset of the melatonin treatment.

bélier [11] et la brebis [12]. Les stimulations lumineuses auraient alors pour rôle de synchroniser ce rythme endogène, pour qu'il coïncide avec une période annuelle et que la reproduction ait lieu au moment où l'environnement naturel est le plus favorable à la survie des jeunes.

Plusieurs tentatives de « reconstruction » des effets de la photopériode dans les conditions naturelles ont été faites. Les plus récentes, réalisées chez les ovins, laissent penser que tous les phénomènes précédemment décrits interviennent au cours de l'année [13,14] ; leur importance relative, leur succession temporelle ainsi que leur intervention dans différentes races restent toutefois largement inconnues.

## Effets des variations photopériodiques sur la reproduction des équins, bovins et porcins

Pour les équins, espèce de « jours longs », ces derniers sont stimulateurs de l'activité ovulatoire. De nombreuses expérimentations mettent en évidence cet effet stimulant des photopériodes longues. Par exemple, des juments en anovulation saisonnière, recevant 16 heures de lumière par 24 heures à partir du 1<sup>er</sup> décembre, manifestent leur première ovulation 10 semaines plus tôt (30 janvier au lieu du 2 avril) que les femelles témoins restées en lumière naturelle [15].

Chez les bovins, espèce de « jours longs » également, l'éclaircissement diminue la durée de l'œstrus post-partum [16]. Des vaches Salers allaitantes soumises à un traitement photopériodique ont une reprise d'activité plus précoce après la mise bas que les femelles témoins [17] (tableau 1). A l'inverse, un implant de mélatonine, en plaçant les animaux en jours courts, provoque un allongement de l'œstrus post-partum [18].

Chez les porcins, espèce de « jours courts », le maintien de verrats en jours courts permet d'augmenter sensiblement la production spermatique et la fertilité de la semence, par rapport

aux animaux maintenus en jours longs [19].

Dans ces deux dernières espèces les variations photopériodiques ne permettent cependant pas de maîtriser totalement la reproduction, au contraire de ce qui est observé chez les petits ruminants.

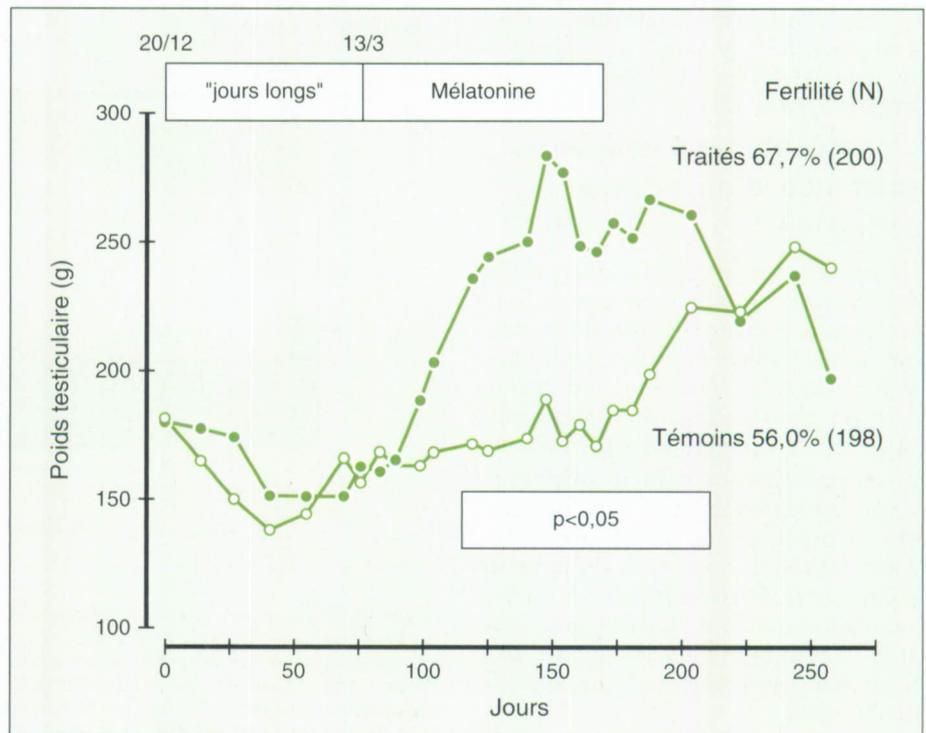
## Mécanismes des variations photopériodiques dans toutes les espèces

Chez tous les mammifères [20], la perception de l'information photopériodique (éclairage ou obscurité) se fait par la rétine, puis est transmise par voie nerveuse jusqu'à la glande pinéale (appelée aussi épiphyse). Le tracé ner-

veux, bien établi chez les rongeurs, passe par différents noyaux hypothalamiques (suprachiasmatique et paraventriculaire, entre autres), puis par le ganglion cervical supérieur, situé dans le cou. L'ablation de ce ganglion empêche tout effet du signal photopériodique.

Reçue au niveau des pinéalocytes (cellules sécrétrices de la glande pinéale) par des récepteurs adrénérgiques, l'information traduisant le passage lumière/obscurité entraîne la synthèse d'une enzyme, la N-acétyl-transférase, essentielle à la synthèse de la mélatonine. Cette dernière substance est actuellement considérée comme le message permettant au système nerveux central d'interpréter le signal photopériodique. La mélatonine n'est, en effet, synthétisée et sécrétée que pendant la nuit (figure 1).

Lorsque les nuits sont courtes, la durée de sécrétion de mélatonine est courte ; au contraire, lorsque les nuits sont lon-



**Figure 3.** Poids testiculaire et fertilité chez des béliers Ile-de-France adultes témoins ou traités par la succession « jours longs »-implants de mélatonine (Guérin Y, *et al.*, 1988, résultats non publiés). La fertilité des deux lots de béliers a été testée, après collecte de la semence, par insémination artificielle de brebis synchronisées dans les mêmes troupeaux. L'effectif de femelles inséminées figure entre parenthèses.

**Figure 3.** Testicular weight and fertility in adult Ile-de-France rams, left untreated or subjected to the « long days »-melatonin implants succession. Fertility of the two groups of rams was tested after semen collection and artificial insemination in synchronized ewes from the same flocks. The number of ewes is given between brackets.

gues, la durée de sécrétion de mélatonine est longue. C'est par la durée de cette sécrétion que les animaux connaissent la durée du jour. Ainsi, la perfusion de mélatonine à des brebis pinéalectomisées, produit des effets variables selon la durée de perfusion : une longue durée par 24 h provoque un déclenchement de leur activité sexuelle et inversement. Chez la jument, la distribution de mélatonine en fin d'après-midi d'un jour long entraîne, par le rétablissement d'une longue durée de présence de cette hormone, la lecture d'un jour court. Toutefois cette lecture provoque une inhibition des ovulations [21]. Un même signal mélatonine, tout au moins quant à sa durée, est donc inducteur de l'activité sexuelle chez les petits ruminants et inhibiteur chez les équins.

S'il est donc connu que la mélatonine est le messenger intermédiaire entre l'information photopériodique et les cellules à LH-RH de l'hypothalamus, plusieurs étapes sont encore manquantes. En effet, les sites récepteurs dans le système nerveux central et le mode d'action précis de la mélatonine n'ont toujours pas été identifiés avec certitude. Bien que des travaux récents conduits chez la brebis et le bélier mettent en évidence la présence de sites d'action dans l'hypothalamus médio-basal [22] et de récepteurs dans la tige hypophysaire [23], leurs rôles dans ces parties du cerveau restent encore très mal connus.

D'une espèce à l'autre, toute cette chaîne est donc apparemment identique jusqu'à la sécrétion de mélatonine. Cette sécrétion suit, en effet, les variations de la durée de la nuit, que les animaux soient de « jours courts » ou de « jours longs », mais c'est l'interprétation du message fourni par la mélatonine qui change. Les espèces de « jours courts » sont stimulées par de longues durées et inhibées par de courtes durées de sécrétion de mélatonine ; c'est l'inverse que l'on observe pour les espèces de « jours longs ».

Ainsi que cela vient d'être mentionné, c'est, *in fine*, l'activité des cellules sécrétrices de LH-RH qui se trouve stimulée ou inhibée. Celles-ci, un certain temps après le passage dans une photopériode stimulative, voient donc leur activité de décharge pulsatile fortement augmentée, ce qui entraîne l'accroisse-

ment de la fréquence des pulses de LH par l'hypophyse, puis la stimulation gonadique et enfin la reprise de l'activité sexuelle.

## Manipulations photopériodiques permettant le contrôle de la reproduction chez les petits ruminants

Les traitements photopériodiques actuellement expérimentés pour essayer de contrôler l'activité sexuelle des ovins et des caprins à contre-saison, sont directement dérivés des concepts qui viennent d'être exposés ci-dessus. Ces traitements poursuivent principalement trois objectifs :

- induction et maintien à contre-saison d'une activité cyclique chez la femelle (les traitements hormonaux classiques actuels permettent l'induction d'une seule période d'ovulation, sans retours en chaleurs) et spermatogénétique élevée chez le mâle ;
- abolition totale des variations sai-

sonnières d'activité sexuelle, intéressante surtout chez les mâles ;  
— avance de la date de la saison sexuelle annuelle chez la femelle.

## Induction et maintien d'une activité sexuelle à contre-saison

Le principe retenu pour ce type de traitement est la succession d'une période de jours longs pendant l'hiver et d'une période de jours courts ou décroissants (*figure 2*) pendant le printemps, afin d'aboutir à une activité sexuelle maximale en fin de printemps ou au début d'été.

### • Essais réalisés chez les mâles

Les essais concernent des jeunes béliers nés à l'automne et des béliers adultes, essentiellement des centres d'insémination artificielle (IA) souhaitant disposer de semence fraîche en grande quantité et de bonne qualité, alors que les mâles producteurs sont normalement en pleine contre-saison. Les traitements expérimentés permettent d'avancer la puberté des jeunes béliers [24] et d'obtenir un plus grand nombre de doses de semence utilisables pour le testage sur descendance (*tableau 2*). L'efficacité de ces traitements est telle que deux des plus

**Tableau 2**

### Production spermatique chez des agneaux Lacaune subissant un traitement photopériodique

	Agneaux témoins		Agneaux traités
Nombre d'agneaux	43		53
Nombre d'agneaux collectés avec succès la 1 <sup>re</sup> année (%)	33(77)	NS	41(77)
Nombre total de doses (400 × 10 <sup>6</sup> spz par dose) d'IA par bélier collecté (m ± sem)			
- Centre 1 : (période totale de collecte)	29,5 ± 31,8	p < 0,05	63,3 ± 36,4
- Centre 2 : (par éjaculat)	11,0 ± 0,5	p < 0,001	14,2 ± 0,7

« JL » suivis de jours décroissants.  
Centres d'IA du Rayon de Roquefort, Ovitest et Confédération des Producteurs de Roquefort.

### Sperm production in Lacaune lambs submitted to a photoperiodic treatment

grands centres d'IA français (bassin de Roquefort) ont décidé de traiter la totalité des agneaux du schéma de sélection laitier dans les prochaines années.

Chez les adultes, la succession « JL » puis « JC » (réels ou simulés par la pose d'implants de mélatonine) ou jours décroissants, permet d'obtenir une reprise importante de l'activité spermatogénétique et la production d'une semence utilisable pour l'IA (figure 3). Ce type de traitement est actuellement en cours d'essai sur une assez large échelle, dans plusieurs centres d'IA français.

#### • Essais réalisés chez les femelles

Le schéma expérimenté est celui utilisant la succession flash-mélatonine (figure 2).

Dans l'espèce caprine les résultats montrent très clairement qu'il est nécessaire d'utiliser la succession de ces deux parties du traitement pour aboutir à une activité sexuelle maximale au printemps [25, 26] (tableau 3). Dans ces conditions, en faisant appel à des boucs traités de la même façon et utilisés en lutte naturelle, la fertilité et la prolificité sont très proches, voire identiques à celles de la saison sexuelle annuelle, alors que les femelles sont fécondées en avril/mai. Le traitement permet d'obtenir une meilleure réponse à l'« effet bouc », mais surtout d'aboutir à une cyclicité ovulatoire et œstrienne qui va conditionner les bons résultats de fertilité.

L'effet du mode d'administration de la mélatonine a également été testé chez les caprins en comparant une distribution quotidienne dans l'après-midi par injection ou ingestion, avec l'insertion d'implants sous-cutanés délivrant une quantité constante. Les trois modes d'administration ont sensiblement la même efficacité [2] (figure 4).

Chez la brebis, le même schéma a été expérimenté et il semble que l'obtention d'une activité cyclique à contre-saison soit plus délicate. Actuellement, avec les races utilisées, l'effet bélier seul ne suffit pas pour induire des ovulations ; le recours aux traitements hormonaux classiques reste nécessaire. Une fois induites, toutefois, ces ovulations sont cycliques, ce qui n'est pas le cas des animaux témoins. Il est généralement possible d'obtenir une

meilleure fertilité à l'œstrus induit associée à des fécondations sur retours, ce qui entraîne une bonne fertilité totale de la lutte de contre-saison.

#### Abolition totale des variations saisonnières

L'application des différents concepts exposés dans la première partie et notamment celui concernant la nécessité d'une alternance entre photopériodes opposées pour éviter l'installation d'un état réfractaire, a permis d'envisager un traitement susceptible d'abolir les variations saisonnières de la reproduction chez le bélier. Testé avec succès dans cette espèce, ce schéma a également été appliqué au bouc.

#### • Chez le bélier

L'alternance très rapide de JL et de JC (un mois de JL/ un mois de JC),

appliquée à des béliers Ile-de-France ou Suffolk à partir de janvier (période pendant laquelle le poids testiculaire est minimum, voisin de 200 g), entraîne dans les 4 à 5 mois qui suivent la reprise de croissance du poids testiculaire, puis ultérieurement son maintien à un niveau de saison sexuelle (proche de 300 g) pendant au moins deux ans (en fait toute la durée de l'expérimentation) (figure 5). Il est possible d'utiliser l'alternance de JL et de JC, mais également l'alternance d'un mois de flash et d'un mois de JC [27]. Des béliers Ile-de-France ainsi traités et dont la semence est récoltée pendant l'habituelle contre-saison, produisent beaucoup plus de spermatozoïdes que des béliers non traités, dont la qualité est équivalente à ceux récoltés en saison sexuelle (Almeida, Touré et Pelletier, cités par [4] ; figure 6). Ce schéma a été testé sur une plus

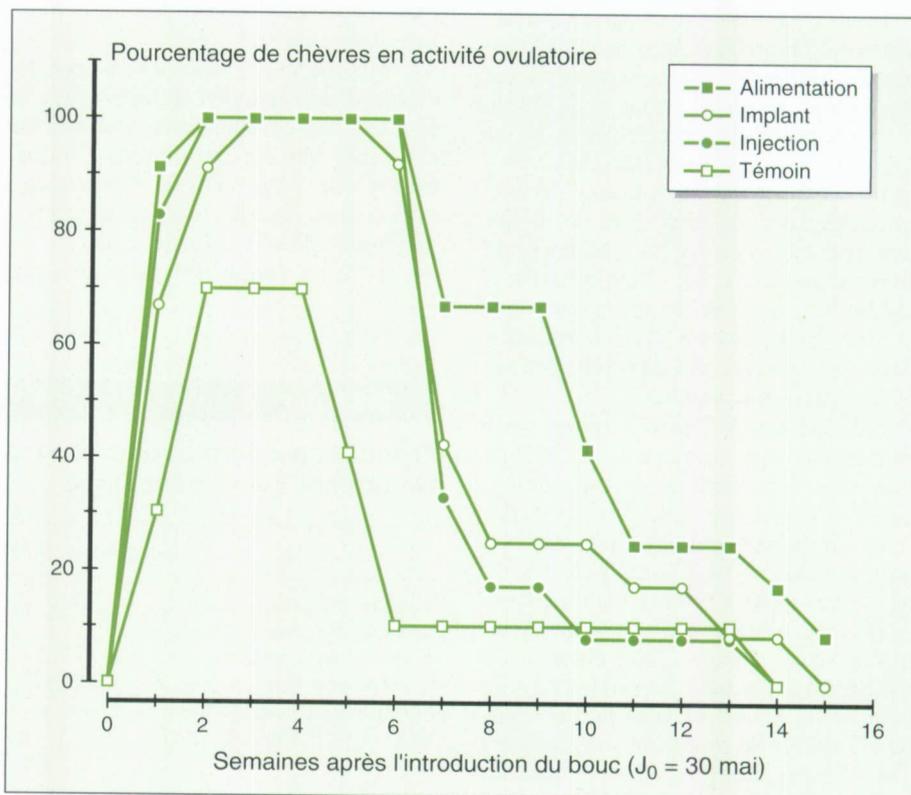


Figure 4. Durée de l'activité ovulatoire induite chez les chèvres témoins (ne recevant aucun traitement) ou recevant la succession « jours longs »-traitement avec de la mélatonine dans l'alimentation (ingestion quotidienne à 15 h 00), ou sous forme d'injection quotidienne (15 h 00), ou sous forme d'implant sous-cutané. Le traitement utilisé est identique à celui proposé sur la figure 2, pour bâtiments ouverts (d'après [25]).

Figure 4. Duration of the induced ovulatory activity in control in goats (without any treatment) or in goats subjected to the succession of « long days »-treatment of melatonin given as daily feeding (daily ingestion at 15 h 00), or as daily injection (15 h 00) or as a sub-cutaneous implant. The treatment used is identical to that proposed in figure 2, for open barns.

**Tableau 3**

**Mise en évidence de la nécessité d'utiliser la succession lumière + mélatonine, pour l'obtention d'une activité sexuelle et d'une fertilité maximale, à contre-saison chez la chèvre laitière française**

	Lots expérimentaux			
	Témoins	Mélatonine	Lumière	Lumière + Mélatonine
<b>Expérience 1</b> (Adultes Saanen en lait, boucs vasectomisés du 30/05 au 30/06)				
— Effectif	8	8	8	8
— Femelles ovulant encore 2,5 mois après l'introduction du bouc	0	1	0	6
— Femelles venues au moins deux fois en chaleurs	2	5	5	8
<b>Expérience 2</b> (Jeunes Alpines d'un an, boucs entiers du 15/04 au 27/05)				
— Effectif	10	28	8	44
— % qui ovulent pendant la lutte	10	46	63	91
— Fertilité des femelles en % mise bas	10	39	63	86
— Date moyenne de fécondation	25/04	28/04	03/05	27/04

**Demonstration of the necessity of using the succession of light + melatonin for obtaining maximal out-of-season sexual activity and fertility in the French dairy goat**

**Tableau 4**

**Utilisation de l'alternance rapide JL/JC dans les conditions d'un Centre d'insémination artificielle (Intersélection, L'Aigle)**

Race	Nombre de béliers		% au dessus du témoin		
	Témoins	Traités	Éjaculats utilisables	Spz par éjaculat	Nb total spz produits
Rouge de l'Ouest	5	6	+ 5	+ 20	+ 26
Ile-de-France	4	4	+ 22	+ 27	+ 55
Suffolk	4	5	+ 115	+ 81	+ 290
Charolais	4	10	+ 60	+ 93	+ 209
<b>Total</b>	<b>17</b>	<b>25</b>	<b>+ 50</b>	<b>+ 55</b>	<b>+ 145</b>

Pézavent P, Chemineau P, résultats non publiés.

**Utilisation of rapid LD/SD alternations under artificial insemination Center conditions**

large échelle, par un important centre d'IA qui a soumis la moitié de son cheptel de béliers à une telle alternance. Les résultats obtenus en première année de comparaison montrent déjà une importante augmentation de la production spermatique par rapport aux béliers témoins (tableau 4).

• Chez le bouc [28-30]

Le succès obtenu avec l'espèce ovine permettait d'envisager une extension à l'espèce caprine, chez laquelle l'effet important de la saison sur la spermatogénèse conduit les centres d'IA à ne collecter les animaux que de septem-

bre à février. Chez cette espèce, par ailleurs, l'augmentation du nombre de doses d'IA stockées par bouc est un objectif économiquement intéressant. De janvier 1987 à mai 1990, deux lots de six boucs ont été soumis à l'alternance d'un mois de JL et d'un mois de JC (soit une période de deux mois) ou à l'alternance de deux mois de JL et de deux mois de JC (soit une période de quatre mois), en comparaison avec un troisième lot, témoin contemporain, soumis aux variations naturelles de la photopériode.

Comme chez les béliers, après trois à cinq mois selon les lots, le poids testiculaire augmente indiquant la reprise d'une activité spermatogénétique intense, puis il se maintient à un niveau élevé pendant le reste de l'expérience, au contraire de ce qui est observé chez les témoins. La durée totale de l'activité spermatogénétique est donc élevée pendant au moins trois années consécutives. Les différentes mesures faites sur les animaux traités montrent qu'ils maintiennent une activité sexuelle élevée et pratiquement constante : le volume et la concentration des éjaculats, le nombre de spermatozoïdes, l'aptitude de ces derniers à supporter la congélation, etc. sont du même niveau, voire supérieurs pour certains critères, à ceux rencontrés pendant la saison sexuelle annuelle. Le nombre total de spermatozoïdes produits par les boucs traités est toujours très supérieur à celui des boucs témoins et au total, le nombre de doses produites, utilisables pour l'IA est supérieur de 69 % (période deux mois) et de 55 % (période quatre mois) à celui du témoin.

La fertilité de la semence produite par les boucs traités n'est pas différente de celle produite par les boucs témoins pendant la saison sexuelle, ainsi que le montrent les deux campagnes d'IA faites en 1988 et 1989 sur un grand nombre de femelles.

**Utilisation de la mélatonine seule : avance de la date de la saison sexuelle annuelle**

L'utilisation d'un traitement de mélatonine seul (sans traitement photopériodique préalable) a fait l'objet de-

## Summary

### The control of domestic mammal reproduction by light and melatonin

P. Chemineau, X. Berthelot, B. Malpoux, *et al*

Day length variations are transmitted to the pineal gland which secretes melatonin into the blood during the dark phase of the night/day cycle. This molecule is responsible for the interpretation of day length. In the bovine and equine species, long days (LD) are stimulatory and short days (SD) inhibitory of sexual activity ; in swine sheep and goats, it is the reverse, LD are inhibitory and SD stimulatory. These effects are more marked in small ruminants of temperate regions where the photoperiod is considered as the principal external cue behind seasonal reproductive activity.

Breeds of sheep and goats from temperate latitudes present seasonal variations of breeding activity which limit their productivity. These variations are controlled by annual photoperiodic changes. Short days stimulate sexual activity, but, if used for a long time, cause the appearance of refractoriness which stops reproductive activity. Refractoriness can be broken by exposing the animals to the opposite photoperiod (LD), leading to the principle that alternations between LD and SD are essential for the photoperiodic control of seasonal reproduction. The interruption of night by light can mimic a long day (« LD ») and melatonin treatments can mimic a short day (« SD »). All these observations are important for practical applications.

For out-of-season control of sexual activity, treatments using the « LD » -decreasing days or « LD »-melatonin successions were demonstrated to be very efficient in advancing puberty in young rams. They caused a dramatic increase in sperm production allowing earlier use of these animals in progeny tests for artificial insemination (AI). In adult rams, such treatments also caused a substantial increase in testicular weight (significantly different from control rams for 100 days in the spring). In the female goat, the « LD »-melatonin succession is very efficient in

inducing and maintaining oestrous and ovulatory activities during the spring, leading to unusually high fertility after natural mating during this period of the year. In seasonal breeds of ewes from Northern Europe, such treatment has so far appeared less efficient than it has in she-goats. However, melatonin alone can be used after the end of May to advance the sexual season and increase fecundity.

Induction of permanent reproductive activity in rams and he-goats was made possible after the observation that monthly alternations between LD and SD abolished seasonality of behavioural and spermatogenic activities. This treatment greatly improved quantitative and qualitative sperm production in both species. The males could be used all year around to produce AI doses with no variations in sperm quality and no alteration of fertility. Short light cycles can be used in open barns by alternating « LD » and melatonin which abolishes seasonal testicular weight variations. This last result, obtained in Ile-de-France rams, is the first record of inducing a permanently high sexual activity in normally seasonal males kept under conditions of normal husbandry. On the other hand, these short light cycles were unable to abolish seasonality of ovulatory activity in the ewe.

Knowledge of the various effects of photoperiod on the neuroendocrine pathways and reproductive activity in sheep and goats has therefore allowed the successful testing of light treatments in controlling seasonal reproductive activity in the field and in males raised in AI centres.

In horses, LD treatment induces an earlier onset of ovulatory season after winter anæstrus, and melatonin inhibits this resumption.

In other species, manipulation of light and melatonin appears less efficient in controlling reproduction.

nombreuses expérimentations notamment en Australie, Nouvelle-Zélande et Grande-Bretagne.

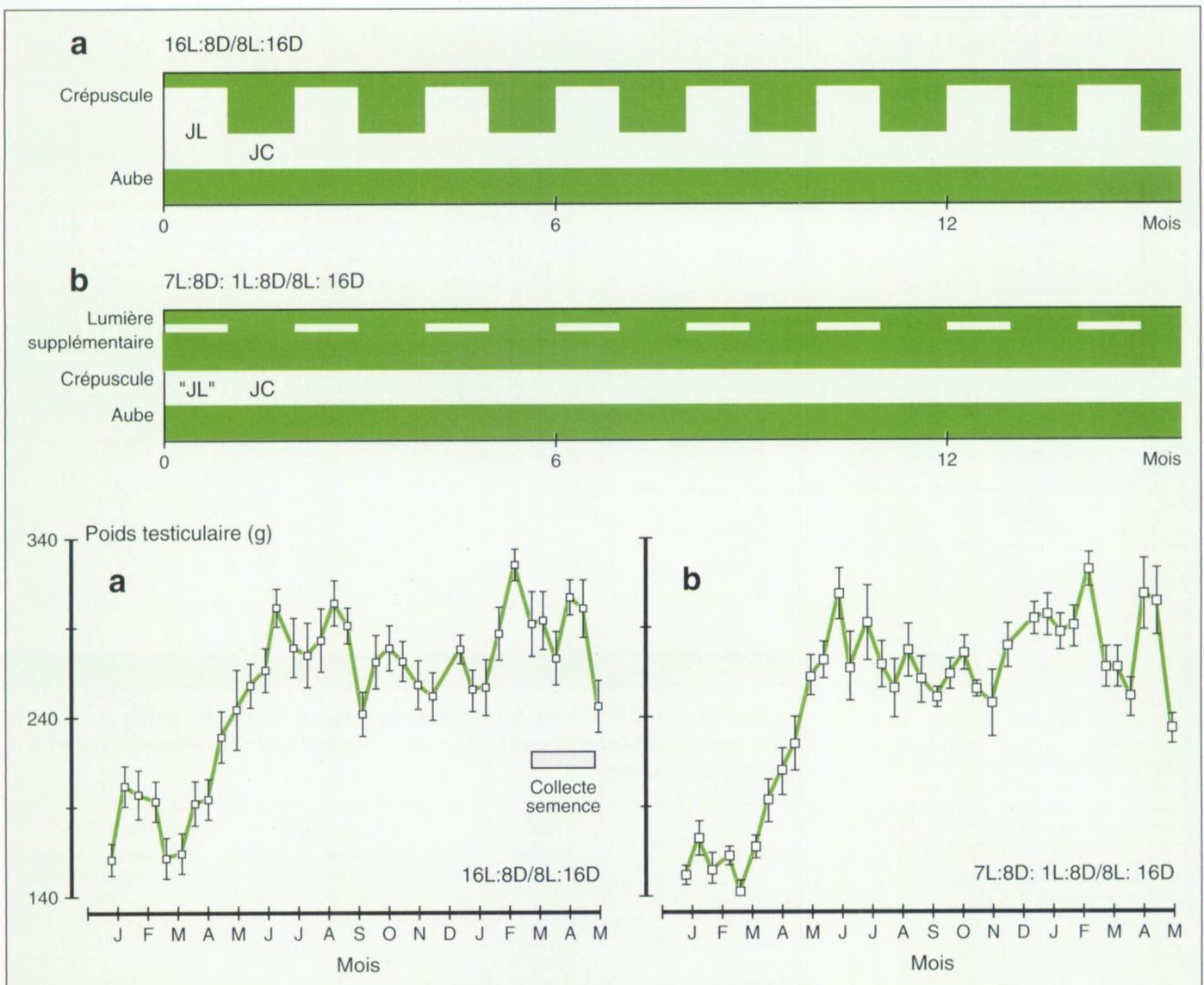
Chez les races peu saisonnées, telles que le Mérinos, le traitement permet une légère augmentation de la fertilité et de la prolificité, quelle que soit la date à laquelle il est employé. Chez les races saisonnées originaires de l'Europe du Nord, dont le début de saison se situe en septembre, ce type de traitement permet d'avancer de 1 à 1,5 mois le début de la saison sexuelle

annuelle [4, 31]. Chez ces races, le traitement n'est toutefois efficace que s'il commence à partir de la fin du mois de mai.

Plusieurs formes d'administration de la mélatonine ont été essayées, dont celles indiquées précédemment (administration quotidienne par injection ou ingestion, implants sous-cutanés, bolus intra-ruminal). Dans le cas des implants sous-cutanés, il se produit également une augmentation du taux d'ovulation qui conduit à un

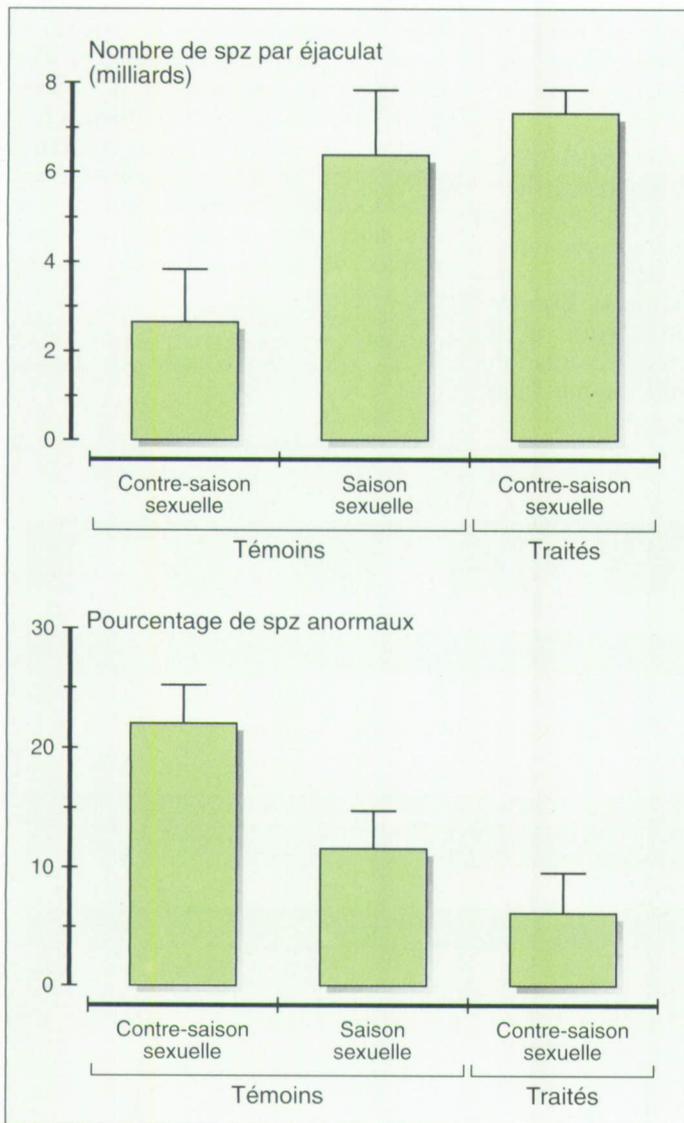
léger accroissement de la prolificité. Chez les deux races françaises où il a été testé, la Limousine et la Causse-narde du Lot, un tel traitement, utilisant l'insertion des implants (Mélovine™\*) 30 à 40 jours avant l'introduction des béliers pour la lutte naturelle, provoque un déclenchement précoce de la saison sexuelle et une

\* Mélovine™ est une marque déposée, fabriquée par Hoechst UK. Mélovine™ est aussi connu comme Regulin® dans d'autres pays.



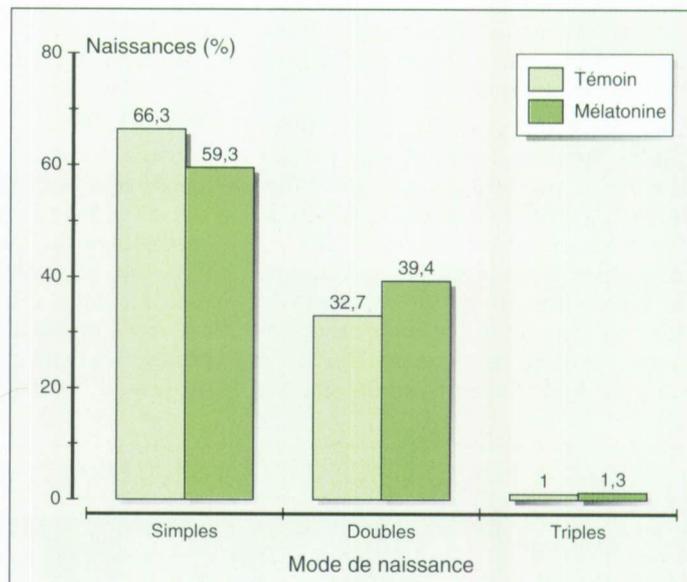
**Figure 5.** Poids testiculaire de béliers Ile-de-France traités par une alternance rapide de jours longs et de jours courts (1 mois 16 heures de lumière par jour, alternant avec 1 mois 8 heures de lumière par jour ; 16L :8D/8L :16D) ou de « jours longs » et de jours courts (1 mois avec éclaircissement de la phase photosensible 15 à 16 heures après une aube fixe, alternant avec 1 mois 8 heures de lumière par jour ; 7L :8D :1L :8D/8L :16D) (d'après [27]).

**Figure 5.** Testicular weight of Ile-de-France rams treated with a rapid alternation between long days and short days (1 month 16 hours of light per day, alternating with 1 month 8 hours of light per day ; 16L :8D/8L :16D) or between « long days » and short days (1 month with illumination of the photosensitive phase 15 to 16 hours after a fixed dawn, alternating with 1 month 8 hours of light per day ; 7L :8D :1L :8D/8L :16D).



▲ **Figure 6.** Production spermatique quantitative et qualitative de béliers Ile-de-France traités ou non avec une alternance rapide de jours longs et de jours courts (16L :8D/8L :16D). Pour la période de collecte, voir figure 5 (d'après Almeida, *et al.*, cités par [2]).

**Figure 6.** Quantitative and qualitative sperm production of Ile-de-France rams treated or not treated with a rapid alternation between long days and short days (16L :8D/8L :16D). For the period of sperm collection, see figure 5.



▲ **Figure 7.** Répartition des naissances après lutte naturelle, chez des brebis Caussenardes du Lot et des brebis Limousines, témoins ou traitées avec la mélatonine et luttées naturellement. L'expérience s'est déroulée dans 9 troupeaux privés et les mâles ont été introduits pour la lutte, de fin mars à mi-juin, 30 à 40 jours après l'insertion d'un ou deux implants de mélatonine (Mélovine™), (d'après [32]).

**Figure 7.** Distribution of lambings relative to the number of lambs born per lambing ewe in control and melatonin-treated Caussenarde du Lot and Limousine ewes after natural mating. The experiment took place in 9 private flocks and the males were introduced for joining from the end of March until mid-June, 30 to 40 days after the insertion of one or two melatonin implants (Mélovine™).

### Tableau 5

#### Fertilité, prolificité et fécondité de brebis Caussenardes du Lot et de brebis Limousines témoins ou traitées avec la mélatonine et luttées naturellement

	Fertilité en % (nombre de brebis)	Prolificité en nombre d'agneaux par mise bas	Fécondité en nombre d'agneaux par brebis mise en lutte
Brebis témoins	76 (401)	1,35	1,02
Brebis traitées avec la mélatonine	85 (447)	1,42	1,21

L'expérience s'est déroulée dans 9 troupeaux privés et les mâles ont été introduits pour la lutte, de fin mars à mi-juin, 30 à 40 jours après l'insertion d'un ou deux implants de mélatonine (Mélovine™), d'après [32].

#### Fertility, litter size and fecundity of control and melatonin-treated Caussenarde-du-Lot and Limousine ewes after natural mating

augmentation significative de fertilité et de prolificité sans augmentation du nombre d'agneaux nés triples (figure 7), ce qui aboutit à un accroissement de 20 % de la fécondité des brebis traitées (tableau 5 ; [32]).

L'administration de mélatonine sous forme d'implants est certainement la forme la plus aisée et la plus économique. Ce type de traitement est déjà commercialisé en Australie et devrait maintenant l'être assez rapidement en France et dans la CEE.

## Conclusion

Parmi les mammifères domestiques, les bovins et porcins ont une reproduction qui n'est que peu entraînée par les variations de la photopériode. Les équins apparaissent plus sensibles et leur reproduction est stimulée par les jours longs du printemps et de l'été. En revanche, dans les conditions climatiques tempérées, les variations de la durée d'éclairement sont les causes principales des variations saisonnières de la reproduction des ovins et caprins. L'abolition totale de ces variations chez les mâles de ces deux dernières espèces grâce à l'utilisation d'une alternance rapide de JL et de JC permet d'augmenter très sensiblement la production spermatique et, par là, d'accroître le nombre de doses d'IA utilisables par mâle. Par ailleurs, chez la femelle comme chez le mâle, les résultats obtenus jusqu'à présent avec le traitement utilisant des flash lumineux puis un traitement par la mélatonine permettent d'envisager une bonne maîtrise de la reproduction à contre-saison. Un tel traitement aboutirait à une fertilité et une prolificité équivalentes à celles de la saison sexuelle annuelle. L'utilisation de la mélatonine seule permet un déclenchement plus précoce de la saison sexuelle des brebis et une augmentation importante de leur fécondité.

Chez les équins l'éclairement des femelles destiné à avancer la date de première ovulation de la saison est une technique utilisée dans quelques élevages.

Chez les autres espèces domestiques (bovins et porcins), les traitements utilisant la lumière et/ou la mélatonine ne sont pas utilisés ■

## Résumé

Les variations de la durée de l'éclairement quotidien (photopériode) sont transmises à la glande pinéale qui sécrète la mélatonine pendant la période obscure. Celle-ci est responsable de l'interprétation de la durée du jour. Chez les bovins et les équins, les jours longs (JL) sont stimulateurs et les jours courts (JC) inhibiteurs de l'activité sexuelle ; chez les porcins et les petits ruminants c'est l'inverse, les JL sont inhibiteurs et les JC stimulateurs. Ces effets sont beaucoup plus marqués chez les petits ruminants, où la photopériode est le principal facteur qui entraîne les variations saisonnières de reproduction.

Chez les ovins et les caprins, après un certain temps, les animaux développent un état réfractaire aux JC et aux JL qui rend nécessaire l'alternance entre les deux. Les traitements lumineux qui utilisent cette dernière propriété, permettent l'abolition totale des variations saisonnières de la production spermatique chez les mâles, ce qui entraîne une forte augmentation de la quantité et de la qualité des spermatozoïdes produits. Chez la femelle, surtout la chèvre, l'utilisation de la succession lumière-mélatonine permet, en bâtiment ouvert, l'induction d'une activité cyclique en pleine contre-saison. L'utilisation de la mélatonine seule permet d'induire plus précocement l'activité sexuelle et augmente fortement la fertilité et la prolificité.

Chez les équins, les JL permettent une sortie plus précoce de l'œstrus hivernal, la mélatonine inhibe cette reprise.

Dans les autres espèces, les manipulations photopériodiques ou l'utilisation de mélatonine sont moins puissantes pour maîtriser la reproduction.

## Références

1. Ortavant R, Pelletier J, Ravault JP, Thimonier J, Volland-Nail P. Photoperiod : main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. *Oxford Rev Reprod Biol* 1985 ; 7 : 305-45.
2. Chemineau P, Pelletier J, Guérin Y, et al. Photoperiodic and melatonin treatments for the control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reprod Nutr Develop* 1988 ; 28 : 409-22.
3. Robinson JE, Karsch FJ. Refractoriness to inductive day lengths terminates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol Reprod* 1984 ; 31 : 656-63.
4. Arendt J, Symons AM, Laud CA, Pryde SJ. Melatonin can induce early onset of the breeding season in ewes. *J Endocr* 1983 ; 97 : 395-400.
5. Kennaway DJ, Hooley RD, Seamark RF. Effects of melatonin feeding on serum prolactin content and the onset of oestrous activity in goats. *Aust Soc Reprod Biol* 1980 ; 12 (Abstr).
6. Kennaway DJ, Gilmore TA, Seamark RF. Effect of melatonin feeding on serum prolactin and gonadotropin levels and the onset of seasonal oestrus cyclicity in sheep. *Endocrinology* 1982 ; 110 : 1766-72.
7. Robinson JE, Wayne N, Karsch FJ. Refractoriness to inhibitory daylength initiates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol Reprod* 1985 ; 32 : 1024-30.
8. Ortavant R. Photoperiodic regulation of reproduction in the sheep. In : *Symposium management of reproduction in sheep and goats*. Univ of Madison (Wisc, USA) 1977 : 58-71.
9. Pelletier J, Blanc M, Daveau A, et al. Mechanisms of light action in the ram : a photosensitive phase for LH, FSH, testosterone and testis weight ? In : *Photoperiodism and Reproduction*. Colloques de l'INRA 6, Paris : INRA, 1977 : 117-34.
10. Pelletier J, Thimonier J. The measurement of daylength in the Ile-de-France ram. *J Reprod Fert* 1987 ; 81 : 181-6.
11. Howles CM, Webster GM, Haynes NB. The effect of rearing under a long or short photoperiod on testis growth, plasma testosterone and prolactin concentrations, and the development of sexual behaviour in rams. *J Reprod Fert* 1980 ; 60 : 437-47.
12. Thimonier J. *Contrôle photopériodique de l'activité ovulatoire chez la brebis. Existence de rythmes endogènes*. Thèse Doctorat Univ Tours, 1989 ; 112 p.
13. Malpoux B, Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ. Regulation of the onset of the breeding season of the ewe : importance of long days and of an endogenous reproductive rhythm. *J Endocr* 1989 ; 122 : 269-78.
14. Chemineau P, Delgado JA, Malpoux B, Pelletier J. Annual clock and control of domestic mammal reproduction. *Perspectives in Androl* 1989 ; 53 : 307-15.

15. Palmer E, Driancourt MA. Stimulation photopériodique de la jument en anœstrus hivernal : qu'est-ce qu'un jour court ? In : *Photoperiodism and Reproduction*. Colloques de l'INRA 6, Paris : INRA, 1977 : 67-85.

16. Berthelot X, Paccard P. Saison et reproduction chez la vache. *CR Réunion annuelle de l'AERA*, Maisons-Alfort, 25 janvier 1990, G1-G12.

17. Garel JP, Gauthier D, Petit M, Thimonier J. Influence de la photopériode sur l'évolution du poids vif et l'activité ovarienne post-partum chez les vaches allaitantes. *Reprod Nutr Dévelop* 1987 ; 27 : 305-6.

18. Sharpe PH, Gifford DR, Flavel PF, Nottle MB, Armstrong DT. Effect of melatonin on post-partum anestrus in beef cows. *Theriogenology* 1986 ; 26 : 621-9.

19. Mazzari G, du Mesnil du Buisson F, Ortavant R. Action de la température et de la lumière sur la spermatogénèse, la production et le pouvoir fécondant du sperme de verrat. In : *6<sup>e</sup> Cong Intern Reprod Insem Artif*. Paris, 1968 ; 1 : 305-8.

20. Binkley S. *The pineal. Endocrine and Nonendocrine Function*. London : Prentice-Hall Intern, 1988 ; 304 p.

21. Guillaume D, Palmer E. Lumière, mélatonine et reproduction chez la jument. *Annales de Zootechnie* 1992 ; 34 : 263-9.

22. Malpoux B, Daveau A, Gayraud V, Thiéry JC. Melatonin acts in the medial basal hypothalamus to control reproduction in the ewe. *Soc Res Biol Rhythms*. Charlottesville (USA) 1990 ; Abs. 41.

23. de Reviere MM, Ravault JP, Tillet Y, Pelletier J. Melatonin binding sites in the sheep pars tuberalis. *Neurosc Lett* 1989 ; 100 : 89-93.

24. Colas G, Guérin Y, Briois M, Ortavant R. Pho-

toperiodic control of testicular growth in the ram lamb. *Anim Reprod Sci* 1987 ; 13 : 255-62.

25. Chemineau P, Normant E, Ravault JP, Thimonier J. Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goat after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male effect. *J Reprod Fert* 1986 ; 78 : 497-504.

26. Chemineau P. Le désaisonnement des chèvres par la lumière et la mélatonine. *La Chèvre* 1989 ; 171 : 18-22.

27. Pelletier J, Almeida G. Short light cycles induce persistent reproductive activity in Ile-de-France rams. *J Reprod Fert* 1987 ; Suppl 34 : 215-26.

28. Delgadillo JA, Chemineau P. Abolition of the seasonal release of luteinizing hormone and testosterone in alpine male-goats (*Capra hircus*) by short photoperiodic cycles. *J Reprod Fert* 1991 ; 94 : 45-55.

29. Delgadillo JA, Lebœuf B, Chemineau P. Decrease of seasonality of sexual behaviour and sperm production in bucks by short photoperiodic cycles. *Theriogenology* 1991 ; 36 : 755-70.

30. Delgadillo JA, Lebœuf B, Chemineau P. Abolition of seasonal variations in semen quality and maintenance of sperm fertilizing ability by short photoperiodic cycles in he-goats. *Small Ruminant Research* 1992 ; 9 : 47-59.

31. Symons AM, Arendt J, Poulton AL, English J. Induction of early seasonal sensitivity to melatonin in Suffolk-cross ewes. *Chronobiology International* 1987 ; 4 : 219-23.

32. Chemineau P, Vandaele E, Brice G, Jardon C. Utilisation des implants de mélatonine pour l'amélioration des performances de reproduction chez la brebis. *Recueil de Médecine Vétérinaire* 1991 ; 167 : 227-39.

#### Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier F. Maurice, A. Daveau, D. Chesneau, B. Lebœuf (INRA), B. Escot (EDE I & L), G. Brice, C. Jardon (ITOVIC), J.P. Vaur, H. Issaly (EDE Lot), J.P. Belloc (OVITEST), M. Briois (Confédération), L.D. Staples (Applied Biotechnologies). Les expérimentations ont été financées partiellement par EDF, la Région Poitou-Charentes et la Région Centre, Sanofi Santé Animale, CAMCO et le Critt-ISIS.

**John Libbey  
EUROTEXT**



**Vient de paraître**

HASSAN CHLYAH  
YVES DEMARLY  
1993, broché, 426 pages  
**200 FF.**

Prix préférentiel : Afrique, Asie, Amérique du Sud, Haïti, **80 FF\***

## LE PROGRÈS GÉNÉTIQUE PASSE-T-IL PAR LE REPÉRAGE ET L'INVENTAIRE DES GÈNES ?

Troisièmes journées  
scientifiques du réseau  
Biotechnologies végétales

#### BON DE COMMANDE

NOM ..... Prénom .....  
Adresse.....

Désire recevoir  
**Le progrès génétique**  
soit au prix de 230 F (200 F + 30 F de port)  
soit au prix de 110 F\* (80 F + 30 F de port).  
Ci-joint mon règlement à l'ordre de  
**John Libbey Eurotext** 6, rue Blanche,  
92120 MONTROUGE, FRANCE  
Tél. : (1) 47.35.85.52.