

Le comportement sexuel des caprins : contrôle hormonal et facteurs sociaux

Le contrôle du comportement sexuel est un élément clé pour l'amélioration des performances et/ou de la gestion des espèces domestiques. Dans la plupart des espèces, l'expression de ce comportement dépend à la fois de facteurs internes - taux des hormones stéroïdes, état nutritionnel notamment - et de l'environnement physique et social - photopériode ou structure du groupe social. Les données scientifiques concernant les caprins sont beaucoup plus limitées que chez les bovins ou les ovins, mais les grands principes semblent identiques.

Les caprins sont une des plus anciennes espèces domestiquées (7 000 ans avant JC), ce qui suppose, entre autres, un contrôle par l'Homme de la reproduction. Ils sont présents pratiquement partout dans le monde et constituent une ressource importante de nombreux pays. Cependant, les données concernant leur comportement sexuel sont beaucoup plus limitées que pour les bovins ou les ovins.

Une des raisons de cette relative pauvreté d'informations disponibles est que ces animaux sont à la fois indépendants et familiers,

capables de s'adapter à des conditions d'environnement variées et n'ont pas posé de problème majeur aux éleveurs (Gordon 1997). Il faut probablement ajouter que leur élevage a moins fait l'objet d'intensification que celui des bovins ou des ovins, ce qui a donc suscité moins d'investissement scientifique pour une augmentation de la production. Les performances et la gestion des élevages caprins peuvent cependant être améliorées, notamment en diminuant la variabilité de la fertilité (40 à 85 % après insémination artificielle) ou en contrôlant la période de reproduction.

Le comportement sexuel présente un intérêt évident de ce point de vue. Les performances d'un élevage dépendent de la reproduction et la reproduction dépend de la volonté et de la capacité des animaux à s'engager dans un comportement sexuel et à se féconder au bon moment. Ceci est vrai même quand l'élevage implique insémination artificielle, fécondation *in vitro* ou transfert d'embryon.

Pour maîtriser au mieux l'expression de ce comportement, il est nécessaire de connaître les différents facteurs susceptibles de l'influencer. Cet article fait le point des connaissances concernant le comportement sexuel des caprins, sa mesure, son contrôle, l'influence qu'il peut avoir sur le partenaire, et des domaines qui mériteraient des études complémentaires.

Résumé

Chez les caprins, comme dans la plupart des espèces, l'expression du comportement sexuel dépend à la fois de facteurs internes notamment le taux d'hormones stéroïdes, et externes. Chez le bouc, le niveau d'activité sexuelle fluctue au cours de l'année en liaison avec le taux de testostérone. Cependant, cette dépendance est plus limitée que dans d'autres espèces et peut être modulée par l'environnement social : présence d'un congénère, exposition régulière à des femelles réceptives, etc. Le comportement sexuel de la chèvre, comme celui de la brebis, dépend de la présence, cyclique, de progestérone et d'oestradiol. Le seuil de sensibilité à ces hormones est peu différent de celui des ovins. Comme chez les ovins, la progestérone possède à la fois un effet inhibiteur, à l'origine des traitements de synchronisation de l'oestrus, et un rôle facilitateur, celui-ci étant moins net que chez les ovins. Les chèvres comme les boucs sont très sensibles à l'effet de l'environnement social qui peut être utilisé comme moyen de manipuler le cycle reproductif (effet mâle pendant la période d'anoestrus par exemple).

1 / Influences du contexte social sur l'expression du comportement sexuel

Dans de nombreuses espèces, le comportement sexuel n'est exprimé que dans un contexte social particulier : obtention d'un territoire, position sociale dominante, formation de couple par exemple. Un contexte social défavorable peut gravement perturber la reproduction, comme le montrent les difficultés à faire se reproduire des animaux sauvages en captivité. Connaître le contexte social "normal" dans lequel se déroule la reproduction peut aider à comprendre et manipuler les réactions des animaux dans les conditions contrôlées de l'élevage. Ceci permet de développer des techniques alliant au mieux les exigences de l'éleveur et les besoins de l'animal.

Le comportement sexuel se décompose en deux phases, la phase 'appétitive' qui correspond à la recherche de contacts avec le partenaire, et la phase 'consommatoire' de l'accouplement.

Quelques données existent chez des caprins domestiques retournés à l'état sauvage (Mc Taggart 1971, Dunbar *et al* 1990 : chèvre sauvage *Capra hircus*) ou dans des espèces proches (Geist 1965 : chèvre des montagnes rocheuses *Oreamnos Americanus*). Dans ces espèces, mâles et femelles vivent séparés, en dehors de la période de reproduction. Les femelles sont en petits groupes stables comprenant une ou plusieurs femelles adultes souvent génétiquement apparentées, leurs jeunes de l'année et parfois un ou deux juvéniles. Ces groupes matriarcaux occupent un domaine vital relativement fixe avec possibilité de quelques recouvrements entre groupes. Les mâles vivent isolés ou en petits groupes sur des domaines différents de ceux des femelles et sont chassés de manière quelquefois agressive par les femelles s'ils approchent trop de celles-ci.

Juste avant le début de la saison sexuelle, les petits groupes de femelles se déplacent hors de leur domaine vital, selon Mc Taggart (1971) "à la recherche des mâles" ou, en tout cas, plus tolérantes à l'égard de ceux-ci. Ces petits groupes de femelles se rejoignent parfois de manière transitoire en bandes plus importantes. L'activité sexuelle reste alors assez limitée avec des parades hésitantes de la part des mâles. En revanche, les mâles s'engagent dans des combats, le plus souvent entre mâles du même âge (Dunbar *et al* 1990). La plupart des combats se font de face ; les mâles se dressent sur les pattes arrières et s'affrontent en retombant (Rouger 1974). Des coups sont également échangés dans les flancs, occasionnant éventuellement des blessures. Ces interactions agonistiques se poursuivent pendant toute la période de reproduction et vont déterminer les chances d'accès à la reproduction (Dunbar *et al* 1990). Progressivement les femelles deviennent de plus en plus tolérantes vis-à-vis des approches des mâles et le niveau d'activité sexuelle augmente. Les parades sexuelles des mâles sont de plus en plus courtes, faisant place à un comportement plus expéditif et brutal.

Le système de reproduction est de type "promiscuité". Au cours d'un œstrus chaque femelle peut s'accoupler avec plusieurs mâles

et chaque mâle avec plusieurs femelles. Pendant cette période, les mâles se déplacent d'une bande à l'autre au gré de l'œstrus des femelles. La répartition des accouplements ne se fait cependant pas au hasard. Comme chez les autres bovidés, la plupart des accouplements sont réalisés par les mâles dominants lors des combats (Mc Taggart 1971, Dunbar *et al* 1990). Les autres mâles ne sont cependant pas totalement exclus de la reproduction. Dans leur étude, Dunbar *et al* (1990) observent que ce sont les mâles de 4 et 5 ans qui participent le plus activement à la reproduction, mais notent une participation non négligeable de certains des mâles les plus âgés (8 ans), non dominants, grâce à un comportement de type "opportuniste". Ceci suggère un rôle à la fois de la dominance et de l'expérience.

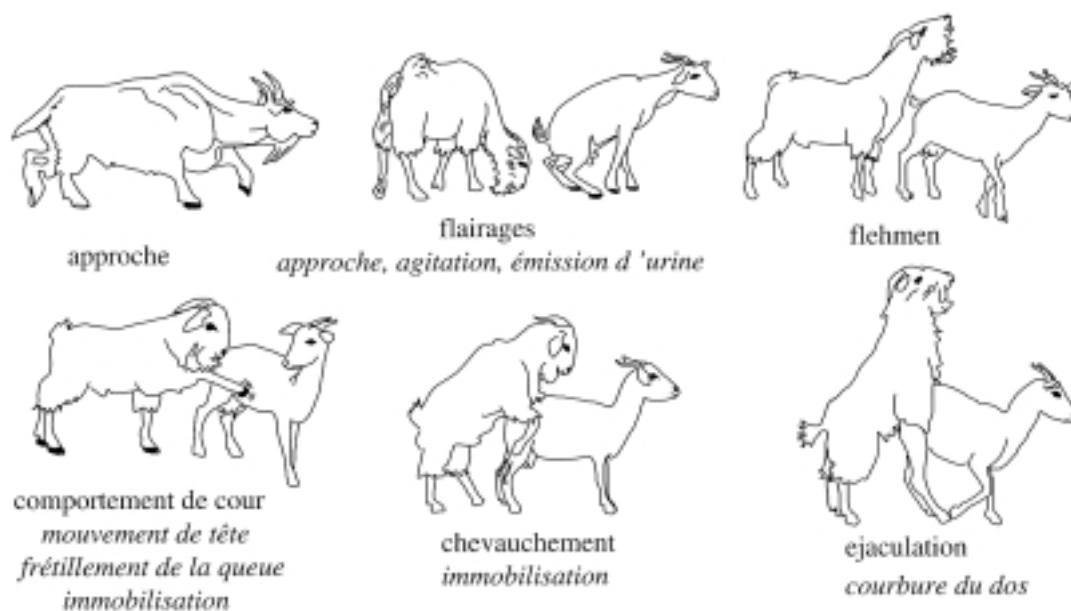
Qu'il s'agisse du mâle ou de la femelle, le comportement sexuel peut-être décomposé en deux phases. La première, appelée aussi phase précopulatoire, est dite "appétitive" et dépend essentiellement de la motivation sexuelle des partenaires. Pendant cette phase, l'individu recherche le contact avec le/la partenaire et stimule son engagement dans une interaction sexuelle. La seconde phase est appelée "consommatoire" et consiste en la réalisation de l'accouplement proprement dit. Bien qu'il s'agisse d'interactions dans lesquelles le comportement de chacun des partenaires dépend de ce que fait l'autre, les comportements sexuels mâle et femelle seront présentés successivement pour plus de facilité.

2 / Comportement sexuel mâle

2.1 / Description

Les différents éléments du comportement sexuel mâle sont illustrés figure 1. La première étape de la phase appétitive est marquée, chez le bouc comme chez le bélier, par l'adoption d'une posture de la tête allongée dans le prolongement du dos, les oreilles couchées. Lui succède en général une étape d'identification olfactive par flairage de la zone anogénitale de la femelle qui est suivie, notamment si la femelle urine, par une mimique particulière, la lèvre supérieure retroussée, appelée "flehmen". Pendant cette phase les boucs présentent fréquemment un comportement d'automarquage olfactif : le mâle se cambre, tourne le muflle vers son pénis et s'asperge la barbe d'urine. Si la femelle accepte ces premières approches, le bouc placé en retrait de la femelle se livre éventuellement à un comportement de cour avec une rotation de la tête vers la femelle, une émission sonore brève et de basse fréquence et un mouvement de la patte antérieure en extension vers la partenaire. Chez les boucs d'élevage comme chez les caprins sauvages, l'importance de cette phase appétitive dépend beaucoup des individus, de leur motivation, du contexte, du moment de la saison de reproduction, de la valeur stimulante de la femelle et de sa réaction.

Figure 1. *Éléments moteurs du comportement sexuel des caprins (d'après Hart et Jones 1975). L'activité des mâles est indiquée en caractères droits, celle des femelles en italique.*



Débutent ensuite la phase consommatoire. Celle-ci se concrétise par des tentatives d'accouplement après une période de locomotion pendant laquelle le mâle entre en érection puis par un chevauchement avec intromission et éjaculation. Chez le bouc, l'éjaculation suit en général la première intromission. Elle est de courte durée (de l'ordre de la seconde) et est accompagnée d'un coup de rein et d'un mouvement de la tête vers l'arrière avec éventuellement décollement des membres postérieurs. Après l'éjaculation le bouc présente souvent une diminution d'activité sexuelle, mais il n'existe pas réellement de phase réfractaire. Si de la nourriture est présente, le mâle va souvent s'adonner à un comportement alimentaire. Rouger (1970) considère ces deux activités comme alternatives : quand l'une augmente, l'autre diminue.

2.2 / Méthodes de mesure du niveau d'activité sexuelle

Comme mentionné précédemment, il existe des variations importantes d'expression du comportement sexuel entre mâles ou en fonction des conditions externes (ex : saison) ou internes (âge, état physiologique, etc.). Cependant, contrairement à ce qui existe chez les bovins ou les ovins, peu d'études systématiques chez les caprins ont eu pour but la mise au point de méthodes fiables de quantification de ce comportement. Beaucoup d'articles annoncent de manière abusive des comparaisons de la "libido" de leurs mâles alors que la comparaison ne porte que sur quelques-unes des composantes du comportement sexuel plus ou moins bien définies. Des méthodes fiables sont pourtant indispensables si on veut comparer et améliorer les performances des mâles.

Les mâles peuvent différer dans leur activité lors de l'une ou l'autre des deux phases -

appétitive et consommatoire - du comportement sexuel, ou dans les deux, et il peut être important de les différencier. De plus le niveau d'activité peut dépendre du contexte - accouplement libre ou collecte de sperme par exemple. Il doit donc être évalué dans un contexte proche de celui dans lequel le mâle doit être employé. Pour étudier les variations saisonnières de niveau de comportement, Ahmad et Noakes (1995) ont adapté une technique mise au point chez les bovins (Chenoweth 1981) et qui consiste, lors de tests de durée limitée (10 minutes) avec une femelle oestrogénisée attachée, à noter la fréquence d'apparition des différents comportements exprimés : flairages, approches, chevauchements et éjaculation, et leur latence d'apparition. A partir de ces observations un score de 10 points est calculé : un mâle ne montrant aucun intérêt pour la femelle recevra un score de 0, celui qui chevauche deux fois mais sans saillir un score de 5 et celui qui s'accouple deux fois et montre toujours un intérêt pour la femelle un score de 10. Un test du même type, mais avec trois femelles castrées et non traitées en contention les unes à côté des autres a été mis au point par Rouger (1974) pour étudier différents paramètres du comportement sexuel. A partir des observations faites pendant ce test, Rouger définit la "transformée sexuelle" comme le rapport du nombre de chevauchements au nombre de flairages ce qui, pour l'auteur, reflète la capacité du mâle à exprimer sa motivation sexuelle. Il définit aussi l' "efficacité sexuelle" comme le rapport du nombre d'éjaculations au nombre de chevauchements, qui reflète la "compétence consommatoire" du mâle, appelée aussi "dextérité" dans d'autres espèces. Ces tests donnent une image globale du niveau d'activité sexuelle, mais il est difficile de dissocier les composantes motivationnelles de l'efficacité à la réalisation de l'accouplement. De plus il n'est pas sûr que ces

tests renseignent sur l'activité des mâles lorsqu'ils seront dans un groupe de femelles par exemple.

Les observations faites en conditions de collecte de sperme sont en général plus limitées. Fraser (1964) note simplement si le mâle chevauche ou non la femelle boute-en-train. Price *et al* (1984) ou Orgeur *et al* (1988) notent également la latence au chevauchement ou à la collecte. Ces données permettent d'apprécier l'évolution du comportement lors de la collecte, mais ne reflètent cependant que très partiellement le niveau de motivation sexuelle des mâles et sont encore moins transposables aux animaux mis dans d'autres conditions d'expression du comportement sexuel.

2.3 / Contrôle hormonal

L'un des principaux facteurs de variation du comportement sexuel du mâle est le taux de testostérone.

Suivi des variations spontanées

La première indication du rôle de la testostérone est l'observation des fluctuations des niveaux de comportement sexuel en liaison avec les variations spontanées du taux de testostérone (figure 2). Chez les boucs en zones tempérées, le comportement sexuel est exprimé de manière saisonnière pendant l'automne et l'hiver. L'apparition du comportement est précédée d'environ 6 semaines par l'augmentation des taux de testostérone de 2 à 20 ng/ml (Rouger 1974, Ahmad et Noakes 1995). Les deux paramètres restent élevés en automne puis le taux de testostérone diminue, suivi plusieurs semaines après par une diminution du comportement sexuel. Il est possible, en manipulant la photopériode pour avoir l'équi-

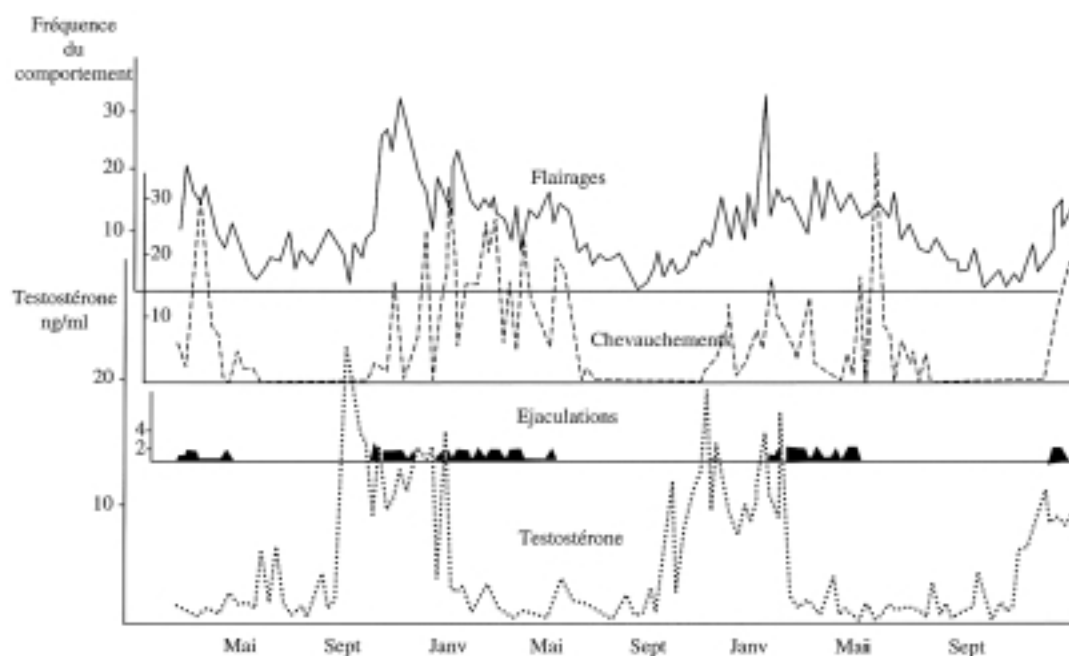
valent de 3 années dans une (par alternance de 2 mois de jours courts avec exposition à 8 heures de lumière et 16 heures d'obscurité et 2 mois de jours longs avec 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité) de faire diminuer les variations saisonnières des taux de testostérone. Ce traitement provoque une disparition des variations saisonnières du pourcentage de mâles éjaculant (Delgadillo *et al* 1991). Des perturbations du comportement apparaissent cependant si le rythme de l'alternance des jours longs et des jours courts est encore raccourci (1 mois de chaque), sans qu'on en connaisse les raisons.

Effet de la castration et d'une supplémentation hormonale

Le rôle de la testostérone est démontré par des expériences de privation de ces hormones, par exemple par la castration, suivie de restauration du comportement par un traitement endocrinien approprié. Ces expériences sont rares chez les caprins. L'effet de la castration chirurgicale a seulement été étudié par Hart et Jones (1975). Comme dans d'autres espèces, ces auteurs notent l'apparition d'un déficit des performances sexuelles presque immédiatement après la castration de boucs adultes (figure 3). Le paramètre affecté le plus sévèrement et le plus précocement (1 semaine) est la fréquence des éjaculations. Cette diminution est liée à la difficulté d'érection et d'intromission. Par contre, la plupart des mâles (7/8) continuent, un an après la castration, à montrer un intérêt pour les femelles. Ceci suggère une rétention de la capacité d'excitation sexuelle supérieure à celle d'autres espèces, qui mériterait des investigations plus poussées. Une des explications possibles est que, chez le bouc, l'effet en retour des stimulations venant de la sphère génitale (pénis notamment), diminué par la

Le comportement sexuel du bouc suit les variations saisonnières du taux de testostérone.

Figure 2. Exemple d'évolution annuelle du comportement sexuel et de la testostéronémie chez le bouc alpin (d'après Rouger 1974).



castration, n'est pas indispensable au maintien de la motivation sexuelle. Des mâles dont les nerfs venant de la zone génitale ont été sectionnés présentent des perturbations de leur capacité d'éjaculation et des mouvements moteurs associés, mais aucun changement de la latence au chevauchement ou de la fréquence du comportement de cour (Metzler *et al* 1988). Ce résultat suggère que la motivation sexuelle de ces animaux n'est pas atteinte. On peut imaginer chez ces animaux des mécanismes de "renforcement" de l'activité sexuelle particulièrement efficaces qui mériteraient des études plus approfondies.

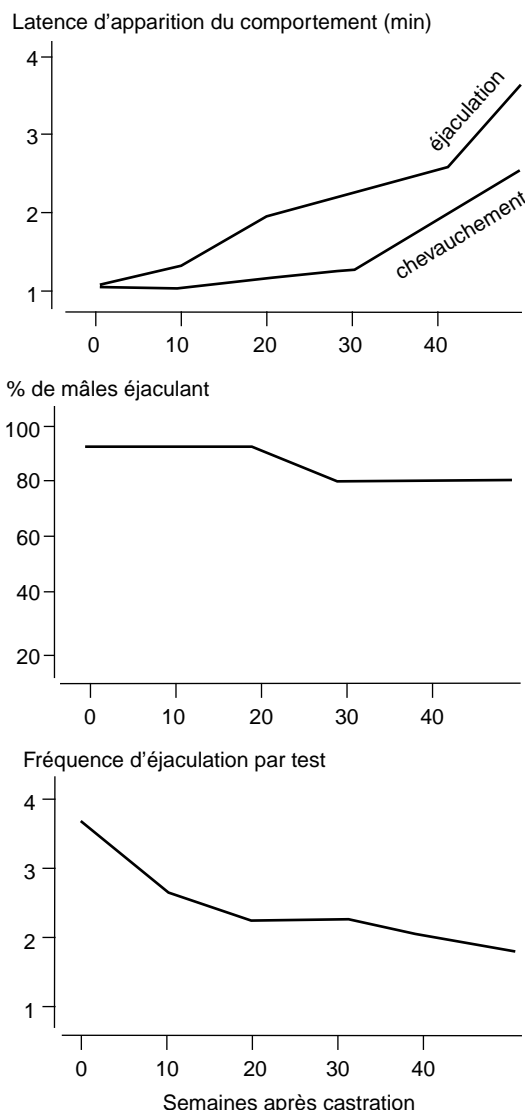
A ma connaissance, aucune étude n'a concerné, chez le bouc, les relations entre quantité ou durée de présence des stéroïdes et comportement sexuel après castration et supplémentation par traitement hormonal exogène. Le traitement par la testostérone (60 mg tous les 3 ou 4 jours) rend des boucs castrés dans leur jeune âge capables en saison sexuelle de stimuler l'activité ovarienne de femelles (Mellado et Hernandez 1996). Ces animaux sont donc probablement sexuellement actifs, mais aucune donnée chiffrée n'est donnée concernant le niveau de comportement. En saison d'anoestrus, ces animaux sont cependant moins efficaces que des mâles intacts pour restimuler l'activité ovarienne des femelles. Le traitement n'est donc pas pleinement satisfaisant. Une stimulation de l'activité sexuelle peut également être obtenue en augmentant de manière indirecte le taux de testostérone par administration d'agonistes du GnRH (Lacalandra *et al* 1985, Minoia *et al* 1988) ou de l'antagoniste des opiacés, la naloxone (Fuentes *et al* 1997), qui stimulent l'axe hypophyse-gonades.

Mécanismes et sites d'action de la testostérone

La testostérone dans un certain nombre de tissus n'agit pas directement mais après avoir été transformée en un métabolite. Les deux métabolites principaux sont l'oestradiol, obtenu après aromatisation, et la 5α dihydrotestostérone, obtenue après réduction. Chez le bélier, la testostérone agit sur le comportement sexuel au moins en partie après avoir été transformé en oestradiol. Par contre la 5α dihydrotestostérone, est inefficace. Aucune donnée n'est disponible chez le bouc, mais il en est peut-être de même. Une étude portant sur la restauration par des implants de testostérone (23,5 mg toutes les 12 semaines) ou d'oestradiol (4 cm d'implant silastic) de plusieurs paramètres physiologiques (poids corporel, taux hormonaux, odeur caractéristique du bouc) chez des animaux castrés va dans ce sens (Walkden-Brown *et al* 1997). Cependant, la restauration de ces différents paramètres n'est que partielle, ce qui suggère l'existence à la fois de mécanismes stéroïdes-dépendants et de mécanismes stéroïdes-indépendants. Il serait important de disposer d'informations concernant l'effet de ces différents métabolites sur le comportement lui-même.

Les stéroïdes agissent sur le comportement à la fois par des effets "périphériques" modulant la sensibilité aux signaux sexuels, les

Figure 3. Effet de la castration sur le comportement sexuel du bouc (d'après Hart et Jones 1975).



signaux eux-mêmes (ex : cornes, odeur), ou la musculature impliquée dans la réalisation du comportement sexuel et un effet "central" sur le système nerveux. Dans toutes les espèces étudiées (du lézard au primate, ainsi que chez le bélier), une fixation sélective des stéroïdes est observée dans certaines structures centrales importantes pour l'expression du comportement sexuel comme l'aire préoptique et l'hypothalamus. L'administration locale de stéroïde dans l'aire préoptique stimule l'activité sexuelle dans de nombreuses espèces. Aucune implantation centrale de testostérone n'a été effectuée chez le bouc, mais, comme dans d'autres espèces, l'intégrité de la région préoptique de l'hypothalamus est nécessaire à l'expression du comportement d'éjaculation (Hart 1986). Par contre, la latence et la fréquence des comportements de cour n'est pas affectée par une lésion de cette partie du cerveau, contrairement à ce qui est observé dans de nombreuses espèces. L'absence de changements des comportements de cour souligne la relative indépendance, dans cette espèce, de la motivation sexuelle vis-à-vis des stéroïdes.

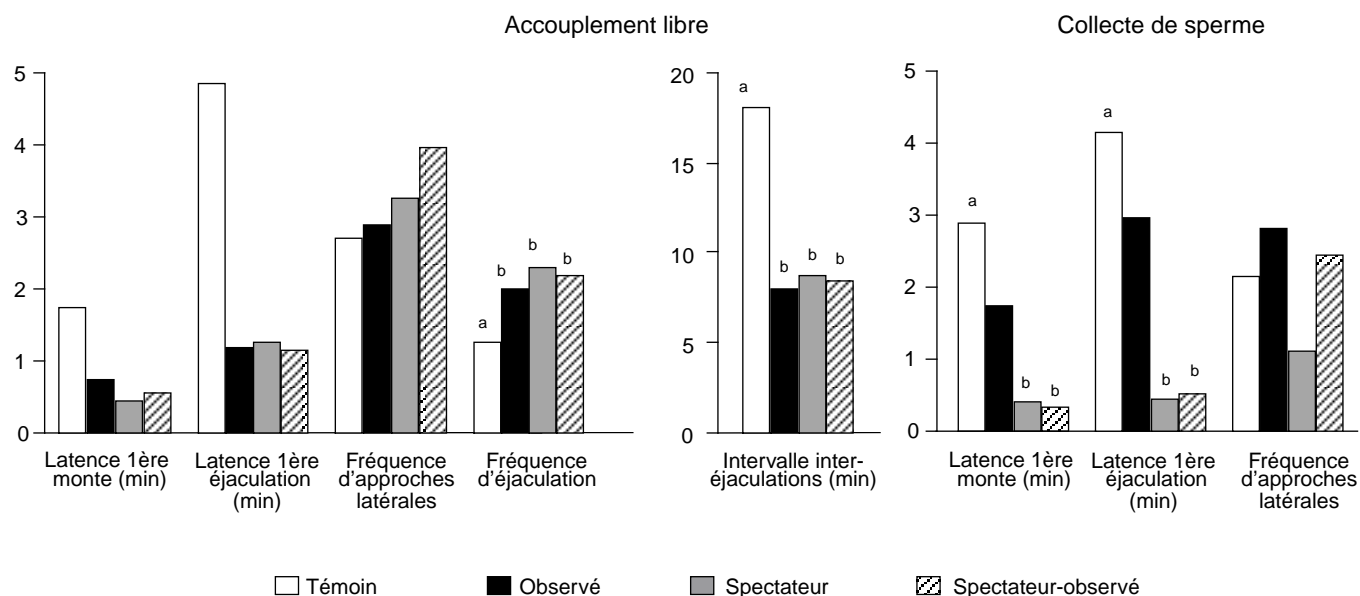
2.4 / Autres facteurs de contrôle de l'activité sexuelle du mâle

Effet de l'âge, de l'expérience et du mode d'élevage

L'effet de l'âge et de l'expérience sont difficiles à dissocier chez le jeune. L'intérêt du mâle pour des femelles lors de tests de 15 minutes apparaît de manière graduelle (Ahmad et Noakes 1996). A l'âge de 12 semaines, seulement 4/10 des mâles montrent un intérêt pour les femelles, mais, à 21 semaines, tous les courtisent et les chevauchent et la collecte de semence est possible dès l'âge de 24 semaines. Si les boucs ont été élevés depuis la naissance par des brebis et non par des chèvres, ils choisissent à l'âge adulte et de manière durable (au moins 4 ans)

réduction de la latence à l'éjaculation, augmentation de la proportion de mâles éjaculant lors des premières collectes de semence (Orgeur *et al* 1988). L'élevage isolé ou en petits groupes n'affecte pas de manière notable le comportement lors de collecte de sperme, mais le regroupement tardif de mâles augmente les interactions agressives (Orgeur *et al* 1990). Chez l'adulte, les performances ne s'améliorent pas avec l'âge : Rouger (1974) n'observe pas de changement de la latence à saillir de la première à la quatrième année chez des mâles testés régulièrement dans les mêmes conditions. En revanche, la stimulation répétée par des femelles est efficace : des mâles de deux ans testés toutes les semaines pendant 10 semaines avec des femelles présentent un niveau d'activité supérieur à des mâles de même âge maintenus en groupe de mâles sans exposition à des femelles (Rouger 1974). De même, l'exposition répétée de

Figure 4. Effet des conditions de test sur les performances sexuelles de boucs en accouplement naturel ou lors de collecte de sperme. Le mâle était testé seul (témoin), à côté d'un autre mâle qui l'observait (observé), après avoir regardé un autre mâle être testé (spectateur), en présence d'un observateur après avoir regardé une interaction (observé+spectateur). D'après Price *et al* (1984).



Le mode d'élevage des jeunes mâles et l'environnement social lors de l'accouplement influencent l'expression du comportement sexuel.

des brebis et non des chèvres comme partenaires sexuels (Kendrick *et al* 1998). En revanche, l'élevage de chevreaux avec des agneaux dès la naissance et en l'absence de la mère ne perturbe pas leurs préférences sexuelles (Price et Smith 1984). L'élevage uniquement en groupe de mâles favorise l'expression, à l'âge adulte, d'un comportement homosexuel et d'une inhibition sexuelle en présence de femelles. Cette inhibition est semble-t-il liée essentiellement à l'existence d'un lien préférentiel pour un partenaire donné (Price et Smith 1984). L'exposition de jeunes boucs à des chèvres pendant la période prépubertaire ne semble pas améliorer de manière notable leurs performances sexuelles à l'âge adulte, contrairement à ce qui se passe chez le bélier (Price *et al* 1998). Cette exposition accélère cependant l'apparition du comportement sexuel à la puberté :

boucs à la stimulation par des femelles permet de maintenir une activité sexuelle même hors de la période de reproduction (Corteel *et al*, communication personnelle, Walkden-Brown *et al* 1994).

Effet des conditions sociales de stimulation

Le contexte social en situation d'expression du comportement sexuel est également important (figure 4). Des mâles ayant vu, juste avant leur exposition à une femelle, d'autres mâles courtiser des femelles, présentent une période d'inactivité plus courte entre deux éjaculations et une fréquence d'éjaculation plus élevée que des mâles testés seuls (Price *et al* 1984). De même, en conditions de collecte, des boucs spectateurs réagissent plus rapidement. Cependant, une fois placés en situa-

tion, être seulement observé par des mâles pendant la collecte n'a pas d'effet stimulant.

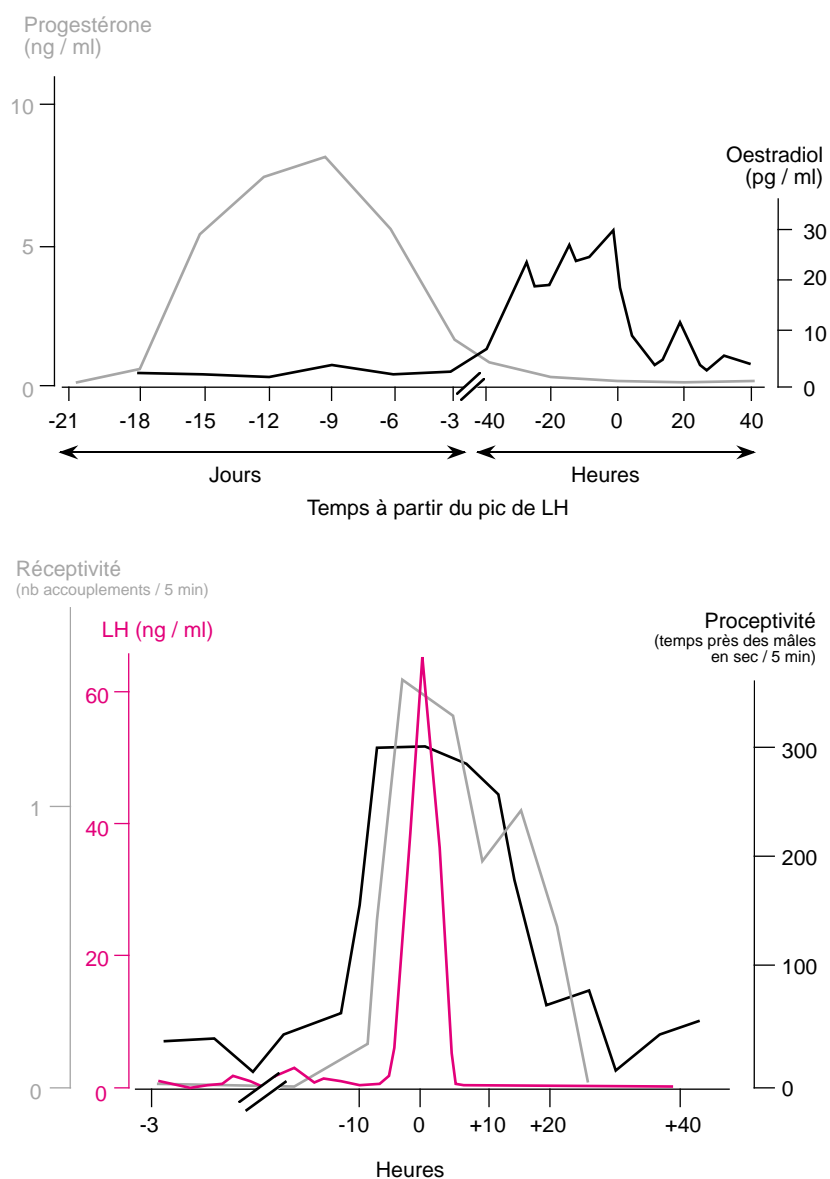
3 / Comportement sexuel femelle

3.1 / Description

Le comportement sexuel femelle est en général plus difficile à identifier que le comportement sexuel mâle (cf. figure 1). La chèvre est cependant beaucoup plus expressive que d'autres femelles de mammifères domestiques (Mc Taggart 1971, Rouger 1974, Dunbar *et al* 1990, Llewelyn *et al* 1993, Okada *et al* 1996). La première phase "appétitive" de l'interaction sexuelle consiste, comme chez le mâle, en une phase de recherche et de stimulation du partenaire. On parle, chez la femelle dans cette phase, de "proceptivité" selon la terminologie proposée par Beach (1976). Cela se traduit par une grande agitation de la chèvre qui, dans un premier temps, approche le mâle mais refuse ses approches. Puis les approches de la femelle se poursuivent, accompagnées de frétillement de la queue, de bêlements et souvent d'émission d'urine. Ce comportement stimule les approches du mâle auquel la femelle finit par répondre en s'immobilisant, ce qui provoque des séries de chevauchements et l'accouplement. La femelle est alors dite "réceptive". Pendant l'oestrus, les chèvres présentent également un comportement "homosexuel" de chevauchement dirigé le plus souvent vers les autres chèvres en oestrus. L'évolution de ces différents comportements a été étudiée en détail, toutes les 2 h, dans deux études, l'une sur des chèvres blanches anglaises (Llewelyn *et al* 1993) l'autre sur des chèvres naines du Japon (Okada *et al* 1996). Dans ces deux études, l'apparition de la proceptivité précède celle de la réceptivité (figure 5) mais les signes d'intérêt pour le mâle commencent plus tôt et durent plus longtemps dans la première étude que dans la seconde (60 h avant et 36 h après le début de la réceptivité contre 4,8 h avant et 3,8 h après). Il est difficile, sur la base de ces deux seules études, de savoir s'il s'agit d'une différence de comportement entre races ou de l'effet d'autres facteurs. Dans les deux cas, la fréquence des frétillements de queue est maximale au début de la réceptivité (plus de 90 % des observations), ce qui en fait pour Llewelyn *et al* (1993) le meilleur indicateur de l'oestrus. En revanche, le chevauchement par les femelles en oestrus, considéré par Katz et McDonald (1992) comme signe de proceptivité, est moins fréquent. Il n'est pas exprimé de manière préférentielle à une période de l'oestrus (10 à 20 % des observations en début de réceptivité) et dépend des relations sociales entre les chèvres (Llewelyn *et al* 1993). La durée de la réceptivité, pendant laquelle la femelle accepte l'accouplement, diffère peu dans ces deux études ($16,3 \pm 1,7$ h pour les chèvres anglaises et $15,6 \pm 1,7$ h chez les chèvre japonaises) et est proche de ce qui est le plus souvent rapporté dans la littérature (20 à 23 h

pour Freitas *et al* 1997, 20 h pour Tamboura *et al* 1998). D'autres études cependant notent une grande variabilité dans la durée de la réceptivité, tant entre races qu'entre individus (12 à 72 h : Chemineau *et al* 1982, Sah et Rigor 1985, Ramachandraiah *et al* 1986). Comme chez beaucoup d'autres mammifères domestiques, l'expression du comportement d'oestrus est associée temporellement à la sécrétion préovulatoire de LH et à l'ovulation. Mais les délais entre début de réceptivité et pic de LH sont variables à la fois entre races (12 h chez les chèvres anglaises contre 2,6 h chez les chèvres japonaises) et entre individus d'une même race (Gonzalez-Stagnaro *et al* 1984, Freitas *et al* 1997). D'autres études confirment cette variabilité entre races (17 à 48 h) qui existe aussi dans le délai entre oestrus et ovulation (20 à 48 h : Leboeuf *et al* 1996). Il est possible qu'une partie de ces différences soit liée au mode de conduite.

Figure 5. Changements endocriniens et évolution du comportement sexuel au cours du cycle oestrien chez la chèvre naine du Japon (d'après Mori et Kano 1984, Sawada *et al* 1995 et Okada *et al* 1996).



3.2 / Méthodes de détection de l'oestrus

Comme dans d'autres espèces, l'oestrus est le plus souvent considéré comme un phénomène tout ou rien diagnostiqué par l'acceptation du chevauchement. Pourtant, les changements de comportement sont progressifs et certaines femelles peuvent présenter des comportements ambigus dépendants de l'activité du bouc (refus des approches d'un bouc alors que le chevauchement par un autre est accepté). Peu d'études, mises à part les deux qui viennent d'être citées, proposent une description ou une quantification précise du comportement lors de l'oestrus permettant une détection fiable de la réceptivité sexuelle. Ceci explique probablement en partie la variabilité des données sur la durée de l'oestrus ou l'intervalle oestrus-ovulation et mériterait plus d'intérêt.

Le moyen le plus couramment employé pour détecter l'oestrus est la mise en présence d'un mâle vasectomisé, ou d'un mâle intact muni d'un tablier empêchant la saillie, et le repérage, par un observateur, des femelles acceptant le chevauchement. La fréquence de cette détection doit être adaptée au but fixé : avec deux détections par jour, l'acceptation du chevauchement par certaines femelles peut n'être observé qu'une seule fois (Llewelyn *et al* 1993). Il est possible de faciliter cette détection en munissant le mâle d'un harnais portant un crayon marqueur qui laissera une trace sur le dos des femelles acceptant le chevauchement. Dans tous les cas il est important que les mâles présentent un niveau suffisant d'activité, ce qui suppose une préparation adéquate. Il est admis aussi, par extrapolation des résultats obtenus chez les ovins, qu'il faut une proportion ne dépassant pas 20 femelles par mâle et une absence d'interactions agressives si plusieurs mâles sont présents ensemble.

Les changements comportementaux précédemment cités (agitation, frémissement de la queue, bêlements) peuvent également être utilisés pour faciliter la détection de l'oestrus, ainsi qu'une baisse du comportement alimentaire et un aspect œdémateux de la vulve. Il semble aussi possible, pour de petits groupes de chèvres, d'observer l'attraction des femelles en oestrus pour l'odeur de bouc obtenue en frottant un tissu sur les glandes odorantes de ceux-ci (Smith 1986 cité par Gordon 1997). Il serait cependant nécessaire de comparer l'efficacité des différents critères et rythmes de détection.

3.3 / Contrôle hormonal

Dans la plupart des cas, le comportement d'oestrus apparaît chez des chèvres dont les ovaires sont actifs et est lié temporellement à la capacité des femelles à être fécondée. Il était donc logique de supposer que les mêmes signaux sont impliqués dans le déclenchement de l'oestrus et de l'ovulation et de rechercher ces signaux.

Chez la chèvre, comme chez la brebis, l'oestrus pendant la saison sexuelle est précédé

par une longue phase lutéale pendant laquelle les taux de progestérone sont élevés (4 à 12 ng/ml selon les auteurs, Gonzalez Stagnaro *et al* 1992, Sawada *et al* 1995, Freitas *et al* 1997). Puis, quand les taux de progestérone chutent suite à la lutéolyse, les taux d'oestradiol augmentent ainsi que les taux d'androgènes (Chemineau *et al* 1982, Homeida et Cooke 1984, Mori et Kano 1984). Ces augmentations sont suivies deux jours plus tard, par l'apparition du comportement d'oestrus et du pic préovulatoire de LH (figure 5). Les taux d'oestradiol restent élevés pendant la première moitié de la durée de l'oestrus, puis diminuent brutalement après le pic de LH. Contrairement à la brebis, le comportement d'oestrus chez la chèvre apparaît aussi en début de saison, donc sans phase lutéale préalable, ou après des cycles courts, donc après une sécrétion faible ou nulle de progestérone.

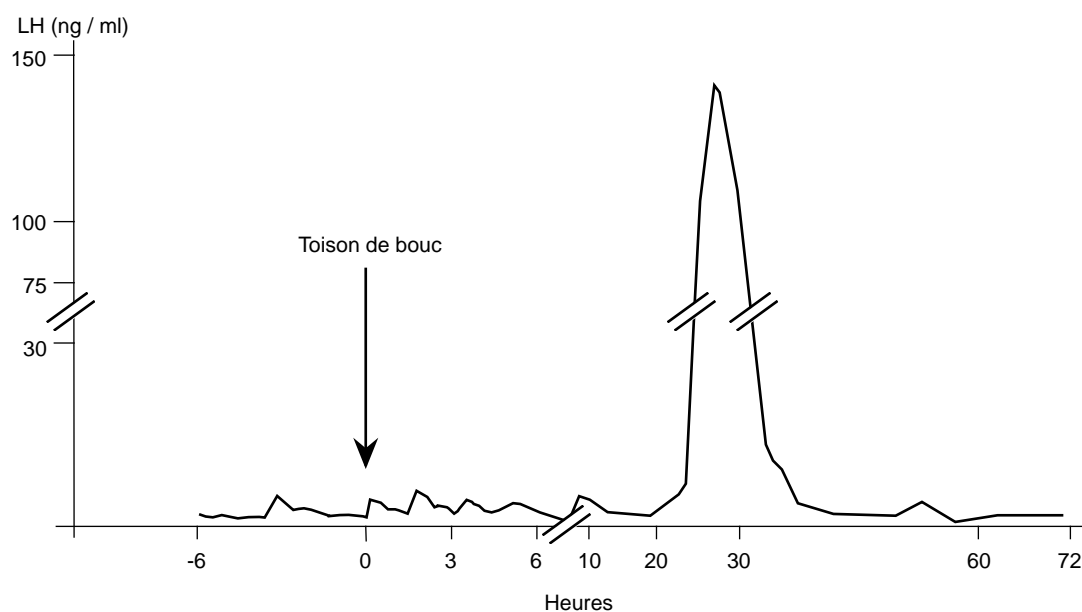
L'évolution temporelle de ces différents changements suggère un effet stimulant des œstrogènes, et éventuellement des androgènes, et un effet modulateur de la progestérone. Effectivement, une immunisation active contre l'oestrone bloque l'effet des œstrogènes, augmente le taux de progestérone et empêche l'apparition du comportement d'oestrus (Chandrashkar Madan 1996). Contrairement à ce qui se passe chez la brebis, il est possible d'induire l'ensemble des comportements d'oestrus (proceptivité et réceptivité) chez une chèvre ovariectomisée en lui administrant seulement de l'oestradiol (Sutherland et Lindsay 1991, Kaplan et Katz 1994). La dose minimale pour induire l'oestrus chez 50 % des femelles est de 15 µg de benzoate d'oestradiol. Dans ce cas, l'oestrus apparaît avec une latence de 25,5 h et dure 12 h. Comme chez les ovins, le seuil de sensibilité à l'oestradiol varie avec la saison et est minimal pendant la saison sexuelle, c'est-à-dire en jours courts (Kaplan et Katz 1994). La latence d'apparition de l'oestrus diminue et sa durée augmente si des doses croissantes sont administrées (Sutherland et Lindsay 1991, Billings et Katz 1998). Il semble cependant que, comme chez la brebis (Fabre-Nys *et al* 1993), la durée de l'oestrus dépend essentiellement de la durée de présence de l'oestradiol (Okada *et al* 1998).

Comme dans d'autres espèces, l'administration de testostérone peut remplacer celle d'oestradiol, mais la dose nécessaire est beaucoup plus élevée (10 mg, Homeida et Cooke 1984). Par contre, la 5- α dihydrotestostérone est inefficace. La testostérone agit donc probablement après avoir été métabolisée en oestradiol, ce qui est impossible pour la 5- α dihydrotestostérone.

Chez la brebis, la progestérone possède à la fois un effet facilitant, quand elle est présente avant l'administration de l'oestradiol, et un effet inhibiteur si elle est présente en même temps que l'oestradiol. Ces deux effets semblent également exister chez la chèvre, mais l'effet facilitant de la progestérone est moins clair. Sutherland et Lindsay (1991) ont montré que l'administration de progestérone pendant 6 jours avant un traitement par l'oestradiol ne modifie pas le taux de réponse comme c'est le cas chez la brebis, mais avance seulement

Le comportement d'oestrus, qui traduit la réceptivité de la femelle, apparaît suite à la chute du taux de progestérone et à l'augmentation du taux d'oestradiol. Le délai d'apparition et la durée de l'oestrus sont très variables.

Figure 6. Variations des concentrations plasmatiques de LH après exposition de chèvre en anoestrus à de la toison de bouc (d'après Claus et al 1990).



l'apparition de l'œstrus et ceci quelle que soit la dose d'œstradiol. Pour ces auteurs, le rôle de la progestérone serait d'augmenter la sensibilité à l'œstradiol. De plus, Billings et Katz (1997) ont montré que l'effet facilitant de la progestérone variait suivant les paramètres de comportement observés et la saison. L'effet est surtout net pour l'attractivité et la réceptivité pendant la période d'anoestrus.

En revanche, l'effet inhibiteur de la progestérone est net chez les caprins, comme c'est le cas chez les ovins ou les porcins. L'administration de progestérone pendant les 12 à 24 heures précédant l'administration d'œstradiol empêche l'effet de l'œstradiol (Billings et Katz 1997). Cet effet inhibiteur s'exerce aussi sur la sécrétion de LH et l'ovulation et est utilisé dans de nombreux traitements visant à contrôler et synchroniser l'apparition de l'œstrus et de l'ovulation. La comparaison des différents traitements commerciaux disponibles figure dans plusieurs ouvrages de synthèse (Baril *et al* 1993, Gordon 1997).

3.4 / Effet des interactions mâle-femelle ou entre femelles

Les interactions mâle-femelle sont un des facteurs majeurs de modulation du cycle de reproduction de la chèvre. Elles peuvent agir sur l'âge à la puberté, la reprise de la cyclicité et le déroulement de l'œstrus.

Effet du mâle sur l'âge à la puberté

L'apparition du premier œstrus est avancée par l'exposition à des boucs (Amoah et Bryant 1984, Greyling et Van Niekerk 1990). Mais ces premiers œstrus sont souvent dissociés de l'apparition de la première ovulation. L'apparition des cycles synchronisés est plutôt retardée par l'exposition précoce au bouc (Corteel 1994). Une des raisons possibles de cette dissociation est un développement phy-

siologique insuffisant par rapport à la grande sensibilité de la réponse comportementale.

Effet du mâle sur l'induction de la cyclicité chez des femelles en anoestrus

L'effet le plus important et le plus étudié des interactions mâle-femelle est la rupture de l'anoestrus saisonnier, ou effet mâle, également observé chez les ovins. Il a été mis en évidence dans de nombreuses races et est couramment employé pour avancer et synchroniser la reproduction (Shelton 1960, Ott *et al* 1980, Chemineau 1983, Restall 1992, Vitalkar *et al* 1998). L'exposition au bouc provoque une augmentation très rapide de la sécrétion de l'hormone LH chez les femelles. Cet effet est multisensoriel, mais l'olfaction joue un rôle prépondérant et l'effet du mâle peut être au moins partiellement mimé par la mise en présence de toison de bouc (figure 6) ou par l'exposition à des extraits d'odeur de bouc (Shelton 1980, Denhard *et al* 1988, Claus *et al* 1990, Walkden-Brown *et al* 1993a). Cette stimulation, si elle se prolonge, va provoquer un pic préovulatoire de LH, accompagné dans 65 % des cas de comportement d'œstrus suivi d'une première ovulation. Cet effet se fait très probablement par une stimulation de la sécrétion du GnRH. Hamada *et al* (1996) ont montré dans l'hypothalamus une augmentation de l'activité électrique associée à la sécrétion de LH en réponse à l'odeur de bouc. L'intensité de la réponse dépend cependant de l'intensité de la stimulation. La privation de l'odorat des femelles n'empêche pas la réponse hormonale, mais diminue la proportion de femelles présentant un comportement d'œstrus et une ovulation (Chemineau *et al* 1986). Le contact direct avec le mâle est plus efficace que sa simple proximité ou l'exposition à des extraits odorants (Shelton 1980, Walkden-Brown *et al* 1993a). Le niveau d'activité des mâles intervient aussi probablement, des mâles rendus sexuellement actifs par l'administration de

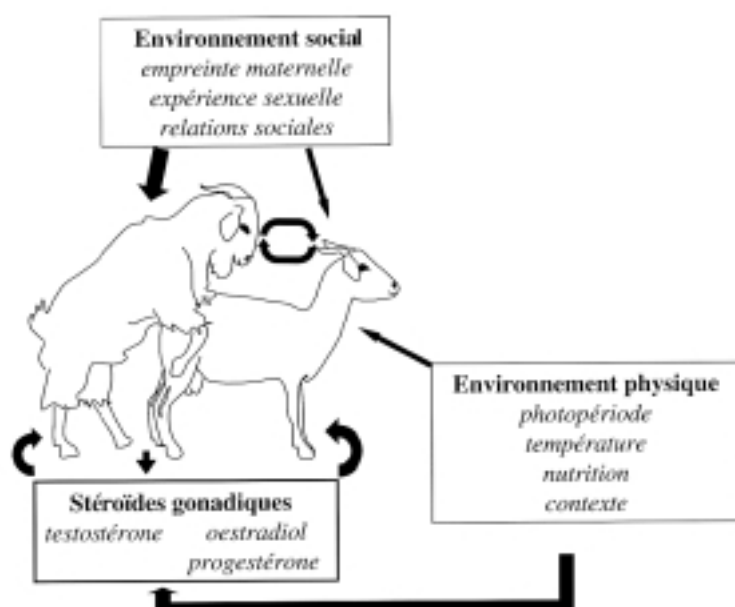
La mise en présence du bouc, ou de son odeur, peut déclencher l'expression du comportement sexuel et l'ovulation chez la chèvre en anoestrus.

GnRH ou stimulés par un apport alimentaire étant plus efficaces (Walkden-Brown *et al* 1993b). Le niveau d'activité sexuelle ne suffit cependant pas et des boucs intacts sont plus efficaces que des mâles castrés jeunes et rendus plus actifs que les boucs intacts par un traitement à la testostérone (Mellado et Hernandez 1996). Il est possible que l'aspect physique différent des vieux boucs comparés aux jeunes mâles joue un rôle.

Effets du mâle pendant le cycle

Il ne semble pas que la mise en présence d'un bouc, sa vue ou son odeur modifie le taux d'ovulation ou la proportion de femelles cycliques qui ovulent (Chakravarty *et al* 1995, Romano et Fernandez Abella 1997). En revanche, le contact avec le mâle a un effet important sur la durée de l'œstrus (Akusu et Egbunike 1990, Romano 1993). Cet effet est lié à la stimulation vaginale et un seul accouplement suffit (Romano 1994a), qui peut être mimé par une stimulation mécanique (Romano 1994b). Il disparaît si la région génitale de la femelle est anesthésiée (Romano et Benech 1996). Il est probable que, comme chez la brebis, cet effet soit médié par la sécrétion d'ocytocine au sein du système nerveux central (Kendrick *et al* 1993). Aucune information n'est actuellement disponible sur l'évolution de ces taux centraux chez la chèvre, mais l'exposition à un bouc, même sans accouplement, provoque une augmentation du taux plasmatique d'ocytocine (McNeilly et Folley 1970, McNeilly et Ducker 1972). L'absence d'effet de l'ocytocine (Romano 1997) s'expliquerait par le faible passage de ce peptide, de la périphérie où il était injecté à son site d'action central.

Figure 7. Les différents facteurs influençant le comportement sexuel des caprins (l'épaisseur des flèches reflète l'importance relative de ces différents facteurs).



Effet des femelles en œstrus

Il semble que les femelles en œstrus aient également un effet stimulant sur leurs congénères en anoestrus (Restall *et al* 1995). Cet effet est cependant beaucoup moins important que l'effet mâle, mais peut le compléter. Les premières femelles stimulées, stimuleraient à leur tour les autres femelles, peut-être via leur comportement de chevauchement accompagnant l'œstrus. Ceci expliquerait les variations observées entre différents groupes soumis à l'effet mâle. Aucune donnée n'est disponible concernant un éventuel effet des femelles sur leurs congénères pendant la saison sexuelle.

3.5 / Autres facteurs du contrôle de l'œstrus

De nombreux facteurs autres que les hormones stéroïdes peuvent moduler le comportement sexuel de la chèvre. Ils ont semble-t-il une importance relative plus grande que dans les autres espèces de mammifères domestiques et expliquent probablement les durées variables du cycle ou de l'œstrus mentionnées dans la littérature. Mais les données sont souvent insuffisantes pour quantifier les phénomènes.

Age, expérience et mode d'élevage

Il n'y a, à ma connaissance, pas de donnée concernant l'effet de l'âge ou de l'expérience sexuelle sur le comportement sexuel des chèvres. Il semble que les caractéristiques du bouc : forme de la tête, cornes, odeur peuvent (doivent ?) au moins partiellement être apprises. Des chèvres élevées depuis la naissance par des brebis seront attirées à la puberté par des béliers et non par des boucs, mais cette préférence disparaît si les femelles sont exposées de manière répétée à des boucs (Kendrick *et al* 1998).

Photopériode, nutrition

La photopériode et/ou la nutrition affectent l'apparition de l'œstrus dans de nombreux cas et sont responsables de l'apparition saisonnière du comportement sexuel (Chemineau *et al* 1988, Rhind 1992), mais aucune étude ne permet de savoir s'il existe un effet direct sur le comportement, à l'exception de la variation de sensibilité à l'œstradiol notée par Billings et Katz (1997). Dans la plupart des cas, il s'agit probablement plutôt d'un effet indirect via une régulation de la cyclicité.

Race

Aucune donnée n'est disponible concernant l'effet de la race sur l'intensité de l'expression du comportement sexuel femelle. Plusieurs études suggèrent un effet de la race sur des variations de la durée de l'œstrus (Jarosz *et al* 1971, Mori *et al* 1984, Greyling et Van Niekerk 1990) et de l'intervalle début d'œstrus-ovulation (Mori *et al* 1984).

Stress et néophobie

Bien qu'aucune donnée expérimentale ne soit disponible, un effet inhibiteur du stress est souvent invoqué chez la chèvre (Gordon 1997). Le déplacement dans un endroit non familier, l'exposition à des animaux étrangers sont signalés comme perturbant la cyclicité. L'effet spécifique sur le comportement reste cependant à démontrer.

Conclusion

L'ensemble de ces données confirme le rôle, chez les caprins comme dans beaucoup d'espèces, des hormones stéroïdes d'origine

gonadique -testostérone, oestradiol et progesterone- sur le comportement sexuel (figure 7). Il existe cependant, plus que dans d'autres espèces, une indépendance relative, notamment chez le mâle, de l'expression de ce comportement vis-à-vis de ce contrôle hormonal. Chez les caprins, d'autres facteurs tels que le contact avec des congénères, l'expérience ou les conditions sociales de stimulations interviennent de manière prononcée dans l'expression du comportement sexuel. Plusieurs aspects de ces relations hormones-comportement sexuel -environnement social gagneraient à être étudiés plus en détail chez les caprins, ce qui permettrait de contrôler plus efficacement l'apparition de ces comportements dans cette espèce.

Références

- Ahmad N., Noakes D. E., 1995. Seasonal variations in testis size, libido and plasma testosterone concentrations in British goats. *Anim. Sci.*, 61, 553-559.
- Ahmad N., Noakes D.E., 1996. Sexual maturity in British breeds of goat kids. *Br. Vet. J.*, 152, 93-103.
- Akusu M.O., Egbunike G.N., 1990. Effects on oestrus duration of West African dwarf goats. *Small Ruminant Res.*, 3, 413-418.
- Amoah E.A., Bryant M.J., 1984. A note on the effect of contact with male goats on occurrence of puberty in female goats kids. *Anim. Prod.*, 38, 141-144.
- Baril G., Brebion P., Chesné P., 1993. Manuel de formation pratique pour la transplantation embryonnaire chez la brebis et la chèvre. FAO Production et Santé Animales, Rome, 115 p.
- Beach F.A., 1976. Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, 7, 105-138.
- Billings H.J., Katz L.S., 1997. Progesterone facilitation and inhibition of estradiol-induced sexual behavior in the female goat. *Hormones and Behavior*, 31, 47-53.
- Billings H.J. Katz L.S., 1998. Threshold dose of estradiol for inducing sexual receptivity in ovariectomized French Alpine goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 57, 109-115.
- Chakravarty P., Sarmah B.C., Baruah B., 1995. Effect of sexual contact during estrus on ovarian performance of goat. *Indian Vet. J.*, 72, 534-535.
- Chandrasekhar T., Madan M.L., 1996. Active immunization against estrone in goats and its effects on ovarian hormones and cyclicity. *Indian J. Anim. Sci.*, 66, 990-993.
- Chemineau P., 1983. Effect on oestrus and ovulation of exposing creole goats to the male at three times of the year. *J. Reprod. Fert.*, 67, 65-72.
- Chemineau P., Gauthier D., Poirier J.C., Saumande J., 1982. Plasma levels of LH, FSH, prolactin, oestradiol-17 beta and progesterone during natural and induced oestrus in the dairy goat. *Theriogenology*, 17, 313-323.
- Chemineau P., Levy F., Thimonier J., 1986. Effects of anosmia on LH secretion, ovulation and oestrous behaviour induced by males in the anovular creole goat. *Anim. Reprod. Sci.*, 10, 125-132.
- Chemineau P., Pelletier J., Guerin Y., Colas G., Ravault J.P., Toure G., Almeida G., Thimonier J., Ortavant R., 1988. Photoperiodic and melatonin treatments for the control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reprod. Nutr. Develop.*, 28, 409-422.
- Chenoweth P.J., 1981. Libido and mating behavior in bulls, boars and rams. A review *Theriogenology*, 16, 155-177.
- Claus R., Over R., Dehnhard M., 1990. Effect of male odour on LH secretion and the induction of ovulation in seasonally anoestrous goats. *Anim. Reprod. Sci.*, 22, 27-38.
- Corteel J.M., 1994. Déroulement des activités oestrienne et ovulatoire de la chevrette et de la chèvre : à la puberté, après la mise-bas et au cours des saisons. IX reunion nacional de caprinocultura, La Paz, Mexique.
- Delgado J.A., Leboeuf B., Chemineau P., 1991. Decrease in the seasonality of sexual behavior and sperm production in bucks by exposure to short photoperiodic cycles. *Theriogenology*, 36, 755-770.
- Dehnhard M., Over R., Hoppen H.O., Schams D., Claus R., 1988. LH-release in the goat in response to male pheromones. *Acta endocr.*, 117, suppl. 287, 58-59.
- Dunbar R.I.M., Buckland D., Miller D., 1990. Mating strategies of male feral goat: a problem in optimal foraging. *Anim. Behav.*, 40, 643-667.
- Fabre-Nys C., Martin G.B., Venier G., 1993. Analysis of the hormonal control of female sexual behavior and the preovulatory LH surge in the ewe : Roles of quantity of estradiol and duration of its presence. *Hormones and Behaviour*, 27, 108-121.
- Freitas V.J.F., Baril G., Martin G.B., Saumande J., 1997. Physiological limits to further improvement in the efficiency of oestrous synchronisation in goats. *Reprod. Fert. Develop.*, 9, 551-556.
- Fraser A.F., 1964. Observations on the pre-coital behaviour of the male goat. *Anim. Behav.*, 12, 31-33.

- Fuentes V.O., Fuentes P.L., Garcia A., 1997. Chronic treatment with naloxone enhances libido in the male goat during anoestrus. *Vet. Rec.*, 141, 52.
- Geist V., 1965. On the rutting behavior of the mountain goat. *J. Mammalogy*, 45, 551-568.
- Gonzalez-Stagnaro C., Pelletier J., Cognié Y., Locatelli A., Baril G., Corteel J.M., 1984. Descarga preovulatoria de LH y momento de ovulación en cabras lecheras durante el celo natural o inducido por vía hormonal. 10th Intern. Cong. on Anim. Reprod and Artif. Insem. Univ Illinois, Urbana-champaign, June 10-14, 2, 10 (abstract).
- Gonzalez-Stagnaro C., Corteel J.M., Baril G., 1992. Cinética de la progesterona plasmática durante el celo natural e inducido por tratamientos hormonales en cabras lecheras. *Revista científica, FCV de LUZ, II (1)*, 12-21
- Gordon I., 1997. Controlled reproduction in sheep and goats. CAB International publ., UK.
- Greyling J.P.C., Van Nierkerk C.H., 1990. Ovulation in the Boer goat. *Small Ruminant Res.*, 3, 457-464.
- Hamada T., Nakajima M., Takeuchi Y., Mori Y., 1996. Pheromone-induced stimulation of hypothalamic gonadotropin-releasing hormone pulse generator in ovariectomized, estrogen-primed goats. *Neuroendocrinology*, 64, 313-319.
- Hart B.L., 1986. Medial preoptic-anterior hypothalamic lesions and sociosexual behavior of male goats. *Physiol. Behav.*, 36, 301-305.
- Hart B.L., Jones T.O., 1975. Effects of castration on sexual behavior of tropical male goats. *Hormones and Behavior*, 6, 247-258.
- Homeida A.M., Cooke R.G., 1984. Plasma concentrations of testosterone and 5 alpha-dihydrotestosterone around luteolysis in goats and their behavioural effects after ovariectomy. *J. Steroid Biochem.*, 20, 1357-1359.
- Jarosz S.J., Deans R.J., Dukelow W.R., 1971. The reproductive cycle of the african pygmy and toggen burg goat. *J. Reprod. Fert.*, 24, 119-123.
- Kaplan D.H., Katz L.S., 1994. Exposure to constant photoperiod alters serum prolactin concentrations and behavioral response to estradiol in the ovariectomized goat. *J. Anim. Sci.*, 72, 3088-3097.
- Katz L.S., McDonald T.J., 1992. Sexual behavior of farm animals. *Theriogenology*, 38, 239-253.
- Kendrick K.M., Fabre-Nys C., Blache D., Goode J.A., Broad K.D., 1993. The role of oxytocin release in the mediobasal hypothalamus of the sheep in relation to female sexual receptivity. *J. Neuroendocrinology*, 5, 13-21.
- Kendrick K.M., Hinton M.R., Atkins K., Haupt M.A., Skinner J.D., 1998. Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 395, 229-230.
- Lacalandra G.M., Linoci A., Sciosci R.L., 1985. Stimolazione della libido nei becchi in periodi di inattività sessuale stagionale. *Atti della Società Italiana della Scienze Veterinarie*, 39, 118-120.
- Leboeuf B., Bernelas D., Pougard J.L., Baril G., Maurel M.C., Boue P., Terqui M., 1996. Ovulation time after prostagen/PMSG treatment in alpine and saanen dairy goats. VI Intern. Conf on goats Beijing, China, 2, 828.
- Llewelyn C.A., Perrie J., Luckins A.G., Munro C.D., 1993. Oestrus in the British white goat: timing of plasma luteinizing hormone surge and changes in behavioural and vaginal traits in relationship to onset of oestrus. *British Vet. J.*, 149, 171-182.
- McNeilly A.S., Ducker H.A., 1972. Blood levels of oxytocin in the female goat during coitus and in response to stimuli associated with mating. *J. Endocrinology*, 54, 399-406.
- McNeilly A.S., Folley S.J., 1970. Blood levels of milk-ejection activity (oxytocin) in the female goat during mating. *J. Endocrinology*, 48, IX-X.
- McTaggart H.S., 1971. Observations on the behaviour of an island community of feral goats. *Br. Vet. J.*, 127, 399-400.
- Mellado M., Hernandez J.R., 1996. Ability of androgenized goat wethers and does to induce estrus in goats under extensive conditions during anestrus and breeding seasons. *Small Ruminant Res.*, 23, 37-42.
- Metzler J.A., Price E.O., Kitchell R.L., Bondurant R.H., 1988. Sexual behavior of male dairy goats: effects of deaf-ferentation of the genitalia. *Physiol. Behav.*, 43, 207-212.
- Minoia P., Saad A.B., Lacalandra G.M., Ismail M., Zarilli A., 1988. Stimolazione della libido nei becchi mediante somministrazione di GnRH. Modificazioni comportmentali, testicolari e seminali. In : *Problematiche di biologia, fisiopatologia e clinica della riproduzione animale*, 167-189. Edizioni Quadrifoglio, Bari, Italy.
- Mori Y., Kano Y., 1984. Changes in plasma concentrations of LH, progesterone and oestradiol in relation to the occurrence of luteolysis, oestrus and time of ovulation in the Shiba goat (*Capra hircus*). *J. Reprod. Fert.*, 72, 223-230.
- Mori Y., Maeda K., Sawasaki T., Kano Y., 1984. Effects of long days and short days on estrous cyclicity in two breeds of goats with different seasonality. *Jap. J. Anim. Reprod.*, 30, 239-245.
- Okada M., Hamada T., Takeuchi Y., Mori Y., 1996. Timing of proceptive and receptive behavior of female goats in relation to the preovulatory LH surge. *J. Vet. Med. Sci.*, 58, 1085-1089.
- Okada M., Takeuchi Y., Mori Y., 1998. Estradiol-dependency of sexual behavior manifestation at the post-LH surge period in ovariectomized goat. *J. Reprod. Develop.*, 44, 53-58.
- Orgeur P., Minouni P., Leboeuf B., Signoret J.P., 1988. Effet de l'expérience sociale au cours du développement sur le comportement sexuel et la production spermatique de jeunes boucs. *Ann. Zootech.*, 37, 99-110.
- Orgeur P., Minouni P., Signoret J.P., 1990. The influence of rearing conditions on the social relationships of young male goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 27, 105-113.
- Ott R.S., Nelson D.R., Hixon J.E., 1980. Effect of presence of the male on initiation of estrous cyclicity of goats. *Theriogenology*, 13, 183-190.
- Price E.O., Smith V.M., 1984. The relationship of male-male mounting to mate choice and sexual performance in male dairy goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 13, 71-82.
- Price E.O., Smith V.M., Katz L.S., 1984. Sexual stimulation of male dairy goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 13, 83-92.

- Price E.O., Borgwardt R., Orihuela A., 1998. Early sexual experience fails to enhance sexual performance in male goats. *J. Anim. Sci.*, 76, 718-720.
- Ramachandraiah S.V., Narasimha Rao P., Ramamohana Rao, 1986. A length of oestrous cycle, duration of oestrus and oestrous behaviour in native goats (*Capra hircus*). *Indian Vet. J.*, 63, 848-850.
- Restall B.J., 1992. Seasonal variation in reproductive activity in Australian goats. *Anim. Reprod. Sci.*, 27, 305-318.
- Restall B.J., Restall H., Walkden-Brown S.W., 1995. The induction of ovulation in anovulatory goats by oestrous females. *Anim. Reprod. Sci.*, 40, 299-303.
- Rhind S.M., 1992. Nutrition: its effects on reproductive performance and its hormonal control in female sheep and goats. In : A.W. Speedy (ed), *Progress in sheep and goat Research*. CAB International, UK.
- Romano J.E., 1993. Effect of service on estrus duration in dairy goats. *Theriogenology*, 40, 77-84.
- Romano J.E., 1994a. Effects of service number on estrus duration in dairy goats. *Theriogenology*, 41, 1273-1277.
- Romano J.E., 1994b. Effects of different stimuli of service on estrus duration in dairy goats. *Theriogenology*, 42, 875-879.
- Romano J.E., 1997. Effect of service and oxytocin on estrus duration in goats. *Small Ruminant Res.*, 23, 213-216.
- Romano J.E., Benech A., 1996. Effect of service and vaginal-cervical anesthesia on estrus duration in dairy goats. *Theriogenology*, 45, 691-696.
- Romano J.E., Fernandez Abella D., 1997. Effect of service on duration of oestrus and ovulation in dairy goats. *Anim. Reprod. Sci.*, 47, 107-112.
- Rouger Y.A., 1970. Comportement sexuel et comportement alimentaire. Variations saisonnières chez les mâles de la famille des bovidés, mise en évidence de régulation entre activité sexuelle et alimentaire. *Problèmes actuels d'endocrinologie et de nutrition*, 14, 145-158.
- Rouger Y., 1974. Etude des interactions de l'environnement et des hormones sexuelles dans la régulation du comportement sexuel des bovidés. Thèse de doctorat d'Etat de l'université de Rennes.
- Sah S.K., Rigor E.M., 1985. Estrous cycle, estrous duration and ovulation time in goats. *Philippine Agriculturist*, 68, 461-470.
- Sawada T., Takahara Y., Mori J., 1995. Secretion of progesterone during long and short days of the estrous cycle in goats that are continuous breeders. *Theriogenology*, 43, 789-795.
- Shelton M., 1960. Influence of presence of a male goat on the initiation of estrous cycling and ovulation of the angora does. *J. Anim. Sci.*, 19, 368-375.
- Shelton M., 1980. Influence of various exteroceptive factors on initiation of estrus and ovulation. *Int. Goat and sheep Res*, 1, 156-162.
- Sutherland S.R., Lindsay D.R., 1991. Ovariectomized does do not require progesterone priming for oestrous behaviour. *Reprod. Fert. Develop.*, 3, 679-684.
- Tamboura H., Sawadogo L., Wereme A., 1998. Caractéristiques temporelles et endocriniennes de la puberté et du cycle oestral chez la chèvre locale "Mossi" du Burkina Faso. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 2, 85-91.
- Vitalkar P.H., Takarkhede R.C., Kolte A.Y., Dhore R.N., Barmase B.S., 1998. Non hormonal method of oestrous synchronisation in does. *Indian Vet. J.*, 75, 88-89.
- Walkden-Brown S.W., Restall B.J., Henniawati, 1993a. The male effect of the Australian cashmere goat. 2. Role of lfactory cues from the male. *Anim. Reprod. Sci.*, 32, 55-67.
- Walkden-Brown S.W., Restall B.J., Henniawati, 1993b. The male effect in the Australian cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of oestrous females. *Anim. Reprod. Sci.*, 32, 69-84.
- Walkden-Brown S.W., Restall B.J., Norton B.W., Scaramuzzi R.J., 1994. The "female effect" in Australian cashmere goats: effect of season and quality of diet on the LH and testosterone response of bucks to oestrous does. *J. Reprod. Fert.*, 100, 521-531.
- Walkden-Brown S.W., Restall B.J., Scaramuzzi R.J., Martin G.B., Blackberry M.A., 1997. Seasonality in male Australian Cashmere goats: long term effects of castration and testosterone or oestradiol treatment on changes in LH, FSH and prolactin concentrations, and body growth. *Small Ruminant Res.*, 26, 239-252.

Abstract

Hormonal and social control of sexual behaviour in goats.

The control of sexual behaviour is a key element in the management of reproduction in domestic species. In most cases, expression of sexual behaviour is controlled by internal factors such as steroid hormones and nutritional state as well as by factors from the physical and social environment. This is the case in goats : testosterone stimulates buck's sexual behaviour and

oestradiol and, to a smaller extent, progesterone stimulate doe's behaviour. The threshold for these hormonal actions is very similar to what is known in sheep. However in goats, social factors such as exposure to conspecifics and sexual experience are also of special importance.

FABRE-NYS C., 2000. Le comportement sexuel des caprins : contrôle hormonal et facteurs sociaux. *INRA Prod. Anim.*, 13, 11-23.