

Photopériode et Reproduction

Avant même la fin de l'automne et pendant la période hivernale, les animaux terrestres ou aquatiques sédentaires ont à faire face à des conditions climatiques difficiles et des ressources alimentaires limitées, voire inexistantes, en particulier dans les régions tempérées des latitudes moyennes ou froides des latitudes élevées. Différentes stratégies ont été développées par les différentes espèces pour assurer leur survie.

Ainsi, dans les conditions naturelles, et pour se limiter aux quelques espèces présentées dans ce numéro spécial, l'escargot hiberne soit dans la terre avec formation d'un épiphragme calcifié (escargot de Bourgogne : *Helix pomatia*) soit sous des amas de pierres ou de briques, des anfractuosités, le long d'un mur ou sur un arbuste, avec, également, formation d'un épiphragme muqueux (Petit gris : *Helix aspersa*). Tous les métabolismes sont alors ralentis jusqu'à la sortie de l'hibernation au printemps.

Dans la basse-cour traditionnelle, poules, canes, dindes, ne pondent qu'au printemps puis couvent. Les éclosions se produisent en fin de printemps. Croissance et constitution des réserves corporelles qui permettront le passage de l'hiver suivant ou l'utilisation alimentaire humaine sont longs. Chapons, canards et dindes seront suffisamment dodus pour les fêtes de Noël, plats festifs traditionnels de cette époque de l'année. Il en est de même pour les truites et les carpes. A l'évocation, par ce qu'il croyait être son petit clerc Garrigou, des dindes bourrées de truffes dont la peau allait craquer en rôtissant, des faisans, des anguilles, des carpes dorées et des truites,... le Révérend dom Balaguère substituait plusieurs fois le *Benedicite* au *Dominus vobiscum* lors de la première messe de la nuit de Noël, eut tôt fait d'expédier la deuxième et d'escamoter la troisième avant de noyer le remords de son péché sous des flots de vin du pape et de bons jus de viandes et... d'en mourir d'une terrible attaque (Daudet 1866).

Cabris et agneaux, faons, poulains naissent normalement au printemps au moment où la pousse de l'herbe permet une alimentation favorable de la mère pour assurer la crois-

sance fœtale finale et la lactation. La survie des jeunes est aussi plus importante lorsque les températures sont plus clémentes. Les jeunes devront également être capables avant l'hiver de constituer des réserves corporelles. Chez toutes ces espèces, de l'escargot au cheval, il existe donc, dans les conditions naturelles, un saisonnement de la reproduction qui permet de faire coïncider les besoins alimentaires maximaux avec les disponibilités des ressources alimentaires. Même l'ingestion est, chez certaines espèces, limitée en hiver.

Depuis des siècles, les éleveurs de volailles ou de mammifères domestiques ont tenté d'abolir ces variations saisonnières en préservant leurs animaux des intempéries et du froid (bâtiments d'élevage) et en constituant des réserves de céréales et de fourrages. Malgré cela, les variations saisonnières marquées de l'activité de reproduction ont subsisté chez la plupart des espèces. Cependant, chez les bovins et les porcins, des naissances ont lieu toute l'année. Des variations saisonnières de la fertilité (et de la prolificité chez les porcins) existent encore, indiquant que les mécanismes physiologiques sous-jacents à la saisonnalité sont encore présents.

Il existe donc un rythme circannuel de reproduction.

Plusieurs facteurs peuvent rendre compte de ces rythmes circannuels dans les différentes espèces : variations des ressources alimentaires, des températures et de la photopériode au cours de l'année. Ces 3 facteurs sont d'ailleurs étroitement liés. Seule la photopériode, c'est-à-dire la variation annuelle de la durée de la phase claire du jour, présente un caractère répétable d'une année à l'autre. Températures et ressources alimentaires sont plus variables. Pour autant, elles peuvent jouer un rôle important dans ces rythmes annuels.

De nombreuses observations et expérimentations ont donc été réalisées pour préciser le rôle d'entraînement du rythme annuel de reproduction et de croissance par ces différents facteurs dans différentes espèces.

Entraînement de l'activité de reproduction : la photopériode

Chez les petits ruminants, le rôle de la photopériode a été clairement démontré par transfert des animaux d'un hémisphère à l'autre, transfert qui provoque une translation de 6 mois de la saison de reproduction (Marshall 1937), et par l'inversion artificielle du rythme annuel des variations de la photopériode qui aboutit au même résultat (Yeates 1949, Thwaites 1965). Ce dernier auteur a pu préciser que les variations annuelles des températures n'ont pas ce rôle d'entraînement de l'activité sexuelle.

Les équipes françaises ont joué un rôle prépondérant dans la mise en évidence de l'effet d'entraînement par la photopériode de l'activité sexuelle aussi bien chez les mâles (Ortavant et Thibault 1956) que chez les femelles (Mauléon et Rougeot 1962) : l'utilisation de rythmes semestriels reproduisant en 6 mois les variations normalement annuelles de la photopériode induit 2 périodes d'activité sexuelle chaque année civile. Elles sont à l'origine d'une Ecole toujours reconnue au niveau international et qui apporte plusieurs contributions à ce numéro spécial.

L'effet de la lumière pour avancer la date de la première ovulation chez la jument est aussi connu depuis longtemps (Burkhardt 1947). Ces travaux ont été poursuivis par différents équipes dont celle de Palmer et collaborateurs à Tours-Nouzilly.

Pour les oiseaux, Benoit (1970) fut, dès les années 1930, l'un des précurseurs pour démontrer le rôle de la lumière sur la fonction de reproduction. Ses travaux sur le canard Pékin (mâle et femelle) sont connus dans le monde entier. Dans cette espèce, il a pu montrer que les radiations visibles ont une pénétration intracrânienne et peuvent donc stimuler ou inhiber la croissance testiculaire même en l'absence de l'œil. Il est aussi à l'origine d'une Ecole reconnue.

La première démonstration du rôle de la lumière chez les salmonidés a été faite par Hoover et Hubbard en 1937 : la période de frai est modifiée par le raccourcissement des cycles normalement annuels de la photopériode. Cette influence de la photopériode a été confirmée ultérieurement dans de nombreuses autres espèces de poissons. De l'ensemble des travaux sur l'effet de la photopériode et des autres facteurs de l'environnement sur l'activité sexuelle chez les poissons, il ressort que certaines espèces sont beaucoup plus inféodées que d'autres aux rythmes photopériodiques (Billard 1980). Il convient de souligner les effets des interactions photopériode-température sur la spermatogénèse et la vitellogénèse, interactions dont l'importance varie avec les espèces.

Enfin, chez l'escargot, dont la consommation fait une certaine réputation aux Français, la photopériode joue également un rôle

important sur la reproduction (Le Guhenec et Daguzan 1983), avec également une interaction importante entre photopériode et température (Gomot et Deray 1987, Gomot 1990).

Suivant le type de réponse obtenue, les animaux ont été dits de type « jours courts » lorsque l'activité de reproduction est induite par une photopériode décroissante ou un passage « jours longs »-« jours courts » (petits ruminants) et de type « jours longs » lorsque l'activité sexuelle est déclenchée par une photopériode croissante ou un passage « jours courts »-« jours longs » (équins). Chez les mustélidés, le furet est un animal de type « jours longs » alors que le vison est un animal de type « jours courts » (Boissin-Agasse *et al* 1981)

Cette notion est cependant toute relative. En fait, il n'existe aucune photopériode constante, qu'elle soit inductrice ou inhibitrice de l'activité sexuelle, permettant le maintien de l'activité ou de l'inactivité sexuelle. Il s'établit des états réfractaires entraînant, sous un régime photopériodique constant, l'alternance des périodes d'activité sexuelle et d'inactivité (Thimonier 1989).

Lecture de la durée du jour

Puisque la photopériode est l'entraîneur de la fonction de reproduction, les animaux sont donc capables de mesurer le temps photopériodique.

Plusieurs hypothèses sont avancées pour expliquer la lecture de la durée du jour. Elles peuvent être classées en 2 groupes.

Dans le premier groupe, la mesure de la photopériode se fait à partir de la durée absolue de la phase claire et/ou de la phase sombre ou du rapport phase claire/phase sombre du nyctémère.

Le deuxième groupe d'hypothèses s'appuie sur l'existence d'un rythme endogène circadien de photosensibilité (Bünning 1960). La réponse à une photopériode donnée ne se produit que lorsqu'il y a coïncidence entre l'éclairement et la phase de photosensibilité.

Deux types d'expériences permettent de tester l'hypothèse de Bünning.

Le premier consiste à donner, sur une période de 24 heures, la lumière en 2 fractions, une fraction principale (de 4 à 8 heures) et une deuxième fraction plus courte (30 minutes à 1 heure) interrompant la phase obscure. La position de cette 2ème fraction qui stimule ou inhibe l'activité de reproduction correspond à la phase photosensible. Il est important de faire varier la durée de la phase claire principale dans différentes expériences. L'aube considérée par l'animal n'est pas forcément le début de la phase claire principale comme l'expérimentateur peut le penser ! Pour l'animal, l'aube peut être soit effectivement le début de la phase claire principale, soit celui de la fraction de lumière. Le crépuscule est donc, dans le premier cas, la

fin de la fraction de lumière, et dans le deuxième, celle de la plus longue période de lumière. C'est Ortavant (1977) qui a initié ce type d'expériences chez les gros mammifères domestiques (ovins et équins).

Le deuxième, appelé « expériences de résonance », consiste à imposer des « jours » ou cycles photopériodiques de 12, 24, 36, 48, 60 ou 72 heures comprenant tous la même durée de la phase claire (photophase de 4 à 8 heures). Dans les cycles photopériodiques dont la durée n'est pas de 24 heures ou l'un de ses multiples (12, 36, 60 heures), la période d'éclairement va coïncider avec la phase photosensible du rythme circadien et stimuler ou inhiber l'activité de reproduction. Au contraire, pour les cycles dont la durée est égale à 24 heures ou l'un de ses multiples (24, 48, 72 heures), la période d'éclairement ne coïncide jamais avec la phase photosensible. Il est ainsi possible de mettre en évidence un rythme circadien de photosensibilité. Ces expériences de résonance n'ont pratiquement pas été utilisées chez les gros animaux domestiques compte tenu des difficultés de mise en place, mais ont été largement employées chez les petits mammifères et les oiseaux (Follett *et al* 1981).

En fait, ces expériences démontrent bien l'existence d'un rythme circadien de photosensibilité. Elles indiquent aussi que **les moments d'éclairement au cours du nyctémère sont plus importants que la durée totale d'éclairement** comme l'ont confirmé Pelletier et Thimonier (1987) chez le bélier. Il semble bien que ce fait puisse être généralisé à l'ensemble des espèces.

Photopériode et mélatonine

Chez les mammifères, les voies de transmission de l'information photopériodique, de l'œil à la glande pinéale, sont maintenant bien connues (voir l'article de Malpaux *et al* dans ce numéro), et c'est par un rythme circadien de sécrétion nocturne de la mélatonine, par la glande pinéale, que s'établit, via les modifications de la fréquence des décharges pulsatiles de GnRH (Gonadotrophin Releasing Hormone ou Facteur de décharge des hormones gonadotropes), le rythme circadien de reproduction aussi bien chez les petits ruminants (Karsch *et al* 1984) que chez les équins.

Il est curieux de noter qu'une même durée de sécrétion de mélatonine peut avoir des effets complètement opposés suivant l'espèce (un signal inducteur de l'activité de reproduction chez les brebis est inhibiteur chez la jument) ou suivant le passé photopériodique au sein de la même espèce (Robinson et Karsch 1987). De même, il est intéressant d'indiquer que les états réfractaires à une photopériode constante inductrice ou inhibitrice de l'activité sexuelle s'établissent sans que la durée de sécrétion de la mélatonine soit modifiée.

Enfin, il faut signaler que l'interruption de la phase obscure par la lumière (qui peut être lue physiologiquement comme un jour long) induit l'arrêt de sécrétion de la mélatonine qui peut de nouveau être sécrétée durant la deuxième période d'obscurité (Thimonier 1989, Palmer et Guillaume 1992). Il faut supposer que la deuxième phase de sécrétion de la mélatonine est sans signification physiologique pour l'animal.

Il reste qu'il est possible de mimer des jours courts par administration de mélatonine, que ce soit par injection, ingestion ou système de libération constante (implants, dispositifs intra-ruminaux, éponges vaginales, etc), chez tous les mammifères.

Chez les oiseaux et les autres vertébrés, le même rythme de sécrétion nocturne de mélatonine est observé (Collin *et al* 1988). Toutefois, chez ces espèces, il existe des photorécepteurs directement sensibles à la lumière et connectés au cerveau et l'œil n'est pas nécessaire. La rétine produit cependant de la mélatonine. *In vitro*, la glande pinéale des oiseaux répond par la sécrétion nocturne de mélatonine à l'alternance de périodes claires et obscures (Arendt 1994). *In vitro*, la production rythmique de mélatonine par la glande pinéale de plusieurs espèces (poissons, reptiles, oiseaux) se poursuit pendant plusieurs jours en l'absence de stimulation photopériodique. Ces résultats suggèrent la présence dans la glande pinéale d'oscillateurs capables d'engendrer une rythmicité circadienne. L'implication de la mélatonine elle-même dans le contrôle de l'activité de reproduction n'est pas aussi bien démontrée que chez les mammifères.

Qu'en est-il de la sécrétion de mélatonine chez les invertébrés ? Les données bibliographiques sont relativement peu nombreuses. Chez les insectes, la mélatonine est effectivement synthétisée (drosophile par exemple) et sa production est plus importante pendant la scotophase (nuit) que pendant le jour. Quel rôle peut-elle jouer dans le contrôle de la reproduction ?

Quels que soient l'habitat et les mœurs nocturnes ou diurnes des vertébrés étudiés, des lamproies à l'homme, la libération de mélatonine est toujours nocturne (Collin *et al* 1988). Même si chez les vertébrés inférieurs l'amplitude de la sécrétion de mélatonine peut être modulée par la température, la durée de sécrétion de la mélatonine reflète donc la photopériode perçue, tout au moins dans les conditions normales. Lors de phases obscures prolongées, la sécrétion de mélatonine appréciée par les niveaux plasmatiques périphériques cesse avant la fin de la période d'obscurité.

Réalités et perspectives

Le contrôle photopériodique de l'activité de reproduction est devenu une réalité dans les élevages. Les articles de ce numéro spécial en témoignent.

Il est généralisé dans le cas des élevages de volailles, que ce soit pour la production d'œufs ou pour la production de volailles de chair. Il a une forte tendance à se généraliser chez les escargots et les poissons d'élevage, tout au moins pour les reproducteurs.

Chez les mammifères d'élevage, et en particulier les petits ruminants, de nombreux centres de production de sperme pour l'insémination artificielle utilisent des traitements photopériodiques pour obtenir une puberté précoce chez les mâles et réduire, ainsi, l'intervalle entre générations dans les cas des programmes d'amélioration génétique. Ces traitements sont aussi mis en place pour abolir les variations saisonnières de production quantitative et qualitative de sperme chez les boucs et les béliers et réduire le nombre de reproducteurs. Les 3 plus gros centres de production de sperme ovin et le plus important centre de production de semence caprine utilisent des traitements photopériodiques. Chez les femelles des petits ruminants, l'utilisation des traitements photopériodiques pour induire et contrôler la période de reproduction est plus restreinte. Il en est de même chez les juments malgré l'efficacité des traitements.

L'Autorisation récente de Mise sur le Marché (AMM) d'implants de mélatonine pouvant être placés sous la peau, ouvre de nouvelles perspectives pour avancer le début de la saison sexuelle ou « mimer des jours courts », chez les petits ruminants, après une période

de jours longs naturels et artificiels, sans qu'il soit nécessaire de maintenir les animaux dans des bâtiments coûteux. Du stade expérimental, il est possible de passer à la pratique.

Il subsiste encore une « boîte noire » entre le lieu de sécrétion de la mélatonine, la localisation de ses récepteurs et de ses sites d'action au niveau hypothalamo-hypophysaire. De même, l'interaction des hormones thyroïdiennes dans le contrôle de la saison de reproduction chez les oiseaux (Jallageas et Assenmacher 1979) et les ovins (Karsch *et al* 1995) doit être précisée.

Nul doute que l'amélioration des connaissances sur ces points, en particulier sur le rôle des neurotransmetteurs, le clonage et la caractérisation, très récents, du récepteur de la mélatonine chez les mammifères (Reppert *et al* 1994), vont dans les prochaines années ouvrir de nouvelles voies pour maîtriser la reproduction chez les mammifères et les autres espèces.

Enfin, pour l'homme, au moment où les médias (presse, radio, télévision) présentent la mélatonine comme l'hormone miracle ou de jouvence, impliquée dans tous les processus physiologiques, capable de prémunir aussi bien contre les troubles du décalage horaire chez les voyageurs que contre le cancer, la maladie d'Alzheimer et le vieillissement, il convient de souligner qu'il reste encore beaucoup à démontrer avant d'envisager des utilisations préventives ou thérapeutiques (Turek 1996).

Références bibliographiques

- Arendt J., 1994. Melatonin and the mammalian pineal gland. Chapman et Hall, London.
- Benoit J., 1970. Etude de l'action des radiations visibles sur la gonadostimulation et de leur pénétration intra-crânienne chez les oiseaux et les mammifères. In : J. Benoit et I. Assenmacher (eds), La photorégulation de la reproduction chez les oiseaux et les mammifères. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique, n° 172, 121-146. CNRS, Paris.
- Billard R., 1980. Les possibilités de contrôle de la reproduction chez les poissons par modulation des facteurs de l'environnement et manipulations hormonales. Cahiers du Laboratoire d'Hydrobiologie de Montereau, 10, 11-32.
- Boissin-Agasse L., Boissin J., Ortavant R., 1981. Circadian photosensitive phase and photoperiodic regulation of testicular activity in long-day (ferret) and short-day (mink) breeding mammals. In : R. Ortavant, J. Pelletier et J.P. Ravault (eds), Photopériodisme et reproduction chez les vertébrés, 51-66. Les Colloques de l'INRA. INRA, Paris.
- Bünning E., 1960. Circadian rhythms and the time measurement in photoperiodism. In : Biological clocks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, XXV, 249-256, The Biological Laboratory, Cold Spring Harbor, L.I., New York.
- Burkhardt J., 1947. Transition from anæstrus in the mare and the effects of artificial lighting. J. agric. Sci., Camb., 37, 64-68.
- Collin J.P., Arendt J., Gern W.A., 1988. Le « troisième œil ». La Recherche, 203, 1154-1165.
- Daudet A., 1866. Les trois messes basses. In : Les lettres de mon moulin. Editions J'ai lu 844/1, 120-129.
- Follett B.K., Nicholls T.J., Simpson S.M., Ellis D.H., 1981. Photoperiodic clocks in birds and mammals : whither Bünning's hypothesis. In : R. Ortavant, J. Pelletier et J.P. Ravault (eds), Photopériodisme et reproduction chez les vertébrés, 1-18. Les Colloques de l'INRA. INRA, Paris.
- Gomot A., 1990. Photoperiod and temperature interaction in the determination of reproduction of the edible snail, *Helix pomatia*. J. Reprod. Fert., 90, 581-585.
- Gomot L., Deray A., 1987. Les escargots. La Recherche, 186, 302-311.

- Hoover E., Hubbard H., 1937. Modification of the sexual cycle in trout by control of light. *Copeia*, 4, 206-210.
- Jallageas M., Assenmacher I., 1979. Further evidence for reciprocal interactions between the annual sexual cycle and thyroid cycles in male Pekin ducks. *Gen. Comp. Endocr.*, 34, 44-51.
- Karsch F.J., Bittman E.L., Foster D.L., Goodman R.L., Legan S.J., Robinson J.E., 1984. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Rec. Prog. Horm. Res.*, 40, 185-232.
- Karsch F.J., Dahl T., Hachigian T.M., Thurn L.A., 1995. Involvement of thyroid hormones in seasonal reproduction. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 49, 409-422.
- Le Guhenec M., Dagusan J., 1983. Rôle de la lumière sur la reproduction de l'escargot Petit Gris, *Helix aspersa* Müller. *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, 297, 141-144.
- Marshall F.H.A., 1937. On the change over in the estrous cycle in animals after transference across the equator, with further observations on the incidence of the breeding seasons and the factors controlling sexual periodicity. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.*, 122, 413-428.
- Mauléon P., Rougeot J., 1962. Régulation des saisons sexuelles chez des brebis de races différentes au moyen de divers rythmes lumineux. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, 2, 209-222.
- Ortavant R., Thibault C., 1956. Influence de la durée d'éclaircissement sur les productions spermatisques du bélier. *C. r. Séances Soc. Biol.*, 150, 358-362.
- Ortavant R., 1977. Photoperiodic regulation of reproduction in the sheep. In : *Management of Reproduction in Sheep and Goats Symposium*, University of Wisconsin, Madison, July 24-25, 58-71.
- Palmer E., Guillaume D., 1992. Photoperiodism in the equine species. What is a long day ? *Anim. Reprod. Sci.*, 28, 21-30.
- Pelletier J., Thimonier J., 1987. The measurement of daylength in the Ile-de-France ram. *J. Reprod. Fert.*, 81, 181-186.
- Reppert S.M., Weaver D.R., Ebisawa T., 1994. Cloning and characterization of a mammalian melatonin receptor that mediates reproductive and circadian responses. *Neuron*, 13, 1177-1185.
- Robinson J.E., Karsch F.J., 1987. Photoperiodic history and a changing melatonin pattern can determine the neuroendocrine response of the ewe to day length. *J. Reprod. Fert.*, 80, 159-165.
- Thimonier J., 1989. Contrôle photopériodique de l'activité ovulatoire chez la brebis. Existence de rythmes endogènes. Thèse Doctorat, Université François Rabelais, Tours, 112 p.
- Thwaites C.J., 1965. Photoperiodic control of breeding activity in the Southdown ewe with particular reference to the effects of an equatorial light regime. *J. agric. Sci., Camb.*, 65, 57-64.
- Turek F.W., 1996. Melatonin hype hard to swallow. *Nature*, 379, 295-296.
- Yeates N.T.M., 1949. The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial light. *J. agric. Sci., Camb.*, 39, 1-43.

Pour en savoir plus :

- Cassone V.M., 1990. Melatonin : time in a bottle. *Oxford Rev. Reprod. Biol.*, 12, 319-367
- Ortavant R., Pelletier J., Ravault J.P., Thimonier J., Volland-Nail P., 1985. Photoperiod : main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm animals. *Oxford Rev. Reprod. Biol.*, 7, 305-345.
- Yu H.-S., Reiter R.J. (eds), 1993. Melatonin. Biosynthesis, physiological effects and clinical applications. CRC Press, Boca Raton.
- Reiter R.J., Robinson J., 1995. Melatonin, Bentam, New-York.