

Photopériodisme et reproduction des oiseaux domestiques femelles

De la précocité sexuelle des poules à la ponte des oies en contre-saison, des programmes d'éclairement améliorant la solidité de la coquille de l'œuf à ceux appliqués au poulet en croissance, les applications de la « lumière » en aviculture sont très diversifiées. Totalement intégrées aux pratiques de l'élevage moderne, elles apparaissent pour beaucoup d'entre elles comme évidentes, à tel point que leurs fondements risquent parfois d'être un peu oubliés. Les composantes essentielles de la sensibilité photopériodique des oiseaux sont donc rappelées ici puis l'attention est concentrée sur les applications relatives à la poule.

Si les oiseaux domestiques ne sont pas les espèces chez lesquelles les mécanismes de réponse photopériodique ont été les plus étudiés au cours des années récentes, ils ont

bénéficié en revanche d'une antériorité notable des recherches (travaux anciens de Benoît, Bünning, Assenmacher...) qui ont contribué à la mise en place de nombreuses applications.

Résumé

Les recherches consacrées à la sensibilité photopériodique des oiseaux domestiques ont été largement développées pendant un demi-siècle (années 30 à 80) et ont conduit à de nombreuses applications en aviculture. La première partie de l'article rappelle les données de base sur la perception et les rôles de la photopériode chez les oiseaux, en particulier : la perception transcrânienne de la lumière et ses conséquences sur l'effet stimulant des différentes longueurs d'onde ; le double rôle de la photopériode, stimulant à long terme de la reproduction et synchronisateur quotidien des événements endocriniens qui aboutissent à l'ovulation et à la formation des séries de ponte ; l'implication apparemment faible de la mélatonine dans ces mécanismes ; la notion de jour subjectif, sous-jacente aux programmes d'éclairement fractionnés.

La deuxième partie est consacrée à une présentation résumée des applications de ces connaissances à la poule pondeuse. La modulation de la précocité sexuelle par des variations de photopériode reste une composante classique de l'élevage (au moins en zone tempérée) tandis que la sensibilité de la poule en ponte à la durée de photopériode semble avoir décliné au cours des trois dernières décennies, en liaison probable avec la forte sélection pratiquée sur l'intensité de ponte de cette espèce. Les valeurs de certaines caractéristiques de l'œuf (poids, épaisseur de coquille) peuvent être augmentées par l'usage de nycthémers plus longs que 24 heures ou de nycthémers de 24 heures fractionnés en blocs réguliers (sans nuit principale) ; ces derniers ont été largement préférés dans le contexte français. Le fractionnement de la durée du jour avec maintien d'une nuit principale permet surtout quant à lui des gains de productivité sans modification des caractéristiques de l'œuf. La répercussion de ces traitements sur le bien-être des poules est également évoquée.

Utilisée à l'origine pour des réponses « simples » telles que la ponte des œufs l'hiver ou la maîtrise de la maturité sexuelle, la modulation de la photopériode quotidienne appliquée aux volailles a connu ensuite des champs d'application plus indirects tels que le contrôle du poids de l'œuf ou de la solidité de la coquille... voire la réduction des troubles locomoteurs chez les oiseaux en croissance.

Il serait donc irréaliste de prétendre rapporter ici l'ensemble des applications du photopériodisme développées en aviculture. Pour cerner le propos, ont été écartées les données relatives à l'élevage des animaux producteurs de viande (cf. par exemple les revues de Buckland 1975, Lacassagne 1976, Joly 1992) ainsi que la plupart de celles portant sur d'autres espèces que la poule ; seuls quelques résultats récents relatifs à la cane de Barbarie seront apportés à titre de comparaison. Enfin le présent article ne traite que de la photosensibilité des femelles, le cas des mâles étant exposé dans l'article suivant.

Le contrôle de la reproduction des volailles par la photopériode a, bien évidemment, déjà fait l'objet de nombreuses revues parmi lesquelles il convient de citer celles de Morris

(1967 et 1981), Shanawany (1982) et Rowland (1985) ainsi que la très récente revue de Lewis et Perry (1995). Dans l'ouvrage général que j'ai consacré à la reproduction des volailles (Sauveur 1988) trois chapitres traitent en une cinquantaine de pages des différents aspects que sont la sensibilité photopériodique des oiseaux (chapitre 1), les rythmes d'ovulation et leur liaison avec le nyctémère (chapitre 3) et les applications pratiques de la lumière (chapitre 6). Le lecteur curieux est donc renvoyé à ces chapitres, le présent article n'en constituant en quelque sorte qu'un résumé actualisé.

1 / Sensibilité des oiseaux à la lumière

1.1 / Double fonction de la photopériode

La photopériode agit sur la reproduction des oiseaux de deux façons différentes, complémentaires pour certaines espèces.

Elle stimule tout d'abord la fonction sexuelle et permet, comme chez les mammifères photosensibles, la mise en place du cycle reproducteur. Pour de nombreuses espèces d'oiseaux sauvages, cette action est indispensable ; leur reproduction n'intervient que s'ils sont exposés à une photopériode minimale. Chez beaucoup d'espèces domestiques en revanche, cette fonction est moins stricte : la stimulation photopériodique induit une modification de l'âge à maturité sexuelle ou de la persistance de ponte mais n'a jamais un effet de tout ou rien. Des poules ou des canards maintenus à l'obscurité complète peuvent même présenter des cycles de reproduction.

Le retour quotidien des alternances jour-nuit est aussi le synchronisateur principal des animaux au sein d'un troupeau. C'est cette fonction, surtout visible chez les espèces domestiques, qui explique que des poules recevant un même cycle d'éclairage pondent toutes leur œuf à l'intérieur d'une même plage horaire quotidienne d'une durée voisine de 8 heures. Cette fonction synchronisatrice de la lumière n'est jamais strictement indispensable et peut être soit totalement supprimée (éclairage continu), soit remplie par des signaux d'autres natures (sonore, thermique, nutritionnel...).

1.2 / Voies de transmission de la lumière

Contrairement à ce qui existe chez les mammifères, la perception de l'information lumineuse est, chez les oiseaux, beaucoup plus importante par voie transcrânienne que par voie oculaire. Ainsi, par exemple, l'obscureissement du crâne par de l'encre de chine bloque la réponse sexuelle du moineau aux jours longs alors que la privation oculaire est sans effet. Chez la poule, la voie transcrâ-

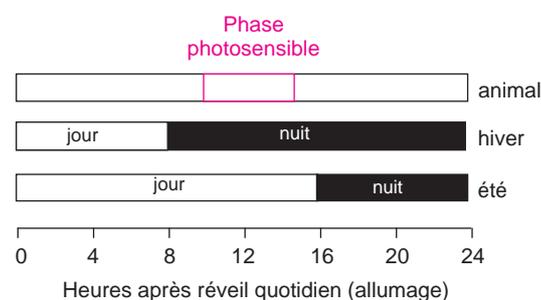
nienne est peut-être même la seule existante ; Ali et Cheng (1985) ont observé ainsi chez des poules génétiquement aveugles (homozygotes pour le gène récessif *rc* qui induit un non-développement des cônes et bâtonnets rétiniens) une intensité de ponte supérieure à celle des hétérozygotes *Rc/rc* présentant une vue normale. La lumière transmise par voie intracrânienne est perçue grâce à un pigment photorécepteur (probablement la rhodopsine, selon Foster et Follett 1985) et ceci à la fois par l'hypothalamus lui-même et via la glande pinéale (et peut-être la glande de Harder) (cf. revue de Lewis et Perry 1995). Il reste néanmoins possible que, si les yeux ne sont pas indispensables à la stimulation lumineuse de la reproduction, ils jouent cependant un rôle dans la fonction synchronisatrice des rythmes lumineux circadiens.

Durant les phases obscures, la glande pinéale produit, chez les oiseaux comme chez les mammifères, des quantités importantes de mélatonine. Cependant la pinéalectomie ne semble modifier ni la photosensibilité d'oiseaux sauvages, ni les heures d'oviposition chez des poules. Le rôle de la mélatonine est donc, chez ces espèces, loin d'être aussi important et aussi bien démontré que chez les mammifères.

1.3 / Perception de l'information périodique

Plusieurs hypothèses ont été émises entre les années 30 et 70 pour expliquer les réponses des oiseaux aux variations photopériodiques (travaux de Bünning, Pittendrigh, Farner, principalement), hypothèses qu'il serait trop long de vouloir rapporter dans le cadre du présent article. Aucune d'entre elles n'est d'ailleurs définitivement admise à ce jour. L'une des plus fécondes, dite « de coïncidence externe », suppose chez l'animal un cycle circadien de sensibilité à la lumière : l'ampleur de la réponse sexuelle est fonction de la durée de coïncidence entre la phase claire externe et la phase de photosensibilité interne (figure 1). Cette phase de photosensibilité varie selon l'espèce et la latitude sous laquelle elle vit : souvent comprise entre 10 et 15 heures après le réveil chez les oiseaux

Figure 1. Emplacement de la phase quotidienne de photosensibilité des oiseaux sous les latitudes moyennes. Les jours ne peuvent être stimulants en hiver car trop courts ; ils le deviennent à partir du printemps.



Chez les oiseaux, l'information lumineuse est principalement perçue par voie transcrânienne.

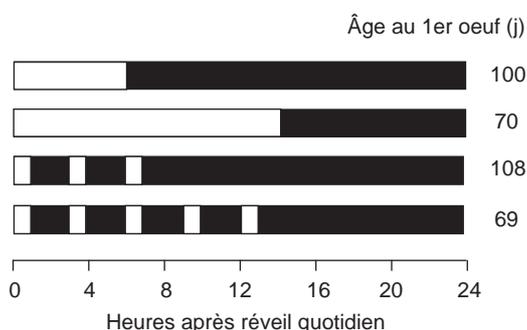
des latitudes moyennes, elle se situe plus tôt dans la journée chez les oiseaux tropicaux et plus tard chez ceux vivant sous les latitudes les plus élevées (autour de 18 heures pour le lagopède des saules à 70° de latitude nord). La zone d'origine d'une espèce est donc toujours importante à considérer, y compris chez les oiseaux domestiques.

A l'état naturel, beaucoup d'oiseaux montrent, au sein de leur cycle annuel de reproduction, une phase dite « photoréfractaire », qui intervient après un certain temps d'exposition aux jours longs. Ceux-ci se révèlent alors inefficaces pour stimuler la reproduction, et l'exposition à des jours courts est indispensable pour rétablir la photosensibilité. Cette notion est moins évidente chez les espèces domestiques les plus sélectionnées, et notamment chez la poule dont la baisse de production d'œufs au cours du temps n'a peut-être aucune origine photoréfractaire.

14 / Notion de jour subjectif

Cette notion a conduit à un grand nombre d'applications au cours des 20 dernières années et mérite donc d'être exposée. Elle traduit le fait que, si les oiseaux sont particulièrement sensibles à la lumière lors d'une certaine période quotidienne, par exemple entre 10 et 15 heures après le réveil, ceci ne signifie pas que la durée totale d'éclairement quotidien doit atteindre 15 heures. Dès lors qu'une phase claire du nyctémère est située entre 10 et 15 heures après l'allumage principal, l'animal semble « ignorer » la ou les période(s) sombre(s) qui précèdent et présente la même réponse sexuelle qu'avec le jour long correspondant. Au niveau central, la sécrétion de mélatonine n'augmente d'ailleurs pas pendant les périodes sombres intermédiaires alors qu'elle le fait pendant la nuit principale (Lewis *et al* 1992). On désigne ainsi par jour subjectif la période pendant laquelle l'animal reste éveillé et qui recouvre à la fois des périodes claires et sombres. Cette notion est illustrée par les figures 2 et 3 relatives au déclenchement de la maturité sexuelle chez la caille et la cane de Barbarie respectivement.

Figure 2. Effets de différentes photopériodes, fractionnées ou non, appliquées à partir de 49 jours d'âge, sur la précocité sexuelle de la caille (d'après Bacon et Nestor 1975).



L'état d'activité des oiseaux est donc au moins aussi important que l'éclairement lui-même dans la synchronisation des phénomènes circadiens. Ce phénomène est totalement confirmé par les expériences de vigilance forcée réalisées avec des poules, dans lesquelles un bruit d'ambiance est introduit après l'extinction de la lumière : c'est le moment où cesse le bruit et où les poules s'endorment qui devient alors le point de départ des événements endocriniens aboutissant à l'ovulation.

Enfin, la période quotidienne d'activité ne peut être allongée inconsidérément, quel que soit le type de jour subjectif utilisé. La poule, comme le moineau, choisit, lorsqu'elle en a la possibilité, des journées incluant au maximum 15 heures d'activité. Ce type de réponse est bien illustré par les résultats de Mongin (1980) qui montrent qu'une modification de un quart d'heure du nyctémère fait basculer de 12 heures l'heure d'oviposition des œufs (figure 4).

15 / Photopériode et séries de ponte

Les oiseaux domestiques adultes (poule, pintade, cane, dinde...) pondent leurs œufs selon des séquences régulières constituées par exemple d'une série de 5 jours consécutifs avec oviposition suivie d'un jour sans oviposition, dit jour de pause. L'heure d'oviposition se décale un peu chaque jour vers le soir à l'intérieur d'une série : moins ce décalage est important, plus la série va être longue.

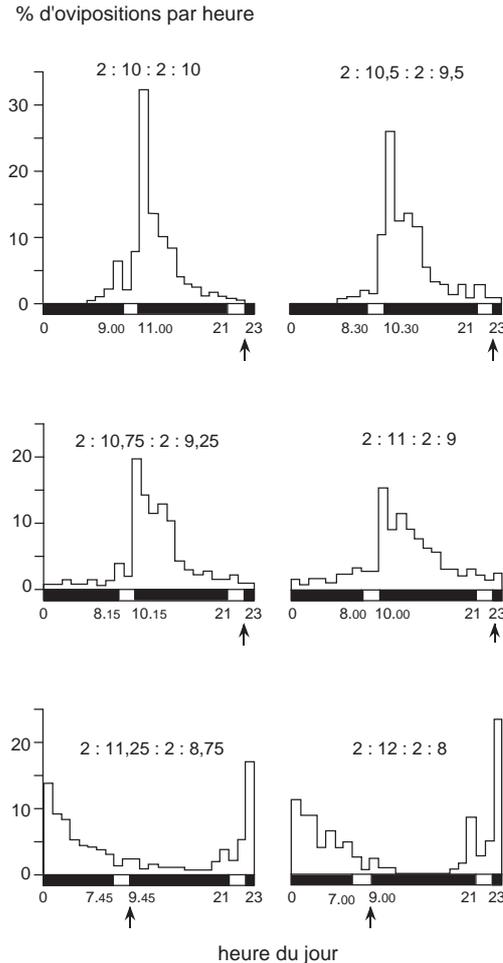
Cette répartition dans le temps des ovipositions est directement une conséquence de l'effet synchronisateur de la photopériode selon des mécanismes qui ont été maintes fois décrits (voir par exemple Sauveur 1988, chapitre 3). Rappelons seulement en résumé qu'elle résulte de l'interférence de deux cycles de périodes légèrement différentes : un cycle endogène de maturation folliculaire souvent

Ce n'est pas la durée totale d'éclairement quotidien qui influence la reproduction mais le fait qu'il existe une phase claire 10 à 15 h après le réveil ; l'existence de phases sombres intermédiaires n'a pas d'importance.

Figure 3. Effets sur la précocité sexuelle de la cane de Barbarie de jours courts de 6 h (appliqués à partir de 12 semaines d'âge) complétés par une phase claire de 1 h placée 0, 2, 4 ou 6 h après le jour principal (Sauveur et de Carville 1995).

Programmes d'éclairement (h) appliqués	Résultats	
	Âge au 1er œuf (jours)	Poids moyen des 3 premiers œufs (g)
7 / 17	235 ^a	73,9 ^a
6 / 2 / 1 / 15	237 ^a	75,7 ^a
6 / 4 / 1 / 13	231 ^a	74,4 ^a
6 / 6 / 1 / 11	196 ^b	65,0 ^b

Figure 4. Répartition journalière des ovipositions d'un troupeau de poules montrant l'inversion de l'ordre de « lecture » du nycthémère lorsque la durée du jour subjectif passe de 15 h à 15,25 h (Mongin 1980). La flèche indique le début de la phase de sommeil des poules.



La remise en phase du cycle endogène de maturation folliculaire (> 24 h) et du cycle externe naturel implique périodiquement l'apparition de jours de pause dans les séries de ponte.

proche de 26 heures et un cycle externe (en général d'origine photopériodique) de 24 heures. C'est la nécessité de remise en phase de ces deux cycles qui aboutit périodiquement à l'apparition des jours de pause (figure 5).

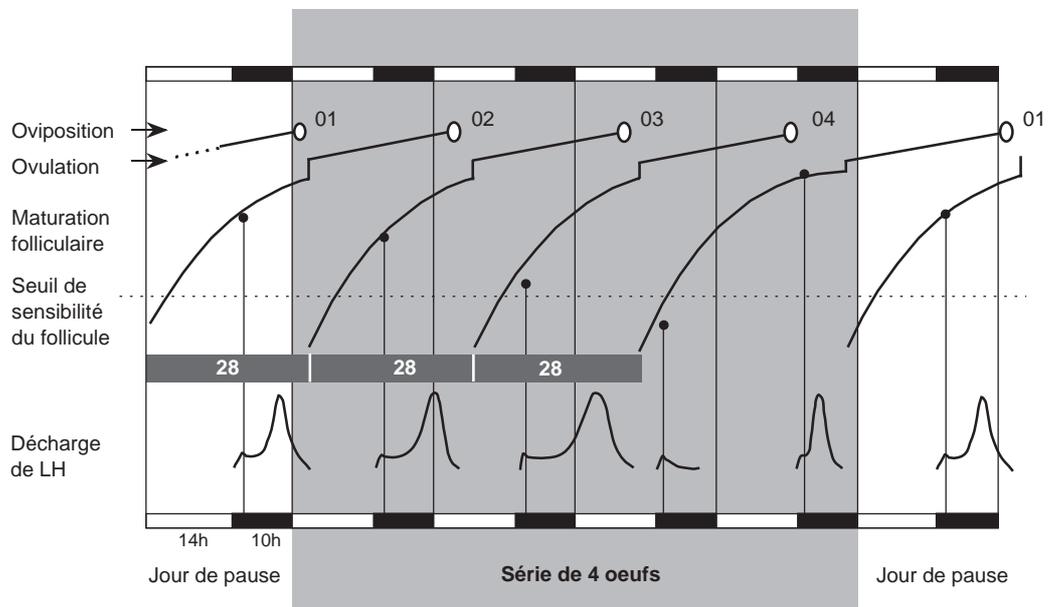
L'utilisation de cycles d'éclairage ahéméraux (différents de 24 heures mais avec un rapport jour/nuit non modifié) a beaucoup apporté à la compréhension de ces mécanismes : dès lors que les cycles interne et externe sont mis en phase (par exemple en nycthémère de 26 heures), les jours de pause disparaissent et un œuf est pondu chaque « jour » de 26 heures.

1.6 / Rôle de l'intensité lumineuse

Dans la mesure où la transmission de l'information lumineuse est principalement transcrânienne, on pourrait supposer qu'une intensité lumineuse assez élevée est requise pour induire la réponse photosexuelle des oiseaux. Cette supposition est inexacte dans la mesure où les récepteurs intracrâniens présentent une sensibilité très élevée : chez le moineau, ils permettent une réponse à des niveaux d'éclairage comparables à celui de la pleine lune (environ 0,2 lux). A contrario, ceci signifie que, en élevage, l'intensité lumineuse pendant les phases dites nocturnes doit être strictement limitée (pas plus de 0,4 lux) si l'on veut être certain de l'effet d'un programme d'éclairage.

Chez la poule adulte, la production d'œufs est accrue lorsque l'intensité lumineuse croît de 0,1 à 5 ou 7 lux mais ne varie plus pour des intensités plus élevées.

Figure 5. Explication de l'existence des jours de pause séparant les séries de ponte. Seuls les follicules qui ont franchi un seuil donné de maturité sont capables de répondre à la première sécrétion de LH par une sécrétion de progestérone et d'ovuler. Le cycle de maturation folliculaire représenté ici est de 28 h, le cycle nycthéral de 24 h.



Le choix de l'intensité lumineuse appliquée aux poules adultes est donc plutôt fonction de critères pratiques dans la mesure où il faut s'assurer que cette intensité :

- ne diminue pas entre le bâtiment d'élevage des poulettes et celui des adultes, de façon à faciliter le repérage de ce nouvel environnement par les animaux ;

- est sensiblement la même quel que soit l'étage de batterie, ce qui conduit à éclairer plus fortement les étages supérieurs.

Enfin les intensités lumineuses élevées tendent à accroître l'activité des poules et, partant, leurs dépenses énergétiques (Boshouwers et Nicaise 1987). De ce point de vue, des intensités maximales de 15 lux semblent recommandables.

1.7 / Rôles de la longueur d'onde et de la nature de la lumière

S'il paraît assez bien établi que la lumière bleue est peu active à la fois sur les récepteurs oculaires et hypothalamiques des oiseaux, les réponses aux longueurs d'onde supérieures sont plus complexes. Les photons de longueur d'onde élevée (dans le rouge, > 700 nm) ont un pouvoir de pénétration transcrânienne 1 000 fois plus élevé que ceux des longueurs d'onde courtes (400 nm) et exercent donc, dans les conditions usuelles, un pouvoir stimulant plus élevé. Cependant, lorsque le rayonnement est porté au contact direct de l'hypothalamus, la lumière verte (500 nm) se révèle plus stimulante que la rouge (650 nm) chez la caille (Foster et Follett 1985). Ceci confirme des travaux plus anciens de Benoît sur le canard qui démontraient déjà que, aux intensités très faibles (0,015 lux) seules les radiations rouges étaient efficaces par voie transcrânienne, mais que si l'intensité augmentait suffisamment, les rayonnements jaune puis vert le devenaient également.

La nature du rayonnement lumineux utilisé (fluorescence vs incandescence) a peut-être plus d'importance qu'on ne le pense généralement. Ceci peut être évidemment lié au spectre d'émission de la source considérée mais également au fait que la poule possède un pouvoir de séparation des éclairs lumineux deux fois plus élevé que l'homme (105 Hz au lieu de 50-60 Hz) et perçoit donc vraisemblablement la lumière directe de tubes fluorescents entraînés par un courant alternatif de 50 Hz comme un scintillement (Nubør *et al* 1992). Cette perception n'est pas une cause de perte de bien-être comme l'ont montré Widowski *et al* (1992) : des poules qui ont le choix entre les deux types d'éclairage passent plus de temps sous éclairage fluorescent. B. Sauveur et D. Rousselot-Pailley (1984, non publié) ont montré que chez l'oie, l'éclairage fluorescent permet, sans modification de l'intensité lumineuse, de meilleures performances de reproduction que les lampes à incandescence.

2 / Photopériode et production d'œufs : aspects pratiques

Sans prétendre rapporter toutes les applications du contrôle photopériodique de la ponte développées depuis une cinquantaine d'année (voir revues de Morris 1967 et 1979, Sauveur 1988 chapitre 6, Lewis et Perry 1995), nous présentons ci-dessous les principales données générales complétées de quelques résultats récents, et ceci principalement pour l'espèce poule.

2.1 / Maîtrise de la maturité sexuelle

Une maturité sexuelle trop précoce induit, chez les oiseaux domestiques, la ponte d'œufs trop petits, difficilement incubables, une plus grande fragilité des coquilles (y compris en fin de ponte), des troubles de l'oviposition tels que le prolapsus de l'oviducte et l'apparition de doubles ovulations. L'âge à l'entrée en ponte des femelles est donc l'objet d'un contrôle strict.

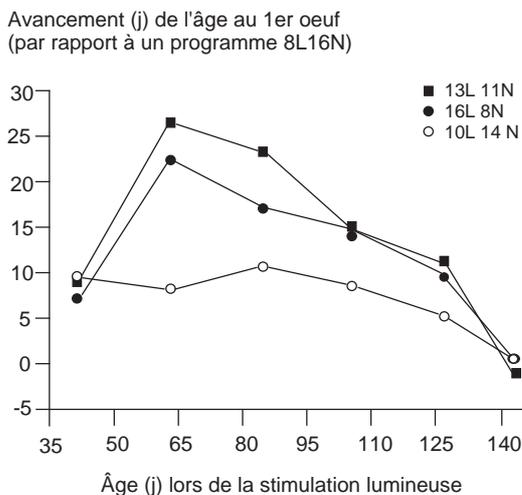
La photopériode reçue pendant la phase de croissance module cette maturité sexuelle mais n'en est pas une condition sine qua non. Chez la poule, l'effet est limité à une différence extrême de 5 semaines : sont précoces les animaux élevés en jours croissants (nés l'hiver) et tardifs ceux élevés en jours décroissants (nés l'été). La règle d'or est donc de n'appliquer une photopériode croissante qu'au moment où l'on désire stimuler réellement l'animal. Les autres points majeurs à retenir sont les suivants (pour la poule) :

- c'est la variation de photopériode qui est active plus que la valeur absolue de celle-ci ;
- cependant, toute variation entre 8 et 14 heures de lumière / jour est beaucoup plus efficace qu'en dehors de cette plage ;
- la sensibilité de la poule à un même accroissement de photopériode varie avec l'âge. Elle est quasiment nulle avant 8-10 semaines et maximale à partir de 13-14 semaines. A 17 semaines, une stimulation de +3 heures n'avance l'âge du premier œuf que de 7 jours alors qu'une diminution de -3 heures retarde la maturité de 20 jours (Lewis et Perry 1995) ;
- une augmentation de 3 à 4 heures de lumière / jour est nécessaire et suffisante pour induire la stimulation sexuelle (figure 6) ;
- si une photopériode constante est utilisée (cas rare) l'effet stimulant maximum est obtenu avec une durée de 10 à 12 heures de lumière par jour. Des jours plus longs (> 14 heures) tendent à retarder légèrement l'entrée en ponte.

Des travaux assez récents tendent à montrer que la réponse photosexuelle de la poule dépendrait de son état d'engraissement ; ainsi chez des poules reproductrices naines, Dunn *et al* (1990) ont pu avancer l'âge minimal de réponse à une même stimulation lumineuse de 15 à 7 semaines en supplémentant le

Les longueurs d'onde élevées (orange, rouge) sont les plus stimulantes, surtout si l'intensité lumineuse est faible.

Figure 6. Avances de maturité sexuelle induites chez la poule par des augmentations de photopériode de 2, 5 ou 8 h appliquées à partir d'un jour court de 8 h à différents âges entre 6 et 20 semaines (d'après Lewis et al 1992).

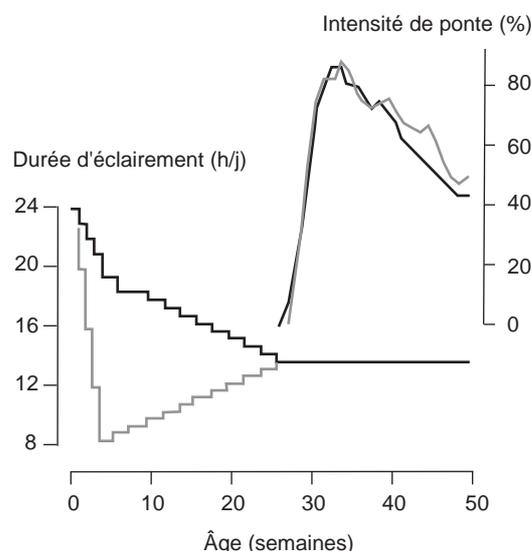


Faire passer la photopériode de 8 à 11 ou 12 h de lumière par jour suffit à avancer la maturité sexuelle chez la poule.

régime avec de l'huile de maïs. Dans les conditions pratiques cependant, le niveau d'alimentation n'est pas un moyen efficace pour maîtriser l'âge à maturité sexuelle de la poule.

Il n'en va pas de même chez la cane de Barbarie où le seul niveau alimentaire peut, à éclairage donné, expliquer une différence d'âge à l'entrée en ponte aussi élevée que 6 semaines (Sauveur 1990). Chez cette même espèce, la variation de précocité due à la seule photopériode peut atteindre 10 semaines ; une cane est précoce dès lors qu'elle reçoit 12 heures de lumière par jour ou plus, même sous forme de jours décroissants de

Figure 7. Réponse identique de précocité sexuelle à des durées d'éclairage croissant de 8 à 14 h/j, ou décroissant de 24 à 14 h/j, chez la cane de Barbarie (Sauveur et de Carville 1990). Les jours décroissants n'ont ici aucun effet retardateur dès lors qu'ils apportent plus de 12 h de lumière par jour.



24 à 14 heures depuis sa naissance (figure 7 ; Sauveur et de Carville 1990). Cette réponse est sensiblement différente de celle de la poule chez laquelle un tel programme aurait entraîné très probablement un retard de maturité.

2.2 / Photopériode et production de l'oeuf

A la latitude de la France, des poules non sélectionnées exposées à la lumière naturelle cessent de pondre pendant l'hiver. L'application hivernale d'un complément de lumière permettant de freiner cette chute de production a certainement été l'une des « révolutions avicoles » les plus importantes, commencées à la fin du XIX^e siècle et généralisée après les années 1940.

Cet effet bénéfique de la lumière est dû davantage à la suppression de la décroissance de la durée du jour qu'à un véritable besoin de jours longs en tant que tels. Tous les essais correctement conduits ne montrent pas d'effet d'augmentation de la ponte lorsque la durée du jour est accrue de 14 à 16, voire 18 heures. Ceci, joint à la préférence des poules pour des jours ne dépassant pas 15 heures (revoir § 1.4) conduit aujourd'hui à maintenir le plus souvent à ce palier la photopériode en phase de ponte.

Les poules pondeuses contemporaines paraissent d'ailleurs être beaucoup moins sensibles que leurs ancêtres d'il y a 50 ans à la décroissance de la durée du jour pendant la phase de ponte. Des réductions drastiques, jusqu'à des valeurs aussi faibles que 4 ou 6 heures de lumière par jour, n'entraînent nullement un arrêt de ponte (Hagen et Williams 1988 communication personnelle, Lewis et Perry 1995) ce qui traduit sans doute une perte progressive de la photosensibilité des animaux soumis à une sélection très intense sur l'intensité de ponte.

2.3 / Utilisation des cycles ahéméraux (différents de 24 heures)

L'intérêt de ces cycles pour élucider les mécanismes de formation des séries de ponte a déjà été évoqué. En pratique, les cycles de moins de 24 heures n'intéressent éventuellement que les sélectionneurs pour trier les animaux possédant le plus haut potentiel d'ovulation.

A l'inverse, les cycles longs ont fait l'objet de nombreux travaux de recherche appliquée et ont été amplement proposés par « l'école anglaise » (T.R. Morris, de Reading) pour moduler les caractéristiques de l'oeuf (cf. ci-dessous). Les cycles de 28 heures ont été, de ce point de vue, les plus souvent cités puisqu'ils ont l'avantage de revenir chaque semaine en phase avec les rythmes de 24 heures ($24 \times 7 = 28 \times 6 = 168$ heures).

De tels cycles ahéméraux (28 heures) sont connus pour réduire l'intensité de ponte et accroître le poids moyen de l'oeuf, de telle

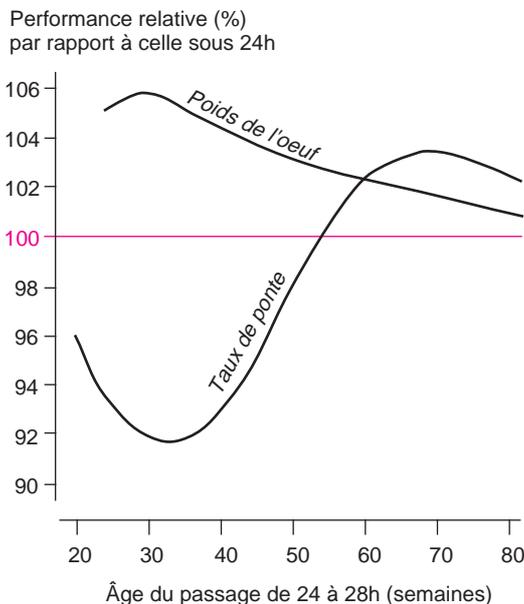
sorte que la masse d'œufs exportée par poule reste constante. Comme le montre Shanawany (1992), la modification de la ponte est en fait directement fonction de la valeur initiale de celle-ci : pendant les 30 à 40 premières semaines de ponte, il s'agira effectivement d'une réduction qui peut atteindre 8 %. Après 55 semaines d'âge, le passage de 24 à 28 heures peut au contraire exercer un effet bénéfique sur le rythme d'ovulation (figure 8) et entraîner alors un accroissement moindre du poids de l'œuf.

L'intérêt principal des nycthémers longs réside dans leur action positive sur la coquille de l'œuf dont le dépôt est accru (figure 9), non du fait d'une vitesse plus grande de dépôt, mais à cause de la prolongation du temps de séjour de l'œuf en formation in utero. Cette réponse est particulièrement intéressante en fin de ponte, période où la coquille est la plus fragile et où les nycthémers longs n'induisent plus de ralentissement du rythme d'ovulation.

Inversement, la qualité physique de l'albumen de l'œuf mesurée en Unités Haugh tend à diminuer en nycthémer long (-2 à -3 points selon Shanawany 1990). Le poids d'albumen déposé étant augmenté, il resterait à déterminer si cette légère baisse de qualité est reliée à une modification de composition.

Le principal inconvénient des rythmes ahéméraux réside évidemment dans le décalage quotidien des heures de soins qu'ils entraînent pour l'éleveur. Pour pallier cet inconvénient, les auteurs britanniques proposent d'utiliser des alternances lumière-pénombre plutôt que lumière-obscurité : le rapport des intensités lumineuses doit être alors de 10/1 en rythme de 27 heures et 30/1 en 28 heures. Cependant, ceci conduit encore à une dépense d'électricité supplémentaire.

Figure 8. Réponses du taux de ponte et du poids de l'œuf à la mise en place d'un cycle ahéméral de 28 h effectuée à différents âges (d'après Shanawany 1992).



Appliqués à des troupeaux reproducteurs, les nycthémers longs tendent à accroître la fertilité comme nous avons pu le montrer dès 1973 (Lacassagne *et al.*). Le développement embryonnaire précoce semble également être légèrement accéléré (Shanawany 1993) mais des inconvénients tels que l'augmentation de la ponte des œufs hors-nids et la difficulté de ramasser les œufs ont jusqu'à ce jour empêché de développer cette pratique.

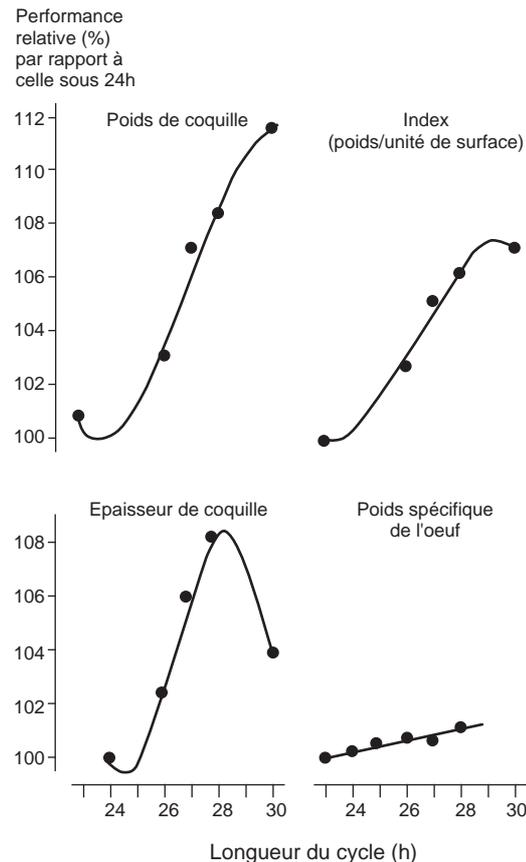
2.4 / Cycles d'éclaircissement fractionnés

La démonstration de l'existence de jours subjectifs (revoir § 1.4) a trouvé à partir de la fin des années 70 de nombreuses applications visant soit à modifier les rythmes d'ovulation et les caractéristiques de l'œuf, soit à maîtriser simplement les dépenses d'électricité et d'aliment.

Deux types de fractionnement sont à distinguer (figure 10) :

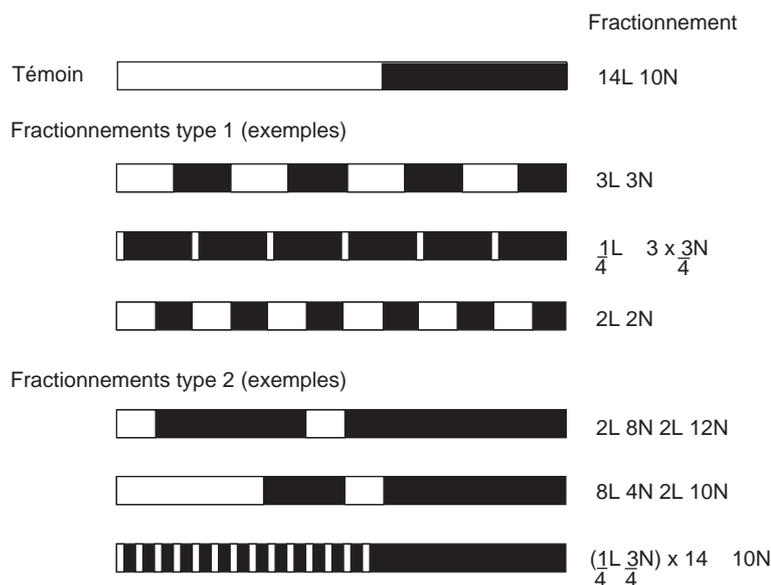
- les fractionnements dits « symétriques » ou de type 1 (Sauveur 1988) où le nycthémer de 24 heures est découpé en blocs réguliers (de 12, 8, 6, 4 ou 3 heures). Aucune nuit principale n'existe plus alors et les poules sont désynchronisées au sein d'un troupeau (des œufs sont pondus tout le long des 24 heures) ;
- les fractionnements dits « dissymétriques » ou de type 2 dans lesquels subsiste une nuit principale de 8 ou 10 heures ; seule la partie

Figure 9. Relation entre diverses mesures de la quantité de coquille déposée sur l'œuf et la longueur du nycthémer (d'après Shanawany 1990).



L'utilisation de cycles longs (28 h) réduit l'intensité de ponte, accroît le poids de l'œuf et améliore les caractéristiques de la coquille.

Figure 10. Exemples de programmes d'éclairage fractionné pour poules pondeuses. Le type 1 est fractionné en blocs réguliers à effet désynchronisant, alors que dans le type 2, le maintien d'une nuit principale conserve la synchronisation des ovulations. Tous ces programmes s'inscrivent dans un nyctémère de 24 h ou un sous-multiple.



Lorsqu'il est fait de façon symétrique, le fractionnement de la lumière au sein d'un jour de 24 h a les mêmes effets qu'un nyctémère de 28 h, et sa mise en œuvre est beaucoup plus facile.

du jour restante est interrompue par des périodes sombres selon des schémas qui peuvent être très variés. L'extinction située en début de nuit garde alors son rôle de signal

Figure 11. Réduction de la fréquence des œufs cassés et micro-fêlés par utilisation d'un programme d'éclairage fractionné symétrique de type 1 (Sauveur 1988, d'après Crochon 1979).

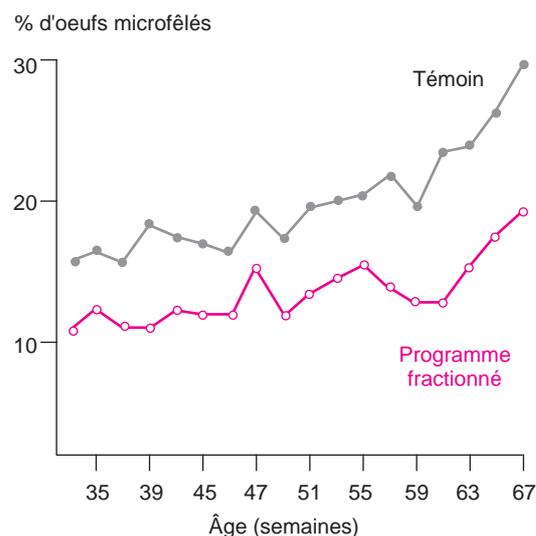


Tableau 1. Mortalité (%) de poules pondeuses soumises à un éclairage normal ou « fractionné » (revue de Lewis et al 1992, d'après 36 expériences conduites de 1978 à 1988).

Type de fractionnement lumineux (et nombre d'expériences)	Mortalité (%)		Signification
	Lot témoin	Lot expérimental	
Symétrique (type 1)(16)	5,8 ± 1,8	4,8 ± 1,3	ns
Asymétrique (type 2)(14)	8,5 ± 2,1	7,7 ± 2,2	ns
Biomittent (type 2) (6)	6,1 ± 1,3	4,2 ± 0,9	P < 0,10
Total (36)	6,9 ± 1,1	5,8 ± 1,0	P < 0,05

circadien et les ovipositions restent synchronisées.

Parce qu'ils placent les poules dans une situation de « libre cours » et aboutissent à une désynchronisation des ovulations, les programmes fractionnés symétriques (type 1) ont les mêmes effets physiologiques que les nyctémères longs :

- légère diminution de l'intensité de ponte (limitée ici entre 2 et 4 %) s'ils sont appliqués en début de période de reproduction ;
- augmentation du poids de l'œuf permettant un maintien de la masse totale d'œufs produite ;
- accroissement important du dépôt de coquille, particulièrement intéressant en fin de ponte (figure 11).

Beaucoup plus faciles à utiliser en pratique que les nyctémères longs (puisque'ils n'entraînent pas pour l'éleveur de décalage du troupeau), et générateurs d'économies d'électricité, ces rythmes d'éclairage ont constitué à partir de 1980 « l'alternative française » aux rythmes ahéméraux, développée à Nouzilly par P. Mongin et B. Sauveur, puis par Y. Nys (ainsi que par la CCPA). Ils ont été assez largement adoptés sur le terrain à tel point que l'on entend parler quelquefois, pour les désigner, de « programme lumineux », sans précision, appliqué aux poules en fin de ponte pour améliorer la qualité des coquilles de leurs œufs.

Les rythmes asymétriques (de type 2), contrairement aux précédents, ne modifient en général ni l'intensité de ponte, ni le poids de l'œuf ou la solidité de la coquille. Ils peuvent cependant présenter des avantages pratiques parce qu'ils permettent un rationnement alimentaire précis et des économies importantes d'électricité. L'un des plus connus est le programme dit « Biomittent » (marque déposée de Ralston-Purina) dans lequel chaque heure, sauf la dernière, d'un jour subjectif de 16 heures est divisée en 15 minutes de lumière et 45 minutes d'obscurité. Il n'est souvent appliqué qu'après 36 semaines d'âge, bien que Morris *et al* (1990) parlent d'une utilisation possible dès 22 semaines si l'on introduit un rythme horaire intermédiaire de 30 minutes de lumière / 30 minutes d'obscurité, pendant 2 semaines.

La revue de Lewis *et al* (1992) (tableau 1), montre que les programmes d'éclairage fractionné tendent à accroître la viabilité des poules. Ils n'induisent par ailleurs pas de lésions oculaires et tendent à diminuer la fréquence des tics ainsi que les répercussions physiologiques de chocs thermiques. Selon

ces mêmes auteurs, aucun argument ne semble donc pouvoir être retenu pour imposer, comme certains le demandent au nom du bien-être de l'animal, un minimum de 8 heures continues de lumière par jour. Cœnen *et al* (1988) notent cependant que, avec le régime Biomittent, les poules n'utilisent pas les périodes sombres du « jour » pour un repos total (plutôt pour une inaction passive) et sont par ailleurs plus agitées pendant la nuit. Lors de réunions récentes relatives aux

poules pondeuses (1994), le comité permanent sur la protection animale du Conseil de l'Europe a émis un projet de recommandation visant à imposer des rythmes d'éclairage toujours centrés sur 24 heures et comportant une nuit ininterrompue voisine de 8 heures. Cet aspect réglementaire du photopériodisme en élevage, encore marginal aujourd'hui, aura donc peut-être dans le futur un impact non négligeable.

Références bibliographiques

- Ali A., Cheng K.M., 1985. Early egg production in genetically blind (rc/rc) chickens in comparison with sighted (Rc/rc) controls. *Poult. Sci.*, 64, 789-794.
- Bacon W.L., Nestor K.E., 1975. Reproductive response to intermittent light regimens in *Coturnix coturnix japonica*. *Poult. Sci.*, 54, 1918-1926.
- Boshouwers F.M.G., Nicaise E., 1987. Physical activity and energy expenditure of laying hens as affected by lighting intensity. *Br. Poult. Sci.*, 28, 155-163.
- Buckland R.B., 1975. The effect of intermittent lighting programmes on the production of market chickens and turkeys. *Wld Poult. Sci. J.*, 31, 262-270.
- Cœnen A.M.L., Wolters E.M.T.J., Van Luijtelaar E.L.J.M., Blokhuis H.J., 1988. Effect of intermittent lighting on sleep and activity in the domestic hen. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 20, 309-318.
- Dunn I.C., Sharp P.J., Hocking P.M., 1990. Effects of interactions between photostimulation, dietary restriction and dietary maize oil dilution on plasma LH and ovarian weights in broiler breeder females during rearing. *Br. Poult. Sci.*, 31, 425-427.
- Foster R.G., Follett B.K., 1985. The involvement of a rhodopsin-like photopigment in the photoperiodic response of the Japanese quail. *J. Comp. Physiol. A.*, 157, 519-528.
- Joly P., 1992. Un programme lumineux améliore sensiblement les performances. *L'Aviculteur*, 530, 138-140.
- Lacassagne L., 1976. Lumière et croissance. In « Les volailles de consommation », Station de Rech. Avic. INRA, Nouzilly, 7-25.
- Lacassagne L., Sauveur B., Reviers M. de, 1973. Effet d'un nyctémère de 28 h sur les taux de fécondation et de mortalité embryonnaire chez la poule domestique. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 277, 1201-1204.
- Lewis P.D., Perry G.C., 1995. Effects of lighting on reproduction in poultry. In : P. Hunton (ed), *Poultry Production*, 359-388. World Animal Science vol. C9, Elsevier, Amsterdam.
- Lewis P.D., Perry G.C., Morris T.R., Midgley M.M., 1992. Intermittent lighting regimes and mortality rates in laying hens. *Wld Poult. Sci. J.*, 48, 113-120.
- Mongin P., 1980. Food intake and oviposition by domestic fowl under symmetric skeleton photoperiods. *Br. Poult. Sci.*, 21, 389-394.
- Morris T.R., 1967. Light requirements of the fowl. In : T.C. Carter (ed), *Environmental control in poultry*, 15-39. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Morris T.R., 1979. The influence of light on ovulation in domestic birds. In : H. Hawk (ed), *Animal reproduction*, 307-322. John Wiley, New-York.
- Morris T.R., 1981. Using light to manipulate egg size and pattern of lay in pullet flocks. *Proc. Maryland Nutr. Conf. Fd. Manuf.*, 95-101.
- Morris T.R., Midgley M.M., Butler E.A., 1990. Effect of age at starting Biomittent lighting on performance of laying hens. *Br. Poult. Sci.*, 31, 447-455.
- Nubœr J.F.W., Cœmans M.A.J.M., Vos J.J., 1992. Artificial lighting in poultry houses : do hens perceive the modulation of fluorescent lamps as flicker ? *Br. Poult. Sci.*, 33, 123-133.
- Rowland K.W., 1985. Intermittent lighting for laying fowls : a review. *Wld Poult. Sci. J.*, 41, 5-19.
- Sauveur B., 1988. Reproduction des volailles et production d'œufs. INRA Editions, Paris, 450 pp.
- Sauveur B., 1990. Alimentation des canards et canes de Barbarie reproducteurs. In : B. Sauveur et H. de Carville (eds), *Le canard de Barbarie*, 133-145. INRA Paris.
- Sauveur B., de Carville H., 1990. Contrôle de la précocité sexuelle de la cane de Barbarie par la photopériode. In : J.P. Brillard (ed), *Control of fertility in domestic birds (colloques de l'INRA n° 54)*, 197-203. INRA Paris.
- Sauveur B., de Carville H., 1995. Seuil de photosensibilité de la cane de Barbarie et maturité sexuelle. 1^{res} Journées de la Recherche Avicole, Angers, 286-288. ITAVI, Paris.
- Shanawany M.M., 1982. The effect of ahemeral light and dark cycles on the performance of laying hens. A review. *Wld Poult. Sci. J.*, 38, 120-126.
- Shanawany M.M., 1990. Ahemeral light cycles and egg quality. *Wld Poult. Sci. J.*, 46, 101-108.
- Shanawany M.M., 1992. Response of layers to ahemeral light cycles incorporating age at application and changes in effective photoperiod. *Wld Poult. Sci. J.*, 48, 156-164.
- Shanawany M.M., 1993. Ahemeral lighting and reproductive efficiency in breeding flocks. *Wld Poult. Sci. J.*, 49, 213-218.
- Widowski T.M., Keeling L.J., Duncan I.J.H., 1992. The preferences of hens for compact fluorescent over incandescent lighting. *Can. J. Anim. Sci.*, 72, 203-211.

Abstract

Photoperiodic sensitivity in domestic female birds.

Research works devoted to the photoperiodic sensitivity of domestic birds have been largely developed for half a century (between the thirties and the eighties) and have opened up the way to numerous applications in poultry practice. In the first part of the present paper, the main basic data concerning the perception and roles of photoperiod in birds are mentioned, namely : extra-retinal (through the skull) perception of light and its consequences for the stimulating effect of different wavelengths ; the double role of photoperiod, both stimulant of reproduction on a long term basis and daily synchronizer of the endocrine events which end up in ovulation and clutch formation ; the apparently low involvement of melatonin into this mechanisms ; the notion of subjective day, underlying the interrupted lighting programmes.

The second part of this paper is devoted to a summarized and updated presentation of the applica-

tions of these data to the laying hen, already largely exposed. The modulation of sexual precocity by manipulating daylength is still a classical component of the pullet rearing (at least outside the tropical zone). On an other hand, the sensitivity of the adult hen to daylength seems to have been reduced during the last three decades, improbable relationship with the strong selection pressure exerted over the laying rate of this species. Some egg characteristics (such as egg-weight and eggshell thickness) can be improved by ahemeral lighting programmes longer than 24 h, or by short cycle symmetric programmes (without any main night period) which have been more used in the French context. Asymmetrical interrupted lighting programmes, keeping a main night period, can allow some productivity savings without any modification of the egg characteristics. Possible effects of these treatments on the hens' welfare are also mentioned.

SAUVEUR B., 1996. Photopériodisme et reproduction des oiseaux domestiques femelles. INRA Prod. Anim., 9 (1), 25-34.