

Action de la photopériode sur la reproduction des équidés

La plupart des Mammifères des régions tempérées ou froides présentent une synchronisation des naissances de telle sorte que la majorité d'entre elles s'effectuent à la saison la plus favorable pour la survie du jeune. Les chevaux n'échappent pas à cette règle : dans les conditions naturelles, les poulinares s'effectuent généralement à la fin du printemps. Chez les équins, dont la gestation dure environ 11 mois, le mécanisme physiologique mis en œuvre pour « saisonner » la reproduction est le ralentissement ou l'arrêt de la gamétogénèse depuis la fin de l'automne jusqu'au début du printemps. Le principal synchroniseur de la reprise de la gamétogénèse est la variation saisonnière de la durée de l'éclairement par 24 h, ou photopériode. D'autres paramètres comme l'alimentation, le niveau de développement, l'âge, l'état d'engraissement, une lactation récente, la température,

viennent moduler l'effet de la photopériode qui est le paramètre le plus stable d'une année sur l'autre.

Chez la jument, la fécondation a lieu au printemps et en été, soit pendant les jours croissants et longs, ce qui l'oppose aux petits ruminants chez qui la phase de reproduction se situe pendant les jours décroissants et courts. Les mécanismes régulant la saison de reproduction des chevaux sont très peu connus par rapport à ceux des espèces de laboratoire ou des ovins. Nous envisagerons successivement l'effet de la saison chez l'étalon et chez la jument, puis nous essaierons de décrire les mécanismes d'action de la photopériode qui ont été vérifiés chez les Équidés.

Résumé

Juments et étalons présentent une phase de reproduction pendant les jours croissants ou longs, au printemps et en été. La majorité des juments n'ont pas d'ovulation en hiver. Ce rythme annuel de reproduction est synchronisé par les variations annuelles de la longueur du jour. Un éclairage artificiel de 14,5 h, débuté en hiver, avance la première ovulation annuelle des juments.

Certaines des étapes de la transmission de l'information lumineuse ont été vérifiées chez les Équidés. Le message lumineux est transformé en influx nerveux par des cellules spécialisées de la rétine. Cet influx, via le noyau supra-chiasmatique puis le ganglion cervical supérieur, agit sur la glande pinéale. Les pinéaloctes répondent à une stimulation noradrénergique en libérant la mélatonine. Cette hormone, sécrétée pendant la phase obscure, agit sur des récepteurs membranaires spécifiques. L'administration de mélatonine exogène sous forme d'implants sous-cutanés ou, dans certaines conditions, sous forme orale, supprime l'effet photostimulant d'un jour long. L'utilisation d'implants est actuellement à l'étude pour mettre au point un traitement de désaisonnement.

La sécrétion des neurones à GnRH est ensuite régulée par des neuromédiateurs. La naloxone, antagoniste des opiacées endogènes, induit une décharge de GnRH suivie d'une libération de LH et de FSH chez la jument en inactivité. Les hormones thyroïdiennes ont probablement une action à ce niveau.

L'alternance d'un mois de jours courts et d'un mois de jours longs qui permet, chez les petits ruminants mâles, d'abolir les variations saisonnières est, dans l'état actuel des travaux, inefficace chez l'étalon ou la jument.

Pour avancer la date de la première ovulation annuelle, les éleveurs ne disposent actuellement que d'un traitement comportant 14,5 h d'éclairement par jour, commencé vers le solstice d'hiver et appliqué pendant 35 jours.

1 / Effet de la saison et de l'éclairement artificiel chez l'étalon

1.1 / Variations saisonnières naturelles

a / Spermatogénèse et comportement sexuel

Chez l'étalon, la gamétogénèse s'effectue toute l'année, mais de nombreux paramètres qualitatifs et quantitatifs varient en fonction de la saison.

Le comportement sexuel est nettement atténué en hiver : le temps de récolte et le nombre de sauts par récolte augmentent respectivement de 2 à 9 minutes et de 1 à 4 sauts entre l'été et l'hiver. En été, le volume de l'éjaculat et la quantité de gel augmentent ; en revanche, la concentration des spermatozoïdes dans la semence diminue (Magistrini *et al* 1987). Les résultats concernant les variations saisonnières du nombre de spermatozoïdes produits divergent selon les auteurs en fonction de la méthode utilisée. Magistrini *et al* (1987) n'ont pas observé de fluctuation saisonnière du nombre total de spermatozoïdes éjaculés, alors que Johnson et

Thompson (1983) avaient observé une augmentation de la production de spermatozoïdes entre décembre-janvier et juin-juillet, celle-ci passant de 15 à 19 millions de spermatozoïdes par gramme de testicule chez l'adulte ; pendant la même période, le poids des testicules était augmenté de 35 % chez des étalons adultes, passant de 260 g à 350 g.

b / Hormones sexuelles

Ces fluctuations saisonnières de la gamétogénèse sont sous la dépendance des variations des hormones gonadotropes. Celles-ci sont particulièrement marquées pour la LH dont le taux circulant augmente de plus de 75 % entre l'hiver et l'été, alors que celui de la FSH n'augmente que de 25 % (Johnson et Thompson 1983). Chez le cheval hongre, les variations saisonnières des gonadotrophines sont inexistantes. L'effet de rétroaction des hormones testiculaires semble donc, chez le mâle, indispensable pour maintenir les variations saisonnières, particulièrement celle de la LH (Irvine et Alexander 1982). Le taux de testostérone augmente dès le mois de mars pour redescendre dès juillet (Berndtson *et al* 1974, Cox *et al* 1988).

12 / Effet d'un éclairage artificiel

L'effet d'un éclairage artificiel additionnel pour allonger la période de reproduction a été étudié, mais toujours sur de petits nombres d'animaux.

Burns *et al* (1982) ont exposé des étalons (4 avec une fertilité élevée et 5 avec une fertilité faible) à un éclairage de 16 heures par jour à partir du 1^{er} décembre. Le traitement n'a été très efficace que pour les étalons ayant une fertilité élevée : le nombre de juments saillies avant le 31 mars a augmenté, les taux de LH et de testostérone ont également augmenté à partir de février. Chez les étalons à faible fertilité, seul le taux de testostérone a augmenté à la mi-février.

Cox *et al* (1988) ont testé sur des étalons de race Welsh-Mountain l'effet de traitements lumineux mis en place à partir du solstice d'été. Un premier traitement, testé sur 2 étalons, maintient ceux-ci en jours longs (16,5 h de lumière) jusqu'au 8 novembre, un second traitement, testé sur 2 autres étalons, mime un transfert brutal des animaux dans l'hémisphère sud au moment du solstice d'hiver de cet hémisphère : ils passent donc brutalement d'un jour long à un jour court. Dans les deux expériences, le taux de testostérone décroît de juin à août. Le maintien des étalons en jours longs à partir du 21 juin ne permet donc pas de conserver des taux élevés de testostérone. Pour les étalons subissant le deuxième traitement, la testostérone atteint des taux très bas en août pour recommencer à croître en octobre. Les auteurs concluent qu'un tel transfert peut perturber la fertilité des étalons.

La jument présente une période sans ovulation pendant l'hiver.

2 / Effet de la saison et de l'éclairage artificiel chez la jument

2.1 / Variations saisonnières naturelles

a / Folliculogénèse et activité utérine

Pour la majorité des juments il existe une période sans ovulation commençant vers octobre pour s'achever fin avril. La durée de cette inactivité dépend de l'âge de la jument et de son état physiologique. Elle est systématique et longue chez les juments de deux ou trois ans. Les juments adultes allaitant un poulain ne présentent pas d'œstrus de lactation, mais l'inactivité ovarienne hivernale suivant cette lactation est plus marquée que chez les adultes n'ayant pas été suitées. Seulement la moitié des adultes non suitées présente cette phase d'inactivité (Palmer et Driancourt 1983). Comme pour les autres espèces de Mammifères domestiques (l'Anson *et al* 1991), il semble que la jument sous-alimentée ait une période d'inactivité allongée. Même sous des latitudes très faibles (10° 15' de latitude nord), les juments présentent un rythme annuel de reproduction corrélé aux variations de la durée du jour, bien que celles-ci soient faibles (Quintero *et al* 1994). La durée de l'inactivité dépend également de la race de la jument : en Finlande, la première ovulation annuelle est plus tardive chez les races locales que chez les juments « de sang » élevées dans les mêmes conditions (Katila et Koskinen 1991).

Pendant l'hiver, si l'inactivité est marquée, les ovaires sont petits et durs à la palpation et ils présentent, à l'échographie, des follicules d'un diamètre inférieur à 20 mm. Si l'inactivité est moins marquée, des croissances folliculaires non suivies d'ovulation peuvent être observées. Avant cette période d'inactivité, en été et en automne, les corps jaunes persistants sont plus fréquents ; ils peuvent durer de 1 à 3 mois (Palmer 1975). Pendant et à la fin de cette période anovulatoire, de nombreuses juments expriment un comportement d'œstrus erratique (Asa *et al* 1979). Ces chaleurs anovulatoires durent souvent plus longtemps que des chaleurs normales. A la fin de la période d'inactivité et avant la première ovulation, période de transition, les ovaires présentent fréquemment de nombreux follicules ayant un diamètre compris entre 20 et 30 mm. Un follicule peut devenir dominant (bloquer la croissance des autres follicules) et atteindre un diamètre important, 35 à 50 mm, puis régresser sans ovuler (Ginther 1990).

Au niveau utérin, l'endomètre présente des variations saisonnières. Pendant l'œstrus, la majorité des cellules ne sont pas ciliées et n'ont que peu d'activité sécrétoire. Pendant l'œstrus, les cellules à mucus sont hypertrophiées (Keeman *et al* 1991). Pendant l'œs-

trus, l'utérus conserve une activité motrice intermédiaire entre celle observée au cours de l'œstrus et du diœstrus (Jones *et al* 1991).

b / Gonadotrophines

Chez les juments ovariectomisées, il existe une variation saisonnière des taux de LH. Les taux moyens de LH sont voisins de zéro en hiver et de 30 ng/ml en été (Palmer et Guillaume 1992). Les variations des taux de FSH sont moins importantes.

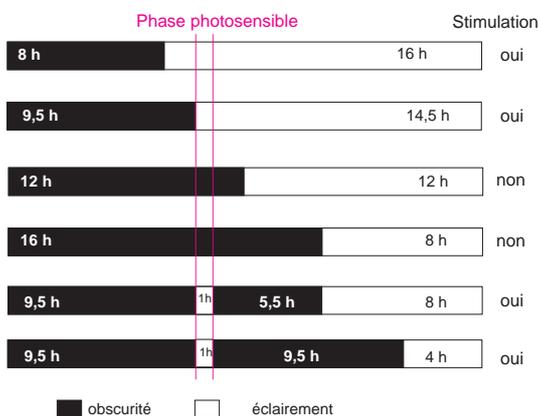
2.2 / Effet d'un éclairage artificiel

L'effet de la lumière pour avancer la date de la première ovulation est connu depuis longtemps (Burkardt 1947, Nishikawa 1959). Le rôle de la phase éclairée journalière sur la reprise de l'activité ovarienne a été étudié par divers auteurs (Sharp *et al* 1975, Palmer *et al* 1982, Malinowski *et al* 1985, Scraba et Ginther 1985). Palmer *et al* (1982) ont montré que, sur des juments préalablement sélectionnées en inactivité ovarienne, l'avance maximale de la date de la première ovulation, sous nos latitudes, est obtenue avec 14,5 h de lumière et 9,5 h d'obscurité. A plus de 16 h et moins de 13 h de lumière, la durée d'éclairage n'est pas stimulante. L'effet stimulant peut également être obtenu par une seule heure d'éclairage appliquée au bon moment : entre 9,5 h et 10,5 h après la tombée de la nuit. Une phase photosensible est ainsi définie (figure 1).

Un traitement photopériodique de 14,5 h de lumière, commencé vers le solstice d'hiver et interrompu au bout de 35 jours suffit à avancer la date de la première ovulation comme un traitement maintenu jusqu'aux jours longs naturels. Après cette interruption du traitement, aucune rechute en inactivité n'est constatée (Guillaume *et al* 1996).

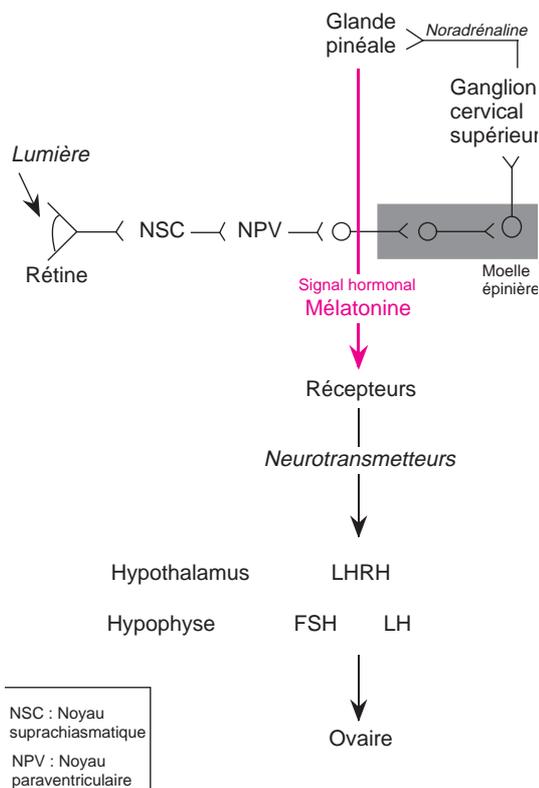
Ce traitement photopériodique débutait en décembre, c'est-à-dire après une exposition à

Figure 1. Durée de la phase éclairée sur 24 h à appliquer sous les latitudes françaises pour avancer la date de la première ovulation annuelle. D'après Palmer *et al* (1982).



Stimulation = avancée de la date de première ovulation par rapport à un témoin en photopériode naturelle

Figure 2. Transmission de l'information lumineuse, d'après Klein (1985).



des jours courts naturels. Les traitements de stimulation lumineuse sont inefficaces s'ils sont commencés avant novembre (Scraba et Ginther 1985). Des juments maintenues en jours longs à partir du solstice d'été présentent également une inactivité ovarienne hivernale. Un passage par des jours courts, naturels ou artificiels, est donc indispensable avant l'application du traitement de photostimulation.

3 / Mécanismes d'action de la lumière

Grâce à des relais nerveux complexes, l'information « présence ou absence de lumière » est transmise à la glande pinéale qui, par ses sécrétions hormonales, agit notamment sur la production de GnRH par l'hypothalamus. Le schéma général (figure 2) proposé par Klein (1985) a été partiellement vérifié chez les chevaux.

3.1 / De l'œil aux noyaux suprachiasmatiques

En utilisant le transport axonal antéro-grade de peroxydase de Raifort injectée dans le vitré de l'œil droit, Sharp *et al* (1984) ont pu montrer, chez le cheval, l'existence de cellules rétinienne ayant des projections directes sur les noyaux suprachiasmatiques (NSC). Ces projections sont principalement contralatérales. Ces noyaux mesurent approximativement 1,8 à 2 mm de long.

La reprise d'activité ovarienne au printemps peut être avancée par un traitement lumineux appliqué après une période de jours courts.

3.2 / Des noyaux suprachiasmatiques à la glande pinéale

Entre les NSC et les ganglions cervicaux supérieurs (GCS) le trajet de l'influx nerveux est mal connu. Les noyaux paraventriculaires, dont le rôle a été mis en évidence chez les rongeurs, n'ont pas été étudiés chez les équins. Le premier relais connu après les NSC serait donc les GCS.

Sharp *et al* (1979) ont effectué des ablations bilatérales des GCS chez des ponettes en inactivité ovarienne, pendant l'hiver. Au printemps suivant, l'opération n'a pas eu d'effet sur la date de la première ovulation. Par contre, un an après, la date de la première ovulation est retardée de plus de 2 mois chez les animaux opérés. La mue du printemps est également retardée. Les GCS ont donc bien une action à long terme sur la fonction de reproduction. De ces ganglions part une innervation orthosympathique vers les cellules sécrétrices de la glande pinéale ou pinéaloctes (Klein 1985).

3.3 / Sécrétion de la mélatonine par la glande pinéale

Grubaugh *et al* (1982) ont effectué pendant l'été et pendant l'hiver suivant des pinéalectomies sur des ponettes. L'opération effectuée en été, ne modifie pas la date de la première ovulation du printemps suivant ; en revanche, les ponettes pinéalectomisées en hiver ont leur première ovulation retardée de plus d'un mois au printemps de l'année suivante. La glande pinéale est donc bien impliquée dans les variations saisonnières des fonctions de reproduction des Equidés.

Chez les Mammifères, la traduction du message nerveux en un message neuroendocrinien se fait au niveau des pinéaloctes après stimulation noradrénergique. Sharp *et al* (1980a) ont provoqué, chez des ponettes, la libération de mélatonine sous l'action d'un analogue de la noradrénaline, l'isoprotérénol.

Les mécanismes de synthèse et de libération de la mélatonine au niveau des pinéaloctes n'ont pas été étudiés chez les équidés.

Dans ces espèces, la mélatonine est sécrétée pendant toute la durée de la phase obscure (figure 3 ; Sharp *et al* 1980b, Kilmer *et al* 1982, Colquhoun *et al* 1987, Guillaume et Palmer 1991). Cette sécrétion est nettement pulsatile (Sharp et Grubaugh 1983). Les quantités de mélatonine produites journalièrement varient suivant la durée de la nuit, mais le taux horaire de production reste constant, de l'ordre de 0,7 ng/kg de poids vif par minute, et ce pour des nuits d'une durée de 13,5 h ou de 9,5 h (Guillaume *et al* 1995).

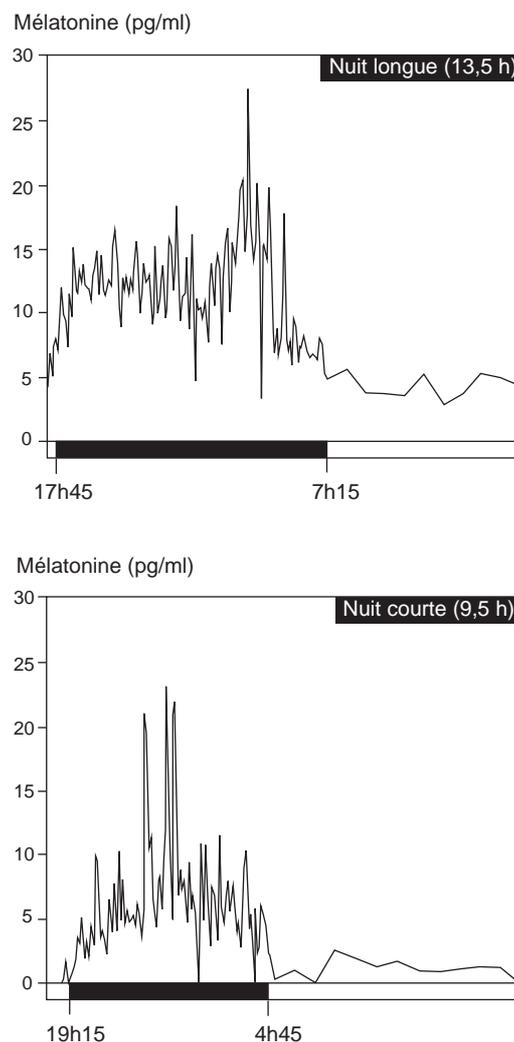
Un rythme endogène de sécrétion a été mis en évidence par Kilmer *et al* (1982). Lors de cette expérience 4 juments poneys avaient été préalablement soumises pendant 3 semaines à une photopériode de 10 h de lumière et 14 h d'obscurité puis, pendant les 3 semaines sui-

vantes, à une obscurité permanente. Durant les 3 premiers jours d'obscurité permanente, le rythme de sécrétion a été conservé, mais, pendant les 3 derniers jours, il a été significativement altéré (taux circulants accrus et période modifiée).

Ce rythme endogène de sécrétion n'est observable que chez des animaux maintenus à l'obscurité permanente. Lorsque des ponettes, maintenues sous un rythme d'éclairage précis, subissent un accident dans cet éclairage (avance ou retard de l'extinction, avance ou retard de l'allumage) la sécrétion de mélatonine s'adapte immédiatement à cette perturbation du rythme d'éclairage (Spadetta *et al* 1995). La part du rythme endogène dans les mécanismes de sécrétion de la mélatonine semble donc réduite lorsque les animaux sont éclairés.

Il est à noter que la glande pinéale des mules (hybride stérile *Equus asinus* x *Equus caballus*) contient deux fois plus de mélatonine que la glande pinéale des chevaux (Cozzy *et al* 1986), ce qui se traduit par des

Figure 3. Sécrétion de mélatonine par une ponette lors d'une nuit longue de 13,5 h ou d'une nuit courte de 9,5 h. D'après Guillaume et al (1995).



La mélatonine est sécrétée pendant la phase obscure.

taux plasmatiques nettement plus élevés (Cozzy *et al* 1991). Ces taux élevés chez l'hybride sont très probablement la conséquence du contrôle génétique des niveaux plasmatiques de mélatonine.

3.4 / Action de la mélatonine exogène

Une administration quotidienne de mélatonine, par voie orale, 4 heures avant une nuit courte (12 mg pour 250 kg de poids corporel) à des ponettes en inactivité ovarienne supprime l'effet photostimulant du jour long (Guillaume et Palmer 1991). Chez l'étalon de race Welsh-Mountain, Argo *et al* (1991) ont obtenu des résultats comparables. Chez la jument, le même effet inhibiteur est obtenu lorsque la mélatonine est administrée oralement à plus faible dose (1,7 mg pour 250 kg) mais cette administration étant répétée 7 fois, 1 fois toutes les 2 heures (Guillaume et Palmer 1992) et ce, quelle que soit la longueur ou la place de la nuit réelle, pendant la présence de taux élevés de mélatonine exogène. L'administration sous forme d'implants sous-cutanés retarde également la première ovulation annuelle (Guillaume *et al* 1994). A contrario, une administration unique de 12 mg de mélatonine le matin ou en fin de nuit ne permet pas de supprimer l'effet photostimulant du jour long (Guillaume et Palmer 1991). L'administration de faibles doses (0,12 ou 0,012 mg pour 250 kg) répétée pendant 4 heures le matin est également sans effet sur la première ovulation annuelle. La mélatonine distribuée le matin est donc inutilisable pour créer un effet « jours courts ». Par contre, la mise au point de traitements de désaisonnement peut être envisagée en administrant de la mélatonine le soir ou sous forme d'implants. En posant des implants de mélatonine aux alentours du solstice d'été sur des juments lourdes ayant mis bas ce même été, la dernière ovulation de l'année n'a pas été avancée mais la première ovulation de l'année suivante a été significativement avancée de 2 mois par rapport à celle des juments témoins (Guillaume *et al* 1995). Par contre, lors d'une autre expérience sur de jeunes juments, la dernière ovulation de l'année a été avancée d'un mois mais la première ovulation de l'année suivante n'a pas été significativement avancée par rapport à celle des juments témoins (Guillaume *et al* 1995).

3.5 / Récepteurs spécifiques de la mélatonine

Stankov *et al* (1991) ont étudié la localisation des récepteurs à la mélatonine dans le cerveau des chevaux. Les quantités les plus élevées sont retrouvées dans la pars tuberalis et l'éminence médiane. Un nombre plus faible de ces récepteurs est décelable au niveau du noyau suprachiasmatique et de l'aire préoptique. Les propriétés (fixation rapide, saturable et réversible de la mélatonine avec un haut degré d'affinité et de spécificité) et la répartition des récepteurs se sont avérées

identiques à celles de deux autres espèces de la même étude : ovin et lapin. Aucune étude tendant à déterminer la localisation des récepteurs agissant sur les sécrétions des gonadotrophines n'a été entreprise sur les Equidés.

3.6 / Action vers les neurones à GnRH

Après fixation sur ses récepteurs spécifiques, la mélatonine entraînerait, par l'intermédiaire de neurotransmetteurs (dopamine ou noradrénaline, sérotonine et opiacées) une modification de la pulsativité du GnRH. Sur les juments, divers traitements à base de naloxone, un antagoniste des opiacées endogènes, ont été essayés sans succès par Palmer (données non publiées) en France et par Sharp *et al* (1985) en Floride. Irvine *et al* (1994) ont pu mettre en évidence que l'action de la naloxone est nettement dose-dépendante : la dose de 0,1 mg/kg est la plus efficace pour induire une sécrétion de FSH ou de LH dans la veine jugulaire de juments en anœstrus profond. Dans le sang hypophysaire, la naloxone entraîne une décharge de GnRH, de LH, et de FSH. De plus, cet effet dose semble varier en fonction de l'état physiologique de l'animal. Sur les juments en diœstrus, la naloxone agit dès la plus petite dose injectée (0,04 ng/kg) en augmentant les taux plasmatiques de LH et de FSH. Sur les juments en œstrus, seule la LH augmente après la plus forte injection de naloxone (0,4 ng/kg). Il y a donc suppression de l'inhibition des opiacées sur l'axe reproductif pendant l'anœstrus et le diœstrus mais probablement pas pendant l'œstrus (Turner *et al* 1994). Ces auteurs suggèrent qu'une variation dans le degré d'inhibition des opiacées pourrait jouer un rôle majeur dans le démarrage de la saison sexuelle. Cox et Argo (1994) ont étudié l'action de la morphine et de la naloxone sur 4 étalons poneys de 3 ans. Ces étalons sont placés en jours longs à partir du 13 janvier pendant 15 semaines, puis en jours courts pendant les 15 semaines suivantes. Pendant l'expérience, le sang jugulaire est prélevé après injection de 12,5 mg de naloxone ou de morphine. La testostérone et la bêndorphine sont dosées. Les taux de bêndorphine sont faibles pendant les jours longs, élevés pendant les jours courts ; la testostérone présente des variations inverses. Pendant les périodes de jours longs ou de jours courts, la morphine produit une baisse du taux de testostérone et la naloxone une augmentation de ce taux. Cette variation d'inhibition des opiacées modulant probablement l'effet en retour des stéroïdes pourrait constituer un des intermédiaires entre l'action de la photopériode et l'axe reproductif et être impliquée dans l'installation de l'état réfractaire à une photopériode.

Chez la jument, la bromocriptine antagoniste dopaminergique a été testée par Besonet *et al* (1994). Ce traitement a été sans effet sur la date de la première ovulation.

Les hormones thyroïdiennes semblent jouer un rôle : chez la jument (Flisinska-Boja-

L'administration ponctuelle de mélatonine inhibe l'effet des jours longs et mime des jours courts seulement lorsqu'elle est distribuée le soir.

nowska *et al* 1991) la T_4 présente des variations saisonnières avec un maximum en hiver, qui pourraient jouer un rôle physiologique dans l'installation de l'état réfractaire à une photopériode stimulante. Thompson *et al* (1983) ont injecté journallement à des juments, pendant la période anovulatoire, 100 mg de TRH (Thyrotrophine Releasing Hormone), provoquant ainsi des taux élevés de TSH (Thyroïde Stimulating Hormone), mais sans pouvoir mettre en évidence d'action sur la reproduction.

4 / Indispensable alternance des jours longs et des jours courts

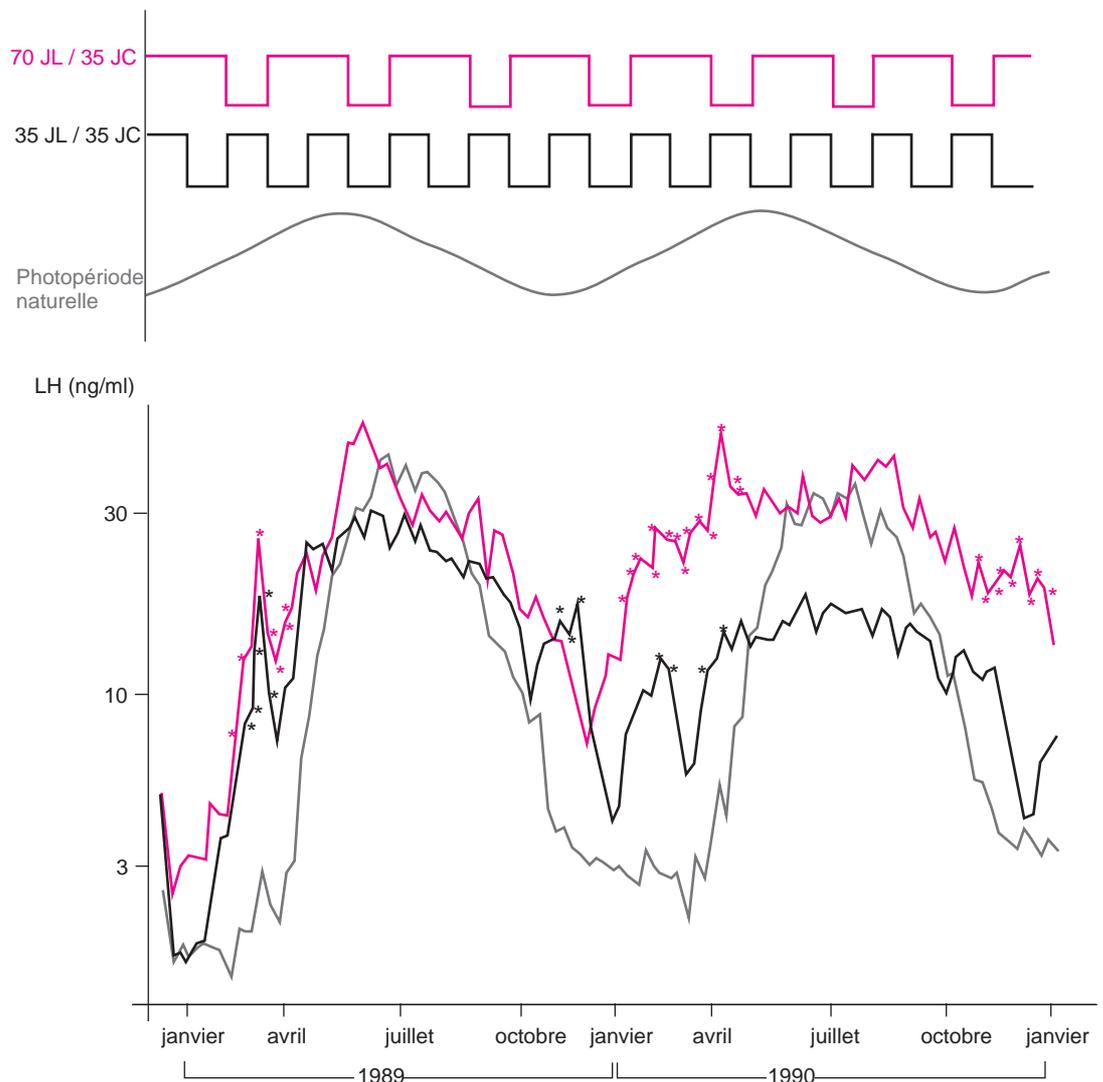
De nombreux auteurs, dont Scraba et Ginther (1985), ont montré que l'alternance entre

les jours longs et les jours courts est indispensable pour maintenir le contrôle de la saison de reproduction par la photopériode.

La première ovulation annuelle de juments maintenues en jours courts (non stimulants) à partir du solstice d'hiver est quasi synchrone avec celle de juments maintenues en photopériode naturelle (Palmer *et al* 1982). La première ovulation n'est donc pas inhibée par les jours courts ; son apparition met en évidence l'installation d'un état réfractaire à cette photopériode non stimulante.

Des juments maintenues en jours longs (stimulants) à partir du solstice d'été et pendant tout l'hiver, entrent en inactivité, pour la plupart, en même temps que des juments maintenues en photopériode naturelle (Scraba et Ginther 1985). Le maintien en jours longs ne supprime donc pas l'apparition de l'inactivité et les jours longs deviennent inefficaces pour stimuler l'activité ovarienne :

Figure 4. Evolution du taux de LH chez des ponettes ovariectomisées ($n=6$ par lot) subissant la photopériode naturelle ou une alternance de 70 jours longs / 35 jours courts ou de 35 jours longs / 35 jours courts. La partie supérieure de la figure représente les variations de la durée de la phase claire. Les astérisques sur les courbes des lots traités correspondent aux taux de LH significativement plus élevés que dans le lot en photopériode naturelle (d'après Palmer et Guillaume 1992).



un état réfractaire à la photopériode stimulante s'est donc installé.

Cet état réfractaire serait dû à l'existence d'un rythme endogène sous-jacent, difficile à mettre en évidence chez les juments. En effet, dans cette espèce, l'arrêt de l'activité ovulatoire en hiver n'est pas systématique.

Le rythme annuel de reproduction est donc réglé par l'alternance de jours longs et de jours courts. La durée d'éclairement d'un jour long ou d'un jour court est relative à celle que les animaux ont préalablement subie. Cette notion a été clairement démontrée chez les brebis par Robinson et Karsch (1987). Chez la jument, lorsque Palmer *et al* (1982) démontrent que la photopériode la plus stimulante est de 14,5 h par jour, ce résultat n'est certainement valable que lorsque les juments ont préalablement subi la photopériode des jours d'hiver sous nos latitudes (environ 45 degrés).

En photopériode naturelle chaque alternance comporte 6 mois de jours longs ou croissants et 6 mois de jours courts ou décroissants. Les variations de LH ont été observées (figure 4) pendant 25 mois sur trois lots de ponettes ovariectomisées subissant respectivement la photopériode naturelle, une alternance de 70 jours longs et 35 jours courts (70/35), une alternance de 35 jours longs et 35 jours courts (35/35) (Palmer et Guillaume 1992). Le taux de LH est plus élevé dans les lots 70/35 et 35/35 que dans le lot en photopériode naturelle durant les deux hivers. L'alternance 70/35 a été par la suite appliquée à des jeunes ponettes entières pendant 25 mois. Durant le premier hiver, les ponettes subissant l'alternance 70/35 présentent une inactivité plus courte que celles en

photopériode naturelle. Durant le second hiver des phases anovulatoires courtes subsistent. Cox et Skidmore (1991) ont testé sur 2 étalons Welsh-Mountain l'alternance de 1 mois de jours longs et de 1 mois de jours courts du 4 juin au 21 décembre. Au cours de cette période, les deux étalons ont montré des variations de LH et de testostérone suffisamment importantes pour que les auteurs concluent à l'inefficacité de ce traitement pour obtenir un état reproductif permanent chez l'étalon Welsh-Mountain. Dans l'état actuel des travaux, contrairement aux résultats obtenus chez les béliers et les boucs, l'alternance de jours longs et courts ne permet pas de maintenir un état reproductif permanent tant chez la jument que chez l'étalon.

Conclusion

La baisse de l'activité reproductrice des Equidés durant l'hiver gêne considérablement les éleveurs. Il serait donc économiquement intéressant de maîtriser cette inactivité hivernale. Seule une meilleure connaissance des mécanismes physiologiques des rythmes tant journaliers qu'annuels contrôlant l'activité reproductrice peut conduire à cette maîtrise. A l'heure actuelle beaucoup de questions, à caractère fondamental, restent posées.

Pour réduire la phase d'inactivité ovarienne de la jument, les éleveurs ne peuvent utiliser actuellement qu'un traitement de photostimulation, commencé en hiver, appliqué pendant 35 jours et comportant 14,5 heures d'éclairement par jour.

Le passage par des jours courts est indispensable pour retrouver l'effet stimulant des jours longs.

Références bibliographiques

- Argo C.M., Cox J.E., Gray J.L., 1991. Effect of oral melatonin treatment on the seasonal physiology of pony stallions. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 44, 115-125.
- Asa C.S., Goldfoot D.A., Ginther O.J., 1979. Socio-sexual Behavior and the ovulatory Cycle of Ponies *Equus caballus* observed in harem groups. *Horm. Behavi.*, 13, 49-65.
- Berndtson W.E., Pickett B.W., Nett T.M., 1974. Reproductive physiology of the Stallion. IV. Seasonal changes in the testosterone concentration of peripheral plasma. *J. Reprod. Fert.*, 39, 115-118.
- Besognet B., Hansen B.S., Daels P.F., 1994. Prolactin secretion during the transitional phase and the relationship to onset of reproductive function in mares. 6th International Symposium on Equine Reproduction, 109-110. Caxambu Minas Gerais Brazil, August 7-13.
- Burkardt J., 1947. Transition from anoestrus in the mare and the effect of artificial lighting. *J. Agric. Sci. Camb.*, 37, 64-68.
- Burns P.J., JAWAD M.J., Edmundson A., Cahill C., Boucher J.K., Wilson E.A., Douglas R.H., 1982. Effect of increased photoperiod on hormone concentrations in Thoroughbred stallions. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 32, 103-111.
- Colquhoun K.M., Eckersall P.D., Renton J.P., Douglas T.A., 1987. Control of breeding in the mare. *Equine. Vet. J.*, 19, 138-142.
- Cox J.E., Argo C.McG., 1994. The effect of morphine and naloxone on plasma testosterone concentrations in Welsh Mountain pony stallions maintained under artificial photoperiod. 6th International Symposium on Equine Reproduction, 149-150. Caxambu Minas Gerais Brazil, August 7-13.
- Cox J.E., Skidmore J.L., 1991. The effect of alternating months of « long days » and « short days » on plasma luteinising hormone and testosterone concentrations in Welsh Mountain Pony stallions. *Anim. Reprod. Sci.*, 25, 51 – 55.
- Cox J.E., Redhead P., Jawad N., 1988. The effect of artificial photoperiod at the end of the breeding season on plasma testosterone concentrations in stallions. *Aust. Vet. J.*, 65, 239-241.
- Cozzy B., Oaknin S., Reiter R.J., 1986. Indoleamines and related enzyme contents of pineal gland of the

- mule (*Equus asinus* x *Equus caballus*). *Neuro. Endocrinol. Lett.*, 8, 129-133.
- Cozzy B., Morei G., Ravault J-P., Chesneau D., Reiter R.J., 1991. Circadian and seasonal rhythms of melatonin production in mules (*Equus asinus* x *Equus caballus*). *J. Pineal Res.*, 10, 130-135.
- Flisinska-Bojanowska A., Komosa M., Gill J., 1991. Influence of pregnancy on diurnal and seasonal changes in cortisol, T3 and T4 levels in mare blood serum *Comp. Biochem. Physiol.*, 98A, 23-30.
- Ginther O.J., 1990. Folliculogenesis during the transitional period and early ovulatory season in mares. *J. Reprod. Fert.*, 90, 311-320.
- Grubaugh W., Sharp D.C., Berglund L.A., Macdowell K.J., Kilmer D.M., Peck L.S., Seamans K.W., 1982. Effects of pinealectomy in Pony mares. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 32, 293-295.
- Guillaume D., Palmer E., 1991. Effect of oral melatonin on the date of the first ovulation after ovarian inactivity of mares under artificial photoperiod. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 44, 249-257.
- Guillaume D., Palmer E., 1992. Lumière, mélatonine et reproduction chez la jument. *Ann. Zootech.*, 41, 263-269.
- Guillaume D., Arnaud G., Camillo F., Duchamp G., Palmer E., 1995. Effect of melatonin implants on reproductive status of mares. *Biol. Reprod. Mono 1 Equine Reproduction*, VI, 435-442.
- Guillaume D., Rio N., Toutain P.L., 1995. Kinetic studies and production rate of melatonin in pony mares. *American Journal of Physiology : Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, R1236-R1241.
- Guillaume D., Duchamp G., Palmer E., 1996. 35 Jours Longs suffissent pour avancer et établir la cyclicité des juments après inactivité hivernale. 22^e Journée de la Recherche Equine, 28 février 1996. Institut du Cheval, Paris (sous presse).
- f'Anson H., Foster D.L., Foxcroft G.R., Booth P.J., 1991. Nutrition and reproduction. *Oxf. Rev. Reprod. Biol.*, 13, 239-311.
- Irvine C.H.G., Alexander S., 1982. Importance of testicular hormones in maintaining the annual pattern of LH secretion in male Horse. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 32, 97-102.
- Irvine C.H.G., Alexander S.L., Turner J.E., 1994. Differential effects of graded doses of naloxone on the reproductive and adrenal axes in seasonally anestrous mares. *Endocrine J.*, 2, 913-919.
- Johnson L., Thompson D.L., 1983. Age-related and seasonal variation in the sertoli cell population, daily sperm production and serum concentrations of follicle-stimulating hormone, luteinizing hormone and testosterone in stallions *Biol. Reprod.*, 29, 777-789.
- Jones D.M., Fielden E.D., Carr D.H., 1991. Some physiological and pharmacological factors affecting uterine motility as measured by electrography in the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 44, 357-368.
- Katila T., Koskinen E., 1991. Onset of luteal activity in different types of mares after winter anestrus. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 44, 678-679.
- Keeman L.R., Forde D., McGeedy T.A., Quinn P.J., Roche J.F., 1991. Ultrastructure of the endometrium of mares in anestrus, oestrus, diestrus and early pregnancy. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 44, 695-696.
- Kilmer D.M., Sharp D.C., Berglund L.A., Grubaugh W., McDowell K.J., Peck L.S., 1982. Melatonin rhythms in Pony mares and foals. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 32, 303-307.
- Klein D.C., 1985. Photoneural regulation of the Mammalian pineal gland. *Photoperiodism melatonin and the pineal.* London. Ciba. Foundation. symposium, 117, 38-56.
- Magistrini M., Chanteloube P., Palmer E., 1987. Effet de la saison et du rythme de récolte sur la congélabilité de la semence d'Etalons. 13^e journée d'étude CEREOPA, 57-69. 15 rue Claude Bernard, Paris.
- Malinowski K., Johnson A.L., Scanes C.G., 1985. Effects of interrupted photoperiods on the induction of ovulation in anestrus mares. *J. Anim. Sci.*, 61, 951-955.
- Nishikawa Y., 1959. Studies on reproduction in horses. *Jap. Racing Ass., Tokio.*
- Palmer E., 1975. Travaux de recherche sur la reproduction du cheval. Quelques résultats récents. Journée d'étude du 5 mars, CEREOPA, 15 rue Claude Bernard, Paris.
- Palmer E., Driancourt M.A., 1983. Some interactions of season of foaling, photoperiod and ovarian activity in the equine. *Livest. Prod. Sci.*, 10, 197-210.
- Palmer E., Guillaume D., 1992. Photoperiodism in the equine species - what is a long night ? *Anim. Reprod. Sci.*, 28, 21-30.
- Palmer E., Driancourt M.A., Ortavant R., 1982. Photoperiodic stimulation of the mare during winter anestrus. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 32, 275-282.
- Quintero B., Manzo M., Diaz T., Verde O., Benachio N., Sifontes L., 1994. Reproductive behavior of thoroughbred mares in a tropical environment. 6th International Symposium on Equine Reproduction, 111-112. Caxambu Minas Gerais Brazil, August 7-13.
- 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.
- Scraba S.T., Ginther O.J., 1985. Effects of lighting programs on onset of the ovulatory season in mares. *Theriogenology*, 24, 667-679.
- Sharp D.C., Grubaugh W.R., 1983. Pulsatile secretion of melatonin during the scotophase in mares. *Biol. Reprod.*, 28, Abst. 136.
- Sharp D.C., Kooistra L., Ginther O.J., 1975. Effect of artificial light on the oestrus cycle of the mare. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 23, 241-246.
- Sharp D.C., Vernon M.W., Zavy M.T., 1979. Alteration of seasonal reproductive patterns in mares following superior cervical ganglionectomy. *J. Reprod. Fert., Suppl.* 27, 1-7.
- Sharp D.C., Grubaugh W., Berglund L.A., Seamans K.W., 1980a. Isoproterenol-stimulation of melatonin release in mares. 72nd Annual meeting of the Ame-

rican Society of Animal Science, July 27-30, 1980, New York. J. Anim. Sci., 51, Supp. 1, Abst. 534.

Sharp D.C., Grubaugh W., Zavy M.T., Vernon M.W., 1980b. Seasonal variation in melatonin secretory patterns in mares. J. Anim. Sci., 51, Abst. 535.

Sharp D.C., Grubaugh W.R., Gum G.C., Wirsig C.R., 1984. Demonstration of a direct retinohypothalamic projection in the mare. Society for the study of reproduction 17th annual meeting, July 23-26, Abst. 252. University of Wyoming Laramie, Wyoming, USA.

Sharp D.C., Grubaugh W.R., Wasserman C., 1985. Effects of naloxone and gonadotropin releasing hormone (GnRH) administration to anestrous mares. Biol. Reprod., 32, Supp. 1.

Spadetta M., Guillaume D., Palmer E., 1995. Immediate adaptation of melatonin secretion to light-dark

cycle in equine species. Biol. Rhythm Research, 26, 445.

Stankov B., Cozzi B., Lucini V., Fumagalli P., Scaglione F., Fraschini F., 1991. Characterization and mapping of melatonin receptors in the brain of three Mammalian species : Rabbit, Horse and Sheep. Neuroendocrinology, 53, 214-221.

Thompson D.L., Godke J.R.A., Nett T.M., 1983. Effects of melatonin and thyrotropin releasing hormone on mares during the nonbreeding season. J. Anim. Sci., 56, 668-677.

Turner J.E., Irvine C.H.G., Alexander S.L., 1994. Do Opioids play a major role in seasonal Breeding in the mare ? 6th International Symposium on Equine Reproduction, 105-106. Caxambu Minas Gerais Brazil, August 7-13.

Abstract

Photoperiod action on equine reproduction.

Mares and stallions have their reproductive period during the season where the days are long. This annual reproductive rhythm is controlled by the length of the daylight. Treatment of mares during winter when their ovaries are normally inactive, with an artificial light during 14.5 h per day, beginning around the winter solstice, causes the first ovulation of the year to occur at an earlier date.

Studies have verified certain stages in the process by which equine species perceive light. The light message is transformed into nerve impulse by specialized retinal cells. These impulses are transmitted through the supra-chiasmatic nucleus and the cervical superior nucleus to the pineal gland. The pinealocytes respond to noradrenergic stimulation by secreting melatonin. The administration of exogenous melatonin by subcutaneous implants or by oral route sup-

presses the photostimulation effect. The studies on the use of melatonin implants in mares to obtain reproductive activity out of the breeding season are now in progress.

The GnRH secretion is regulated by such neuro-mediators as dopamine, noradrenalin, serotonin and opioids. Naloxone, an opioid antagonist, induces a GnRH secretion that is followed by LH and FSH release, in mares during the winter period of inactivity. The thyroid hormones also seem to act on the annual rhythm of GnRH secretion.

An alternation of one month of short days and one month of long days which suppresses the seasonal cycle of variation in small ruminant males has not yet been shown to have a similar effect on mares or on stallions.

GUILLAUME D., 1996. Action de la photopériode sur la reproduction des équidés. INRA Prod. Anim., 9 (1), 61-69.