

TRAITEMENTS PHOTOPÉRIODIQUES ET REPRODUCTION CHEZ LES ANIMAUX D'ÉLEVAGE

PHOTOPERIODIC TREATMENTS AND REPRODUCTION IN FARM ANIMALS

Par Philippe CHEMINEAU⁽¹⁾, Benoît MALPAUX⁽²⁾, Jean-Pierre BRILLARD⁽¹⁾ et Alexis FOSTIER⁽³⁾
(Communication présentée le 21 janvier 2010)

RÉSUMÉ

Les productions issues d'animaux d'élevage sont fréquemment rythmées sur les saisons, avec pour conséquence une disponibilité saisonnière en produits frais sur les marchés (viandes, lait et fromages, œufs). Parmi les espèces d'intérêt en production animale, les poissons et les oiseaux sont généralement considérés comme plus directement sensibles aux facteurs externes, essentiellement les variations de la température pour les poissons et de la durée de la phase claire du jour, ou photopériode, pour les oiseaux. Chez de nombreuses espèces incluant des mammifères, nous utilisons largement des traitements photopériodiques artificiels qui consistent en un éclairage supplémentaire pendant les jours courts naturels (chez le poulet, la dinde, la pintade, le mouton et la chèvre) ou en l'administration de mélatonine pendant les jours longs (chez le mouton et la chèvre) ; ils permettent d'ajuster la période de reproduction aux souhaits de l'éleveur et/ou d'abolir complètement les variations saisonnières de la production spermatique dans les centres producteurs de semence destinée à l'insémination artificielle (mammifères), et dans les élevages (volailles, poissons). Par ailleurs, des traitements photopériodiques « purs » (sans mélatonine), en particulier lorsqu'ils sont appliqués en bâtiments ouverts, sont non invasifs et donc respectent l'intégrité et le bien-être des animaux.

Mots-clés : saisonnalité, reproduction, photopériode, poissons, oiseaux, mammifères.

SUMMARY

Farm animal productions are frequently tied to the seasons, which explain the seasonal variations in availability of fresh animal products (meat, milk, cheese and eggs). Among farmed species, fishes and birds are generally considered as more directly sensitive to external factors (mainly temperature in fish and photoperiod in birds). Artificial photoperiodic treatments are widely used in numerous species including mammals; they consist in providing extra-light during natural short days (chickens, turkeys, guinea fowl, sheep and goats), or in the administration of melatonin during long days (goats, sheep). These measures help adjust the breeding season to the requirements of the breeder and/or cancel completely seasonal variations of sperm production in semen production centres (mammals) as well as in poultry and fish farms. Additionally, pure light treatments (without melatonin), especially when there is outside access, are non invasive and preserve the animals' integrity and welfare.

Key-words : seasonality, reproduction, photoperiod, fishes, birds, mammals.

(1) INRA, UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, CNRS, Haras Nationaux, Univ. F. Rabelais, 37380 Nouzilly, France (Philippe Chemineau@tours.inra.fr, Jean-Pierre.Brillard@tours.inra.fr). Contact : Philippe Chemineau.

(2) INRA, Département « Physiologie Animale et Systèmes d'Élevage », 37380 Nouzilly, France (Benoit.Malpoux@tours.inra.fr).

(3) INRA, UR1037 SCRIBE, Campus de Beaulieu, F-35000 Rennes, France (Alexis.Fostier@rennes.inra.fr).

VARIATIONS SAISONNIÈRES⁽⁴⁾ DE LA DISPONIBILITÉ DES PRODUITS ANIMAUX

La disponibilité saisonnière des produits animaux pour la consommation humaine est une vieille histoire, commençant bien avant la domestication. Puis, chez une partie des espèces d'intérêt, l'éleveur a voulu développer des populations animales capables de fournir des produits tout au long de l'année. Mais, en dépit des processus de domestication, qui conduisent à réduire la dépendance des animaux d'élevage vis-à-vis des contraintes naturelles et qui aboutissent généralement à une réduction de leur saisonnalité par rapport à celui de leurs « cousins » sauvages, un nombre important de produits animaux ne peuvent encore être mis sur le marché que de manière saisonnière, notamment ceux les plus liés au « terroir » (AOC, Agriculture Biologique, etc.). Ceci est la conséquence de cycles de reproduction et de production qui sont eux-mêmes saisonniers, les populations domestiques actuelles ayant hérité ces caractères des populations naturelles d'origine (Ortavant *et al.* 1985 ; Balasse *et al.* 2003). La saisonnalité des cycles de production est surtout le résultat des disponibilités alimentaires qui sont saisonnières. Les plantes sont, en effet, très dépendantes des facteurs climatiques qui sont eux-mêmes saisonniers. La saisonnalité des ressources alimentaires, essentiellement végétales, est donc également le résultat de facteurs saisonniers. On peut donc séparer, chez les animaux, les effets directs de la saison (à alimentation constante) des effets indirects (*via* les changements alimentaires).

D'un point de vue économique, la grande distribution contrôle de larges parts du marché des produits animaux avec des évolutions progressives mais constantes, comme chez les volailles, qui s'orientent vers la vente de produits transformés plutôt que de produits frais. Cela a accru la demande, maintenant partagée par les distributeurs et les consommateurs, en produits standards, pour lesquels des processus de conservation ont été mis en place pour faciliter cette répartition. En effet, la majorité des consommateurs, citadins, culturellement plus éloignés du monde agricole et des ses contraintes, souhaitent avoir accès à la plupart des produits animaux, en quantité et en qualité, tout au long de l'année. De fait, les produits tels que le fromage de chèvre, la viande d'agneau, les œufs de poule et les filets de poissons sont désormais devenus disponibles toute l'année sur les étals des marchés.

Ces dernières années, les systèmes d'élevage⁽⁵⁾ européens ont profondément évolués et il existe, aujourd'hui, deux options opposées pouvant être, à l'extrême, schématiquement définies comme :

(a) soit des systèmes intensifs dans lesquels les animaux sont supposés être moins exposés aux variations de leur environnement ;

(b) soit des systèmes extensifs dans lesquels les animaux sont exposés aux variations naturelles de l'environnement d'élevage.

Dans tous les cas, ces changements rapides ont réactualisé la nécessité d'un contrôle de la reproduction en toutes saisons. De plus, le développement des connaissances, physiologiques et génomiques, sur le contrôle de ces caractères doit faciliter les comparaisons entre espèces quant à leurs stratégies adaptatives. Ceci aidera la recherche à choisir les meilleures périodes de reproduction, et aussi à développer de nouvelles techniques de maîtrise de la reproduction (Malpaux 2006).

En climat tempéré, une grande majorité de produits animaux expriment des variations saisonnières quantitatives et qualitatives. Ceci inclut les nombres d'agneaux et chevreaux produits et la qualité des laits collectés, bovin, ovin et caprin, qui varient grandement au cours de l'année. Cette saisonnalité induit des fluctuations importantes de l'aptitude de ces produits à être transformés par l'industrie agro-alimentaire et/ou du prix payé au producteur. Ainsi, le lait de vache contient des taux de matière grasse et de protéines faibles au printemps et en été, mais élevés en automne et en hiver (**figure 1**). Ou encore, la production de lait de chèvre, très saisonnière, passe, en France, de plus de 30 millions de litres au mois de mai à environ 10 millions en novembre (**figure 2**), ce qui entraîne une augmentation importante du prix payé au producteur (+53 %). De la même façon, la production moyenne d'agneaux est faible en octobre et élevée en avril, induisant des changements significatifs du prix de commercialisation de leur viande dans cette espèce (**figure 3**). Dans les systèmes extensifs de production de volailles, qui restent minoritaires en Europe et dans les autres pays développés, la disponibilité en viande et œufs est également saisonnière, avec de grandes différences entre espèces. Ainsi, la période de ponte « naturelle » des poules en élevage sur parcours s'étend du début mai à la mi-octobre, alors qu'elle s'étale de la fin avril à la mi-septembre chez la pintade. De la même façon, les produits piscicoles peuvent avoir une commercialisation saisonnière variable selon les espèces et les systèmes de production.

Les raisons de ces variations seront discutées plus loin. L'industrie laitière a été, depuis longtemps, capable de s'adapter techniquement pour remédier à ces variations et fournir régulièrement des produits standardisés au consommateur, mais ceci requiert des procédés technologiques coûteux. Aussi, ces dernières années, l'industrie agroalimentaire fait-elle davantage pression sur les producteurs pour qu'ils adaptent leurs systèmes de production et assurent la fourniture régulière d'un produit plus constant dans ses caractéristiques.

(4) La « saison » est définie ici comme les variations régulières de la durée d'éclaircissement quotidienne (photopériode), associées aux variations climatiques (température, humidité, vents) qui sont plus aléatoires.

(5) Les systèmes d'élevage se définissent comme une organisation cohérente des capacités adaptatives des animaux, des contraintes alimentaires, assurée par les décisions de l'éleveur qui met en œuvre des pratiques d'élevage adaptées aux variations saisonnières, qu'il s'agisse des ressources ou des prix de vente.

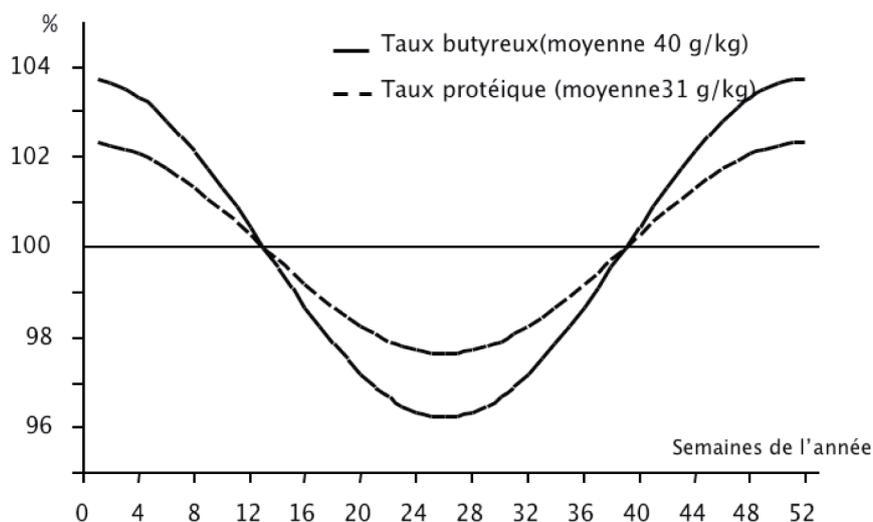


Figure 1 : Variations saisonnières des taux butyreux et protéique du lait de vache en France, exprimés en % de leur moyenne annuelle (adapté de Coulon 1991).

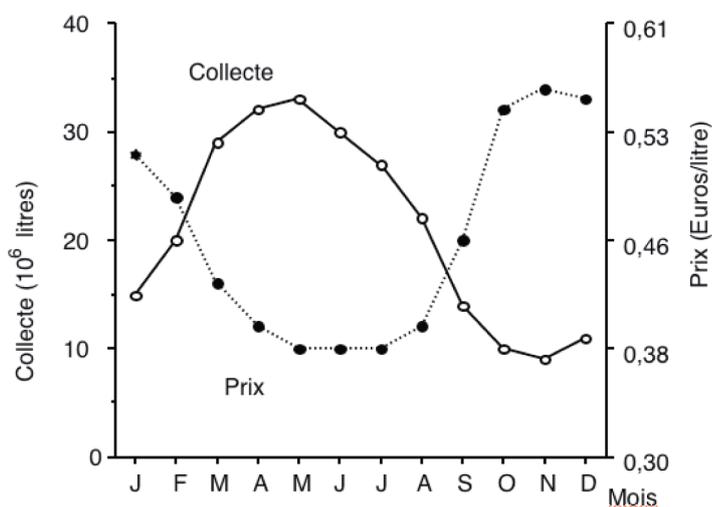


Figure 2 : Variations saisonnières de la collecte et du prix du lait de chèvre en France, en 1992. On notera la chute du prix du litre de lait au printemps lors de l'augmentation de la production (d'après Chemineau et al. 1996).

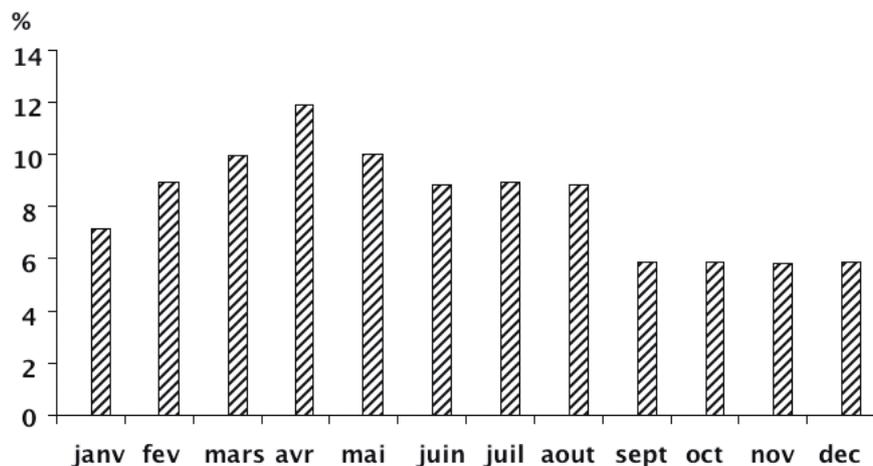


Figure 3 : Variations saisonnières de la production de viande ovine en France en 2004, exprimée en % de la production totale annuelle (4,4 millions de têtes) (Source Geb 2006).

Cependant, une bonne partie des variations de la production quantitative et qualitative de lait, est, pour diverses raisons, due à des ajustements pré-déterminés, par le producteur lui-même, de la période de lactation. De tels ajustements peuvent avoir des conséquences significatives sur la qualité du lait; par exemple, les éleveurs programment les fécondations des vaches laitières pour que les mises bas synchronisées, déclenchant les lactations, coïncident avec la période de plus grande disponibilité alimentaire ou avec des prix plus élevés. Chez les vaches laitières, dont les ovulations peuvent se produire tout au long de l'année, c'est plutôt la décision de l'éleveur que l'existence d'une saison sexuelle qui détermine la date des fécondations. En revanche, dans la majorité des espèces et races saisonnières incluant les ovins et caprins, l'induction des ovulations devient nécessaire quand les éleveurs veulent faire reproduire leurs femelles à une période se situant en dehors de la saison naturelle de reproduction. Ainsi, le caractère saisonnier de la disponibilité en produits animaux est le résultat de plusieurs facteurs combinant les choix et contraintes des éleveurs aux mécanismes physiologiques impliqués dans l'adaptation des animaux d'élevage aux conditions de milieu.

Pour les espèces les plus sensibles aux saisons, c'est la photopériode qui est responsable du contrôle externe des variations saisonnières de l'activité de reproduction. De ce fait, et même si la connaissance des mécanismes neurophysiologiques impliqués dans ce contrôle reste encore incomplète (Malpaux 2006, Chemineau *et al.* 2007, 2009), de nombreux travaux finalisés ont été conduits en utilisant des traitements photopériodiques (au sens large, incluant aussi la mélatonine), afin d'espérer maîtriser ces variations.

UTILISATION DE TRAITEMENTS PHOTOPÉRIODIQUES ARTIFICIELS POUR CONTRÔLER LA SAISONNALITÉ DE LA REPRODUCTION ET LA PRODUCTION DE LAIT CHEZ LES ANIMAUX D'ÉLEVAGE

Au cours des dernières décennies, les traitements photopériodiques ont été utilisés dans un grand nombre d'espèces d'élevage, allant des volailles de chair et de ponte (Sauveur 1988) aux mammifères (Malpaux *et al.* 1996), des poissons (Maise & Breton, 1996) aux escargots (Aupinel & Bonnet, 1996), avec l'objectif ultime de fournir aux consommateurs une disponibilité des produits animaux frais toute l'année.

Le développement considérable des productions avicoles intensives dans le monde entier est dû, pour une part, aux conséquences de la mise au point et de l'utilisation de programmes « jours longs définis », applicables à chaque période de la vie des reproducteurs. Ces traitements consistent à définir et appliquer, pour chaque espèce et même chaque type de production (ex: ponte, chair), des programmes lumineux spécifiques (en durée d'exposition, variation de la durée, intensité lumineuse et même longueur d'onde de la source lumineuse), à partir de

deux à trois semaines après l'éclosion jusqu'à la fin de la saison de reproduction (Sauveur 1996; de Reviers, 1996; Noirault *et al.* 2006). Depuis 25 à 30 ans, la majorité des poules pondeuses produisant des œufs de consommation sont soumises à des régimes lumineux « fractionnés » (i.e. fournissant plus d'une période claire et obscure par jour), nécessitant l'utilisation de bâtiments obscurs. D'un point de vue zootechnique, de tels régimes, dans lesquels le cycle de 24 heures est fractionné en plusieurs périodes obscures et claires, peuvent, selon le type de programme utilisé (asymétrique, symétrique, etc.), produire une augmentation de la fréquence de ponte, du poids des œufs et/ou de la consommation alimentaire (Lewis & Perry, 1995; Sauveur 1996). Chez les poulets de chair, un ajustement spécifique à l'environnement extérieur (lumière, température), pour les reproducteurs mâles et femelles, a aussi été d'un grand intérêt pour développer des programmes d'insémination artificielle (IA). Ainsi, dans les troupeaux inséminés artificiellement, la fertilité des œufs dépend du moment de dépôt de la semence par rapport au moment de l'oviposition, lui-même sous le contrôle direct de la photopériode (Brillard 2003). Aujourd'hui cependant, les modifications en cours pour ajuster les systèmes de production d'œufs aux contraintes des règlements européens, ainsi que l'évolution rapide des phénotypes chez les poulets de chair, entraînent le nécessaire réajustement des pratiques environnementales et nutritionnelles.

Chez les poissons, où le nombre de reproducteurs est très réduit, différents régimes photopériodiques peuvent être appliqués pour induire une ponte à contre-saison. Les principes utilisés sont ceux décrits ci-dessus, avec une succession de jours longs (JL) et jours courts (JC). Chez la truite Arc-en-ciel, par exemple, le traitement lumineux de deux mois de JL appliqués immédiatement après la période normale de ponte, suivis par quatre mois de JC, induit une nouvelle saison sexuelle environ six mois après la première (*figure 4*). Il est aussi possible de retarder la maturation sexuelle, ce qui peut être intéressant pour orienter tout le métabolisme de l'animal vers la croissance et non la reproduction (Maise & Breton, 1996; Bromage *et al.* 2001). Quel que soit le traitement photopériodique, la température de l'eau doit être ajustée correctement. Ainsi, une saison de ponte à contre-saison en été nécessite de conserver la température de l'eau en dessous de 15 °C (Maise & Breton, 1983). Finalement, même si les résultats sont globalement satisfaisants, il reste toujours une variabilité inter-individuelle importante en termes de qualité des gamètes, en particulier lorsque l'on regarde attentivement l'apparition de malformations (Bonnet *et al.* 2007). Cette variabilité est sans doute reliée à l'hétérogénéité des stades gamétiques entre les reproducteurs au début du traitement photopériodique.

Chez les mammifères, les traitements photopériodiques sont intéressants pour contrôler l'activité saisonnière de reproduction, en particulier chez les ovins, caprins et chevaux. Les centres de production de semence, pour l'IA des chèvres et des brebis, qui souhaitent disposer de semence tout au long de l'année, peuvent désormais s'équiper de bâtiments fermés étanches à la

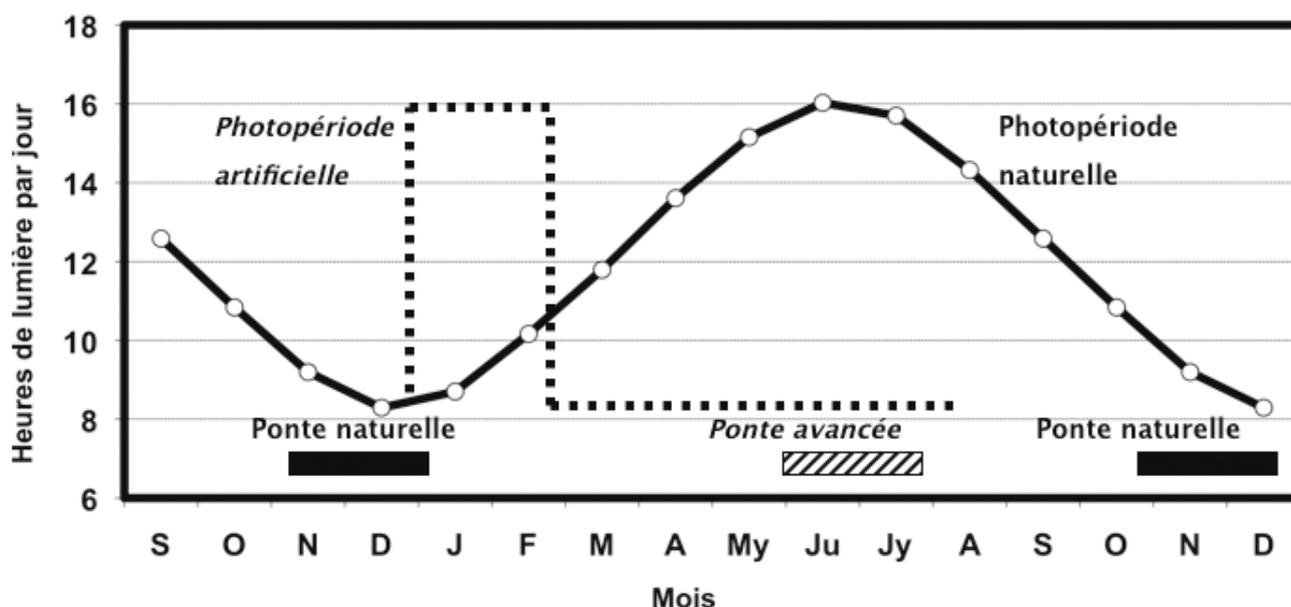


Figure 4 : Périodes de ponte chez la truie Arc-en-ciel exposée à une photopériode naturelle ou à une photopériode stimulatrice jours longs – jours courts). Le traitement photopériodique (tracé en tirets) de deux mois de JL appliqués immédiatement après la période normale de ponte (barre noire), suivis de quatre mois de JC, induit une nouvelle saison sexuelle environ six mois après la première, avec une ponte avancée (barre hachurée) (d'après Maisse & Breton, 1996).

lumière, afin d'utiliser des régimes photopériodiques dits « accélérés » faisant alterner en permanence un mois de JL (ou pseudo jours longs avec illumination de la phase photosensible, dits ici « JL ») avec un mois de JC. Ces programmes permettent le maintien d'une production de semence élevée des boucs et béliers, sans variation saisonnière de la qualité de semence. Actuellement, tous les boucs du schéma national d'amélioration génétique français (plus de 70 jeunes boucs par an) sont traités par une alternance rapide JL-JC, ce qui assure une augmentation de plus de 40 % du nombre de doses destinées à l'IA, par bouc et par an (Delgadillo *et al.* 1993). Il s'en suit une réduction de la durée pendant laquelle les boucs sont collectés et leur mise à la réforme précoce après 18 mois de production, soit 18 mois plus tôt que ceux maintenus en photopériode naturelle.

Dans les centres qui ne sont pas assujettis à une production continue de doses au cours de l'année, les béliers sont soumis à deux à trois mois de JL, de décembre à février, suivis, soit par des jours courts ou décroissants s'ils sont en bâtiment fermé (**figure 5a, b, c**), soit par un retour à la photopériode naturelle, ou un traitement par des implants sous-cutanés de mélatonine pour mimer des jours courts (ou pseudo jours courts, dits ici « JC »), s'ils sont en bergerie ouverte (**figure 5c et figure 6**). Ce traitement faisant succéder des jours longs et des jours courts, mimant ainsi la saison normale, stimule la production de semence en quantité et en qualité suffisantes pendant deux à trois mois (Malpaux *et al.* 1995).

Dans les exploitations caprines, dont les chèvreries sont toujours des bâtiments ouverts à la lumière naturelle, les mâles et

les femelles sont soumis à ce second type de traitement (celui de la **figure 5d**). Il est toujours associé à l'introduction de boucs, traités de la même manière, entre 35 et 75 jours après le début des JC et laissés 45 jours avec les chèvres. Cet « effet mâle » permet d'induire des ovulations et le comportement d'oestrus associé. Dans de telles conditions, les niveaux de fertilité à contre saison et la prolificité des femelles peuvent être maintenus à un haut niveau, soit plus de 75 % de taux de mises bas avec environ 2 chevreaux par mise bas (Chemineau *et al.* 1996). Dans les régions subtropicales, où l'influence de la saison sur les races locales est moins marquée que sur celles élevées en zones tempérées, le traitement des femelles n'est pas nécessaire : quand le traitement JL est appliqué seulement aux boucs utilisés pour réaliser « l'effet mâle », le pourcentage de femelles qui ovulent et viennent en oestrus et la fertilité après lutte naturelle sont élevés (Delgadillo *et al.* 2002, 2004).

Chez les brebis, une grande majorité des fécondations à contre-saison sont obtenues en utilisant des traitements hormonaux « classiques » (éponges FGA + eCG), mais la fréquence d'utilisation des implants de mélatonine augmente, en particulier dans les races méditerranéennes. L'utilisation d'implants accroît aussi la fertilité et la prolificité. D'une manière générale, une augmentation d'environ 0,20 agneau par brebis traitée et par an est obtenue, cet accroissement provenant plutôt d'une augmentation des mises bas doubles plutôt que triples, ce qui est un objectif recherché par les éleveurs (Chemineau *et al.* 1996).

Des traitements photopériodiques sont aussi utilisés chez la jument pour avancer la date de la saison sexuelle et pour donner

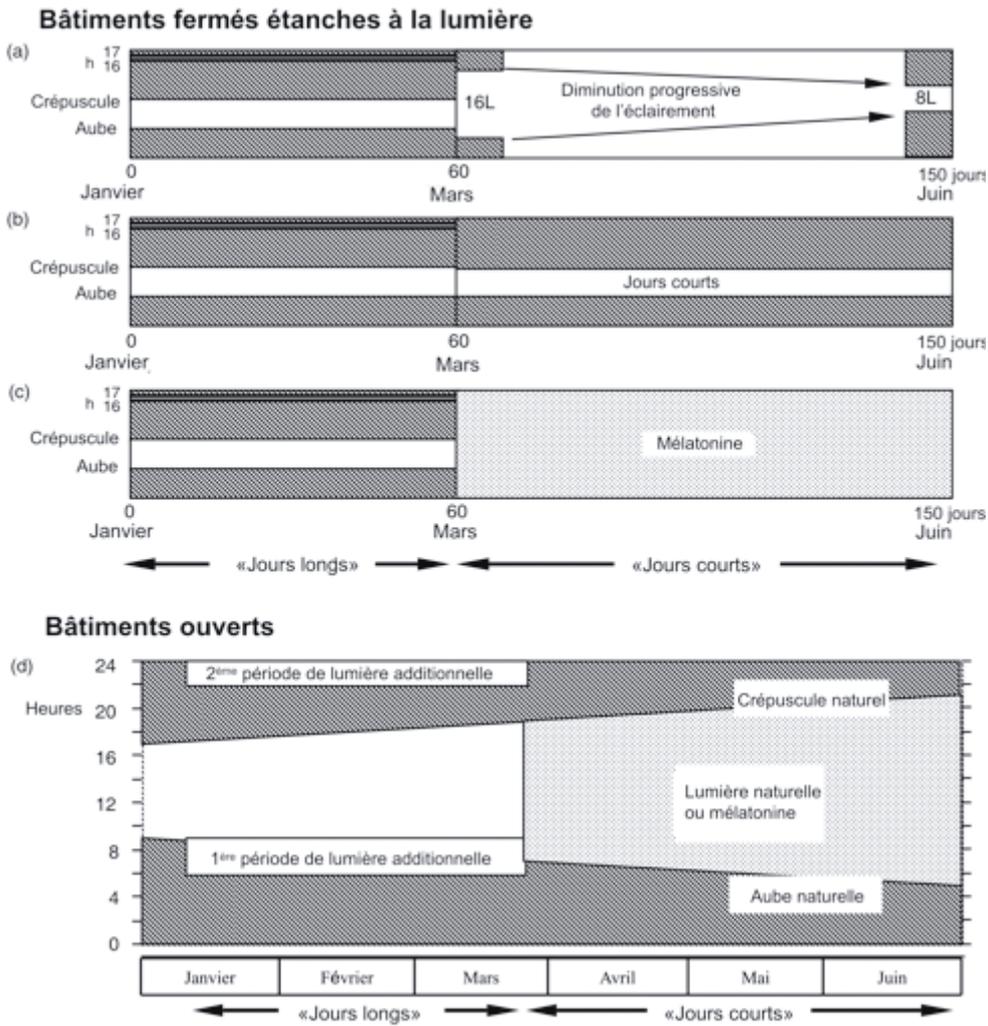


Figure 5: Traitements photopériodiques permettant de maîtriser l'activité sexuelle saisonnière des petits ruminants en bâtiments fermés (5a, b, c) ou ouverts (5d) (d'après Chemineau et al. 1996). Les traitements applicables en bâtiments fermés sont, en général, utilisables par les centres détenant des mâles producteurs de semence pour l'insémination artificielle. Le traitement applicable en bâtiment ouvert peut être utilisé indifféremment sur des mâles et/ou des femelles, dans des élevages commerciaux et/ou des centres détenant des mâles producteurs de semence pour l'insémination artificielle.



Figure 6: Installation ouverte et simple assurant le traitement photopériodique des boucs dans les régions subtropicales du Mexique (avec l'aimable autorisation de Delgado JA, CIRCA Univ. A. Narro, Coahuila, Mexico).

aux poulains un avantage décisif lié à une naissance précoce, quand ils sont en compétition avec leurs contemporains. Ceci est généralement obtenu en exposant les juments à des JL ou des pseudo JL (« JL ») pendant l'automne. Ces traitements permettent aux juments d'être fécondées environ deux mois plus tôt que les femelles maintenues sous photopériode naturelle (Guillaume 1996).

Ces traitements sont donc utilisés maintenant dans les deux sexes chez beaucoup d'espèces d'élevage pour contrôler la reproduction saisonnière. Quelle que soit l'espèce, ils utilisent les propriétés communes d'alternance entre photopériodes inhibitrices et stimulatrices, dont les durées sont ajustées à l'espèce et au sexe. Lorsque des traitements photopériodiques « purs » (sans mélatonine) sont utilisés, particulièrement en bâtiments ouverts, ils peuvent être considérés comme non invasifs et respectant le bien-être animal. Il est assez probable que ces traitements seront utilisés plus largement que par le passé dans des systèmes d'élevage où la notion de durabilité entrera plus qu'auparavant en ligne de compte.

Les variations saisonnières de la quantité et de la qualité (contenu en matières protéiques et grasses, comptage cellulaire) de la production laitière sont dues en partie à l'effet direct de la durée du jour sur la production et la composition du lait, et/ou sur le métabolisme général des femelles laitières. Les jours longs ont été démontrés comme ayant des effets stimulants pendant la lactation, mais ils limitent le contenu en matières grasses chez les bovins (Peters *et al.* 1981; Stanisiewsky *et al.* 1985; Dahl & Peticlerc, 2003), les ovins (Bocquier *et al.* 1990, 1997) et les caprins (Delouis & Mirman, 1984). Au contraire, les jours courts, lorsqu'ils sont appliqués pendant la lactation, ont un effet négatif sur la production quantitative de lait, mais ils accroissent les contenus en protéines et en matière grasse. De façon intéressante, les génisses de races laitières soumises à des jours longs en période prépubère ont tendance à produire plus de lait pendant leur première lactation, lorsqu'elles sont maintenues pendant celle-ci sous les variations naturelles d'éclairement des latitudes tempérées (Rius & Dahl, 2006). Au contraire, des vaches soumises à des jours courts pendant leur période de tarissement, produisent plus de lait lors de la lactation suivante, lorsqu'elles sont maintenues ultérieurement sous photopériode normale (Auchtung *et al.* 2005). Ces traitements produisent une modulation de la sécrétion lactée résultant probablement de celle de la sécrétion d'hormones comme la prolactine et/ou de

la synthèse de ses récepteurs par les cellules acineuses mammaires (Auchtung *et al.* 2005); une ré-orientation générale des voies métaboliques peut être également induite par l'entraînement photopériodique (Faulconnier *et al.* 2001; Chilliard *et al.* 2005).

La photopériode a aussi été démontrée comme ayant un effet modulateur du système immunitaire général chez la vache laitière (Auchtung *et al.* 2004). A notre connaissance, ces manipulations photopériodiques visant à moduler la production laitière bovine sont maintenant largement utilisées aux USA et au Canada, où plus de 30 % des producteurs utiliseraient régulièrement des jours longs artificiels dans leurs troupeaux.

CONCLUSION

La disponibilité saisonnière des produits sur le marché de la vente directe et de la transformation est sans doute davantage la conséquence d'une interaction entre rythmicité endogène naturelle des animaux et contraintes environnementales, qu'un choix délibéré de l'éleveur de produire à une saison bien définie. En effet, chez les espèces fortement influencées par la photopériode, l'étalement de la saison de reproduction n'est souvent que marginal.

Dans la plupart des espèces et races responsables de ces productions, des traitements photopériodiques spécifiques dérivés, pour une grande part, des connaissances cumulées sur les mécanismes physiologiques impliqués dans le contrôle de la fonction de reproduction, ont été progressivement proposés pour atténuer et/ou supprimer les problèmes liés à la saisonnalité de la reproduction. Chez les mammifères, de tels traitements sont une alternative intéressante à l'utilisation de traitements hormonaux « classiques », dans le contexte général d'une réduction de l'emploi d'hormones au sein de systèmes de production plus durables.

L'existence de bases génétiques fortes pour le contrôle de l'activité saisonnière de reproduction des animaux d'élevage pourrait être explorée plus avant, ceci afin de proposer des critères de sélection et/ou des marqueurs génétiques accessibles aux éleveurs et à leurs organisations qui souhaiteraient réduire l'incidence des effets saisonniers de la reproduction dans leurs troupeaux et sélectionner des caractères de production qui permettent une bonne adaptation à de nouveaux systèmes d'élevage.

BIBLIOGRAPHIE

- Auchtung, T.L., Rius, A.G., Kendall, P.E., McFadden, T.B., Dahl, G.E. 2005. Effect of photoperiod during the dry period on prolactin, prolactin receptor, and milk production in dairy cows. *Journal of Dairy Science* 88, 121–127.
- Auchtung, T.L., Salak-Johnson, J.L., Morin, D.E., Mallard, C.C., Dahl, G.E. 2004. Effect of photoperiod during the dry period on cellular immune function of dairy cows. *Journal of Dairy Science* 87, 3683–3689.
- Aupinel, P. & Bonnet, J.C. 1996 Influence de la photopériode sur l'activité saisonnière de l'escargot Petit-gris (*Helix aspersa* Müller). Effet spécifique sur la croissance et la reproduction. *Productions Animales* 9, 79–83.
- Balasse, M., Smith, A.B., Ambrose, S.H., Leigh, S.R. 2003 Determining sheep birth seasonality by analysis of tooth enamel oxygen isotope ratios: The Late Stone Age site of Kasteelberg (South Africa). *Journal of Archaeological Science* 30, 205–215.
- Bocquier, F., Kann, G., Thériez M. 1990. Relationships between secretory patterns of growth hormone, prolactin and body reserves and milk yield in dairy ewes under different photoperiod and feeding conditions. *Animal Production* 51, 115–125.
- Bocquier, F., Ligios, S., Molle, G., Casu, S. 1997. Effets de la photopériode sur la production, la composition du lait et sur les consommations volontaires chez la brebis laitière. *Annales de Zootechnie* 46, 427–438.
- Bonnet, E., Fostier, A., Bobe, J. 2007. Characterization of rainbow trout egg quality: a case study using four different breeding protocols, with emphasis on the incidence of embryonic malformations. *Theriogenology* 67, 786–794.
- Brillard, J.P. 2003. Practical aspects of fertility in poultry. *World's Poultry Science Journal* 59, 441–446.
- Bromage, N., Porter, M., Randall, C. 2001 The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture* 197, 63–98.
- Chemineau, P., Malpoux, B., Pelletier, J., Leboeuf, B., Delgadillo, J.A., Deletang, F., Pobel, T., Brice, G. 1996. Emploi des implants de mélatonine et des traitements photopériodiques pour maîtriser la reproduction saisonnière chez les ovins et les caprins. *Productions Animales* 9, 45–60.
- Chemineau, P., Malpoux, B., Brillard, J.P., Fostier, A. 2007. Seasonality of reproduction and production in farm fishes, birds and mammals. *Animal* 1, 419–423.
- Chemineau, P., Malpoux, B., Brillard, J.P., Fostier, A. 2009. Saisonnalité de la reproduction et de la production chez les poissons, oiseaux et mammifères d'élevage. *Inra Productions Animales* 22 (2), 77–90.
- Chilliard, Y., Delavaud, C., Bonnet, M. 2005. Leptin expression in ruminants: nutritional and physiological regulations in relation with energy metabolism. *Domestic Animal Endocrinology* 29, 3–22.
- Coulon, J.B., Chilliard, Y., Rémond, B. 1991. Effets du stade physiologique et de la saison sur la composition chimique du lait de vache et des caractéristiques technologiques. *Productions Animales* 4, 219–228.
- Dahl, G.E. & Petitclerc, D. 2003. Management of photoperiod in the dairy herd for improved production and health. *Journal of Animal Science*. 81, Suppl. 3, 11–17.
- De Reviers, M. 1996. Photopériodisme, développement testiculaire et production de spermatozoïdes chez les oiseaux domestiques. *Productions Animales* 9, 35–44.
- Delgadillo, J.A., Leboeuf, B., Chemineau, P. 1993. Maintenance of sperm production in bucks during a third year of short photoperiodic cycles. *Reproduction Nutrition Development* 33, 609–617.
- Delgadillo, J.A., Fitz-Rodriguez, G., Duarte, G., Veliz, F.G., Carrillo, E., Flores, J.A., Vielma, J., Hernandez, H., Malpoux, B. 2004. Management of photoperiod to control caprine reproduction in the subtropics. *Reproduction Fertility Development* 16, 471–478.
- Delgadillo, J.A., Flores, J.A., Veliz, F.G., Hernandez, H.F., Duarte, G., Vielma, J., Poindron, P., Chemineau, P., Malpoux, B. 2002. Induction of sexual activity in lactating anovulatory female goats using male goats treated only with artificially long days. *Journal of Animal Science* 80, 2780–2786.
- Delouis, C. & Mirman, B. 1984. Influence de la durée quotidienne d'éclairage sur la production laitière de la chèvre. In *Compte-rendu des 9^e Journées de la Recherche Ovine et Caprine*, pp. 352–360. ITOVIC-SPEOC, Paris.
- Faulconnier, Y., Bonnet, M., Bocquier, F., Leroux, C., Chilliard, Y. 2001. Effects of photoperiod and feeding level on adipose tissue and muscle lipoprotein lipase activity and mRNA level in dry non-pregnant sheep. *British Journal of Nutrition* 85, 299–306.
- Guillaume, D. 1996. Action de la photopériode sur la reproduction des équidés. *Productions Animales* 9, 61–69.
- Lewis, P.D. & Perry, G.C. 1995. Effects of lighting on reproduction in poultry. In *Poultry Production*, C) *Production System approach*, World Animal Science Neimann-Sorensen and Tribe Eds; 16, 359–385.
- Maisse, G. & Breton, B. 1983. Production estivale d'œufs de truite par le contrôle photopériodique de la date de ponte. *La Pisciculture Française* 71, 25–30.
- Maisse, G. & Breton, B. 1996. Contrôle photopériodique de la reproduction chez les salmonidés. *Productions Animales* 9, 71–77.
- Malpoux, B. 2006 Seasonal regulation of reproduction in mammals. In *Knobil and Neill's Physiology of Reproduction*, (Ed. J. D. Neil), 3rd edition, pp. 2231–2281. Elsevier, Amsterdam.
- Malpoux, B., Maurice-Mandon, F., Daveau, A., Chemineau, P. 1995. Utilisation de la lumière et de la mélatonine pour la maîtrise de la reproduction des ovins et des caprins. *Rencontres Recherches Ruminants Paris* 13–14 déc. 2, 379–386.
- Malpoux, B., Viguie, C., Thiery, J.C., Chemineau, P. 1996. Contrôle photopériodique de la reproduction. *Productions Animales* 9, 9–23.
- Noirault, J., Brillard, J.P., Bakst, M. 2006. Effect of various photoperiods on testicular weight, weekly sperm output and plasma levels of LH and testosterone over the reproductive season in male turkeys. *Theriogenology* 66, 851–859.
- Ortavant, R., Pelletier, J., Ravault, J.P., Thimonier, J., Volland, P. 1985. Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. *Oxford Reviews of Reproductive Biology* 7, 305–345.
- Peters, R.R., Chapin, L.T., Emery, R.S., Tucker, H.A. 1981. Milk yield, feed intake, prolactin, growth hormone, and glucocorticoid response of cow to supplemented light. *Journal of Dairy Science* 64, 1671–1678.
- Rius, A.G. & Dahl, G.E. 2006. Exposure to long-day photoperiod prepubertally may increase milk yield in first-lactation cows. *Journal of Dairy Science* 89, 2080–2083.
- Sauveur, B. 1988. *Reproduction des volailles et production d'œufs*. INRA Editions, Paris 450pp.
- Sauveur, B. 1996. Photopériodisme et reproduction des oiseaux domestiques femelles. *Productions Animales* 9, 25–34.
- Stanisiewski, E.P., Mellenberge, R.W., Anderson C.R., Tucker, H.A. 1985. Effect of photoperiod on milk yield and milk fat in commercial dairy herds. *Journal of Dairy Science* 68, 1134–1140.