

Importance de l'étude du comportement sexuel dans le contexte actuel

Les consommateurs veulent de plus en plus, des produits d'origine animale qui soient de qualité, respectueux de l'environnement, pas chers et produits dans des conditions qui permettent aux animaux de ne pas souffrir et que leur bien être soit assuré. 75% des réponses à une consultation de la Commission Européenne réalisée en 2005 par Internet expriment le souhait que des mesures soient prises pour mieux protéger les animaux (Veissier et al., 2007). Dans une enquête conduite sur un échantillon représentatif de la population française il a été montré que 80% des personnes considéraient que les conditions modernes d'élevage pouvaient conduire à des altérations du bien-être des animaux (Le Neindre, 2003). Les éleveurs sont donc confrontés à une réalité où ils sont obligés de produire plus, en moins de temps, de façon moins chère et de prendre en considération le bien-être animal.

Ma question est : comment établir quelles sont les conditions idéales pour répondre aux besoins de bien-être des animaux d'élevage? Quelles sont les données scientifiques qui peuvent permettre de répondre cette question? Quels paramètres permettront de répondre les inquiétudes du marché?

De façon générale le Farm Animal Welfare Council (1992) définit 5 conditions qui doivent être respectées pour atteindre le bien-être animal :

- ne pas souffrir de faim et de soif;
- ne pas souffrir de contrainte physique;
- être indemnes de douleurs, de blessures et de maladies;
- avoir la liberté d'exprimer des comportements normaux;
- être protégé de la peur et de la détresse ;

Dans ces cinq conditions, la quatrième rappelle que les animaux doivent avoir la liberté d'exprimer des comportements normaux. Ils doivent avoir, notamment, la possibilité d'exprimer de façon normale leur comportement reproducteur. Pour respecter cette condition, il faut d'abord connaître l'expression normale du comportement sexuel de l'animal et ensuite

connaître les conditions que l'animal exige pour exprimer son comportement dans le respect de son bien-être.

Il semble donc important de connaître de manière précise le rôle des différents facteurs qui peuvent affecter l'expression du comportement sexuel et pour cela de mener des études éthologiques et des études sur les mécanismes impliqués dans l'expression du comportement sexuel.

Description

Le comportement sexuel est fondamental dans le processus de la multiplication et perpétuation des espèces dites sexuées. Un comportement anormal, comme par exemple l'incapacité de pénétrer une femelle, l'inactivité sexuelle traduite par le manque de réaction sexuelle vis-à-vis d'un partenaire sexuel, une faible libido qui est révélée par un intérêt diminué pour le partenaire sexuel ou une préférence exclusive pour un partenaire du même sexe, peut compromettre la reproduction et par conséquent la survie de l'espèce. Le succès de la reproduction dépend donc de la réalisation de l'acte sexuel qui dépend de la volonté des deux partenaires de s'accoupler et de la réalisation correcte des actes mécaniques (postures) de la part du mâle et aussi de la femelle.

Le comportement sexuel mâle, des mammifères et des oiseaux, se caractérise par une séquence d'actes moteurs qui peuvent être repartis en différentes phases. Ces actes moteurs commencent déjà à s'exprimer depuis l'âge infantile étant présents dans des « jeux » entre des partenaires du même sexe ou de sexe opposé. A la puberté ces comportements se manifestent non plus comme des « jeux infantiles » mais comme un comportement reproducteur induit chez les mâles en réponse aux stimuli sexuels émis par le partenaire sexuel.

Chez le bélier espèce considérée comme un excellent modèle pour les recherches comportementales et sur laquelle nous avons réalisé nos observations, l'étude descriptive du comportement sexuel a débuté dans les années 60 par Hafez, Hulet et Banks. Ces auteurs ont fait une description et une quantification des actes moteurs réalisés pendant la parade sexuelle et l'accouplement (Banks, 1964; Hulet et al., 1962a; Hulet et al., 1962b). Ces travaux ont été suivi d'autres qui ont aussi décrits la séquence de comportement sexuel des ovins, mais se sont particulièrement intéressés aux facteurs qui affectent la satiété sexuelle (Bermant et al., 1969; Hafez et al., 1969; Land, 1970; Pepelko et Clegg, 1965). Dans les années 80 le thème

prédominant de ces études était l'influence du comportement d'accouplement sur la reproduction du troupeau. Les travaux de Rouger (Rouger, 1974) et Orgeur (Orgeur, 1982) sont les premiers et les seuls qui décrivent la séquence du comportement sexuel chez les béliers de la race Île-de-France, race objet de nos études. Par contre, ces deux travaux n'analysent le comportement des béliers que vis-à-vis des femelles.

Les phases

Le comportement sexuel mâle est formé chez les mammifères de 3 phases (Balthazart et Fabre-Nys, 2001; Beach, 1956; Orgeur, 1982; Soulairac, 1957): la première appelée d'attraction des partenaires, la deuxième dite appétitive ou motivationnelle et la troisième connue comme consommatoire. Chez le bélier, la phase *d'attraction des partenaires sexuels* est celle pendant laquelle le mâle cherche la femelle et se dirige vers elle. La phase *appétitive ou motivationnelle* est celle pendant laquelle le mâle poursuit la femelle, la flaire et la courtise. Généralement, le premier comportement manifesté par le mâle, dans cette phase, est le flairage de la région ano-génitale de la femelle. Plusieurs flairages sont effectués dans un temps court (quelques secondes) par exemple chez les béliers, boucs, singe rhésus expérimenté ou rats. Mais, cette phase peut durer plusieurs minutes ou même des heures comme par exemple chez les chacals, les éléphants et les dauphins (voir revue Sachs et Meisel, 1988). Des sons peuvent être émis comme chez les rats, les boucs et les béliers. Faisant partie de la phase appétitive, il y a chez des petits ruminants (boucs et béliers par exemple) un comportement typique appelé approche latérale qui est exprimé en général après les flairages. Il se caractérise comme une séquence de mouvements par lesquels le mâle se met à côté de la femelle, il tourne la tête vers elle, souvent en produisant une émission sonore brève et de basse fréquence et fait un mouvement de la patte antérieure en extension vers la partenaire. Cette phase est une phase stimulatrice générant en chacun des partenaires des stimuli appropriés pour poursuivre à l'étape suivante. L'absence de cette phase peut empêcher la copulation à cause d'une stimulation inadéquate. La femelle étant réceptive, le mâle passe à l'étape suivante qui est appelé phase *consommatoire de copulation*, et pendant laquelle aura lieu la monte suivie de l'intromission et de l'éjaculation. Il existe une grande variabilité de ces actes parmi les animaux : chez la plupart des mammifères et chez les oiseaux le mâle monte la femelle par derrière, la femelle se trouvant debout et immobile en position réceptive. Néanmoins, chez les grands singes la femelle pourra être couchée sur son dos. La durée de

l'intromission peut varier de quelques fractions de secondes à plusieurs minutes. Chez les ongulés elle a lieu en un unique et bref contact. Chez les canidés l'intromission est aussi unique mais très longue. Chez la plupart des rongeurs elle se caractérise par une série des très brèves intromissions. Les primates présentent une série des poussées pendant l'intromission. L'éjaculation peut se faire juste après la pénétration comme chez les ongulés ou demander beaucoup de temps comme chez les canidés. Une quatrième phase dite *post-copulatoire* a été décrite par certains (Rosenzweig et Leiman, 1991; Rouger, 1974; Sachs et Meisel, 1988). Elle peut inclure différentes activités selon les espèces, mais est en général caractérisée par un moment de repos où le mâle restera dans l'inactivité pendant un temps qui est très variable entre les espèces (30 secondes chez les hamsters Syriens ; quelques minutes chez les ongulés ; 5 à 10 minutes chez les rats de la Norvège et mêmes des heures et jours chez d'autres espèces) et même entre les individus d'une même espèce. Cette période peut être divisée en deux phases : période absolument réfractaire (PRA) où le mâle est insensible aux stimuli sexuels et période relativement réfractaire (PRR) (Voir revue Sachs et Meisel, 1988). Après cette période, la plupart des mâles retourneront à l'activité sexuelle suivant la même séquence d'événements jusqu'à la période réfractaire qui sera plus longue, après chaque éjaculation. Chez quelques mammifères (rongeurs, ongulés par exemple) l'introduction d'une nouvelle femelle diminue ou même fait disparaître la période réfractaire. C'est l'effet Coolidge, particulièrement marqué chez les béliers.

Aujourd'hui, le plus souvent, les études portent seulement sur la phase appétitive et la phase consommatoire (Agmo, 1999; Everitt, 1990; Fabre-Nys, 2000; Pfaus et Phillips, 1991; Yeh et al., 2009).

Beach (Beach, 1956) était le premier à faire la distinction entre les comportements dits motivationnels et consommatoires en nommant les premiers « sexual arousal mechanism » (SAM), et ceux liés à l'exécution des actes de copulation « intromission and ejaculatory mechanism » (IEM). Le SAM, d'après Agmo (Agmo, 1999) devient, dans les années suivantes, l'équivalent de la motivation sexuelle ou libido. Malgré les différentes définitions données au terme libido et aussi les différentes façons de la mesurer, il existe un consensus sur le fait que libido se réfère aux aspects motivationnels du comportement sexuel d'un mâle, tandis que la performance se réfère aux éléments compris dans les actes de consommation.

Pour Sachs et Meisel (Sachs et Meisel, 1988) la distinction entre libido et puissance reflète celle plus large entre la motivation et la performance, ou, dans la terminologie classique de l'éthologie, entre les aspects comportementaux appétitifs et consommatoires.

Pour eux, il y a une distinction utile à faire entre la recherche de contacts sexuels (motivation sexuelle ou libido) et être capable d'accomplir l'acte de copulation (performance ou l'activité). Nous avons eu, donc, le soin de vérifier quels éléments du comportement sexuel d'un bélier pouvaient nous permettre de bien évaluer sa libido et performance. Ce qui nous a permis proposer une méthode pour évaluer libido et performance.

Préférence sexuelle

En ce qui concerne le choix d'un partenaire sexuel ou "préférence sexuelle" il est possible d'identifier trois phénotypes différents: mâle attiré par des femelles, mâle attiré par des mâles, mâle attiré à la fois par les mâles et les femelles. Dans toutes les espèces de mammifères étudiées la grande majorité des mâles (74 % ou plus) ont une préférence pour un partenaire du sexe opposé, cette préférence peut être exclusive (hétérosexuel) ou pas (bisexuel). Les mâles ayant une préférence exclusive pour les mâles sont appelés homosexuels ou mâles attirés vers mâle et représentent entre 2 à 10% des individus (selon l'espèce). Il existe également des mâles qui ne manifestent pas de préférence sexuelle et n'exprime aucun comportement dit sexuel vis-à-vis de femelles ou des mâles, ce sont les inactifs ou "asexuel" (peut représenter plus de 12% des individus).

L'homosexualité et l'inactivité sexuelle apporte chez les animaux domestiques l'incapacité de se reproduire et constitue un problème important pour les éleveurs. D'après Roselli et Stormshak (2009) 19,9% à 28% des beliers seraient concernés.

Les mesures et méthodes d'évaluation

Il existe plusieurs façons de mesurer le comportement sexuel d'un mâle vis-à-vis des femelles. Néanmoins, aucune de ces méthodes ne fait l'objet d'un consensus et est utilisée par tous et de la même manière.

L'objectif principal des méthodes utilisées est de mesurer la libido et la performance du mâle et ainsi de pouvoir en élevage sélectionner les mâles selon leur libido et leur performance. Ces méthodes chez les ongulés sont connues depuis le début des années 70 et sont basées sur la quantification des actes moteurs et/ou le temps d'exécution de ces actes.

Dans l'évaluation des comportements pré-copulatoires la mesure la plus habituelle est la latence jusqu'à la monte, néanmoins la latence jusqu'à la première réaction sexuelle et la

latence jusqu'à la première approche latérale sont aussi utilisées chez les béliers et les boucs. Toutes ces mesures sont basées sur le temps que l'animal a passé dès le moment où il a été mis en présence de la femelle jusqu'à la réalisation de l'acte sexuel. Ces mesures sont normalement considérées comme les plus expressives de la motivation ou libido de l'animal.

D'autres mesures sont aussi beaucoup utilisées et celles reposent sur la quantification des actes moteurs (flairages, approches latérales, montes, éjaculations...) dans un temps déterminé. Le nombre des montes et d'éjaculations sont plus fréquemment pris comme des mesures de la performance de l'animal. Cependant, le nombre de montes n'est pas toujours une mesure fiable de la performance d'un mâle, car si dans un temps déterminé un mâle a réalisé 10 montes pour arriver à 2 éjaculations et un autre seulement 3 pour la même quantité d'éjaculations, le premier n'était pas plus performant que le deuxième. En effet, ce qu'on peut affirmer est que le deuxième avait plus de dextérité ou était plus habile pour pénétrer. Ainsi, pour ne pas commettre des erreurs d'évaluation il faut que la mesure de l'acte sexuel tienne compte de plusieurs facteurs à la fois et qu'elle se fasse dans le contexte le plus proche de celui dans lequel le mâle doit être employé (Claude Fabre-Nys, 2000). Plusieurs facteurs peuvent influencer ces mesures : la saison, l'espèce et la race des partenaires sexuels, la condition de (s) femelle (s) stimuli (s) et des mâles à tester (l'âge, taille, expérience...) les conditions dans lesquelles les tests sont réalisés (moment de la journée, endroit de réalisation des tests...), le temps de réalisation des tests, les modalités des tests... et ainsi ces facteurs doivent être pris en considération et bien examinés avant de décider quels mesures et comment elles seront prises pour bien évaluer le comportement sexuel mâle.

Malgré la quantité et la diversité des méthodes connues à l'époque actuelle, la distinction entre libido et performance n'est pas fréquente dans la littérature. De plus les critères actuels pour l'indentification des mâles attirés par les mâles sont basés surtout sur les événements consommatoires et ne considèrent pas les éléments compris dans la phase motivationnelle.

Facteurs qui peuvent influencer le comportement sexuel

Le comportement sexuel mâle peut être influencé par plusieurs facteurs qui peuvent être rassemblés en deux groupes : *facteurs externes* et *facteurs internes*. Parmi les facteurs *externes*, les plus connus sont ceux concernant *l'environnement physique* - saison-

photopériode, température ambiante, stress, nutrition ou disponibilité des aliments et ceux concernant *l'environnement social* pendant le développement ou pendant l'âge adulte, y compris l'expérience. Parmi les *facteurs internes* on trouve : l'âge, le génotype, le contrôle hormonal et nerveux (Figure 1). Ces facteurs peuvent agir ensemble ou individuellement, former une multitude de combinaisons d'importantes variations de la performance reproductive d'un troupeau (Fowler, 1984).

Je vais faire une revue bibliographique de chacun de ces facteurs, en m'intéressant particulièrement à l'âge et à la photopériode car ce sont deux facteurs que nous avons étudié dans nos expérimentations (Chapitre 2).

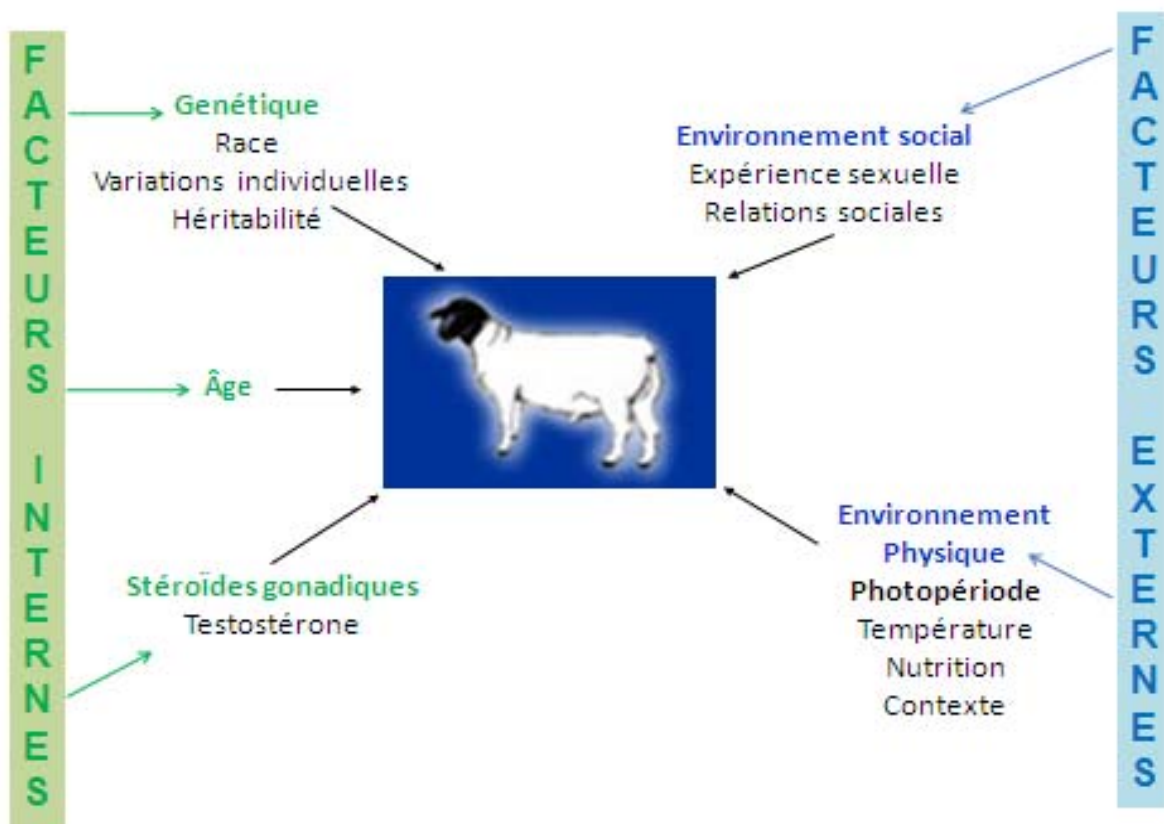


Figure 1. Facteurs qui peuvent influencer la variabilité de l'intensité de l'expression du comportement sexuel et du choix du partenaire sexuel chez le mâle.

Race

L'influence de la race sur le comportement sexuel des mâles a été bien étudiée chez les taureaux, les béliers et les boucs. Néanmoins des nombreux travaux montrent une différence de niveau d'activité sexuelle entre races ou lignées dans la plupart des espèces.

Chenoweth (1981) dans sa revue cite plusieurs références qui mentionnent des différences de comportement sexuel entre les taureaux des races productrices de viande et productrices de lait et entre races européennes et races américaines. Une différence liée à la compétence zootechnique a été remarquée, aussi, chez les boucs par Santos, F. C. B. dos et al. (2005) qui ont observé une libido supérieure chez les boucs des races laitières comparés aux boucs producteurs de viande.

Des variations de la performance et de la libido peuvent être trouvés selon la race : chez les béliers il a été constaté que les reproducteurs de la race Southdown ont copulé plus que ces de la race Romney Marsh (Lambourne, 1956, cité par Chenoweth, 1981) ; les béliers Finnish Landrace ont une libido supérieure à celle présentée par ces de la race Blackface (Land, 1970). Simitzis et al. (2006) ont observé que les béliers Chios ont montré plus d'intérêt pour les femelles que les béliers Karagouniki. Chez les boucs, Santos, F. C. B. (2003) a montré que les reproducteurs caprins de la race Anglo-Nubian et Boer avaient une libido supérieure à ceux de la race Pardo-Sertaneja et Moxotó.

Température ambiante

Dans toutes les espèces il existe une zone de confort thermique qui varie selon l'espèce, la race, la lignée et l'individu. Les températures en dehors de la zone de confort ont des conséquences physiologiques qui peuvent affecter la reproduction et aussi le comportement sexuel.

Dans sa revue Fowler (1984) cite que plusieurs auteurs ont noté une réduction de l'activité copulatoire chez les béliers vers midi et il suggère que cette diminution peut être liée aux températures qui sont plus hautes. Lindsay et Ellsmore (1968) cité par Chenoweth (1981) ont montré que les béliers de la race Border Leicester étaient moins actifs en été que les béliers de races Dorset Horn et Border Leicester. Lindsay (1969) a observé que les béliers Dorset Horn et Border Leicester exposés à une température ambiante de 43° C montraient une diminution de l'activité copulatoire tandis que ceux de la race Merinos ne paraissaient pas être affectés. Chez les caprins, Santos (2003) a montré que les boucs qui ont une meilleure capacité à supporter des hautes températures présentaient une libido supérieure

à ceux qui étaient moins résistants. Chez les humains, Follet (Follet, 1984) rapporte une diminution de l'activité sexuelle chez les hommes d'une bonne partie de l'Asie pendant les saisons chaudes et humides.

Les mécanismes impliqués dans la relation entre température ambiante et comportement sexuel ne sont pas très bien connus. Néanmoins, l'influence de la température sur la production spermatique a été montrée sur plusieurs espèces (Follett, 1984) avec perturbation de la spermatogénèse et la spermiogénèse (Colas, 1981 cité par Feliciano-Silva, 1986). On peut penser qu'il en est de même pour la production de la testostérone.

Nutrition ou disponibilité des aliments

Les données qui montrent l'influence du niveau de nutrition sur le comportement sexuel (performance et/libido) ne sont pas tous concordantes, néanmoins il semble être accepté que les animaux sous-nourris présentent des niveaux de reproduction inférieurs à des animaux correctement nourris. La sous-nutrition peut entraîner des effets sur les taux circulants des hormones : selon Lahlou-Kassi et al. (1989) les carences nutritionnelles provoquent une diminution du niveau circulant de la testostérone et de la LH, chez le taureau et le bélier. Gauthier et al. (1984) cité par Lahlou-Kassi et al. (1989) proposent l'hypothèse que la sous-alimentation agit en augmentant la rétroaction négative des stéroïdes au niveau hypothalamo-hypophysaire et/ou directement au niveau du système nerveux central. Chez le singe rhésus mâle adulte, une diète d'une journée freine significativement la sécrétion pulsatile de LH et testostérone du fait d'une réduction de la sécrétion de la GNRH et les quantités de LH puis de testostérone sécrétées sont proportionnelles à la quantité de calories ingérées (Monget et al., 2001). D'après ces auteurs un phénomène semblable pourrait exister chez l'homme.

L'effet de la sous-nutrition sur la vie reproductive des animaux est bien connu dans des régions soumises à des sécheresses régulières comme c'est le cas des régions semi-aride (ex., région semi-aride du nord-est brésilien). Les animaux laissés sans supplémentation alimentaire humaine présentent une saisonnalité de la reproduction liée à la disponibilité en aliment. Le poids corporel est un facteur décisif pour le déclenchement de la puberté dans plusieurs espèces. Par exemple, chez les veaux mal nourris il a été trouvé un retard de la maturité sexuelle (voir revues de Chenoweth, 1981 et Dunn et Moss, 1992).

Quant à l'influence de la nutrition sur la libido, les données sont contradictoires. Selon James (James, J. P., 1950) des taureaux jumeaux identiques qui ont été élevés dans deux régimes alimentaires l'un riche, l'autre pauvre n'ont pas présenté de différence de libido. Néanmoins Wierzbowski (1978) en réalisant des tests similaires avec des taureaux jumeaux a constaté que les taureaux sous-alimentés ont présenté une libido supérieure que leurs frères. Les auteurs affirment que cette différence était provoquée par la différence de poids, les taureaux sous-alimentés étant 235 Kg moins lourds ce qui rendait plus faciles les efforts nécessaires à l'accouplement. Une étude ne trouve aucune corrélation entre le gain quotidien de poids et la performance sexuelle de jeunes taureaux (Zoder, H. F., 1969) alors qu'une autre trouve une relation négative significative entre le gain de poids (journalier et final) et la capacité de service des jeunes taureaux (Ologun, A. G., 1978) ; aucune relation n'existe cependant avec la libido.

Si la sous-nutrition peut avoir des effets nocifs sur la vie reproductive, le surpoids est aussi cité comme source de difficultés de se reproduire (Belloc et al., 2011 ; Pasquali R., 2006). Chez les mâles, une croissance rapide des niveaux d'alimentation peut provoquer une baisse de la libido (Wodzicka-Tomaszewska et al., 1981, Morrow et al., 1981). Une étude réalisée en Floride a montré que des taureaux nourris avec des concentrés présentent une libido fortement réduite par rapport aux taureaux qui ont été nourris avec du fourrage.

En outre effet de la nutrition sur le comportement sexuel, qui est souvent cité, est l'action des substances dites aphrodisiaques. Une multitude d'herbes, aliments sont considérés aphrodisiaques surtout chez les hommes (voir revue de Melnyk et Marcone (2011). Par exemple, l'administration de 100 et 300 mg/Kg du poids corporel de l'ambrein, chez les rats, a augmenté le nombre d'érections en absence des femelles et aussi a augmenté le nombre d'intromissions et des flairages anogénitales à la présence des femelles (Taha, Islam, et Ageel, 1995).

Enfin, beaucoup de questions persistent pour bien comprendre les mécanismes impliqués dans l'action des aliments et le niveau de nutrition sur le comportement sexuel des animaux. La maîtrise de la reproduction à partir de la nutrition pourrait aider au développement de systèmes d'élevage plus performants, rentables et en accord avec les exigences du marché.

Le stress/tempérament

L'effet du tempérament ou de la capacité de l'animal à réagir au stress sont plus étudiés chez les femelles que chez les mâles. L'émotivité de l'animal ou sa façon de réagir devant la réalité ambiante peut avoir des effets sur son comportement sexuel. Il semble que les brebis plus calmes présentent des performances reproductives supérieures aux brebis nerveuses. Gelez et al. (2003) ont montré que les brebis calmes comparés aux brebis nerveuses, sont plus proceptives et tendent à être plus réceptives. De ce fait, il paraît important vérifier le lien entre jeune âge/tempérament et le comportement sexuel.

L'influence de l'environnement social pendant le développement et l'âge adulte

L'environnement social dans le jeune âge peut influencer le comportement sexuel dans l'âge adulte notamment le choix du partenaire sexuel. Trois études illustrent cet effet. Si des agneaux sont élevés dès la naissance par des chèvres ou des chevreaux par des brebis, à la puberté les mâles préféreront des partenaires sexuels semblables à l'espèce qui les a élevés (Kendrick et al., 1998), même si après le sevrage ils ont été élevés avec des congénères de la même espèce (Kendrick et al., 2001). L'exposition précoce de jeunes béliers (à l'âge de 8-10 mois) à des brebis rend ces béliers sexuellement plus actifs à l'âge de deux ans que des mâles élevés seulement avec d'autres mâles (Price et al., 1994). Un effet semblable a été trouvé par Kridli et Said (1999) et (Stellflug et Lewis, 2007). Les agneaux élevés seulement avec d'autres agneaux auront un taux de préférence pour un partenaire mâle beaucoup plus élevé que les agneaux élevés dans un groupe mixte (Katz et al., 1988; Zenchak et al., 1981). Il en est de même chez les chevreaux (Price et Smith, 1984). Chez l'homme, d'après Balthazart (2010) les expériences sexuelles précoces n'ont pas d'effet sur l'homosexualité à l'âge adulte. Il cite pour justifier sa conviction les données de Diamond, (1993): certaines cultures en Nouvelle-Guinée favorisent les relations homosexuelles des adolescents, par contre à l'âge adulte le pourcentage des hommes qui conservent une orientation homosexuelle n'est en rien supérieur à la moyenne observée dans d'autres sociétés qui proscrivent l'homosexualité juvénile. Chez le macaque, le rat et le chien la privation d'informations acquises lors du développement peut affecter la réalisation des conduites sexuelles chez l'adulte, de telle façon que même excité le mâle est incapable de copuler, cet effet n'est pas trouvé chez les ruminants (Balthazart et Fabre-Nys 2001).

À l'âge adulte l'environnement social peut aussi influencer l'activité sexuelle des mâles, par exemple le fait de changer la femelle stimuli provoque chez le bélier une reprise d'activité plus rapide après éjaculation et une augmentation du nombre d'éjaculations. Il en est de même pour les taureaux et les porcs (voir la revue de Wodzicka-Tomaszewska et al., 1981). Des boucs qui ont eu la possibilité d'observer d'autres mâles en situation sexuelle avec des femelles, avant leur exposition à une femelle, ont présenté une fréquence d'éjaculation plus élevée que des mâles qui n'ont pas eu l'opportunité de voir les autres mâles s'accoupler (Price et al., 1984). Cet effet a été aussi observé chez le taureau, le cheval et le porc mais pas chez le bélier (voir Price et al. 1998 et Price, 1985) . D'autres effets peuvent aussi avoir une influence positive sur la performance et libido des mâles : l'augmentation du nombre de femelles disponibles pour l'accouplement et l'addition d'un ou plusieurs autres mâles provoque un effet accélérateur du comportement sexuel chez le mâle, mais l'effet peut être inverse si on met un mâle subordonné avec un dominant.

Saison - photopériode

L'influence de la saison et de la photopériode sur la vie reproductive des animaux est connue depuis longtemps. Le développement de techniques de maîtrise de la reproduction à partir de la manipulation de la lumière, en exposant les animaux à des cycles courts et longs de lumière est plus récent. Dans la partie 2 de ma thèse j'ai eu l'occasion de vérifier l'influence de plusieurs traitements photopériodiques sur le comportement sexuel du bélier. Ainsi, il me semble important de décrire dans cette introduction l'influence de la photopériode sur le comportement sexuel des animaux, en commençant par la caractérisation de saisonnalité, puis en expliquant les connaissances actuelles sur le mécanisme d'action de la photopériode et en finissant pour montrer les traitements photopériodiques utilisés actuellement et leurs conséquences sur l'activité sexuelle mâle.

Saisonnalité du comportement sexuel

La saisonnalité de la reproduction est une stratégie qui permet de programmer l'activité de reproduction au meilleur moment de l'année, en fonction de la durée de gestation de l'espèce.

Les ovins élevés dans des zones tempérées présentent une reproduction saisonnière conditionnée par les variations de la durée du jour (Karsch et al., 1984, Boissin-Agasse et al.,

1981; Rosa et Bryant, 2003). La plupart des femelles des races ovines de l'Europe débutent leur saison de reproduction après le solstice d'été, en général à la fin de l'été ou au début de l'automne. Chez les femelles non gravides, l'activité ovarienne s'arrête après le solstice d'hiver, en générale à la fin de l'hiver ou au début du printemps, Hafez E. S. E. (1952) et Thimonier J. et al., (1984) cités par (Picard-Hagen et al., 1996). Ainsi, sa descendance va naître à la période la plus propice pour son développement, quand les conditions environnementales sont les plus favorables à la survie des jeunes. Les béliers présentent, eux aussi, des variations saisonnières de l'activité sexuelle qui se traduisent par des modifications du poids testiculaire, de la production spermatique et du comportement.

Mécanisme d'action de la photopériode

Le contrôle photopériodique de la reproduction est un système permettant qu'un rythme circannuel soit entraîné par un rythme circadien de sécrétion de mélatonine, qui agit via un rythme circoraire d'activité du système hypothalamo-hypophysaire (Picard-Hagen et al., 1996. Selon Picard-Hagen et al., (1996) : la lumière active les photorécepteurs rétiniens qui transmettent l'information via le noyau suprachiasmatique et paraventriculaire, entre autres, puis par le ganglion cervical supérieur jusqu'à la glande pinéale ; celle-ci traduit le message neuronal en un message endocrinien sous la forme d'un rythme circadien de sécrétion de mélatonine. Pour contrôler l'activité de reproduction chez le mouton, la mélatonine agit sur l'hypothalamus pré-mamillaire, au sein duquel elle se lie à des récepteurs spécifiques, puis stimule, environ 45 j après le début de l'imprégnation, l'activité pulsatile du couple GnRH-LH, lequel, à son tour, pilote l'activité gonadique, puis comportementale (Figure 2) (Malpaux, 2006).

Ce rythme de sécrétion détermine la capacité du système générateur de pulses de LH à répondre à la rétroaction négative de l'œstradiol. Les « jours longs » sont interprétés comme inhibiteurs, car ils s'accompagnent d'une sensibilité élevée du système nerveux à la rétroaction négative de l'œstradiol, induisant une inhibition de la fréquence des pulses de GnRH et de LH. Les « jours courts » sont interprétés comme stimulants, car la sensibilité du système nerveux à la rétroaction négative de l'œstradiol s'avère faible, et sont à l'origine d'une fréquence élevée de pulses de GnRH et de LH et donc de la reprise de l'activité sexuelle. Chez les mâles, c'est la sensibilité à la testostérone qui est responsable de la saisonnalité de la reproduction (Malpaux et al., 1996).

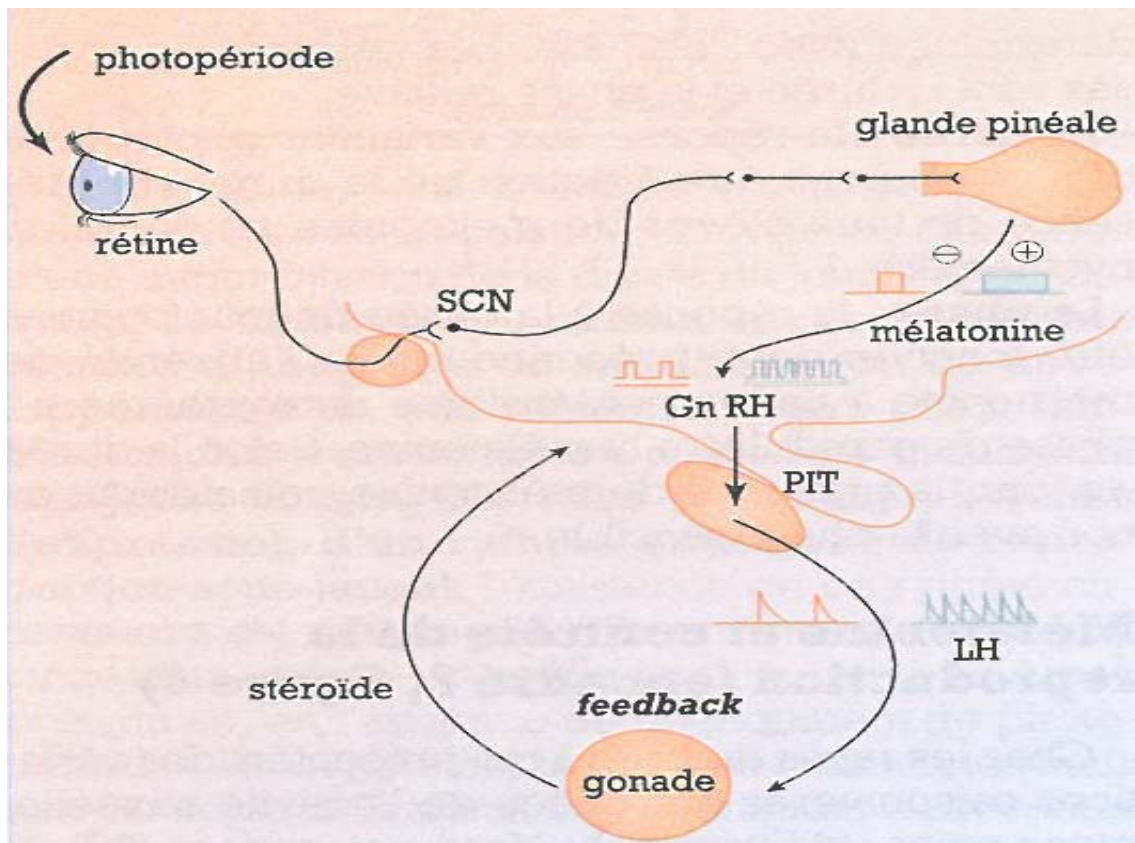


Figure 2. Schéma de l'action de la photopériode sur l'axe hypothalamo-hypophysaire-gonadale (D'après Karsch et al., 1986, cité par Picard-Hagen et al., 1996)

Les “jours longs” et “jours courts” entraînent des variations hormonales très importantes aussi bien chez les femelles que chez les mâles : les contenus hypophysaires de FSH et LH des brebis et des béliers soumis aux variations normales de la durée du jour, sont significativement plus faibles au printemps qu'à l'automne, en jours croissants qu'en jours décroissants (Pelletier et Ortavant, 1970; Thimonier, 1989). Le nombre de pulses de LH varie de trois par jour en hiver, à six à neuf pendant la saison sexuelle des béliers (Pelletier et al., 1982). Il a aussi été démontré que les taux plasmatiques de GnRH dans le sang hypothalamohypophysaire souffrent des effets de la photopériode.

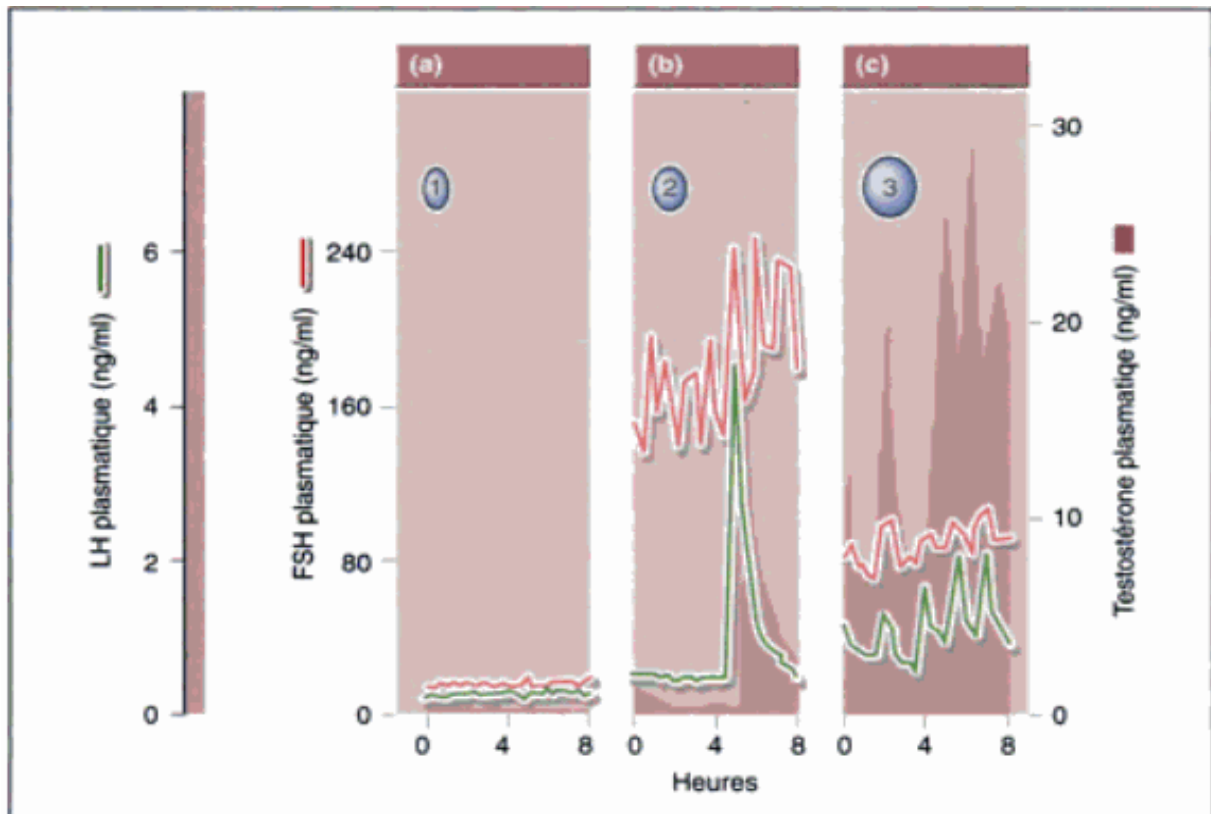


Figure 3. Le cycle sexuel saisonnier du bélier Soay. Les modifications des concentrations plasmatiques de la FSH (en rouge), de la LH (en vert) et de la testostérone (ombrée) sont rapportées pour trois périodes de l'année. Le volume testiculaire est représenté en bleu à chacune de ces périodes: (a) dans la saison non procréatrice, lorsque les testicules ont complètement régressé et que les taux hormonaux sont tous bas ; (b) vers le début de la saison de reproduction où les testicules ont repris du volume et où les concentrations de FSH sont très élevées ; (c) pendant la saison de l'accouplement, lorsque des taux de testostérone très élevés reflètent une fréquence accrue des décharges pulsatiles de LH. Source : Johnson et Everitt (2002).

Ces changements hormonaux entraînent des variations physiologiques et comportementales. Chez des béliers Soay, une race primitive du nord de l'Écosse, la taille des testicules, la FSH et la testostérone plasmatique ainsi que l'agressivité et le comportement sexuel, atteignent leur maximum entre août et novembre (Figure 3) (Lincoln, 1979). Chez les béliers Île-de-France, le poids testiculaire et la production spermatique varient de 200 grammes et 1 milliard par jours en mars, à plus de 300 grammes et 5 milliards par jour en septembre (Ortavant et al., 1985) ; Aguirre et ses collaborateurs (Aguirre et al., 2007), en travaillant avec des béliers Pelibuey, ont remarqué que le volume testiculaire, la circonférence scrotal, la production spermatique, le temps de réaction et les taux de testostérone, étaient plus

faible ($P < 0,05$) dans les « jours longs » que dans les « jours courts » chez les béliers dominants et subordonnés . Avdi et ses collaborateurs (Avdi et al., 2004), en étudiant les béliers grecs de la race Chios et Serres, ont pu vérifier que le volume testiculaire était à son maximum dans les mois de juillet et août ; et à son minimum de février à avril ($p < 0,01$) ; et le nombre de montes, le temps de réaction à la première monte et à la première éjaculation, ont souffert des variations saisonnières. Le maximum des montes a été observé en novembre pour la race Chios, de septembre à novembre pour la race Île-de-France observée par Rouger (Rouger, 1974), et d'août à octobre pour la race Préalpes. L'autre évidence de l'influence de la photopériode sur le comportement sexuel des béliers a été décrite par (Mickelsen et al., 1982), qui ont trouvé des indices de libido et de capacité de service supérieurs de septembre à novembre pour les races Suffok, Lincoln, Columbia et Polypay. De même, les races Vendean et Textel ont présenté une fréquence et un volume d'éjaculat plus élevés à l'automne qu'au printemps (Colas et al., 1986).

Traitements photopériodiques et leurs conséquences sur le comportement sexuel

Selon Picard-Hagen (Picard-Hagen et al., 1996) chez le mâle ovin, les traitements photopériodiques actuellement utilisés en ferme ou dans les centres producteurs de semence destinés à l'insémination artificielle permettent d'avancer la puberté et de maintenir une activité spermatogénique élevée à contre saison en réduisant les effets des variations saisonnières. Ces traitements s'appuient sur le fait que les « jours courts » sont stimulateurs et les « jours longs » inhibiteurs de l'activité sexuelle. Si les animaux sont exposés à une photopériode constante, ils deviennent réfractaires à la photopériode ambiante et les jours courts ne sont plus stimulateurs chez les ovins. Néanmoins, l'exposition à des jours longs pendant les mois de décembre et janvier permet aux animaux d'échapper à l'état réfractaire à la fin de l'hiver et de les rendre sensible aux jours courts. Ainsi, en soumettant des animaux à des photopériodes opposées, il est possible de contrôler la saisonnalité de la reproduction. De la mélatonine exogène peut être distribuée pour « mimer » les jours courts (Chemineau et al., 2009).

La figure 4, d'après Chemineau et al. (2009), résume les principaux types de protocoles utilisés dans les fermes ou dans les centres d'insémination artificielle. Dans les centres d'insémination artificielle équipés de bâtiments fermés étanches à la lumière, des régimes photopériodiques « accélérés » faisant alterner en permanence un mois de jours longs avec un mois de jours courts permettent le maintien d'une production de semence élevée des

boucs et béliers, sans variations saisonnière de qualité de semence. Ce traitement appliqué à des boucs permet une augmentation de 40% de doses de semence par an (Delgadillo et al., 1993). Selon Malpaux et collaborateurs (Malpaux et al., 1995) chez les béliers élevés en bergerie ouverte, un traitement JL-JC où ils sont soumis à 2-3 mois de jours longs (de décembre à février) suivi soit par un retour en photopériode naturelle, soit par un traitement avec des implants sous-cutanés de mélatonine pour mimer des jours courts, est suffisant pour stimuler la production spermatique en quantité et qualité suffisantes pendant 2-3 mois, mimant ainsi la saison sexuelle normale.

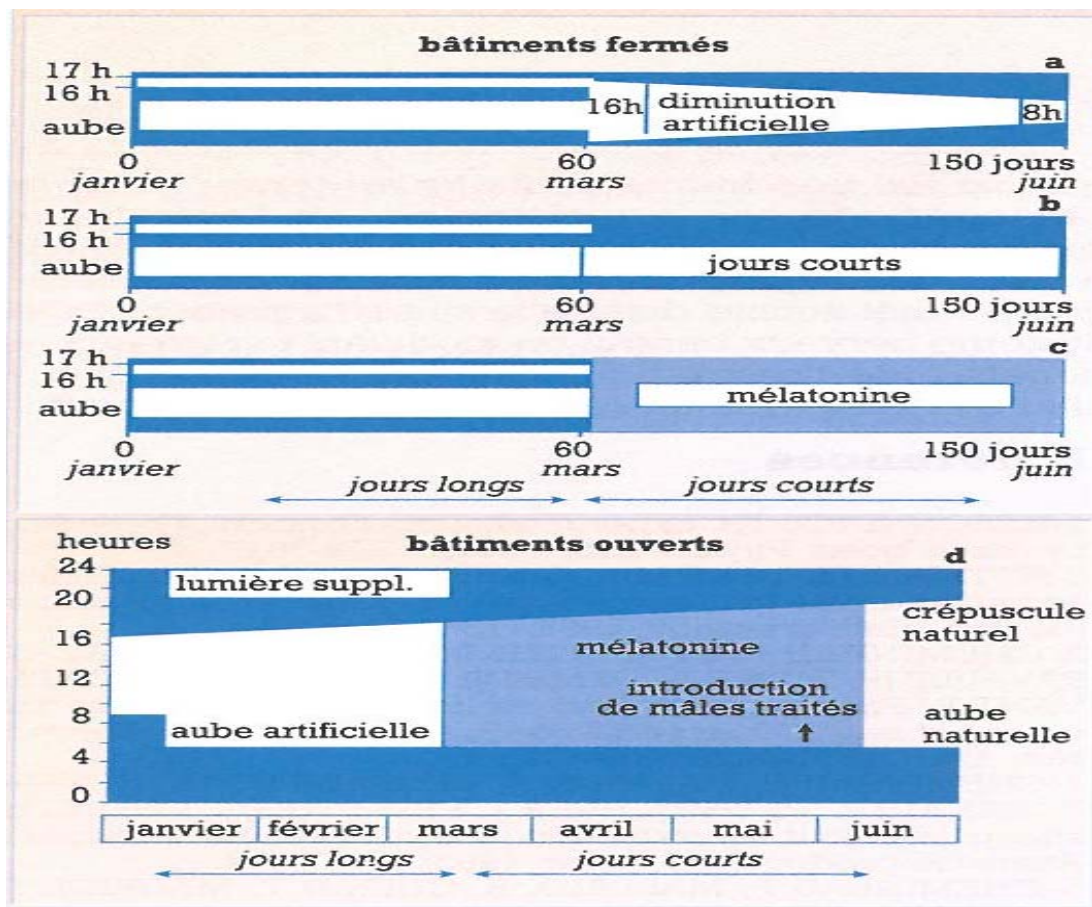


Figure 4. Traitements photopériodiques pour maîtriser l'activité sexuelle saisonnière des petits ruminants en bâtiments fermés ou ouverts, selon Chemineau et. Al. (2009).

Le stade actuel des recherches nous permet de vérifier que le contrôle par les techniques de « désaisonnement » est bien maîtrisé et disponible même aux producteurs les moins fortunés. Malgré ça, l'effet de ces traitements sur le comportement sexuel du bélier, sur sa libido et sa performance, est mal connu. La plupart des travaux révèlent les effets bénéfiques des traitements sur la taille testiculaire, les niveaux hormonaux, la production

spermatique. Mais le comportement sexuel lui-même, la séquence, la longueur et l'intensité des actes moteurs ne sont pas étudiés.

L'âge et expérience

L'âge de l'animal est important, et même crucial pour la survie et la performance reproductive, car elle affecte les stratégies reproductives individuelles. D'après Clutton-Brock, (1988) ; Newton, (1989) ; Weimerskirch, (1992) ; Forslund et Pärt, (1995) ; Kirkwood et Austad, (2000) et Reid et al., (2003) cités par Angelier et al. (2006), chez les vertébrés, la survie et la performance reproductive augmentent généralement avec l'âge, admet une stabilisation à l'âge mûr, puis décline lors de la vieillesse. Cette baisse est appelée sénescence. Selon Balthazart et Fabre-Nys (2001) dans la plupart des espèces, l'expérience a peu d'effet sur la phase consommatoire du comportement sexuel. Par contre, elle peut modifier considérablement, à la fois chez le mâle et chez la femelle, la phase appétitive, c'est-à-dire sa capacité à repérer un partenaire et à engager un comportement de cour.

L'étude des effets de l'âge et de l'expérience sur le comportement sexuel des animaux d'élevage, s'avère fondamentale pour permettre aux éleveurs de choisir le bon moment pour initier les jeunes animaux à la vie reproductive, celui pour arrêter de les employer quand ils vieillissent. Ces données sont des outils favorables au bon développement de pratiques d'élevages plus performantes, et plus respectueuses du bien-être animal.

Chez les béliers, l'expression du comportement sexuel commence très tôt (Ahmad et Noakes, 1996; Orgeur, 1982; Thwaites, 1982). Néanmoins ces manifestations sexuelles sont timides, hésitantes au départ. Peu à peu l'intérêt du mâle pour la femelle se développe de telle façon qu'à l'âge de 24 semaines, la collecte de semence est possible (Ahmad et Noakes, 1996) et à l'âge de 7 mois, ils sont déjà capables de réaliser l'accouplement (Alnakib et al., 1986; Katz et al., 1988). Mais les producteurs ne commencent leur utilisation qu'à partir de l'âge d'un an (Price et al., 1991). Malgré le fait que la puberté sexuelle se manifeste à un très jeune âge, le comportement sexuel comprend d'autres enjeux, comme par exemple la préférence des femelles. Elles préfèrent des béliers plus mûrs : en présence de béliers très jeunes (8 mois) et de béliers de 2 ans, leur préférence se porte sur ceux de 2 ans (Estep et al., 1989). Néanmoins, il ne semble pas que ce choix dépende de l'expérience préalable du bélier, car mises en présence de béliers âgés (> 8 ans) et de béliers de 2 ans, elles préfèrent les jeunes de 2 ans (Ramos et Ungerfeld, 2006).

La plupart des études réalisées pour analyser l'effet de l'âge sur le comportement sexuel du bélier sont des comparaisons entre des béliers très jeunes (7-9 mois), jeunes (10 mois à 1,5 an) et adultes (2,5 ans ou plus) et concernent leurs performances sexuelles. Les études comparant les comportements liés à la libido sont très rares. Les résultats de ces études montrent de façon générale que le taux d'éjaculation et la proportion de femelles gestantes des très jeunes et jeunes béliers, est inférieure à ceux des béliers adultes (Haynes et Schanbacher, 1983 ; Dinsmore et al., 1994). Néanmoins, Price et al. (1991) n'ont pas constaté de différence de performance sexuelle (nombre d'éjaculations) entre des béliers de 8 - 9 mois et 20 mois d'âge, ni chez les novices, ni chez les expérimentés.

Plusieurs travaux font référence à l'effet de l'expérience, mais dans beaucoup d'entre eux il est impossible de dissocier l'effet de l'âge de celui de l'expérience. À peu près un tiers des béliers sexuellement naïfs, lorsqu'ils sont exposés pour la première fois à des femelles en chaleur, se montrent inactifs (Hulet et al., 1964; Katz et al., 1988). Mais l'exposition continue ou intermittente de ces béliers à des femelles fait que la plupart deviennent actifs (Hulet et al., 1964; Mattner et al., 1973, Price et al., 1991). L'exposition de jeunes béliers (7-8 mois) à des brebis en chaleur exerce un effet bénéfique sur leur performance sexuelle quand ils auront 16-19 mois (Stellflug et Lewis, 2007).

L'effet délétère de la sénescence sur le comportement sexuel a été montré dans plusieurs espèces. Chez les rats âgés (14 mois) l'intérêt pour les femelles diminue considérablement (Belousova et al., 2009) et à 22 mois ils sont incapables de présenter une érection et d'éjaculer (Andersen et al., 2001). Chez les singes, 52% à l'âge de 20 ans n'éjaculent plus (Robinson et al., 1975). Chez l'homme âgé (70-80 ans) l'inactivité sexuelle atteint 42% des individus (Helgason et al., 1996). Chez les ovins, a été observée chez les mouflons de montagne au Canada, élevés librement et sans l'interférence humaine, une corrélation positive et significative de l'âge pour le succès de l'accouplement. Les mouflons les plus âgés (9 à 15 ans) sont ceux qui ont le plus copulé et ont la plus grande descendance sur une période donnée (Coltman et al., 2002). Tandis que pour les producteurs français le potentiel maximal d'un bélier s'exprime entre 1,5 et 5 ans (Thierry et al., 2006).

Ces données renforcent l'importance de réaliser des observations relatives à l'influence de l'âge sur le comportement sexuel du bélier. Aucun travail scientifique, à ma connaissance, ne fournissant de données précisant l'effet de l'âge sur les comportements consommatoire et motivationnelle du bélier Île-de-France, celui-ci se présente comme un choix intéressant pour mener cette étude.