

ÉCOLE DOCTORALE SST

UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements, INRA

Neurobiologie intégrative de la reproduction

THÈSE présentée par :

Fernando Carlos BORJA DOS SANTOS

Soutenue le : 14 décembre 2011

Pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François - Rabelais**

Discipline/ Spécialité : Sciences de la Vie/Biologie de la Reproduction

**La variabilité dans l'intensité ou
l'orientation des interactions sexuelles chez
le bélier : étude des structures centrales
impliquées**

THÈSE dirigée par :

Mme FABRE-NYS Claude

Chargée de Recherche, HDR, CNRS, Nouzilly

RAPPORTEURS :

M BOCQUIER François

Professeur, SUPAGRO, Montpellier

M STOLÉRU Serge

Chargée de Recherche, HDR, INSERM, Paris

JURY :

M BOCQUIER François

Professeur, SUPAGRO, Montpellier

Mlle BELZUNG Catherine

Professeur, Université François-Rabelais, Tours

Mme FABRE-NYS Claude

Chargée de Recherche, HDR, CNRS, Nouzilly

M STOLÉRU Serge

Chargée de Recherche, HDR, INSERM, Paris

À Patrícia Borja (mon épouse),

À Dona Lourdes Borja (ma mère),

À Seu Adão Germano (Mon père),

À Pierre Landolt (mon ami)

Remerciements

Insérer ici votre texte de remerciements

Résumé

Chez les mâles de beaucoup d'espèces, il existe une grande variabilité du comportement sexuel. Nombreux sont les individus qui présentent un faible niveau d'activité sexuelle ou une orientation vers des partenaires du même sexe, ce qui constitue un problème notamment chez les animaux d'élevage. Chez les ovins, espèce très répandue dans le monde agricole et considéré comme un bon modèle expérimental, on trouve à peu près 35% des individus atteints par des troubles sexuels. Malgré son importance économique et scientifique, les données qui examinent les causes possibles de ces troubles comportementaux sont peu nombreuses. Donc, l'objectif principal de cette thèse est de mieux comprendre l'origine de la variabilité d'expression du comportement sexuel et d'identifier les structures cérébrales, au moyen du marqueur d'activation Fos, impliquées dans le comportement sexuel de béliers en fonction de leur niveau de libido (faible ou élevé) et de leur préférence sexuelle (partenaire femelle ou mâle). Pour bien réussir à identifier ces structures, il nous fallait sélectionner des béliers ayant des différents niveaux de motivation et de préférence sexuelle. Les méthodes d'évaluation disponibles ne permettaient pas cette sélection. Nous avons donc commencé par étudier le comportement sexuel des béliers, objet de nos études, de la race Île-de-France, en utilisant un protocole dans lequel les béliers étaient exposés à trois différents tests (vis-à-vis des femelles, vis-à-vis de mâles et le test de choix). Ceci nous a permis de développer des méthodes permettant une sélection pertinente de nos béliers et nous a rendus aptes à contrôler quelques facteurs potentiellement capables d'influencer l'expression de ce comportement (âge et photopériode). Afin de connaître les structures centrales qui participent au choix d'un partenaire sexuel et à l'expression de la motivation sexuelle, il nous fallait être capables de bien différencier celles qui étaient impliquées dans les deux phases du comportement sexuel mâle (motivationnelle et consommatoire), car la libido et le choix d'un partenaire relèvent de la motivation sexuelle du mâle. Pour cela, nous avons développé un protocole qui nous a permis d'étudier d'une part des béliers qui ne pouvaient qu'exprimer leur motivation sexuelle, en les empêchant d'avoir un contact direct avec le partenaire de leur choix de telle façon qu'ils ne pouvaient réaliser ni monte ni éjaculation, et d'autre part des béliers qui pouvaient manifester la totalité de leur comportement sexuel en ayant un contact direct avec le partenaire de leur choix et ainsi exécuter la phase consommatoire.

L'analyse des résultats indique que le comportement sexuel des béliers est reproductible et variable d'un individu à l'autre, ce qui justifie l'utilisation de tests d'évaluation. L'approche latérale est le comportement sexuel le plus exprimé chez un bélier

Île-de-France adulte et expérimenté, et la quantification de ce comportement, qui est compris dans la phase motivationnelle, peut servir comme mesure de sa libido et donner une idée de sa performance. Parmi les latences, celle associée à la première approche est la mieux adaptée pour classer les béliers d'après leur libido. Pour évaluer la performance, le nombre d'éjaculations est la variable la mieux adaptée pour classer les béliers. Néanmoins, le nombre de monte peut être une bonne mesure du potentiel à s'accoupler.

Nous avons trouvé des effets remarquables de l'âge, de la lumière, du conditionnement sur le comportement sexuel du bélier. L'effet de l'âge est visible chez les béliers très jeunes et très âgés. Les jeunes béliers (11 à 14 mois) ont une motivation (libido) et une performance sexuelle inférieure à celles des béliers adultes. Les béliers âgés (7 à 8 ans) de race Île-de-France, quand ils sont sexuellement actifs, sont capables de présenter une performance reproductive traduite par la capacité d'éjaculation, ressemblant à celle des béliers adultes (3 à 5 ans). Cependant, le vieillissement peut rendre inactif environ 10% des béliers et diminuer la libido ou la vigueur sexuelle d'à peu près 22% de ceux qui sont actifs lors de la vieillesse. L'utilisation de la lumière, en particulier le protocole Jour Long-Jour Court, est capable de rendre les béliers opérationnels en dehors de la saison sexuelle, mais avec une motivation diminuée. Le conditionnement provoqué par l'exposition continue à des femelles en chaleur toute l'année est capable de potentialiser la libido durant la saison sexuelle et de rendre les béliers aussi actifs pendant la contre-saison que pendant la saison sexuelle.

Les données sorties de l'immunohistochimie ont apporté des informations fondamentales. Nous avons pu remarquer que les structures cérébrales impliquées dans la phase motivationnelle et consommatoire ne sont pas les mêmes, que l'Aire Pré-Optique (APO) et l'oSDN peuvent être impliqués dans ces deux phases, et il semble que quel que soit le partenaire sexuel préféré, l'exposition à ce partenaire provoque une activation des mêmes structures cérébrales. De plus, le niveau d'expression de la motivation sexuelle semble être déterminé par des sites spécifiques et bien précis dans l'Aire Pré-Optique, le Noyau Paraventriculaire (NPV) et le Noyau du lit de la strie terminale médial (BNSTmed). Quant au Cortex Entorhinal (CxEnt), il pourrait fonctionner comme un inhibiteur de la motivation hétérosexuelle.

Mots-Clés : comportement sexuel, Fos, libido, immunohistochimie, préférence sexuelle, système nerveux centrale.

Abstract

A very high variability of sexual behavior exists amongst males of many species. Many of these individuals show a low level of sexual activity or orientation towards partners of the same sex, which presents a problem, more particularly amongst livestock. Sheep are a species that is widespread in the agricultural realm, and are considered as very good experimental models, and we can observe approximatively 35% of the individuals suffer of sexual disorder. Despite its economic and scientific importance, there is very few data that allows us to examine the possible causes of these behavior disorders. Therefore, the main objective of this thesis was to acquire a better understanding of the origin of the variability of the expression of sexual behavior and to identify the cerebral structures, thanks to the activation marker Fos, involved in the sexual behavior of rams that have a high or low level of libido, whether they prefer males or females as sexual partners. To be able to well identify these structures, we needed to select rams that had different levels of sexual motivation or preference. The available evaluation methods didn't allow this selection. We first studied the sexual behavior of the rams chosen for our study, of the Île-de-France breed, by using a protocol where the rams were exposed to three different tests (in reliance to females, in reliance to males, and the choice test.) This permitted us to develop methods that allow an attentive selection of our rams and helped us verify certain factors that could potentially be able to influence the expression of this behavior (age and photoperiod). In order to discover which central structures are involved in the choice of a sexual partner and the expression of a sexual motivation we needed to be able to clearly distinguish which ones were involved during both phases of sexual behavior (motivational and consummatory), because libido and the choice of partner reveals the sexual motivation of the male. To do so, we developed a protocol that allowed us to study, on one hand, the rams that couldn't express their sexual motivation, by preventing them of having any direct contact with the partner of their choice, so as to not allow them to mount or ejaculate, and on the other hand, rams who could manifest the totality of their sexual behavior, letting them have direct contact with the partner of their choice, therefore to carry out the consummatory phase.

The analysis of these results indicate that the rams' sexual behavior is repeatable and vary from ram to ram, which justifies the legitimate use of evaluation tests. The nudging is most expressed sexual behavior of the adult Île-de-France rams, experienced and quantification of this behavior, which is part of the motivational phase, can be used to measure their libido and give a clue on their performance. Amongst the latencies, the one associated to the first nudging is the most adapted to class rams according to their libido. To evaluate performance, the number of ejaculations is the most adapted variable to class the rams. However, the number of mounts can be a good way to measure mating potential.

We have discovered the remarkable effects of age, lighting, and habituation of the ram's sexual behavior. The effect of age was noticed amongst very young and very old rams. The young rams (from 11 to 14 months of age) have a sexual motivation (libido) and performance inferior to those of adult rams. Old rams (from 5 to 8 years old) of the Île-de-France breed, when sexually active, are capable of showing a reproductive performance resulting from the capacity of ejaculation, quite similar to the performance of adult rams (from 3 to 5 years of age). However, aging can cause 10% of the rams to have a decreasing libido or sexual vigor of about 22% of those who aren't active during old age. The use of light, in the special Long Day – Short Day protocol is able to cause the rams to be operational even out of mating season, but with a lower motivation. The habituation provoked by the fact of continuously exposing year round sexually aroused females, is capable of potentiating their libido during mating season and to also activate the rams' sexual activity out of mating season, so that they be as active during counter season as they are during mating season.

The data from the immunohistochemistry allowed us to gather fundamental information. We were able to note that the cerebral structures involved in the motivation phase and consummatory phase are not the same that the Preoptic Area (POA) may be involved during both phases and seems that, no matter which sexual partner is chosen, the fact of being exposed to this partner provokes the activation of these cerebral structures. The expression of sexual motivation level seems to have specific and precise sites in the Preoptic Area, the Paraventricular Nucleus (PN) and the Nucleus of the bed of the striae terminalis medial (BNSTmed). The Entorhinal Cortex (EntCx) could function as an inhibitor of heterosexual motivation.

Keywords : sexual behavior, Fos, libido, immunohistochemistry, sexual preference, central nervous system.

Table des matières

Remerciements	3
Résumé	4
Abstract	6
Table des matières	8
Liste des tableaux	12
Liste des figures	15
Liste des abréviations	19
Introduction	21
Comportement Sexuel	22
Importance de l'étude du comportement sexuel dans le contexte actuel	22
Description	23
Les phases	24
Préférence sexuelle	26
Les mesures et méthodes d'évaluation	26
Facteurs qui peuvent influencer le comportement sexuel	27
Race	28
Température ambiante	29
Nutrition ou disponibilité des aliments	30
Le stress/tempérament	32
L'influence de l'environnement social pendant le développement et l'âge adulte	32
Saison - photopériode	33
L'âge et expérience	39
Le contrôle neurohormonal du comportement sexuel	41
L'axe hypothalamo-hypophysio-gonadique	41
Rôle des stéroïdes	47
Les structures cérébrales impliquées dans les phases motivationnelles et consommatoires sont-elles différentes ?	58
Origine des niveaux d'expression de la performance et de la libido	59
Peut-on expliquer l'homosexualité?	59
Objectifs de la thèse	64
Chapitre 1 : Comportement sexuel du bélier Île-de-France	65
Comportement sexuel du bélier Île-de-France	66

Introduction	66
Matériel et Méthodes	67
Animaux	67
Les pré-tests.....	68
Les tests comportementaux	69
Traitement des brebis	70
Alimentation.....	71
Analyses Statistiques.....	71
Résultats	72
Description du comportement	72
Test avec femelles	72
La variabilité du comportement	72
Le profil du comportement.....	73
Évolution du comportement au cours du temps avec les éjaculations successives.....	74
Répétabilité du comportement sexuel des mâles vis-à-vis les femelles.....	76
Test avec les mâles	77
Répétabilité du comportement sexuel des mâles vis-à-vis les mâles.....	77
Test de choix	78
Répétabilité du comportement sexuel des mâles dans le test de choix	79
Les relations entre les variables dans chaque test et entre les tests	80
Relations entre les comportements et les latences dans le test avec les femelles	80
Relations entre les comportements dans le test avec les mâles.....	84
.....	84
Relations entre les comportements dans le test de choix	85
Relations entre les comportements exprimés dans les différents tests.....	86
Différence de fréquence de comportements de cour	91
Différence de nombre d'éjaculation.....	92
Les relations entre les classes des béliers et les comportements dans les tests.....	93
Discussion	99
Le profil du comportement.....	99
Variabilité du comportement.....	100
Les relations entre les comportements	101
Implications	103

Conclusions	103
Chapitre 2 : Quelques facteurs qui peuvent influencer le comportement sexuel du bélier	105
Influence de l'âge sur le comportement sexuel du bélier	106
Introduction	106
Matériel et Méthodes	107
Expérience 1	107
Expérience 2	108
Résultats	109
Expérience 1	109
Expérience 2	112
Discussion	116
Expérience 1	116
Expérience 2	118
Conclusions	120
Influence des traitements photopériodiques sur le comportement sexuel des béliers Île-de-France	121
Introduction	121
Matériel et Méthodes	123
Expérience 1	123
Expérience 2	124
Résultats	125
Expérience 1	125
Expérience 2	129
Discussion	133
Expérience 1	133
Expérience 2	134
Conclusions	136
Chapitre 3 : Structures cérébrales impliqués dans le comportement sexuel des béliers orientés vers femelles et vers mâles	137
Structures cérébrales impliqués dans le comportement sexuel des béliers orientés vers femelles et vers mâles	138
Introduction	138

Matériel et Méthodes	144
Résultats	149
Comportements avant abattage	149
Marquage immunohistochimique de Fos	151
Discussion	155
Conclusions	164
Conclusion générale	166
Bibliographie	171
Résumé	211
Abstract	211

Liste des tableaux

Tableau 1. Résumé des effets monoaminérgiques sur le comportement sexuel mâle.	56
Tableau 2. Principaux comportements exprimés et reçus par les béliers testés dans les tests avec les mâles.....	77
Tableau 3. Comportements réalisés par les béliers dans le test de choix.....	78
Tableau 4. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test avec les femelles.....	81
Tableau 5. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans la série 1 et les comportements exprimés dans le test avec les femelles.	82
Tableau 6. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans les séries 1 et 2 du test avec les femelles.....	83
Tableau 7. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test avec les mâles.....	84
Tableau 8. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test de choix.	85
Tableau 9. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test avec les mâles et le test avec les femelles.	86
Tableau 10. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les femelles.	87
Tableau 11. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les mâles.	88
Tableau 12. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans la série 1 et les comportements exprimés dans le test de choix.	89
Tableau 13. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans la série 1 et les comportements exprimés dans le test avec les mâles.....	90
Tableau 14. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements dans les trois tests (femelles, mâles et de choix) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.....	94
Tableau 15. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.....	95

Tableau 16. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements dans les trois tests (femelles, mâles et de choix) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.	97
Tableau 17. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.	98
Tableau 18. Médiane \pm interquartile (des quatre sessions) des comportements des béliers âgés et les jeunes lorsqu'ils sont exposés à des femelles, mâles, ou au test de choix, comparés par le test de Mann & Whitney.	110
Tableau 19. Pourcentage et nombre des béliers d'après la quantité moyenne d'éjaculation effectué par session, dans le test avec les femelles.	111
Tableau 20. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés par les béliers adultes et jeunes dans le test avec les femelles (F ₋), mâles (M ₋) et de choix (Chx ₋).....	111
Tableau 21. Médiane \pm interquartile dans chaque session des comportements des béliers jeunes lorsqu'ils sont exposés à des femelles, comparés par le test de Friedman.	112
Tableau 22. Médiane (des quatre sessions) des comportements des béliers âgés et les adultes lorsqu'ils sont exposés à des femelles, à des mâles, ou au test de choix, comparés par le test de Mann & Whitney.	113
Tableau 23. Nombre total et pourcentage de béliers âgés et adultes qui ont réalisé 0, 1, 2, ou 3 éjaculations par session.	115
Tableau 24. Médianes (des quatre sessions) de latence jusqu'à la première réaction dans le test avec les femelles et des comportements exprimés dans les trois tests par les béliers traités par la lumière et les béliers témoins pendant la contre-saison et pendant la saison sexuelle.....	127
Tableau 25. Comparaison par le test de MacNemar du nombre et pourcentage des béliers traités d'après la classification (classe 1, 2 ou 3) selon le nombre d'approches latérales réalisées dans la contre-saison et dans la saison sexuelle.	128
Tableau 26. Comparaison par le test de MacNemar du nombre et pourcentage des béliers traités d'après la classification (classe 1, 2 ou 3) selon le nombre d'éjaculations réalisés dans la contre-saison et dans la saison sexuelle.	128
Tableau 27. Comparaisons des latences et comportements exprimés par les béliers en cycle naturel (témoins) et traités avec la lumière – jour long et jour court (JL – JC) et jour long	

et lumière continue (JL – LC) dans le test avec femelles et dans le test de choix, pendant la saison sexuelle (novembre 2007). Analyse par le test de Kruskal et Wallis (KW), données sous formes de médianes \pm interquartiles.	131
Tableau 28. Comparaisons des latences et comportements exprimés par les béliers en cycle naturel (témoins) et traités avec lumière – jour long et jour court (JL – JC) et jour long et lumière continue (JL – LC) dans le test avec femelles et dans le test de choix, dans la contre-saison sexuel (juin 2008). Analyse par le test de Kruskal et Wallis (KW), données sous forme de médianes \pm interquartiles.	131
Tableau 29. Pourcentage de béliers qui n’ont pas réalisé d’approches latérales (sans approches), de montes (sans monter) et d’éjaculations (sans éjaculer) et total des approches latérales, montes et éjaculations réalisés par les béliers des groupes témoins, jour long – jour court (JL – JC) et jour long – lumière continue (JL – LC) dans les quatre sessions du test avec femelles.	132
Tableau 30. Médiane \pm interquartile des comportements réalisés par les béliers inactifs exposés à des femelles avec contact direct (FL), béliers actifs attirés vers femelles exposés à des femelles avec contact direct (CDF), béliers actifs attirés vers femelles exposés à des femelles avec contact indirect (CIF), béliers attirés vers mâles et exposés à des mâles sans contact direct (MO) et béliers actifs attirés vers femelles exposés à des mâles avec contact indirect (CIM) pendant le test de 1,5 heures avant abattage.	150
Tableau 31. Densité (médiane \pm interquartile) de cellules Fos-IR dans les structures cérébrales chez les béliers inactifs exposés à des femelles avec contact direct (FL), les béliers actifs attirés par des femelles exposés à des femelles avec contact direct (CDF), béliers actifs attirés par des femelles exposés à des femelles avec contact indirect (CIF), béliers attirés par des mâles et exposés à des mâles sans contact direct (MO) et béliers actifs attirés par des femelles exposés à des mâles avec contact indirect (CIM).	154

Liste des figures

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.....	28
Figure 2. Schéma de l'action de la photopériode sur l'axe hypothalamique-hypophysaire-gonadale	35
Figure 3. Le cycle sexuel saisonnier du bélier	36
Figure 4. Traitements photopériodiques pour maîtriser l'activité sexuelle saisonnière des petits ruminants en bâtiments fermés ou ouverts.....	38
Figure 5. L'axe hypothalamo-hypophysaire-testiculaire	41
Figure 6. Les relations anatomiques entre hypothalamus et hypophyse.....	42
Figure 7. Variations des taux plasmatiques de GnRH (A), LH (B) et Testostérone (C) chez le bélier.....	44
Figure 8. Régulation de la sécrétion de la LH par la testostérone chez le bélier	46
Figure 9. L'axe hypothalamus-hypophysaire-testiculaire.....	47
Figure 10. Évolution, au cours de l'année, du taux circulant de testostérone et comportement sexuel chez le bélier.	48
Figure 11. Effet de la castration sur le comportement sexuel mâle	49
Figure 12. Effet de la castration des béliers adultes sur le comportement de monte	50
Figure 13. Métabolisation de la testostérone par aromatisation et réduction	51
Figure 14. Effet de la castration et du traitement par l'œstradiol-17 β (cercles blancs) et la 5 α -DHT (cercles noirs) sur le comportement de monte des béliers castrés quand adultes .	52
Figure 15. Mécanisme d'action de la testostérone ou de ses métabolites actifs.	54
Figure 16. Quelques mécanismes neurochimiques importants impliqués dans le contrôle du comportement sexuel mâle.....	55
Figure 17. Dessins de coupes coronales du cerveau de bélier illustrant la distribution de mRNA P450 _{AROM}	57
Figure 18. Évolution du comportement sexuel (nombre de flairages, approches latérales, montes et éjaculations) dans les premières 10 minutes (0-10), deuxième 10 minutes (>10-20) et dernière 10 minutes (>20-30) des 30 minutes d'exposition aux femelles stimulées.....	69
Figure 19. Schémas des salles pour les tests avec les femelles et les mâles (A) et pour le test de choix (B).....	70

Figure 20. Répartition des béliers en fonction du nombre moyen de flairages, approches, montes et éjaculations réalisés dans les tests vis-à-vis les femelles.....	73
Figure 21 Principaux comportements (médiane des 4 sessions) exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles.	74
Figure 22. Évolution des latences (médiane des 4 sessions) des différents comportements au cours des séries éjaculatoires successives exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles.	75
Figure 23. Évolution des différents comportements (médiane des 4 sessions) au cours des séries éjaculatoires successives exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles.	76
Figure 24. Évolution des différents comportements exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles au cours des 4 sessions.	76
Figure 25. Évolution des différents comportements exprimés par les béliers vis-à-vis les mâles stimuli au cours des 4 sessions.....	78
Figure 26. Évolution de différentes latences et de différents comportements exprimés par les béliers dans le test de choix au cours des 4 sessions.....	79
Figure 27. Analyse en composantes principales des comportements exprimés vis-à-vis les femelles.	80
Figure 28. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et les comportements exprimés vis-à-vis les femelles.	81
Figure 29. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et 2.	83
Figure 30. Analyse en composantes principales des comportements dans le test avec mâles.	84
Figure 31. Analyse en composantes principales des comportements exprimés dans le test de choix.....	85
Figure 32. Analyse en composantes principales des comportements exprimés vis-à-vis les femelles et vis-à-vis les mâles.....	86
Figure 33. Analyse en composantes principales des comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les femelles.	87
Figure 34. Analyse en composantes principales des comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les mâles.....	88
Figure 35. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et les comportements exprimés dans le test de choix.....	89
Figure 36. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et les comportements exprimés vis-à-vis les mâles.....	90

Figure 37. Latences (de réaction et d'approche) et comportements (flairages et montes) (médiane des 4 sessions) dans le test avec les femelles et le temps passé à côté des mâles dans le test de choix, selon le classement des béliers d'après le nombre d'approches latérales réalisés aux femelles.	91
Figure 38. Latences (réaction, approche latérale, monte et éjaculation) dans la série 1 du test avec femelles, d'après le classement selon le nombre d'éjaculation.	92
Figure 39. Flairages, approches latérales et montes réalisés par les mâles vis-à-vis des femelles, d'après la classification selon le nombre d'éjaculation.	93
Figure 40. Temps passé à côté des femelles, flairages et approches latérales par les mâles aux femelles dans le test de choix, d'après la classification selon le nombre d'éjaculation...	93
Figure 41. Analyse en composantes principales des comportements dans les trois tests (femelles – F, mâles – M et de choix – Chx) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.....	94
Figure 42. Analyse en composantes principales des latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 (S1 et S2) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.	95
Figure 43. Analyse en composantes principales des comportements dans les trois tests (femelles – F, mâles – M et de choix – Chx) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.	96
Figure 44. Analyse en composantes principales des les latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.	98
Figure 45. Pourcentage des béliers âgés et adultes qui ont réalisé au moins une fois le comportement (Latence jusqu'à la première réaction), approches latérales, montes et éjaculations à chacune des quatre séries (1,2,3, et 4).	115
Figure 46. Nombre d'éjaculations par bélier dans les 4 sessions, réalisé par les mêmes béliers considérés classe 1 dans la contre-saison et dans la saison naturelle.....	128
Figure 47. Poids testiculaire (grammes) pendant la contre-saison (juin) et en fin de saison sexuelle (janvier) des béliers traités.	129
Figure 48. Comparaison des poids testiculaires (grammes) pendant la saison sexuelle (SS) et la contre-saison sexuelle (C-S) des béliers appartenant aux groupes Cycle Naturel, Jours Longs – Jours Courts (JL – JC) et Jours Longs – Lumière Continue (JL – LC). Analyse par le test de Wilcoxon données présentées sous forme de boîtes à moustache.	132

Figure 49. Dessins des coupes cérébrales de la partie rostrale (1) à la partir caudal (13).	148
Figure 50. Photographies illustrant le marquage immunohistochimique de la protéine Fos réalisé dans plusieurs aires cérébrales chez des béliers représentatives de chaque groupe sur un grossissement de 100x.	151

Liste des abréviations

ac ou CA – commissure antérieure
AHA – hypothalamus antérieur
aMPN – partie antérieure de l'aire pré-optique médiane
AMYb – Amygdale basal
AMYc – Amygdale centrale
AMYcort – Amygdale corticale
AMYl – Amygdale latéral
AMYme – Amygdale médiane
APO – Aire pré-optique
BST – noyau du lit de la stria terminalis, partie ventrale
BSTMI – Noyau du lit de la stria terminale latéral
BSTMm - Noyau du lit de la stria terminale médial
BSTMv - Noyau du lit de la stria terminale ventral
BSTpm, noyau du lit de la stria terminalis, division médiane, partie posteromédiane
CC – Cortex cingulaire
CDF – Béliers attirés par les femelles avec un contact direct avec femelles
Cent – Cortex Entorhinal
CF – Cortex Frontal
CI – Cortex insulaire
CIF – Béliers attirés par les femelles avec un contact indirect avec femelles
CIM – Béliers attirés par les femelles avec un contact indirect avec mâles
CMm – Corps mamillaire médial
CO ou oc – Chiasma optique
CP – Cortex pariétal
CPir – Cortex piriforme
DBB – bande diagonale de Broca
DMH – hypothalamus dorsomédian
FL - Béliers de faible libido attirés par les femelles avec un contact direct avec femelles
Fx – Fornix
HV – Hippocampus ventral
IIIV – troisième ventricule

LS – Septum latéral
ME – éminence médiane
MO – mâle orienté vers mâles
MOF – mâle orienté vers femelles
MPN – noyau pré-optique médian
MPNc – partie centrale du noyau pré-optique médian
MPST – noyau continu du lit pré-optique médian
n. AVPV – noyau periventriculaire anteroventral
Nacc – Noyau accumbens
NDS_o ou oSDN – Noyau sexuellement dimorphique de l'ovin
NHVM – Noyau Ventromedian
NPV ou PVN – Noyau paraventriculaire
NPVt – Noyau paraventriculaire du thalamus
NSC ou scn – Noyau suprachiasmatique
NSO ou son – Noyau Supraoptique
OVLT - Organe vasculaire de la lame terminale
SMAL – Sérum de Mouton Anti-Lapin
SNC – Système nerveux central
To ou ot – tractus optique
TVL – Thalamus ventrolatéral
V – ventricule
vl – Ventricule latéral.
VMH – hypothalamus ventromédian;
vPVN – partie ventrale du noyau paraventriculaire

Introduction

Comportement Sexuel

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).

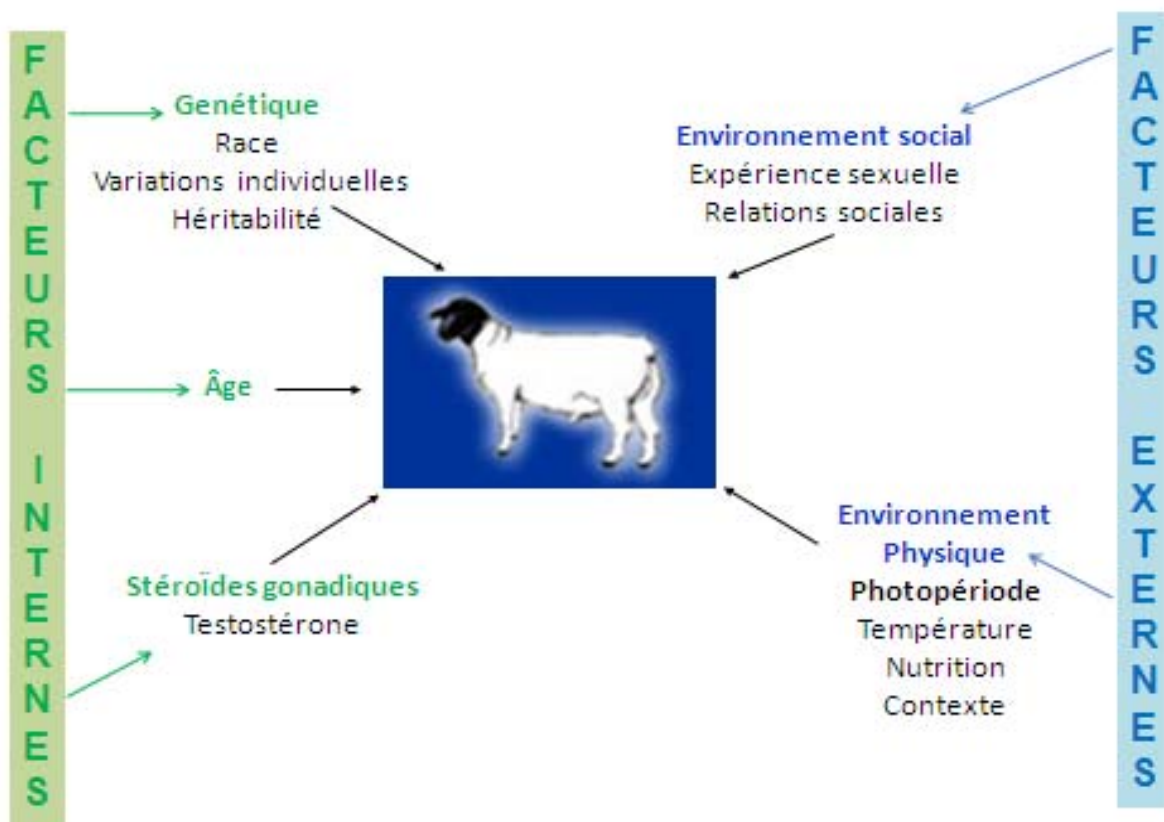


Figure 1. Facteurs qui peuvent influencer la variabilité de l'intensité de l'expression du comportement sexuel et du choix du partenaire sexuel chez le mâle.

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 flirtings 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).

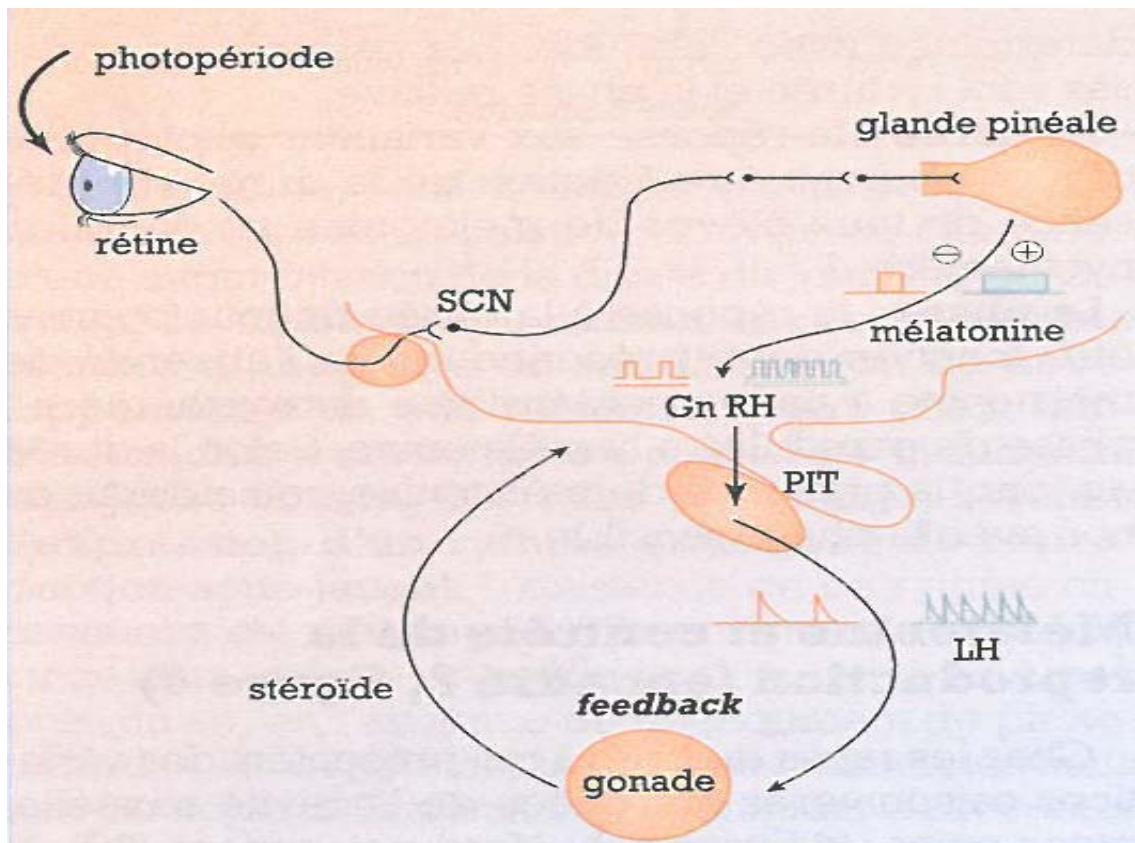


Figure 2. Schéma de l'action de la photopériode sur l'axe hypothalamo-hypophysaire-gonadale (D'après Karsch et al., 1986, cité par Picard-Hagen et al., 1996)

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 hypothalamo-hypophysaire souffrent des effets de la photopériode.

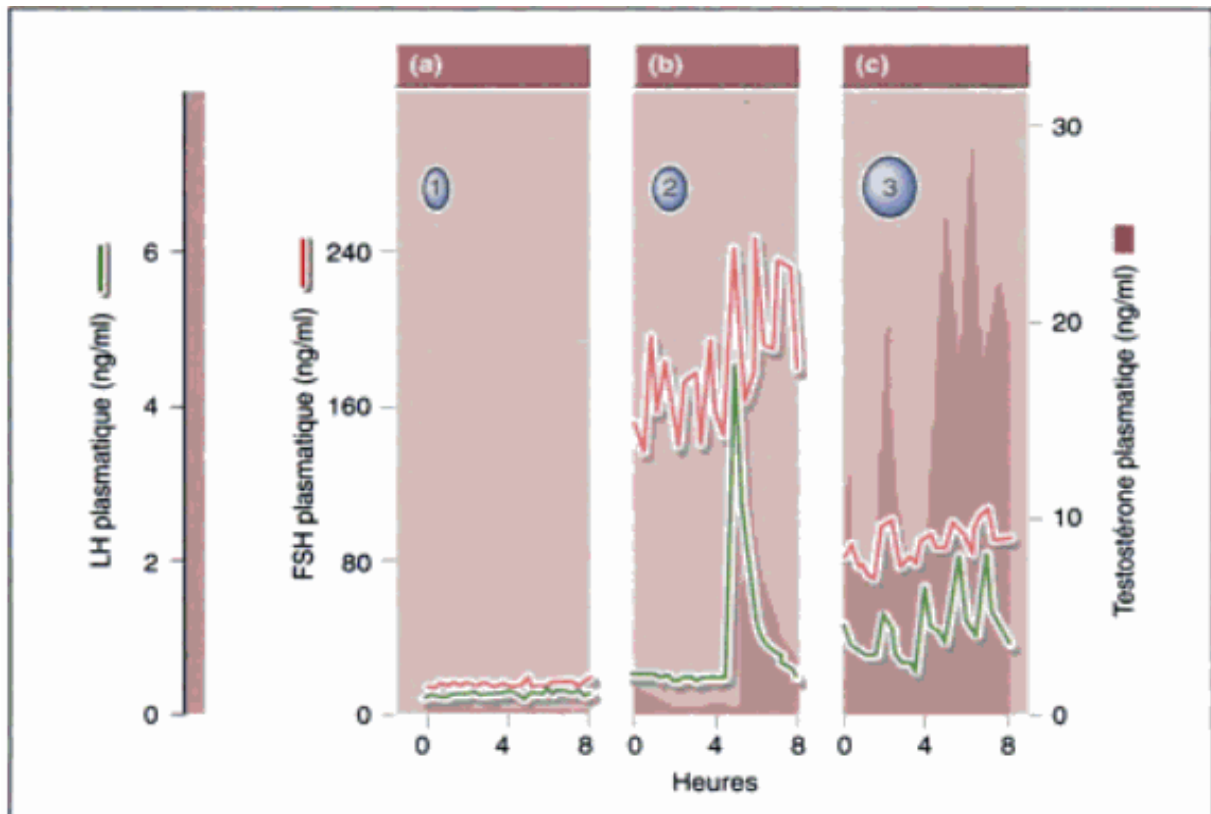


Figure 3. Le cycle sexuel saisonnier du bélier Soay. Les modifications des concentrations plasmatiques de la FSH (en rouge), de la LH (en vert) et de la testostérone (ombrée) sont rapportées pour trois périodes de l'année. Le volume testiculaire est représenté en bleu à chacune de ces périodes: (a) dans 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.

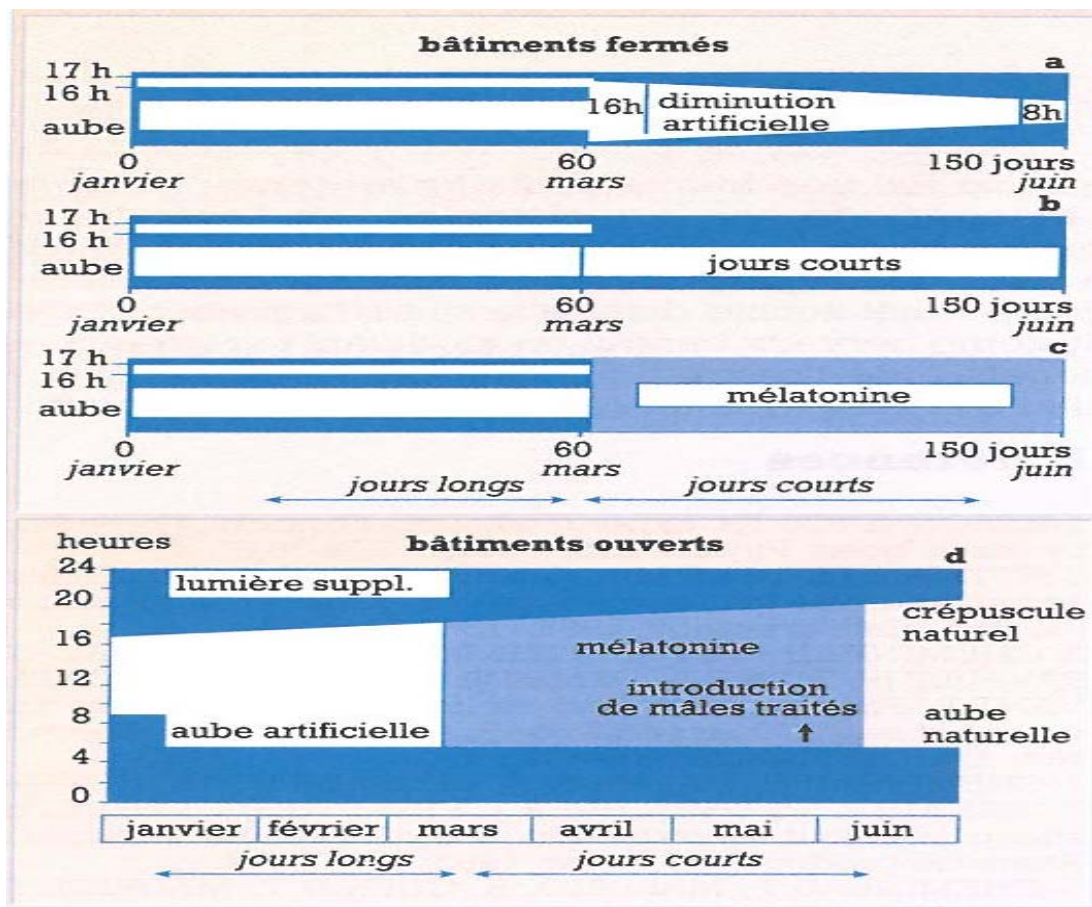


Figure 4. Traitements photopériodiques pour maîtriser l'activité sexuelle saisonnière des petits ruminants en bâtiments fermés ou ouverts, selon Chemineau et. Al. (2009).

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.

Le contrôle neurohormonal du comportement sexuel

L'axe hypothalamo-hypophysio-gonadique

Le complexe hypothalamo-hypophysaire-testiculaire contrôle la fonction de reproduction. Le fonctionnement des gonades est étroitement dépendant des hormones gonadotropes hypophysaires dont la synthèse et la libération sont soumises à une interaction complexe de facteurs hypothalamiques, gonadiques et hypophysaires. En effet, comme montre la figure 5, l'hypothalamus sécrète la gonadolibérine (GnRH, en anglais gonadotropin-releasing hormone). Plusieurs facteurs d'origine interne ou externe peuvent influencer la sécrétion de la GnRH par l'hypothalamus.

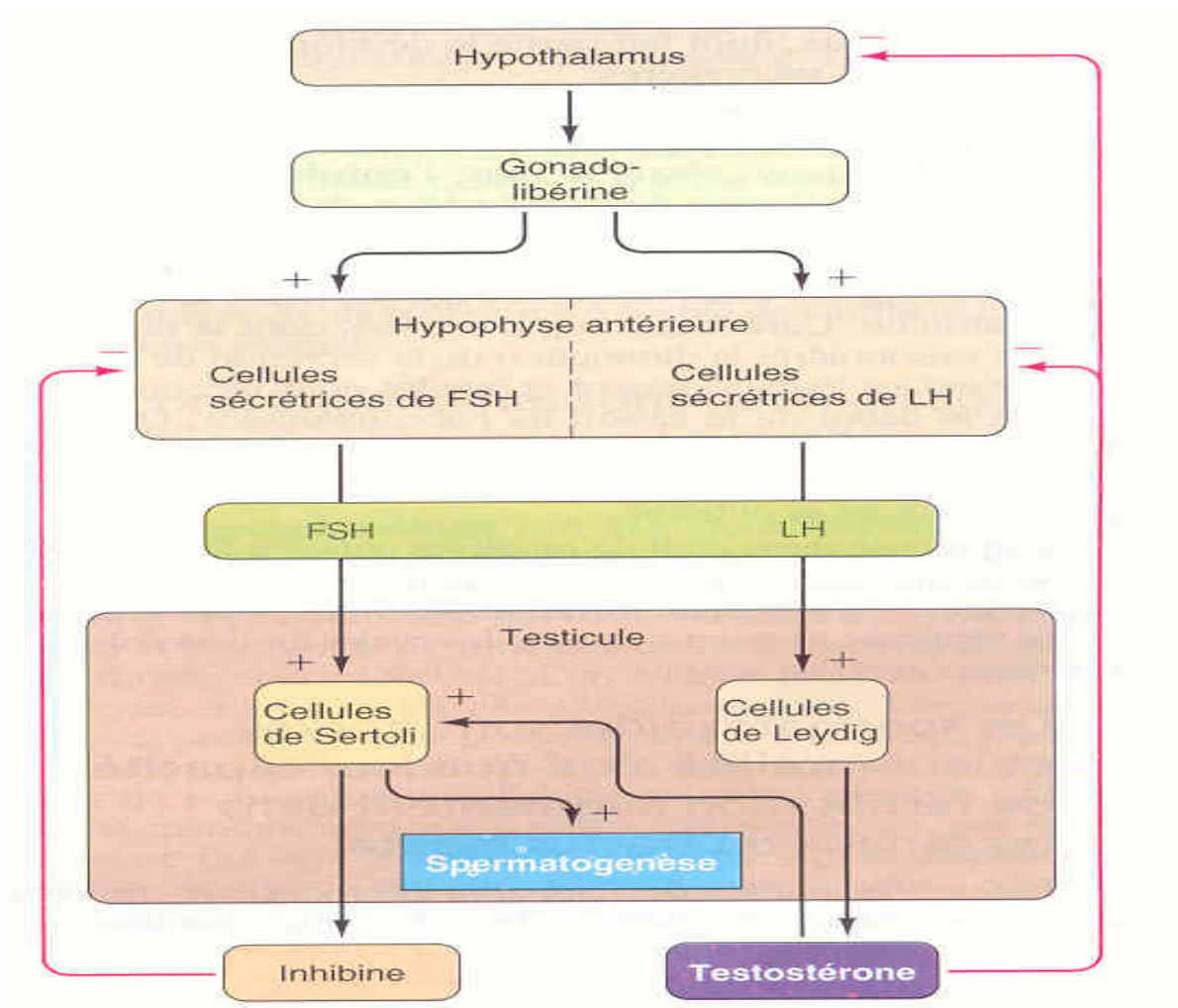


Figure 5. L'axe hypothalamo-hypophysaire-testiculaire

Une fois libérée la GnRH agira sur l'hypophyse antérieure qui, à son tour, produira la LH (hormone lutéinisante) et la FSH (hormone folliculo-stimulante). Cette relation a été démontrée à partir de plusieurs expériences : la stimulation électrique de certains neurones de l'hypothalamus a augmenté brutalement la libération de la LH et de la FSH par l'hypophyse, tandis que la destruction de ces neurones, ou la déconnection de l'hypophyse et de l'hypothalamus, provoquent un arrêt de la production de ces deux hormones hypophysaires. La GnRH est libérée dans les capillaires de l'éminence médiane de l'hypophyse, car des axones de neurones de l'hypothalamus, qui sont pleins de vésicules de sécrétion contenant la GnRH, sont en contact avec ces capillaires (Figure 6).

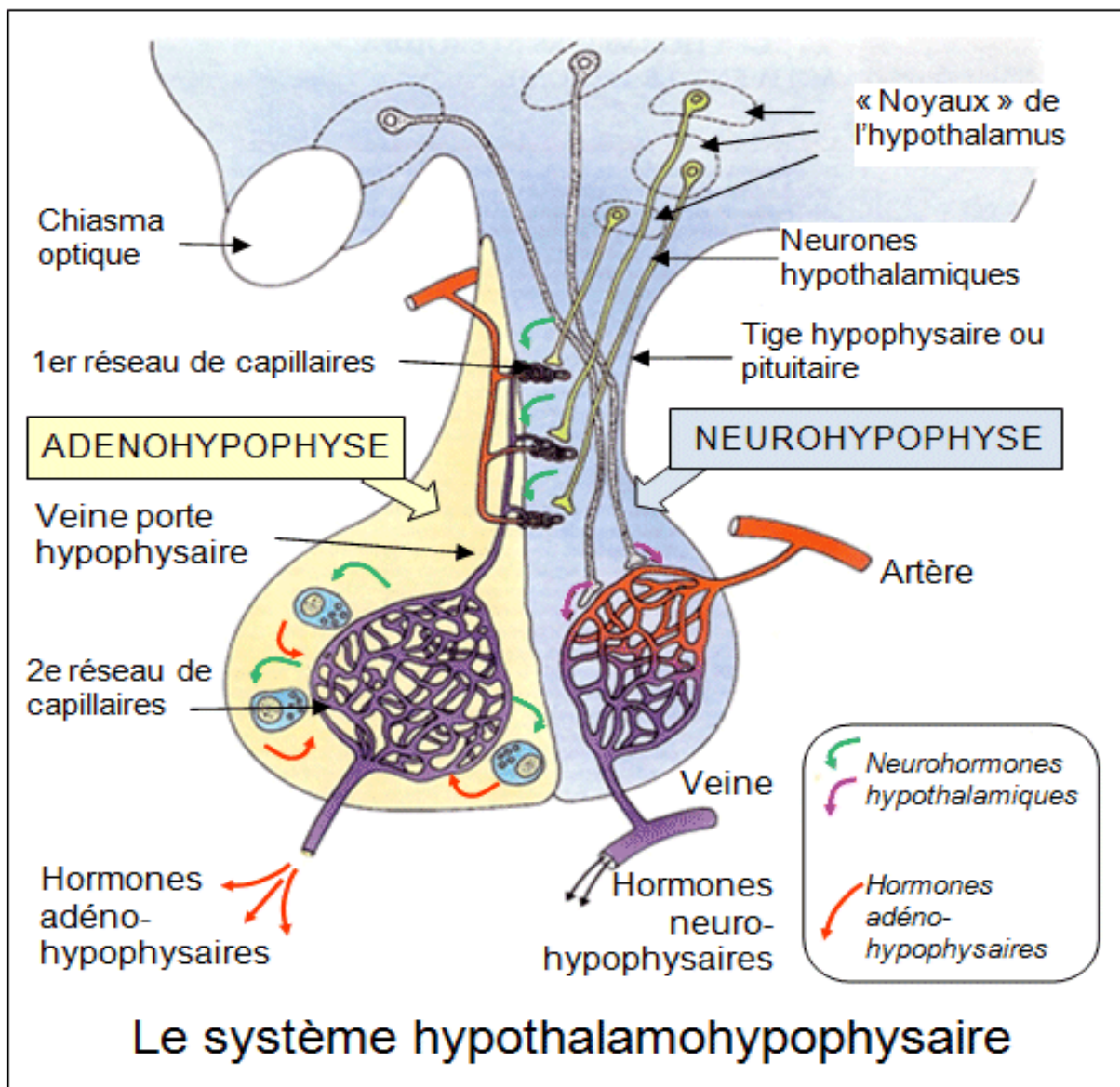


Figure 6. Les relations anatomiques entre hypothalamus et hypophyse. Extrait de Dolisi G. (2011).

La sécrétion de la GnRH est pulsatile et par conséquent, la libération de la LH et de la FSH par les cellules gonadotropes de l'hypophyse se fait aussi de façon pulsatile. Néanmoins le caractère pulsatile de la FSH est beaucoup moins marqué ou quasi inexistant chez les ovins. Il existe presque toujours une relation causale entre la pulse de GnRH et la pulse de LH (Figure 7, Caraty et Locatelli, 1988; Tilbrook et al., 1991), mais la régulation différentielle de la sécrétion de FSH et de LH à partir des mêmes cellules est assurée principalement par des contrôles d'origine gonadique qui s'exercent directement au niveau hypophysaire (Caraty et al., 2001).

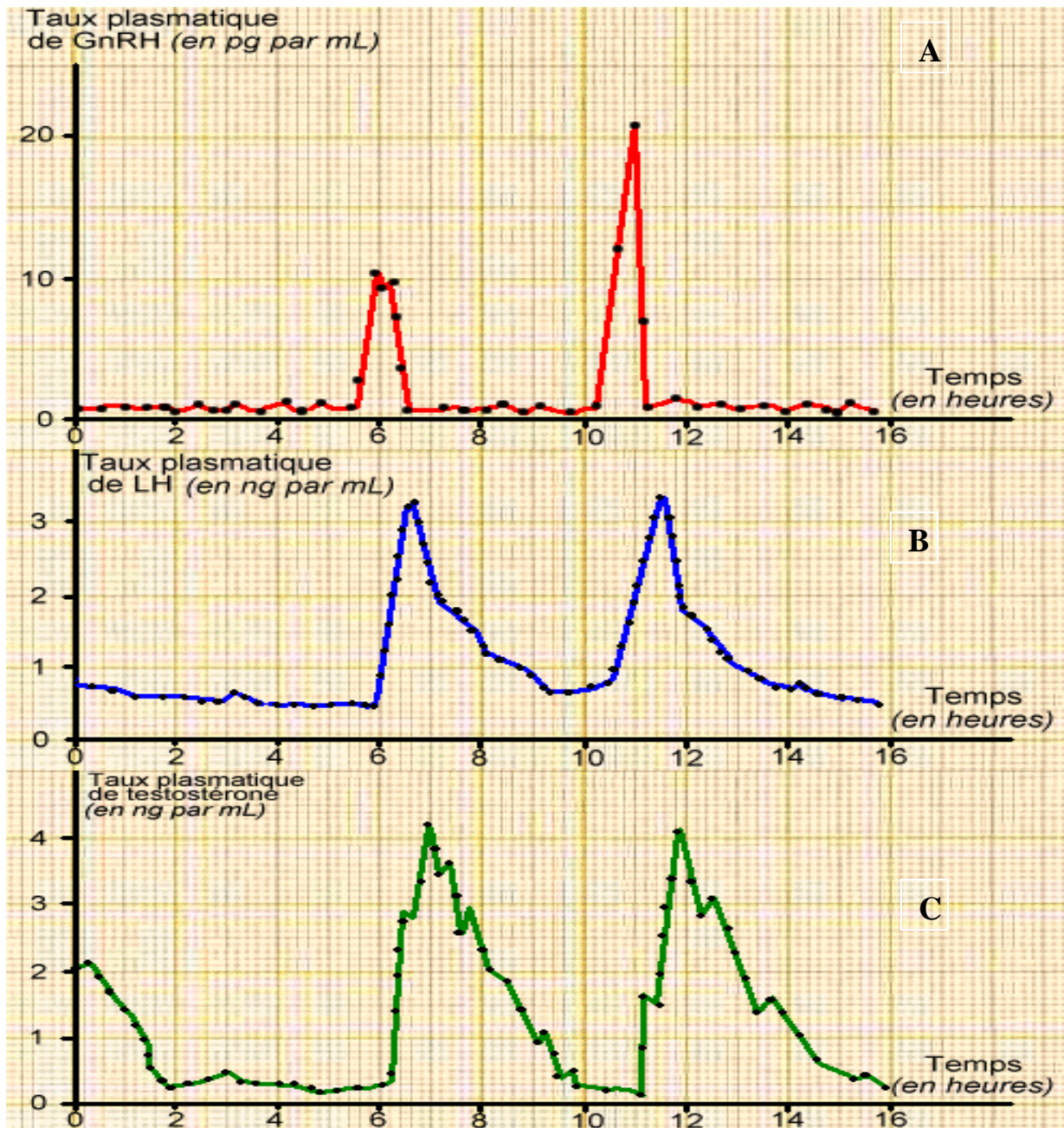


Figure 7. Variations des taux plasmatiques de GnRH (A), LH (B) et Testostérone (C) chez le bélier.

La LH et la FSH libérées dans le sang exercent leurs actions respectives dans leurs cellules cibles. La LH agit sur les cellules de Leydig qui, à leur tour, produisent la testostérone ; et la FSH agit sur les cellules de Sertoli, stimulant ainsi la spermatogenèse et la production de l'inhibine (deKretser et McFarlane, 1996). Nous pouvons voir sur Figure 8 graphique A que les pics de LH, qui provoquent l'augmentation du taux de testostérone, n'apparaissent qu'après diminution du taux de testostérone. Les graphiques B, C et D

montrent que la fréquence des pics de LH est inversement proportionnelle au taux de testostérone et que si celui-ci est très bas, la sécrétion de LH est continue. La testostérone exerce donc un rétrocontrôle négatif sur l'hypophyse et l'hypothalamus (Tilbrook et Clarke, 1995), de telle façon que son action première est de réduire la fréquence des pulses de GnRH. Après la castration de quelques béliers, il a été observé une augmentation de la fréquence de pulses de la GnRH, (Caraty et Locatelli, 1988), tandis qu'un traitement avec la testostérone sur des béliers castrés a diminué la fréquence de pulses de la GnRH (Hileman et al., 1996; Tilbrook et al., 1991) et qu'un traitement avec l'œstradiol a pu imiter l'effet inhibiteur de la testostérone sur la sécrétion de LH (Edgerton et Baile, 1977). Les neurones à GnRH ne possédant pas de récepteurs aux stéroïdes, les stéroïdes agissent sur les neurones à GnRH indirectement via d'autres neurones (aminergiques, peptidergiques, gabaergiques) ou via de cellules gliales qui possèdent des récepteurs aux stéroïdes (Caraty et al., 2001; Thibault et al., 1998) (Figure 8). L'inhibine exerce un rétrocontrôle négatif sur l'hypophyse et plus spécifiquement sur la production de la FSH (Tilbrook et al., 1993) (Figures 5 et 9).

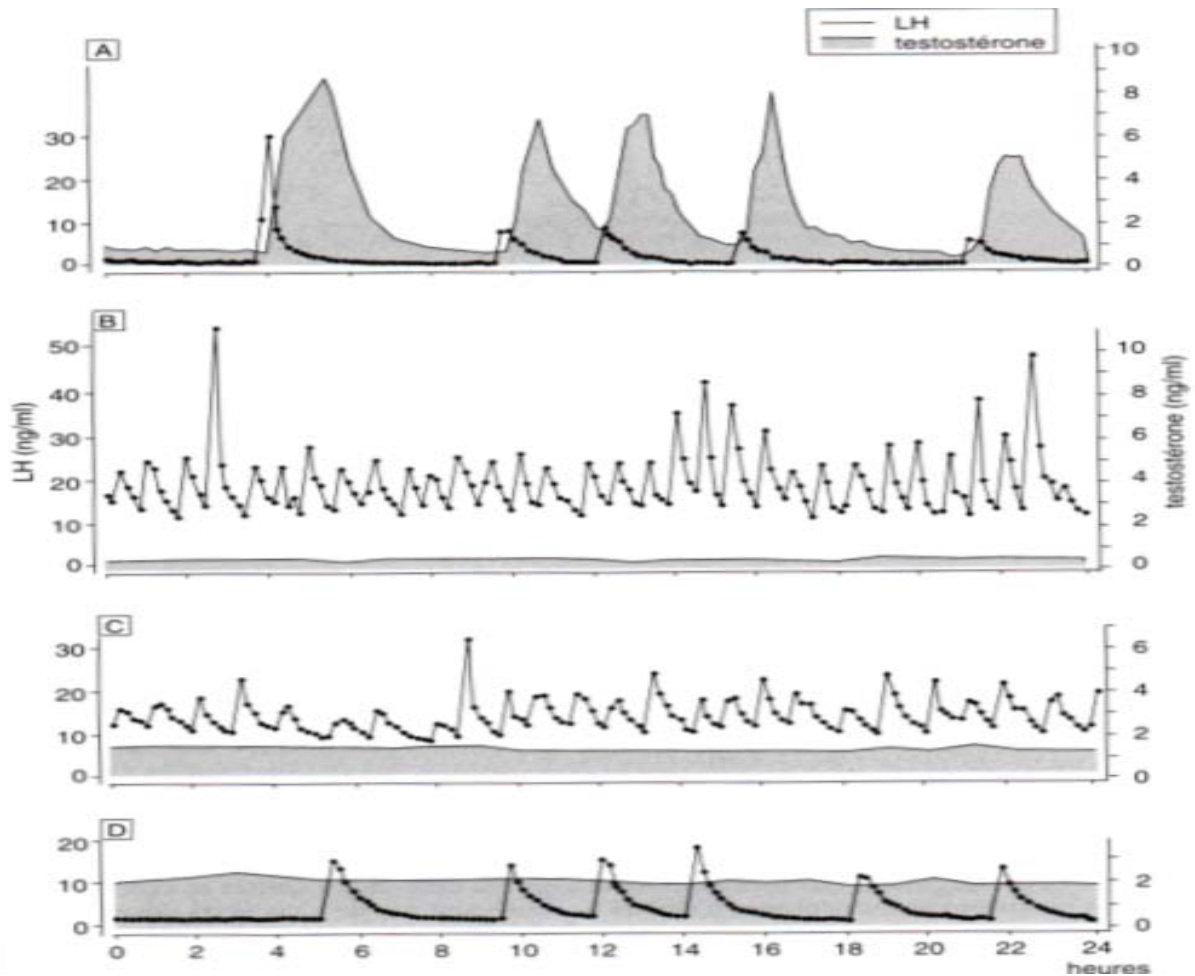


Figure 8. Régulation de la sécrétion de la LH par la testostérone chez le bélier. LH et T sont dosées régulièrement dans le sang pendant 24 heures. A. Bélier entier ; B. Bélier 6 semaines après castration ; C et D. Béliers castrés porteurs d'implants sous-cutanés libérant de la testostérone. En D, l'implant libère davantage de testostérone qu'en C. (d'après D'Occhio M. J. et al., 1982, cité par Thibault C. et al., 1998).

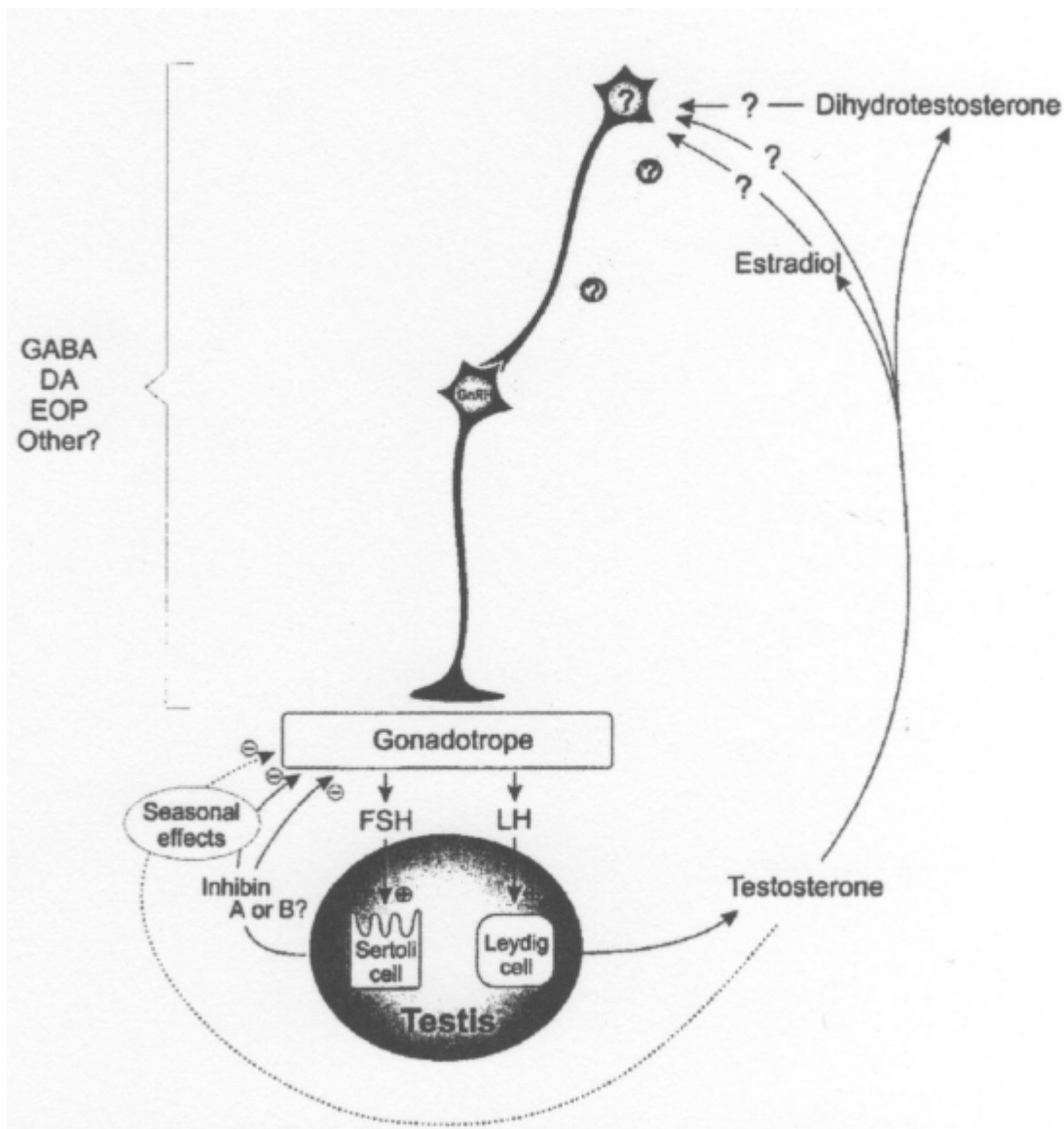


Figure 9. L'axe hypothalamus-hypophysaire-testiculaire : l'action des métabolites de la testostérone sur d'autres structures neuronales avant d'agir sur les neurones à GnRH. (Adaptée de Tilbrook et Clarke, 2001)

Rôle des stéroïdes

L'influence des hormones sur le comportement sexuel mâle a été démontrée depuis longtemps : selon Balthazart et Fabre-Nys (2001) l'expérience menée par Bertold en 1849 chez le coq a été la première à démontrer que la castration supprime l'intérêt des coqs pour les femelles et le chant, tandis que l'implantation d'un testicule dans la cavité péritonéale rétablissait ces conduites sexuelles. La testostérone a été identifiée, presque un siècle après ces observations, comme en étant l'hormone responsable. Pour Fabre-Nys, C. (2000), le taux

de testostérone est un des principaux facteurs de variation du comportement sexuel du mâle. Luttge (1979) mentionne que chez les mammifères le comportement sexuel mâle est directement contrôlé par les androgènes sécrétés par le testicule, et Larsson (1979) cite la testostérone comme la principale hormone androgène.

Le rôle de la testostérone sur le comportement sexuel mâle peut être démontré par les changements de ce comportement selon les variations saisonnières du taux de testostérone, par l'effet de la castration et l'effet de traitements hormonaux de substitution, et aussi par le « réveil sexuel » pendant la puberté.

Les changements saisonniers du développement testiculaire, et par conséquent du taux de testostérone, contrôlés par la variation de lumière journalière (comme expliqué dans le paragraphe 2.1.), font varier le comportement sexuel. Les variations sexuelles, chez le bélier, apparaissent environ 3 semaines après les changements de sécrétion de testostérone (Figure 10).

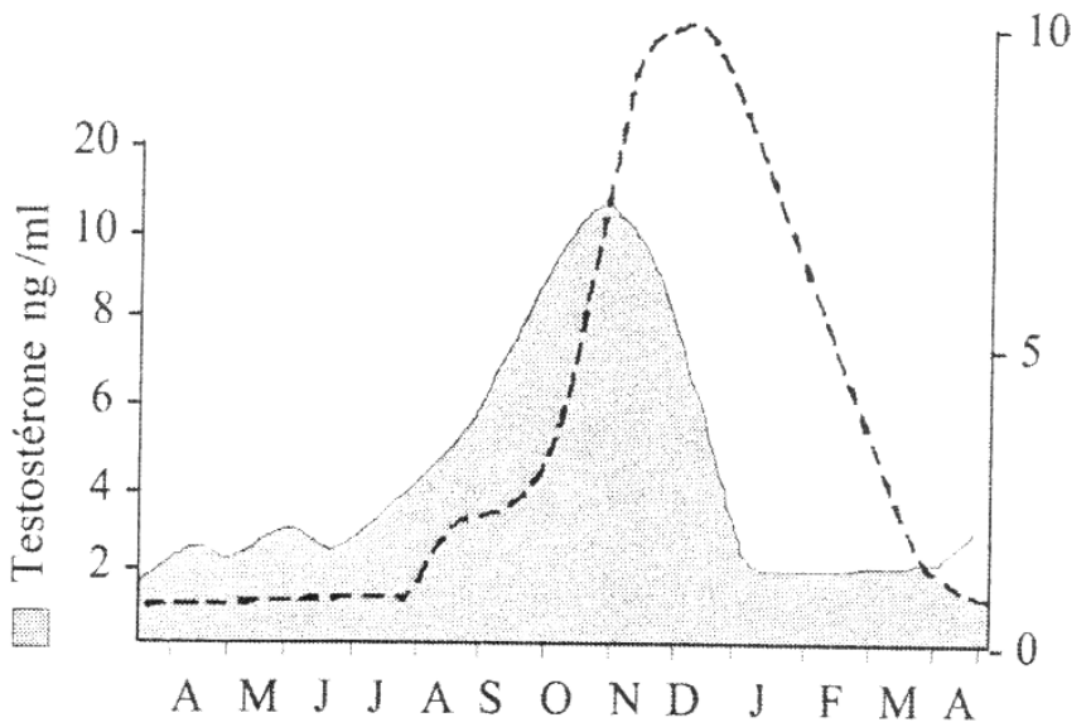


Figure 10. Évolution, au cours de l'année, du taux circulant de testostérone et comportement sexuel chez le bélier. (D'après D'Occhio MJ et al, Endocrinology, 1982, 110 : 1547-1553, cité par Balthazar et Fabre-Nys (2001).

(---) L'activité sexuelle est évaluée par une notation arbitraire qui associe les latences aux fréquences des activités pré-copulatoires et des éjaculations.

La castration entraîne une diminution et parfois une disparition de l'activité sexuelle du mâle dans toutes les espèces de mammifères étudiés (Figure 11). Chez le rat, elle provoque une perte des capacités d'intromission et d'éjaculation, et quelques fois un arrêt total de l'activité copulatoire (Sachs et Meisel, 1988). Chez les boucs adultes, la castration provoque, dès une semaine une diminution de la fréquence des éjaculations liée à la difficulté d'érection et d'intromission (Hart et Jones, 1975). Des troubles de l'érection ont été aussi constatés chez les lapins après castration (Davidson et al., 1978; Traish et al., 1999). Néanmoins, chez l'homme et chez le singe l'activité sexuelle peut se poursuivre pendant plusieurs mois, voire années, après la castration.

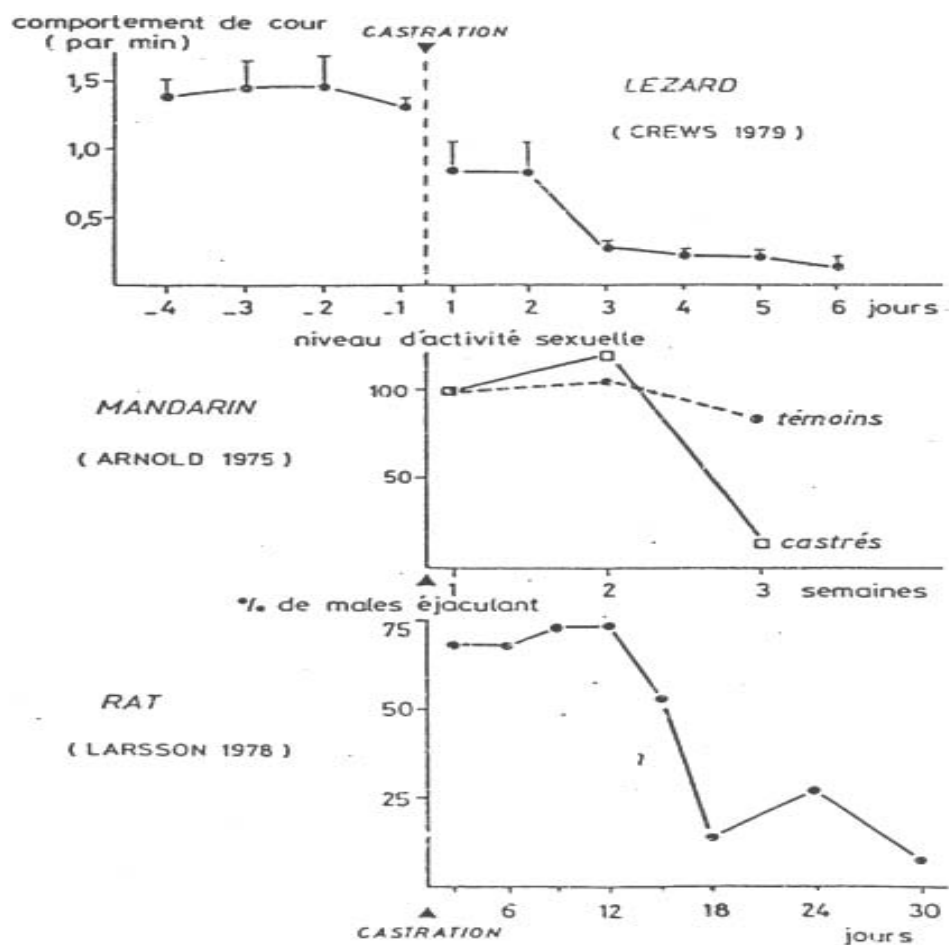


Figure 11. Effet de la castration sur le comportement sexuel mâle (Source: Fabre-Nys, 1987)

Chez les béliers la testostérone est aussi essentielle pour le développement et le maintien du comportement sexuel. L'intérêt sexuel sera réduit ou même absent, à l'âge adulte, quand ils sont castrés avant la puberté (Clegg et al., 1969; Crichton et al., 1991;

Parrott, 1978). Quand la castration est pratiquée à l'âge adulte chez les béliers expérimentés, l'intérêt sexuel diminue peu après l'ablation testiculaire, et peut prendre jusqu'à 12 mois pour disparaître complètement (Clegg et al., 1969; D'Occhio et Brooks, 1980; Pinckard et al., 2000) (Figure 12). D'autres démonstrations de l'importance de la testostérone sur le développement et le maintien du comportement sexuel chez le bélier ont été réalisées par Tilbrook et al. (1993) et Brown et al. (1994). Ces auteurs ont utilisé des traitements pour inhiber le GnRH chez des béliers pré-pubères, et ont pu ainsi retarder et réduire leur comportement sexuel.

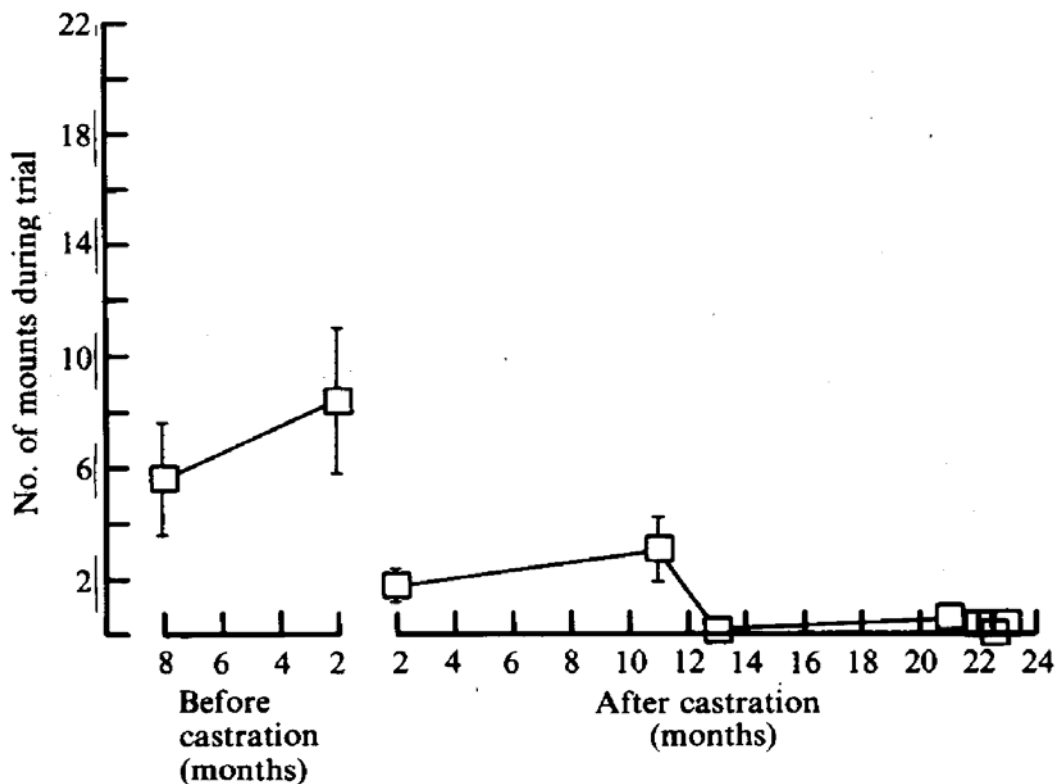


Figure 12. Effet de la castration des béliers adultes sur le comportement de monte (adapté de D'Occhio et Brooks, 1980).

Chez les animaux castrés le rétablissement du comportement sexuel est normalement obtenu, après un traitement à la testostérone (Fabre-Nys, 1987; Sachs et Meisel, 1988). Ce qui suggère que la diminution ou la perte de la testostérone est à l'origine de la réduction de l'activité sexuelle. Cependant, le traitement devient plus efficace s'il est fait plus précocement et le rétablissement du comportement se fait alors en quelques jours (Sachs et Meisel, 1988), de façon progressive, et dépendant de la dose (plus la dose est élevée, plus le comportement

sexuel réapparaît rapidement et plus son intensité augmente vite, jusqu'à un niveau limite qui correspond en général au meilleur niveau de comportement avant la castration) et dans l'ordre inverse de l'ordre de leur disparition après castration (Fabre-Nys, 1987) . Chez les rats et les lapins l'érection est restaurée après traitement par des androgènes (Baba et al., 2000; Traish et al., 1999). Le traitement à la testostérone est capable de stimuler le comportement sexuel des béliers castrés avant ou après la puberté (D'Occhio et Brooks, 1980; Parrott et Baldwin, 1984).

Les métabolites de la testostérone et ses fonctions sur le comportement sexuel

La testostérone est métabolisée au sein du système nerveux central par aromatisation, par l'action de P-450_{arom} , en œstradiol (E2) (Callard et al., 1978; Naftolin et al., 1972; Naftolin et al., 1975) et en 5 α -dihydrotestostérone (5 α -DHT) par l'action de la 5 α -réductase (Massa et al., 1975; Whalen et Rezek, 1972) (Figure 13).

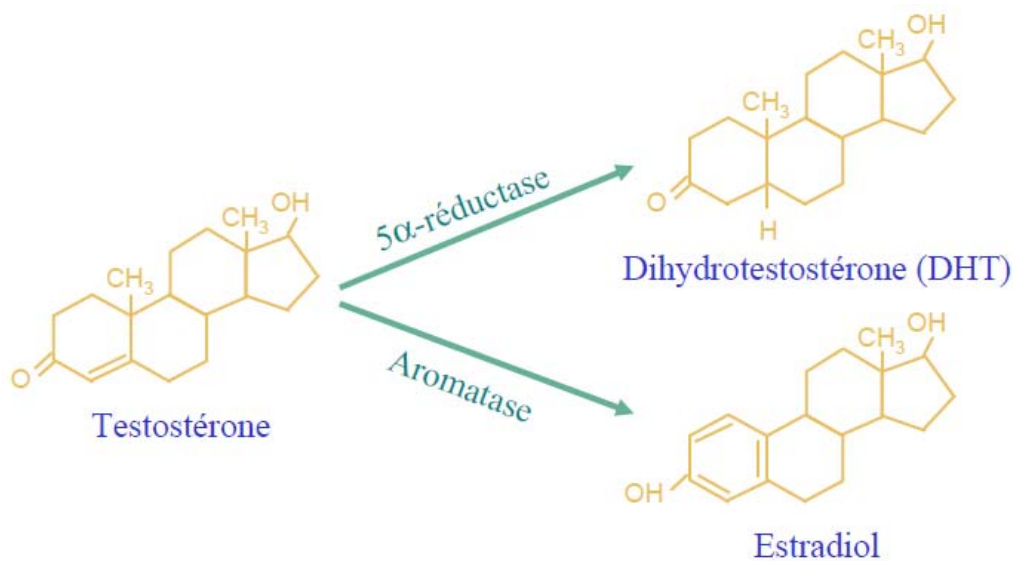


Figure 13. Métabolisation de la testostérone par aromatase et réduction (Adaptée de Balthazart et Fabre-Nys, 2001)

Ball et Balthazart (2006) appellent la testostérone une « pro-hormone » car une métabolisation de la testostérone est requise, au niveau du cerveau, par aromatisation et 5 α -réduction, avant qu'elle n'exerce ses effets sur le comportement sexuel. En effet, la 5 α -DHT et l'E2 peuvent, de façon isolée ou en synergie, reproduire la plupart des effets comportementaux de la testostérone (Balthazart et Fabre-Nys, 2001). Chez les mammifères et

les oiseaux, plusieurs travaux ont montré que l'œstradiol était le métabolite de la testostérone actif sur le comportement, tandis que la 5 α -DHT est active sur le tractus génital (Fabre-Nys, 1987). Chez le rat castré la 5 α -DHT ne restaure pas les capacités copulatoires alors que l'E2 s'est montré efficace dans ce contexte (Sachs et Meisel, 1988). A l'inverse, la restauration des érections réflexes nécessite l'action de la 5 α -DHT alors que l'E2 s'avère inefficace (Hart, 1979). Chez les béliers castrés, une stimulation de l'activité sexuelle est observée lors d'un traitement à l'œstradiol, mais le traitement à la 5 α -DHT est inefficace (D'Occhio et Brooks, 1980; D'Occhio et al., 1985; Parrott, 1978; Parrott et Baldwin, 1984) (Figure 14). Cependant, un effet synergique de l'E2 et la 5 α -DHT, chez le bélier, a été remarqué par D'Occhio et Brooks (1980). Ces auteurs ont observé une complémentarité d'effet de ces 2 molécules, car, selon eux, quand les deux stéroïdes ont été administrés ensemble, ils ont induit la réponse d'accouplement complet, tandis que l'œstradiol-17 β seul conduit seulement à la monte. Cette synergie d'effet a aussi été observée chez les rongeurs (Sachs et Meisel, 1994). Selon Claude Fabre-Nys (1987), cette synergie s'explique en partie par le fait que, chez le mâle, le comportement sexuel est modulé par la sensibilité des organes génitaux qui dépend de la 5 α -DHT. Elle cite encore qu'un effet central de la 5 α -DHT ne peut pas être complètement exclu.

L'E2 peut aussi être métabolisé en dérivés hydroxylés appelés catécholestrogènes qui peuvent interférer avec la biosynthèse et le catabolisme des catécholamines et pourraient contribuer aux effets centraux des estrogènes (Balthazart et Fabre-Nys, 2001).

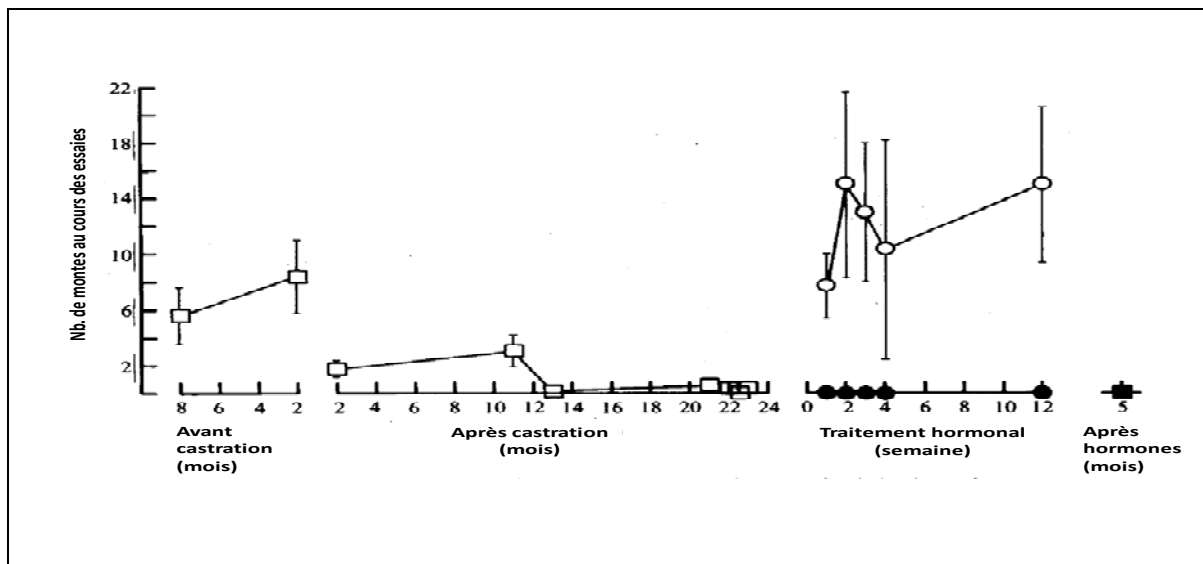


Figure 14. Effet de la castration et du traitement par l'œstradiol-17 β (cercles blancs) et la 5 α -DHT (cercles noirs) sur le comportement de monte des béliers castrés quand adultes (Adapté de D'Occhio et Brooks, 1980).

3.2.2. Effets organisateurs de la testostérone et ses métabolites

La testostérone et ses métabolites peuvent agir pendant la période embryonnaire ou néo-natale de l'animal. Ils peuvent exercer des *effets organisateurs* qui sont pratiquement irréversibles, présents tout au long de la vie de l'animal. Les effets organisateurs peuvent être illustrés par l'hypothèse de la masculinisation du cerveau. Selon Bear et al., (2007), les hormones sexuelles déterminent l'identité sexuelle du cerveau pendant le développement précoce. Ils affirment que les individus détenteurs d'un chromosome Y possèdent un facteur (facteur déterminant du développement des testicules) qui va influencer la formation des testicules. Les androgènes sécrétés par les testicules vont influencer le développement du cerveau et sa différenciation sexuelle. Donc, ce sont les hormones et non les chromosomes qui influencent directement les caractéristiques sexuels du système nerveux. Ainsi, il est possible d'avoir des individus génétiquement mâles avec des cerveaux femelles, et l'inverse. Par conséquent, en présence de testostérone pendant la vie fœtale, le cerveau est masculinisé, et en son absence, le cerveau est féminisé (Bouissou, 1995; Cooke et al., 1998). Selon Balthazart et Fabre-Nys, (2001) les différences comportementales entre les sexes sont accompagnées de différences morphologiques et biochimiques dans l'organisation du cerveau.

3.2.3. Mécanismes et sites d'action de la testostérone

Les stéroïdes agissent sur le comportement à la fois par des effets "périphériques" modulant la sensibilité aux signaux sexuels, sur les signaux eux-mêmes (ex : cornes, odeur), sur la musculature impliquée dans la réalisation du comportement sexuel, et un effet "central" sur le système nerveux (Fabre-Nys, 2000). Les hormones stéroïdes peuvent avoir deux effets au niveau cellulaire : un effet génomique et un effet non génomique. Les données actuelles indiquent que les stéroïdes modulent le comportement sexuel plutôt par une action génomique. Il est connu que les stéroïdes agissent sur les neurones en modifiant la concentration et/ou l'activité des neurotransmetteurs et de la plupart des neuropeptides, qui eux-mêmes modulent l'effet des neurotransmetteurs, et ainsi influencent le comportement sexuel (Balthazart et Fabre-Nys, 2001). La testostérone traverse la membrane cellulaire de manière passive (propriétés lipophyles) ou active, par l'intermédiaire d'un récepteur membranaire la SHBG (Sex Hormone-Binding Globuline). Elle se fixe à un récepteur cytoplasmique qui subit une translocation nucléaire. Le complexe H-R se fixe à des endroits

spécifiques, les promoteurs des gènes cible et module la synthèse des protéines spécifiques (Figure 15). D'après Balthazart et Fabre-Nys (2001) cette action peut se situer à la fois aux étapes pré- et pos-synaptiques de la transmission en stimulant la synthèse des neurotransmetteurs ou des enzymes de synthèse ou de dégradation, synthèse et affinité des récepteurs, libération et recapture des neurotransmetteurs, second messagers.

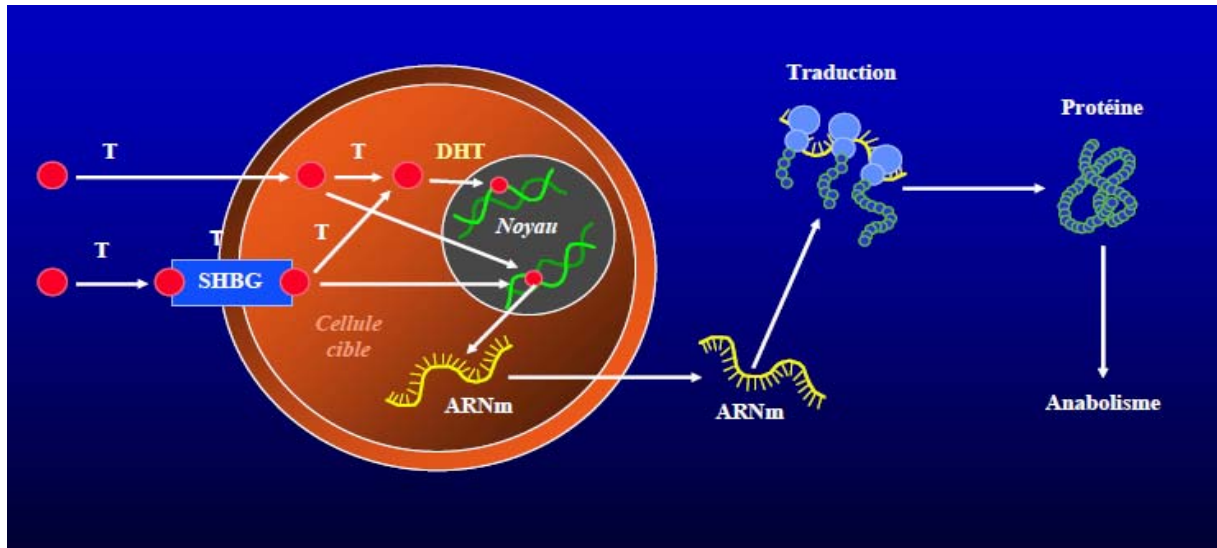
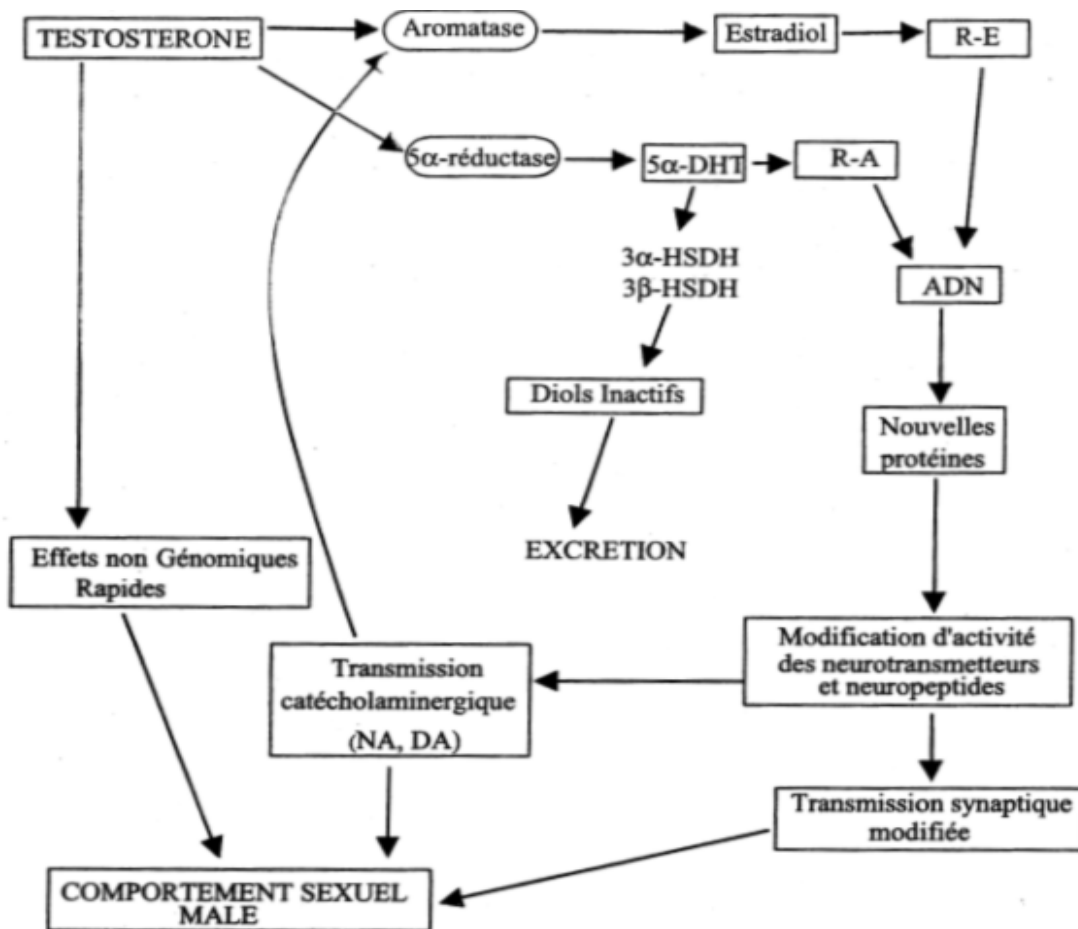


Figure 15. Mécanisme d'action de la testostérone ou de ses métabolites actifs. Extrait de Perret, B., 2011.

La testostérone ou l'œstradiol agissent dans le cerveau sur le catabolisme et synthèse de l'acétylcholine, dopamine et noradrénaline, à travers l'activité et probablement la concentration d'enzymes (Balthazart et Fabre-Nys, 2001).

Chez le mâle, la dopamine active aussi bien les composantes motivationnelles que consommatoires du comportement sexuel (voir revues de C. Fabre-Nys, 1998 et de Paredes et al, 2004). Selon Hull et al., (1995) chez le rat il a une corrélation entre la libération de dopamine dans l'aire pré-optique médiane (APOm) pendant la période pré-copulatoire et la capacité à copuler. D'après ces auteurs, la testostérone régule la quantité de dopamine dans l'APOm chez le rat, de telle façon que la castration entraîne une baisse significative de dopamine dans l'APOm. Quant au système sérotoninergique, il est connu comme inhibiteur du comportement sexuel mâle (Ahlenius et al, 1980; Balthazart et Fabre-Nys, 2001), mais la stimulation des récepteurs 5-HT_{2C} augmente les érections et inhibe l'éjaculation, alors que la stimulation des récepteurs 5-HT_{1A} a des effets opposés: la facilitation de l'éjaculation et, dans certaines circonstances, l'inhibition de l'érection. La noradrénaline peut être activatrice ou inhibitrice selon, principalement, le sous-type de récepteur par lequel elle agit.

L'administration des antagonistes des récepteurs $\alpha 1$ et β dans l'APOM ou par voie systémique provoque une diminution des comportements sexuels, tandis que des antagonistes des récepteurs $\alpha 2$ stimule le comportement copulatoire chez les rongeurs, chiens et hommes (voir revue Fabre-Nys, 1998) (Figure 16) et (Tableau 1). D'autres molécules telles que la GnRH et l'ocytocine stimulent l'activité sexuelle, tandis que le CRF (corticotropin releasing hormone), le NPY (Neuropeptide Y) ou la β -endorphine l'inhibent. Quelques fois, l'action d'un transmetteur peut être centrale et périphérique. C'est le cas de l'oxyde nitrique qui, lorsqu'elle est libérée dans le cerveau, augmente la libération de dopamine, favorise alors l'expression du comportement sexuel et, au niveau périphérique, agit comme vasodilatateur, permettant l'érection du pénis.



R-A : récepteur des androgènes ; R-E : récepteur des estrogènes ; 5 α -DHT : 5 α -Dihydrotestostérone ; 3 α - (β) HSDH ; 3 α - (β) hydroxystéroïde déshydrogénase ; NA : noradrénaline ; DA : dopamine

Figure 16. Quelques mécanismes neurochimiques importants impliqués dans le contrôle du comportement sexuel mâle (Extrait de Balthazart et Fabre-Nys, 2001).

Tableau 1. Résumé des effets monoaminérgiques sur le comportement sexuel mâle. Adaptée de Fabre-Nys (1998). +, stimulation du comportement ; -, inhibition du comportement ; 0, comportement non affecté

	Comportements Motivationnelles	Comportements Consommatoires	
		Érection	Éjaculation
Dopamine			
D1	0	+++ , 0	00, -
D2	00, ++	++ , --	+++
Noradrénaline			
α 1	+	Pas de données	++
α 2	---, +	--, 0	0, -
β	++	Pas de données	+
Serotonine			
5HT1A	++	--, 0	+++
5HT1B	-	Pas de données	-
5HT2A	-	Pas de données	--
5HT2C	-	++	-
5HT3	-	Pas de données	-

L'identification des sites du système nerveux central qui fixent des hormones stéroïdes peut révéler des structures impliquées dans le comportement sexuel. De façon générale, chez les vertébrés, les cellules qui fixent les stéroïdes sexuels sont localisées dans la partie médiane de l'aire préoptique, dans l'hypothalamus antérieur, dans le noyau ventromédian, dans le noyau arqué, dans les noyaux prémammillaires, dans des structures télencéphaliques faisant partie du système limbique (amygdale, septum latéral, noyau du lit de la *stria terminalis*), dans des portions spécifiques du mésencéphale (en profondeur dans le tectum optique) et dans les neurones moteurs de la moelle qui contrôlent le muscle *bulbocavernosus* (Balthazart et Fabre-Nys, 2001). Une étude réalisée par Roselli et al. (2000), utilisant une hybridation *in situ* pour identifier des neurones exprimant l'aromatase mRNA, a montré que le plus haut niveau d'aromate se trouvait dans la partie centrale de l'aire pré-optique médiane et dans la partie postérieure médiane du noyau du lit de la *stria terminalis* (BNST). Des niveaux moyens ont été trouvés dans la région anteroventrale du noyau paraventriculaire pré-optique, dans le noyau pré-optique médian et dans une large bande située entre le noyau pré-optique médian et le noyau du BNST. Des faibles niveaux d'aromatase ont été observés dans l'organe

vasculaire de la lame terminale, dans la partie antérieure du noyau pré-optique médian et dans la partie centrale du noyau ventromédian de l'hypothalamus (Figure 17).

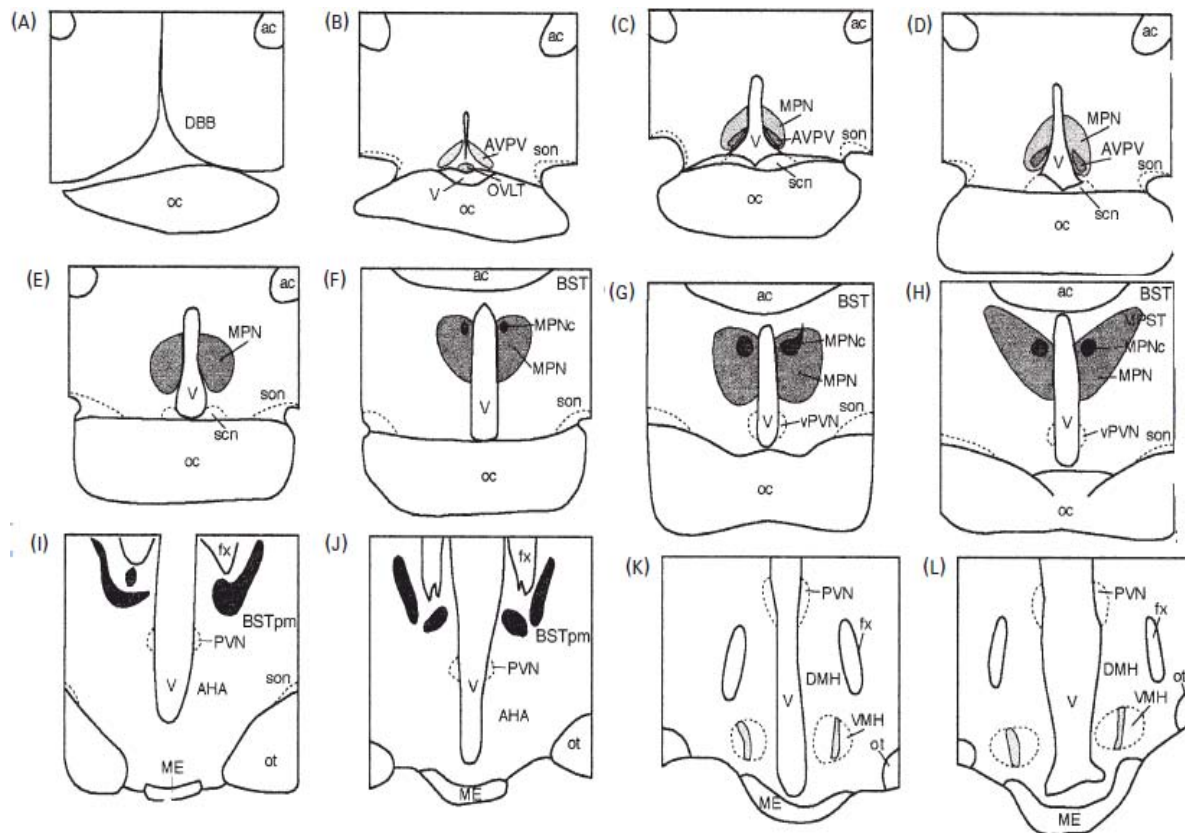


Figure 17. Dessins de coupes coronales du cerveau de blier illustrant la distribution de mRNA P450_{ARD}. La densit de l'ombre indique le degr du signal d'hybridation. A – L, coupes ont t ralises de la partie rostrale  la partie caudale  des intervalles de 400 µm. ac, commissure antrieure; AHA, hypothalamus antrieur; aMPN, partie antrieure de l'aire pr-optique mediane; n. AVPV, noyau periventriculaire anteroventral ; BST, noyau du lit le la *stria terminalis*, partie ventrale ; BSTpm, noyau du lit le la *stria terminalis*, division mediane, partie posteromediane ; DBB, bande diagonale de Broca; DMH, hypothalamus dormdian ; fx, fornix; ME, minence mdiane; MPN, noyau pr-optique mdian; MPNc, partie centrale du noyau pr-optique mdian; MPST, noyau continu du lit pr-optique mdianel; oc, chiasma optique; ot, tractus optique; OVL, organe vasculaire de la lame terminale; PVN, noyau paraventriculaire; scn, noyau suprachiasmatique; son, noyau supraoptique; V, ventricule; VMH, hypothalamus ventromdian; vPVN, partie ventrale du noyau paraventriculaire. (Adapte de Roselli et al., 2000)

Néanmoins tous les sites nerveux de fixation des stéroïdes sexuels ne sont pas impliqués dans le comportement sexuel. Car elles pouvant avoir d'autres rôles comme la modulation de la sécrétion de la GnRH. Ainsi, pour bien établir le lien entre les aires cérébrales et le comportement sexuel, d'autres techniques sont employées aujourd'hui : implantation stéréotaxique de stéroïdes dans le cerveau, lésions, détection de marqueur d'activité cérébrale comme *c-fos*, etc.

Les structures cérébrales impliquées dans les phases motivationnelles et consommatoires sont-elles différentes ?

Les études de Everitt (1990) réalisés sur le rat ont proposé une dissociation entre les régions cérébrales qui contrôlent les phases appétitive et consommatoire et ces études ont été, aussi, confirmés, chez la caille, par Taziaux et al. (2006). Ainsi, l'établissement des circuits cérébraux impliqués dans le comportement sexuel, a pris la voie d'identifier différents circuits pour chaque étape du comportement sexuel mâle. Par contre, de plus en plus d'études révèlent des structures cérébrales qui ont un double rôle, participant à la fois aux deux phases du comportement sexuel. Par exemple, la lésion des deux portions du noyau paraventriculaire (NPV) entraîne des préjudices sur la copulation et les érections par non-contact (Liu et al., 1997a, 1997b), par contre si la lésion n'affecte que la portion parvocellulaire l'animal sera capable de copuler mais les érections par non-contact vont diminuer et aussi le nombre d'éjaculations (Ackerman et al., 1997; Liu et al., 1997a, 1997b). Ce rôle double a été aussi trouvé chez l'APO : En 1990, B. J. Everitt a montré, chez le rat, que la lésion de l'aire pré-optique médiane (APO) entraînait la disparition de l'accouplement, mais n'empêchait pas la motivation sexuelle, tandis que la lésion de l'amygdale (AMY) entraînait la disparition de la motivation sans gêner l'accouplement. Son travail a montré que le contrôle central des événements sexuelles chez le rat, se caractérise pour une délimitation précise : l'APO n'étant impliquée que dans la phase consommatoire, tandis que l'AMY dans la phase appétitive. Par contre Hurtazo et al. (2008) affirment que l'APO est impliquée dans la phase motivationnelle et plus récemment Yeh et al. (2009) indiquent l'implication de l'APO dans les deux phases, la partie ventrale de l'APO régule la motivation et la partie dorsale la performance.

La question n'est donc pas résolue et d'autres études sont nécessaires.

Origine des niveaux d'expression de la performance et de la libido

Dans leur revue Sachs et Meisel, (1988) présentent plusieurs résultats sur la relation entre le niveau de testostérone et les niveaux d'activité sexuelle chez le mâle de différentes espèces (cochons d'Inde, rat, singe et humain), et concluent à une absence de corrélation entre le niveau de testostérone et la performance sexuelle. Dans plusieurs espèces, certains mâles n'expriment pas de comportement sexuel (inactifs), alors qu'ils ne présentent pas d'anomalies testiculaires et que leurs niveaux de testostérone sont normaux. C'est le cas par exemple des béliers chez qui le taux de testostérone et d'œstradiol ne diffère pas entre les animaux actifs et inactifs (Pinckard et al. 2000, Roselli et al. 2002). De même, les concentrations de testostérone après injections de LHRH étaient les mêmes entre les béliers classés de haute performance et les béliers classés de faible performance (Perkins et al 1992). Ainsi, en effet, les niveaux basaux des androgènes ne peuvent pas être responsables de la faible expression de la libido chez les béliers (Roselli et al., 2002).

Selon Roselli et al., (2002) les différences du comportement sexuel chez les béliers sont dues à des différences dans le système nerveux central. A l'appui de cette thèse ils citent les données de Alexander et al., (1993), Resko et al. (1994) et Perkins et al. (1995) qui ont montré que les béliers présentant une faible libido vis-à-vis des femelles ou une préférence pour des partenaires du même sexe avaient moins de récepteurs d'œstradiol dans l'amygdale et une activité aromatasase diminuée dans l'aire pré-optique ou l'éminence médiane.

L'ensemble de ces études nous amène à penser que l'identification de l'origine des différences individuelles de libido et de performance passe par la connaissance des structures cérébrales impliquées. Malgré cela, les études sur les structures centrales impliquées dans le comportement des animaux ayant une expression sexuelle différent (haute x faible libido) sont rares.

Peut-on expliquer l'homosexualité?

La préférence pour un partenaire sexuel du même sexe (appelée homosexualité chez l'homme) est assez répandue chez la plupart des espèces étudiées (dans 63 espèces) : 5-10% chez les ovins et caprins, 3-10% chez les humains...

Les données existantes suggèrent que plusieurs facteurs sont impliqués dans cette préférence: sociaux (le type d'élevage à l'âge précoce chez le mouton par exemple,

l'éducation et l'environnement social chez l'homme), génétiques, capacité à traiter les signaux sensoriels et les mécanismes neurohormonaux.

Les facteurs organisateurs et activateurs agissant dans le choix d'un partenaire sexuel

Les effets organisateurs et activateurs des stéroïdes testiculaires (voir 3.2.2) peuvent jouer un rôle prépondérant sur la préférence sexuelle. Cependant il paraît que ce rôle est beaucoup plus important à l'âge précoce (effet organisateur) que à l'âge adulte (effet activateur).

C'est au cours du développement que la testostérone ou ses métabolites agissent sur les organes sexuels et le cerveau, provoquant une masculinisation (renforcement des comportements typiquement mâles) et déféminisation (suppression des réponses typiquement féminines) des comportements (voir revue de Henley et al., 2011). Cet effet a été prouvé, chez le rat mâle, car l'injection d'un inhibiteur de l'aromatase pendant la fin de la vie embryonnaire ou pendant la première semaine de vie postnatale était capable d'empêcher la masculinisation du comportement et de provoquer une nette diminution de la préférence hétérosexuelle, néanmoins ces individus n'étaient pas exclusivement homosexuels. Ces mâles présentaient, à l'âge adulte, un noyau sexuellement dimorphique dans l'APO (SDN) de taille plus petite que des mâles non traités et proche des femelles et leur cerveau comme celui des femelles était fortement activé par l'odeur d'autres mâles. Des expériences ont pu montrer que ces effets sont irréversibles à l'âge adulte. Ces observations ont été confirmées chez la souris (voir Balthazart, 2010). Cette hypothèse est soutenue par les expérimentations faites chez les furets, chiens, porcs et la caille Japonaise (voir revue de Perkins et Roselli, 2007). Par contre, chez l'homme, l'exposition prénatale à un œstrogène (diethylstilbestrol) n'a pas changé l'orientation psychosexuelle (Wilcox et al., 1995). D'après Carani et al., (1999), chez l'homme les œstrogènes n'ont pas d'effet important sur la différenciation cérébrale ou sur l'orientation sexuelle, mais pourraient avoir un rôle dans l'activité sexuelle du mâle. Et selon Johnson et Everitt (2002) les effets des androgènes sur le développement du comportement sexuel dimorphique sont moins profonds chez les primates que chez les non-primates. Pour obtenir une déféminisation de la préférence sexuel chez le porc il faut une exposition aux métabolites oestrogénique de la testostérone juste après la naissance (Adkins-Regan et al., 1989) tandis que l'obtention d'une déféminisation des réponses de réceptivité exige un période d'exposition pré et post natale à la testostérone plus prolongée (Ford et Christenson,

1987). Ainsi, ces résultats confirment que les effets organisateurs sur la préférence sexuelle varient selon l'espèce et aussi la période critique.

Les effets activateurs des stéroïdes testiculaires sont bien illustrés chez les animaux castrés à l'âge adulte : la castration élimine la préférence sexuelle pour une femelle chez le rat (Hughes et al., 1990 ; Bakker et al., 1994 ; Meyerson et al., 1980 ; Xiao et al., 2004), le hamster (Ballard et Wood, 2007), tandis que le traitement avec la testostérone ou l'œstradiol est capable de restaurer le comportement initial (Bakker et al., 1993 ; Meyerson et al., 1980, Ballard et Wood, 2007). Ballard et Wood (2007) affirment que la préférence sexuelle chez le mâle peut être plus dépendante de la testostérone que le comportement sexuel. Néanmoins, les effets de la castration ne sont pas uniformes dans toutes les études : chez les rats, des études montrent qu'une castration à long terme peut induire absence de préférence pour un stimulus - femelle réceptive ou mâles (voir revue de Henley et al. 2011). La castration de béliers adultes intéressés par les femelles (MOF) ou les mâles (MO) a induit une diminution du nombre de montes dans les deux groupes d'animaux, mais n'a diminué le nombre d'éjaculation que pour les MOF et le traitement avec l'œstradiol n'était pas capable de rétablir les montes (Pinckard et al., 2000). Selon Resko et al. (1996) la préférence des béliers pour d'autres mâles serait liée à une capacité réduite des testicules à produire de la testostérone. Cette hypothèse est renforcée par les données de Perkins et al., (1992) qui ont observé que quand les MO étaient exposés à des femelles pendant plusieurs heures ils ne présentaient pas d'augmentation des niveaux de testostérone systémique, contrairement aux béliers MOF. Resko et al. (1996) ont aussi trouvé que l'activité aromatasase dans l'APO médiane était plus faible chez les MO que chez les MOF. Ils ont donc cru que l'orientation sexuelle de ces béliers était liée à leur capacité d'aromatase. Cependant, ces données contrastent avec les résultats de Roselli et al. (2002) qui montrent que, chez les béliers, les concentrations basales de testostérone ne diffèrent pas entre les MOF et les MO et les inactifs. De plus Stormshak et al., (2008) ont montré que béliers MOF et MO castrés à l'âge adulte ne présentent pas de pic de LH après un traitement avec l'œstradiol contrairement aux femelles démontrant une déféminisation de ce mécanisme. Ainsi, ils suggèrent que ces deux groupes ont été exposés pendant leur développement à la testostérone. L'observation que les MO étaient attirés vers mâles et non vers femelles les ont amenée à suggérer une dissociation entre la déféminisation de la préférence sexuelle et de la réceptivité comme proposé par d'autres auteurs (Wallen et Baum, 2002 ; Stormshak et al., 2008).

Les structures cérébrales

Plusieurs expériences faites sur des furets (Paredes et Baum 1995 ; KIndon et al., 1996) et des rats (Paredes et al., 1998) ont montré que dans ces espèces l'APO médiane était importante dans le choix d'un partenaire de sexe opposé, car après une lésion bilatérale les animaux ont passé beaucoup plus de temps, dans le test de choix, à côté d'un autre mâle. Mais des expériences semblables n'ont pas été faites dans d'autres espèces.

Des données morphologiques chez l'homme montrent des différences de taille entre certaines structures des cerveaux des hommes attirés vers d'autres hommes et vers des femmes. Le noyau suprachiasmatique (SCN) était significativement plus volumineux chez les hommes homosexuels que chez les hommes hétérosexuels (Swaab et Hofman, 1990). La commissure antérieure est plus grande chez les hommes homosexuels que chez les hommes hétérosexuels et que chez les femmes (Allen et Gorski, 1992). Le noyau interstitiel de l'hypothalamus antérieur 3 (INAH 3) a été identifié plus petit chez les hommes homosexuels que chez les hétérosexuel et semblable à celle des femmes (Le Vay, 1999). Chez les rats mâles, qui ont été dans la période critique traités pour devenir attirés vers mâle à l'âge adulte, le SDN de l'APO est plus petite que celle des rats attirés vers femelles et de taille semblable à celle des femelles (Houtsmuller et al., 1994). L'oSDN des béliers attirés vers mâle est plus petit que celui des béliers attirés vers femelles (Roselli et al. 2004). Mais ces différences morphologiques n'indiquent pas qu'elles sont accompagnées des différences fonctionnelles.

Chez les animaux domestiques, l'unique travail qui traite du rôle fonctionnel des structures cérébrales dans le choix d'un partenaire du même sexe est celui d'Alexander et al. (2001). Néanmoins, leurs observations se sont portés sur l'expression de Fos seulement à deux zones de l'hypothalamus : l'APO et le NHVM ; et deux limbiques : l'AMYme et le BNST.

Les gènes et le choix d'un partenaire sexuel

Les évidences scientifiques qui soutiennent l'argument d'une base génétique pour l'homosexualité chez les animaux domestiques et chez l'homme sont très faibles. D'abord il faut considérer que les animaux homosexuels ne se reproduisent pas, après il n'existe pas un génotype qu'exprime le « gène homo » et jusqu'à aujourd'hui il n'existe aucune preuve d'existence d'un ou plusieurs gènes responsables pour la détermination du « genre homo » (Balthazart, 2010).

Ainsi plusieurs études aujourd'hui tentent de comprendre les causes d'une préférence pour un partenaire sexuel de même sexe. Cependant, il n'y a pas encore de théorie qui puisse de façon scientifique indiquer la (les) cause (s) qui amène un animal ou l'homme à avoir un désir pour un partenaire du même sexe. Il semble pertinent tout d'abord de connaître les régions cérébrales qui sont affectées dans le choix d'un partenaire sexuel ce que pourra amener à comprendre les mécanismes impliqués dans un tel choix en manipulant ces structures.

Objectifs de la thèse

L'objectif principal de cette thèse est de mieux comprendre l'origine de la variabilité d'expression du comportement sexuel et d'identifier les structures cérébrales impliquées dans le comportement sexuel de béliers ayant un haut ou un bas niveau de libido et préférant une femelle ou un mâle comme partenaire sexuel.

La préférence pour un partenaire mâle ou femelle ainsi que l'expression de sa volonté d'engager des interactions sexuelles avec le partenaire de son choix, révèlent la motivation sexuelle du mâle. Pour identifier les structures centrales qui participent au choix d'un partenaire sexuel et à l'expression de la motivation sexuelle il faut connaître les structures qui sont impliquées dans les différents phases du comportement sexuel d'un bélier : la phase appétitive ou motivationnelle et la phase consommatoire. Pour cela, nous avons développé un protocole qui nous a permis d'étudier d'une part des béliers qui ne pouvaient qu'exprimer leur motivation sexuelle, en les empêchant d'avoir un contact direct avec le partenaire de leur choix de telle façon qu'il ne pouvaient réaliser ni des montes ni des éjaculations et d'autre part des béliers qui pouvaient manifester la totalité de leur comportement sexuel en ayant un contact direct avec leur partenaire de choix et ainsi exécutant la phase consommatoire.

Pour bien réussir à identifier ces structures il nous fallait sélectionner les béliers ayant des niveaux différents de motivation et de préférence sexuelle. Les méthodes d'évaluation disponibles ne permettaient pas cette sélection. Ainsi, il nous fallait tout d'abord bien connaître le comportement sexuel des béliers objets de nos études, appartenant à la race Île-de-France, pour mettre au point ces méthodes et essayer de vérifier quelques facteurs potentiellement capables d'influencer l'expression de ce comportement (âge et photopériode). Ainsi dans la première partie de cette thèse nous nous sommes intéressés au comportement sexuel du bélier en analysant par des tests standardisés, les relations entre les différentes composantes du comportement sexuel et leur motivation, performance et préférence sexuelle. Ceci nous a permis de sélectionner les béliers sur ces critères. Dans la deuxième partie, nous avons étudié l'effet de deux facteurs qui peuvent intervenir dans l'expression du comportement sexuel : l'âge et l'influence des traitements photopériodiques.

Étant capables de bien sélectionner les animaux selon leur motivation et leur préférence sexuelle nous avons réalisé l'étude des structures cérébrales impliquées, objet de la troisième partie de cette thèse.

Chapitre 1 :
Comportement sexuel du bélier Île-de-France

Comportement sexuel du bélier Île-de-France

Introduction

Dans la réussite d'un programme de reproduction le comportement des partenaires (mâle et femelle) s'avère fondamentale. Car, pour que la reproduction puisse être obtenue, il faut que la réalisation des conduites sexuelles soit efficace.

Chez le mâle, les mécanismes physiologiques, surtout la sécrétion et taux de testostérone, influent largement sur son comportement sexuel. Toutefois, les nombreuses études dont ces mécanismes ont fait l'objet ont montré que les variations individuelles du niveau d'activité copulatoire ne sont pas uniquement d'origine physiologique. Des études éthologiques sont nécessaires pour mieux comprendre cette variabilité (Orgeur, 1982).

Depuis quelques décennies des études ont été réalisées pour comprendre le comportement sexuel des animaux d'élevage. Chez le bélier une des premières études comportant la description de ce comportement date de 1964 (Banks, 1964). Banks (1964) a fait une description détaillée des interactions mâle-femelle culminant avec l'éjaculation. Pepelko et Clegg (1965) ont ensuite fait une étude plus centrée sur la quantification des actes sexuels : nombre moyen d'éjaculation par bélier (variant de 2,9 à 8,4), nombre de monte par éjaculation (de 1,3 à 3,2), latences à la première monte (de 0,25 à 0,74 minutes) et durée de la période réfractaire et les relations entre ces paramètres : corrélations positives entre le nombre total d'éjaculation et la latence à la première monte et aussi avec la première période réfractaire (0,16 et 0,45, respectivement). Ces résultats montrent la grande variabilité du comportement sexuel chez les béliers. D'autres études ont identifié des facteurs influençant l'expression du comportement sexuel. Par exemple Land (1970) a comparé le comportement des béliers de deux races (Finnish Landrace et Blackface) à deux périodes de l'année (été et automne) dans un test de 10 minutes. Ils ont montré que les béliers Finnish Landrace étaient plus actifs au début des tests et que la quantité de montes des deux races était beaucoup plus grande pendant l'automne que pendant l'été. Bernon et Shrestha (1984) observent la séquence des actes sexuels de 3 races de béliers pendant des tests de 10 minutes. Ils utilisent les résultats pour sélectionner les béliers et ils concluent que le nombre de tentatives de monte est le meilleur critère de sélection. Il existe donc une grande variabilité des méthodes d'évaluation du comportement sexuel qui peut être affecté par de nombreux facteurs. Mais la

majorité des études sur le comportement sexuel du bélier ont eu pour but d'analyser l'expression de son comportement vis-à-vis des femelles, en cherchant à identifier surtout sa performance sexuelle suite à l'exposition à une ou plusieurs brebis en chaleur pour un temps déterminé (Perkins et al., 1992b, a; Kridli and Said, 1999; Kridli et al., 2008). Dans la plupart de ces études il n'a pas une différenciation claire entre libido et performance, et même une évaluation de la libido à partir des événements compris dans la deuxième phase du comportement sexuel, c'est à dire la phase consommatoire, sans tenir compte de la phase motivationnelle.

Dans le cadre des études de la préférence sexuelle chez les béliers, les observations de Zenchak et al. (1981) qui montraient que les béliers qui ne s'accouplaient pas avec les femelles, étaient en fait des béliers qui avaient une préférence pour un partenaire sexuel du même sexe, ont amené, plus tard, Price et al. (1989) à développer un test de préférence sexuelle et proposer des critères pour identifier un bélier attiré par mâles ou « homosexuel ». Ces critères qui sont jusqu'à aujourd'hui utilisés comme explique Roselli et Stormshak, (2009) sont basés uniquement sur la phase consommatoire et qui ne considère pas les éléments de la phase motivationnelle. De plus, à notre connaissance, il n'existe pas des travaux qui portent sur l'expression de l'attraction vers un autre mâle chez le bélier Île-de-France.

Chez les béliers Île-de-France l'unique étude qui a décrit de façon précise les séquences du comportement sexuel chez des béliers adultes de cette race est celle de Rouger (1974). Néanmoins, ce travail ne s'est pas intéressé à la mesure de l'expression de la libido versus la performance ou à la préférence pour un partenaire sexuel de même sexe.

Donc le but de ce travail était d'étudier l'expression du comportement sexuel des béliers adultes en s'intéressant à la variabilité individuelle des niveaux de libido, et de performance et à la préférence sexuelle pour un partenaire mâle ou femelle.

Matériel et Méthodes

Animaux

Nous avons utilisé 38 béliers de la race Île de France, âgés de 3 à 7 ans, tous expérimentés. Les animaux stimuli étaient 16 femelles, ovariectomisées, âgées de 1,5 ans, de race Île de France et 8 mâles adultes croisés Romanov x Île de France, âgés de 5 ans. Tous ces animaux appartenaient au troupeau de l'INRA de Tours.

Les pré-tests

Dans le but d'assurer la fiabilité de la mesure des variables comportementales, d'identifier la meilleure durée pour le déroulement des tests et aussi le nombre de répétition nécessaire par tests, plusieurs essais de 30 minutes ont été réalisés avant le démarrage des tests proprement dits. La mesure de la fiabilité de la prise de données a été faite à travers des sessions pendant lesquelles le comportement des béliers était noté simultanément par deux observateurs. Les deux relevés étaient ensuite comparés. Un taux de plus de 95% de concordance étant trouvé, les tests ont démarré. Pour le choix de la durée des tests, l'analyse de l'activité des béliers a permis de montrer que l'activité décroît avec le temps et qu'une durée de 10 minutes était suffisante pour évaluer les différences d'activité entre les mâles, car c'est dans les premiers 10 minutes que le bélier exprime le plus de comportement (Figure 18). Cette durée permet d'identifier les béliers actifs et inactifs. Les béliers qui dans le 10 minutes se sont montrés très actifs ont continué à être très actifs et ceux qui n'étaient pas actifs ne le sont pas devenus en 30 minutes.

Les observations faites dans les pré-tests de choix ont pu montrer que le temps de 3 minutes était suffisant pour la détermination d'une préférence. Pour minimiser l'effet de préférences d'un bélier pour une brebis dans le test avec les femelles (Rouger, 1974; Bernon and Shrestha, 1984 ; Salmon et al., 1984) ou pour un bélier dans le test avec les mâles, nous avons choisi de mettre deux brebis ou deux béliers stimuli à la fois. Pour minimiser les effets possibles d'une variation de comportement dû à des facteurs comme le jour (Simitzis et al., 2006) et l'heure du jour (Rouger, 1974) la moitié des tests ont été fait le matin et l'autre l'après-midi et à au moins une semaine d'intervalle. Dans le test de choix la position des femelles et des mâles a été changée à chaque test pour éviter un biais lié à une préférence pour un côté de la salle.

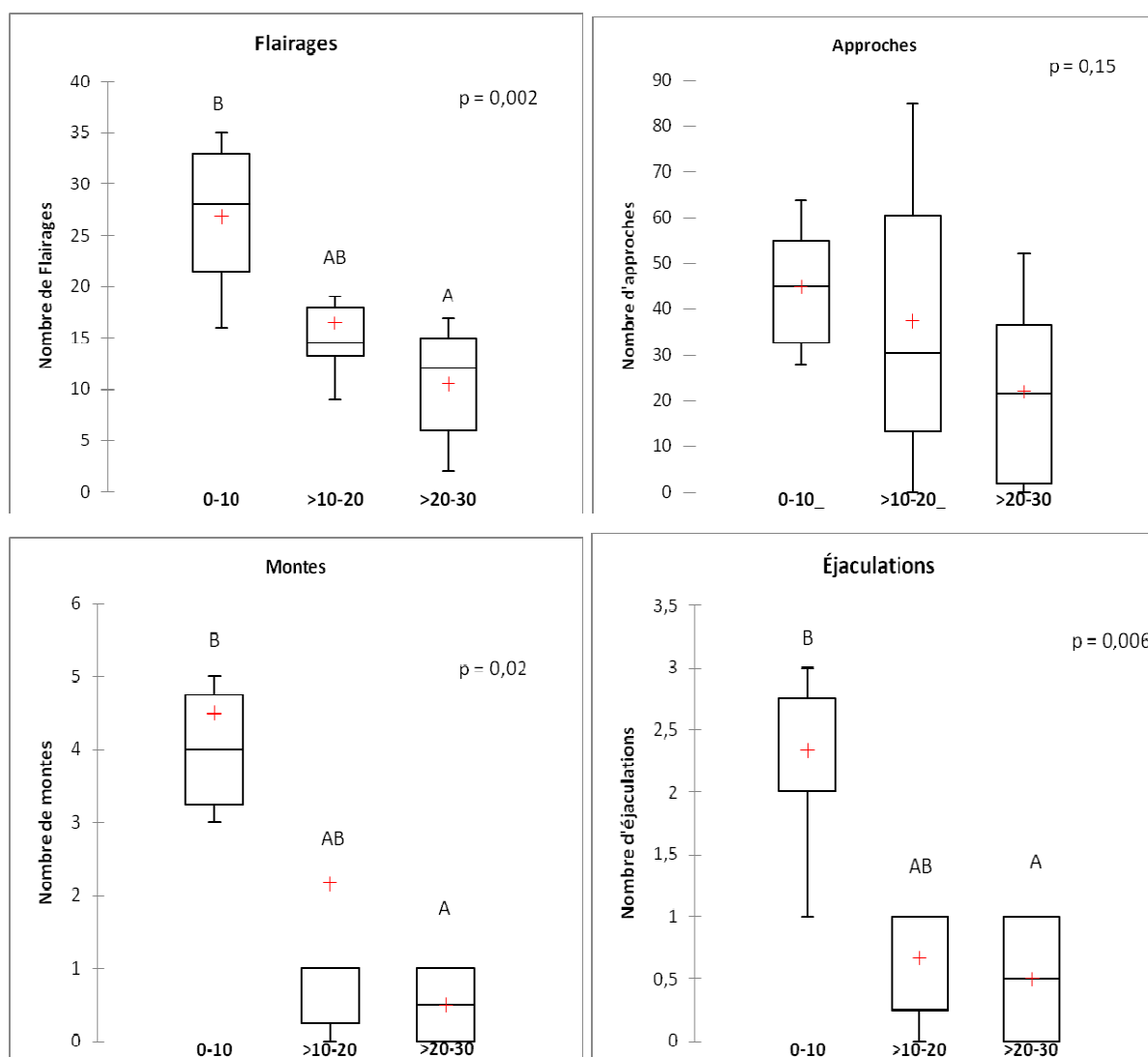


Figure 18. Évolution du comportement sexuel (nombre de flairages, approches latérales, montes et éjaculations) dans les premières 10 minutes (0-10), deuxième 10 minutes (>10-20) et dernière 10 minutes (>20-30) des 30 minutes d'exposition aux femelles stimuli.

Les tests comportementaux

Tous les béliers ont été exposés aux tests de comportement sexuel vis-à-vis de femelles, de mâles et à des tests de choix, en octobre et novembre, c'est-à-dire pendant la saison sexuelle. Pour chaque test, chaque bélier a été exposé, à quatre reprises (sessions) à deux femelles en œstrus (test avec femelles), ou à deux mâles (test avec mâles) ou au choix entre la proximité de deux mâles ou celle de deux femelles (test de choix). Les femelles et

mâles stimuli étaient changés à chaque session qui durait 10 minutes pour les tests avec femelles ou avec mâles et 3 minutes pour le test de choix. Dans les tests avec les femelles et avec les mâles, les animaux pouvaient avoir un contact direct les uns avec les autres, tandis que dans le test de choix le contact était limité par des barrières, empêchant les montes et éjaculations. Tous les comportements étaient notés ainsi que leurs latences. Tous les tests ont été réalisés dans une salle de 35 m², dans les installations de l'INRA de Tours (Figure 19).

Toutes les procédures expérimentales ont été réalisées en accord avec les directives de la Communauté Européenne (86/609/ECC) et du Ministère de l'Agriculture (autorisation n° 006259).

Traitement des brebis

Toutes les brebis ont été traitées avec des hormones pour être en chaleur le jour du test. Le traitement consistait en une l'éponge vaginale imprégnée d'acétate de fluorgestone (40 mg) laissée pendant 8 jours et une injection intramusculaire, la veille du test, de 60 µg d'œstradiol. Juste avant le test, les femelles étaient exposées à des mâles pour vérifier qu'elles étaient en œstrus. Seules les femelles en œstrus étaient utilisées comme stimuli dans les tests.

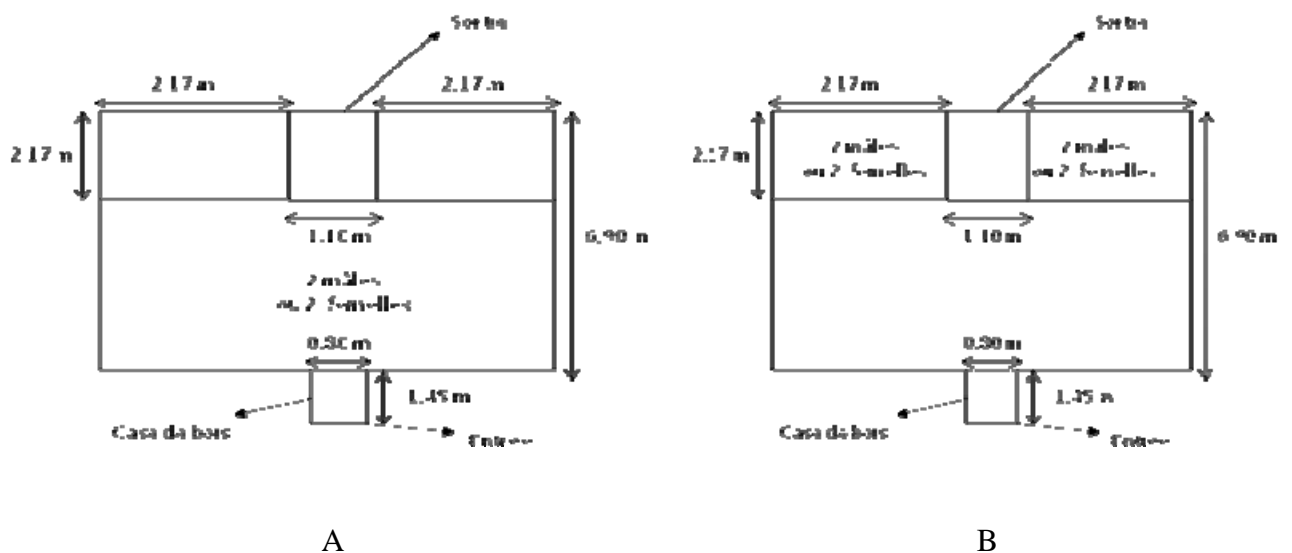


Figure 19. Schémas des salles pour les tests avec les femelles et les mâles (A) et pour le test de choix (B)

Alimentation

Les animaux étaient alimentés une fois par jour selon les recommandations de l'INRA pour les animaux reproducteurs en service. Le régime alimentaire était composé de paille (60%) et d'un mélange de concentré à base de maïs et de luzerne. Les animaux avaient un accès permanent à un complément minéral et à de l'eau.

Analyses Statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec l'aide des logiciels XLSTAT et SPAD 7 et les outils contenus dans le site ANASTAT.

Toutes les analyses ont été faites à partir de la médiane calculée à partir des données issues des quatre sessions de chacun des trois tests.

Les analyses ont porté, dans les tests avec les femelles ou les mâles, sur les latences et les fréquences des différents comportements dans chacune des séries (1, 2, 3 et 4). Les séries sont tous les événements jusqu'à la première éjaculation (série 1), de la première à la deuxième éjaculation (série 2), de la deuxième à la troisième éjaculation (série 3) et de la troisième à la quatrième éjaculation (série 4). Des analyses ont également été faites sur la somme des flairages, des approches latérales, des montes et des éjaculations pendant les tests de 10 minutes fait pour chaque bélier avec les femelles ou avec les mâles. Dans les tests de choix ont été mesurés le temps total passé à côté des femelles, à côté des mâles, le nombre de flairages et d'approches fait sur les mâles et sur les femelles.

L'évolution du comportement au cours du temps au fur et à mesure des éjaculations successives et aussi des sessions successives (1, 2, 3 et 4) sur les latences et les comportements, a été analysée en comparant par le test de Friedman les latences et les fréquences de comportement dans les séries 1, 2, 3 et 4.

Des analyses multifactorielles (analyse factorielle des correspondances multiples et analyse factorielle des correspondances multiples après découpage des variables quantitatives en classes) ont été réalisées pour comprendre les relations entre les différents tests et entre les différents comportements et aussi entre les béliers de niveaux de motivation et performance différentes. Dû à la non normalité des données, une transformation en rang a été réalisée. Des statistiques descriptives ont été faites sur tous les comportements et à partir des histogrammes générés on a pu apercevoir, selon le comportement exprimé vis-à-vis des femelles, l'existence d'une variabilité individuelle qui pouvait amener à la formation de différentes groupes. Les

béliers ont été classés d'après leur motivation et leur performance. Pour créer des catégories les plus homogènes possibles une classification ascendante hiérarchique a été réalisée par la méthode de Ward qui consiste à rechercher à chaque étape une partition telle que l'inertie interne de chaque classe soit minimale (=points bien rapprochés) et que l'inertie interclasses soit maximale (=groupes bien distants). Ainsi trois groupes ont été créés selon sa libido et sa performance.

Le nombre d'approches a été choisi pour la répartition des béliers en classe de motivation, car les flairages peuvent ne pas être exclusivement sexuel et exprimer un comportement social (Fabre, 1977; Bernon and Shrestha, 1984; Lynch et al., 1992; Holley, 1993). Le nombre d'éjaculations a été choisi pour classer les mâles selon leur activité en phase consommatoire, car ce comportement est le plus utilisé pour évaluer la performance d'un bélier.

L'effet du classement des béliers sur les latences et le comportement dans les trois tests, a été vérifié par une ANOVA et le test de Fisher.

Le seuil de signification de 0,05 était choisi pour tous les tests.

Résultats

Description du comportement

Test avec femelles

La variabilité du comportement

Les histogrammes présentés sur la figure 20 montrent la répartition des béliers en fonction du nombre moyen de flairages, d'approches, de montes et d'éjaculation réalisés pendant les tests avec les femelles. Ils permettent de voir une grande variabilité. Certains béliers sont très actifs d'autres beaucoup moins. Cette répartition n'est pas toujours symétrique ni normale. En plus, la répartition des béliers n'est pas la même dans les différents comportements: la courbe est presque normale pour le nombre des flairages, plutôt bimodale pour le nombre d'approches latérales et pour le nombre d'éjaculations et complètement atypique pour le nombre de montes. Ces histogrammes révèlent l'existence d'individus différents quant à l'expression sexuelle (Figure 20).

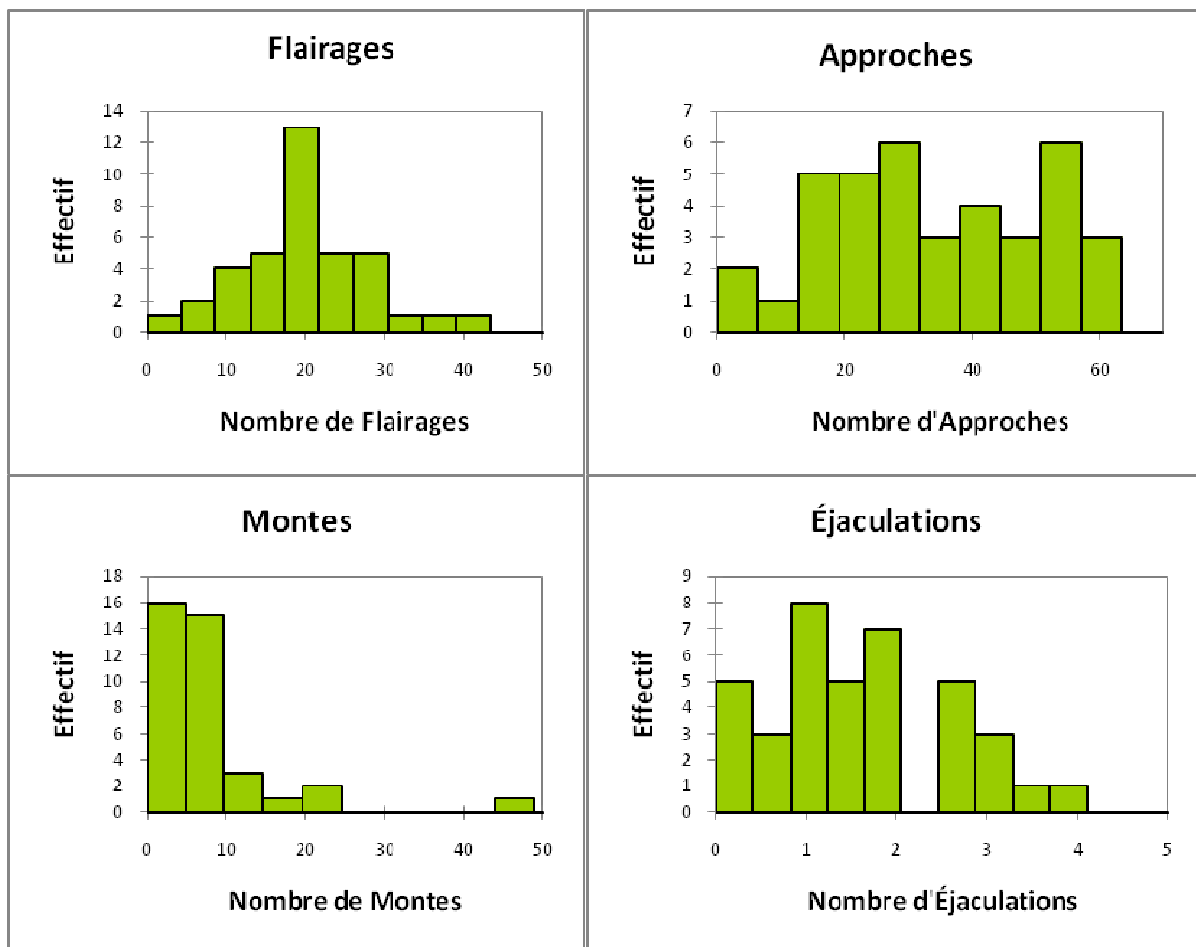


Figure 20. Répartition des béliers en fonction du nombre moyen de flairages, approches, montes et éjaculations réalisés dans les tests vis-à-vis les femelles.

Le profil du comportement

Un bélier Île-de-France, adulte expérimenté, quand il est sexuellement actif en présence de deux femelles en chaleur a mis $2,5 \pm 1$ secondes pour exprimer sa première réaction qui était souvent un flairage anogénital qui pouvait être accompagné par des léchages. Après cela, il exécutait des "comportements de cour" caractérisés par une approche sur le côté de la femelle, suivi d'un mouvement d'une patte antérieure et émission d'une vocalisation brève et de basse fréquence (étape appelée approche latérale). La première approche latérale était réalisée 5 secondes après le premier flairage, soit à $7,5 \pm 3,5$ secondes du début de la rencontre. Ensuite, si la femelle était réceptive aux approches et restait immobile, il réalisait la première monte, 26 ± 21 secondes après la mise en présence des femelles. Puis la séquence recommençait jusqu'à l'éjaculation qui avait lieu après $2,5 \pm 3$ montes, 65 ± 73 secondes après le début du test. La première éjaculation est suivie par une période d'inactivité, normalement caractérisée par un état d'immobilité, qui était d'une durée

variable entre les béliers. Puis la séquence comportementale recommence suivant le même ordre que dans la première série, le plus souvent 2 ou 3 fois. Seuls 2 des 38 béliers sont arrivés à la quatrième éjaculation dans les dix minutes.

En dix minutes, en présence de deux femelles en chaleur, chaque bélier, a exprimé 57,5 comportements sexuels dont 19 ± 10 flairages, 32 ± 24 approches latérales, 5 ± 5 montes et $1,5 \pm 1,5$ éjaculations. Le type de flairage réalisé le plus fréquemment était le flairage anogénital (74%), les 26% restant étaient répartis de manière égale entre les flairages de la tête, sous le ventre, flairages de l'urine et flehmen qui n'est pas un flairage proprement dit, mais qui ont été mis avec l'ensemble des flairages. Parmi tous les comportements les approches latérales étaient les comportements les plus fréquemment exprimés (55%) et la plupart d'entre elles était suivies d'immobilisation (85% du total des approches latérales). 60% des montes étaient des montes avec immobilisation. Dans l'ensemble des comportements sexuels 87% étaient des comportements compris dans la phase motivationnelle (flairages et approches latérales) (Figure 21).

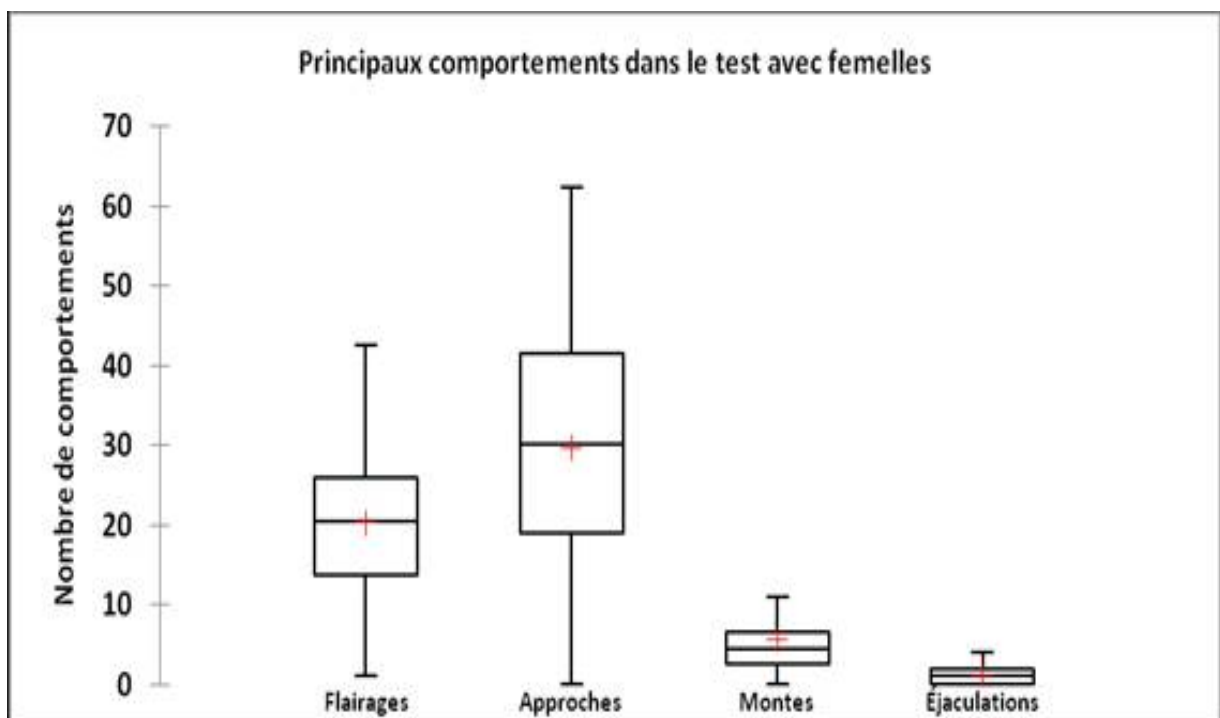


Figure 21 Principaux comportements (médiane des 4 sessions) exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles.

Évolution du comportement au cours du temps avec les éjaculations successives

Le comportement des béliers change avec le temps et les éjaculations successives. Les béliers ont été plus rapides pour réagir, approcher, monter et éjaculer avant la première éjaculation (S1) que dans les autres séries ($p < 0,05$; Figure 22). La latence de l'éjaculation augmente dans les séries successives ($p < 0,05$; Figure 22).

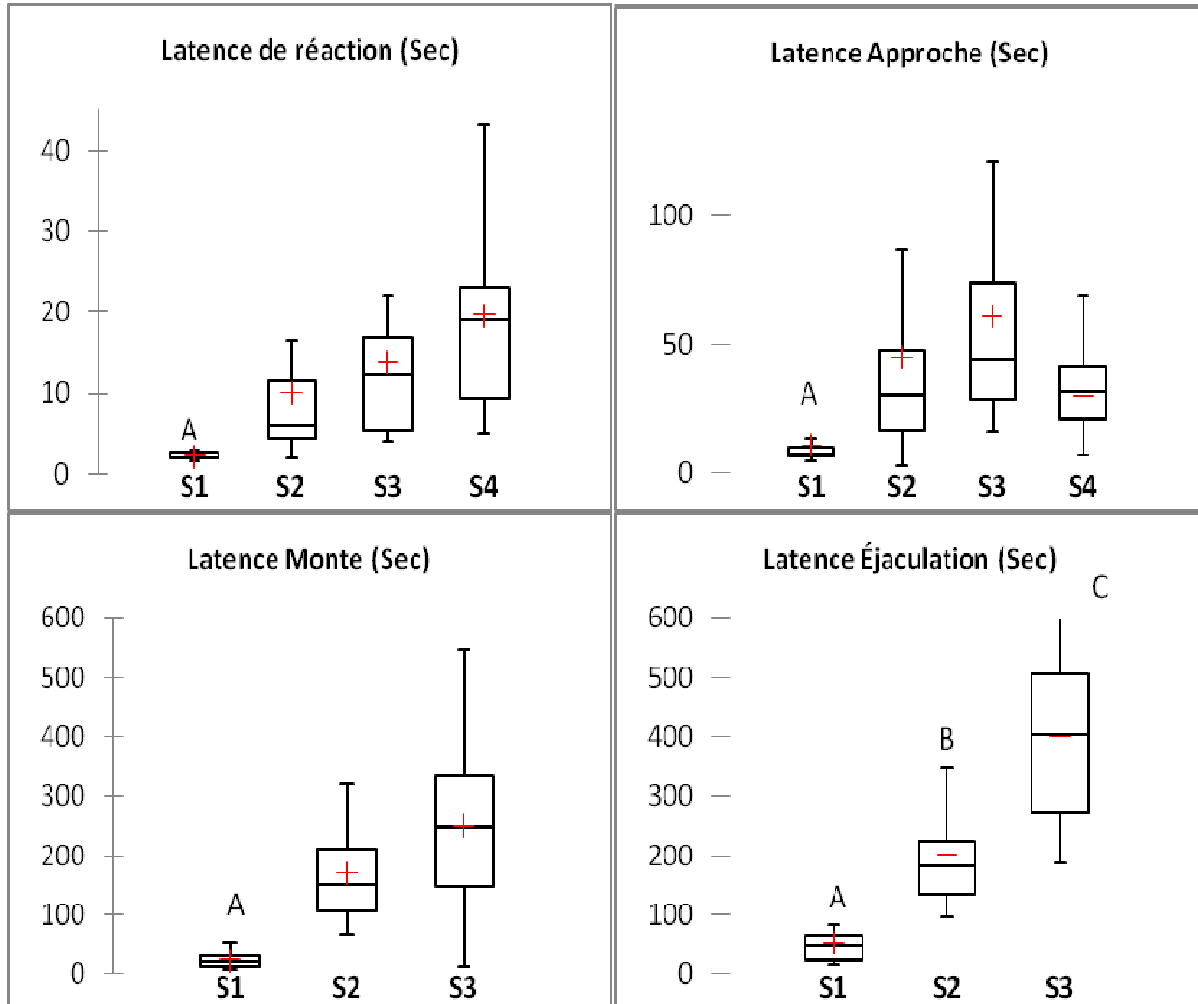


Figure 22. Évolution des latences (médiane des 4 sessions) des différents comportements au cours des séries éjaculatoires successives exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles.

La fréquence des flairages ($p < 0,007$), des approches latérales ($p < 0,001$) et des montes ($p < 0,02$) varie avec le temps. Les béliers ont fait moins de flairages et d'approches avant la première (S1) et la troisième éjaculation (S3) qu'avant la deuxième (S2). Par contre la fréquence de monte est supérieure avant la première éjaculation (S1) que par la suite ($p < 0,05$ par rapport à S3) (Figure 23).

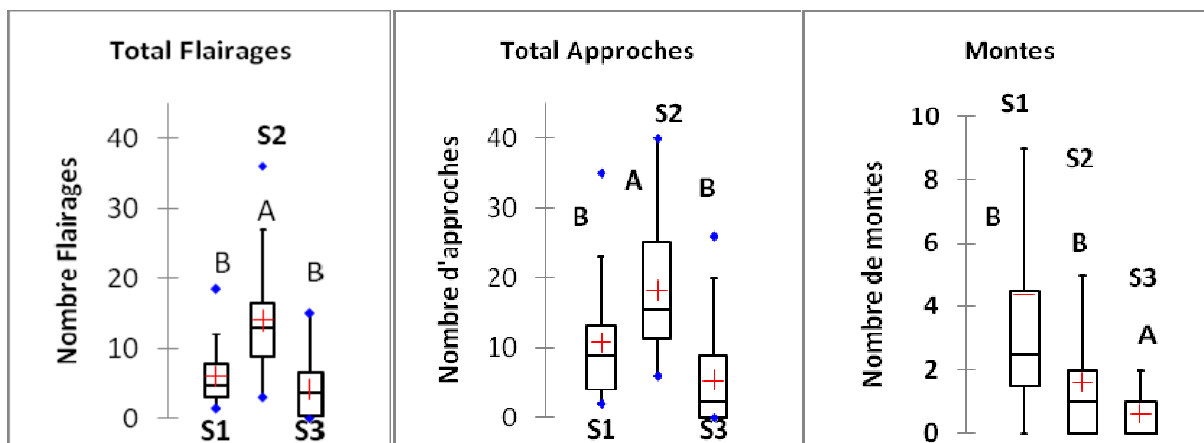


Figure 23. Évolution des différents comportements (médiane des 4 sessions) au cours des séries éjaculatoires successives exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles.

Répétabilité du comportement sexuel des mâles vis-à-vis les femelles

La fréquence des différents comportements des mâles était très répétable entre les différentes sessions du test vis-à-vis les femelles à l'exception de la fréquence des montes inférieure pendant la 4^{ème} session de ce qu'elle était dans la deuxième session (Figure 24).

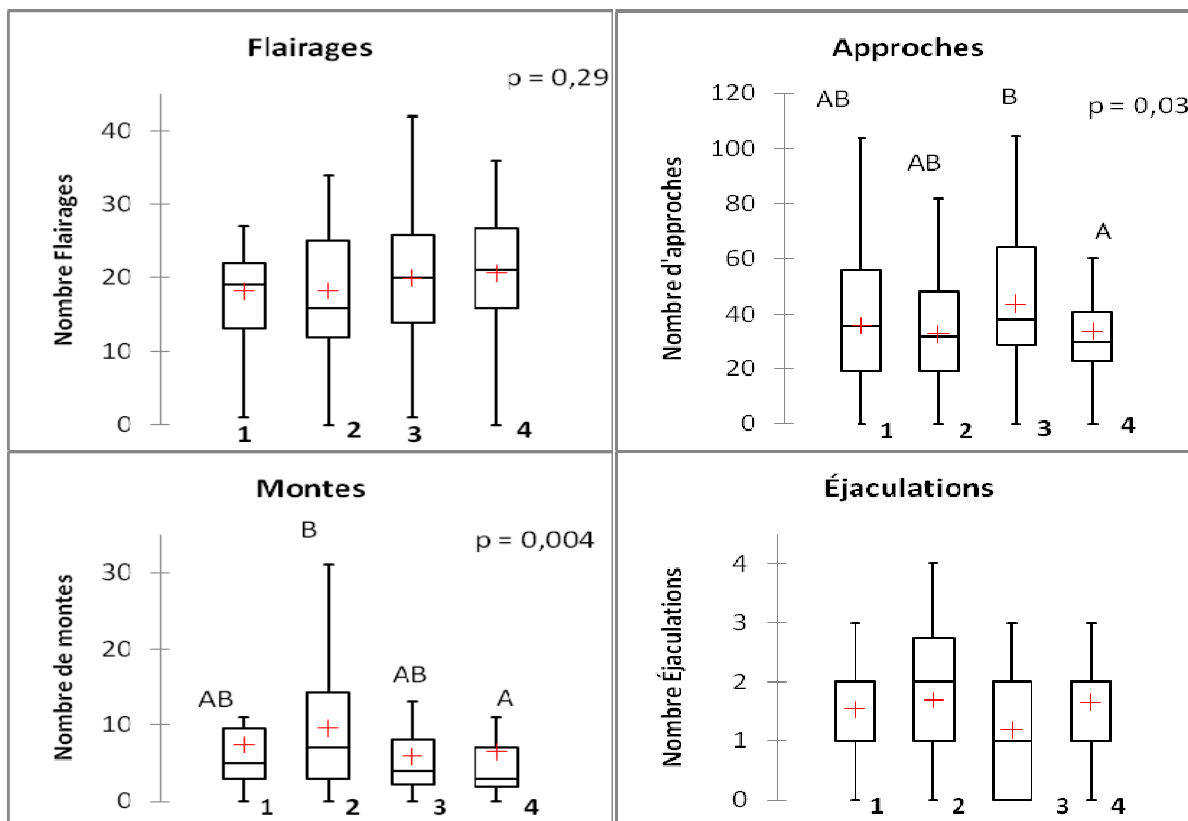


Figure 24. Évolution des différents comportements exprimés par les béliers vis-à-vis les femelles au cours des 4 sessions.

Test avec les mâles

Quand un bélier Île-de-France, adulte expérimenté, était mis en présence de deux mâles adultes non familiers, sexuellement actifs et expérimentés, des comportements dits sexuels étaient exprimés par les béliers testés et les béliers stimuli. De façon générale les interactions étaient réciproques. La séquence commençait, souvent, par des flairages anogénitaux, suivis d'approches latérales réciproques. Les mâles testés ont réalisés moins de flairages ($3,5 \pm 3,5$) qu'ils n'en ont reçu des mâles stimuli (16 ± 6 ; $p < 0,0001$). Par contre, le nombre d'approches latérales et de montes reçues et données ne diffèrent pas (Tableau 2). Aucune éjaculation n'a été observée dans ces tests. Les disputes représentées par les menaces et coups de têtes étaient également très fréquentes. Elles n'ont pas été notées.

Tableau 2. Principaux comportements exprimés et reçus par les béliers testés dans les tests avec les mâles.

Variable		Médianes \pm interquartiles
Flairages	Exprimés	$3,5 \pm 3,5$ a
	Reçus	16 ± 6 b
Approches	Exprimés	17 ± 35
	Reçus	21 ± 18
Montes	Exprimées	0 ± 0
	Reçues	0 ± 1

a, b – differ ($p = 0,0001$), test de Mann & Whitney

Répétabilité du comportement sexuel des mâles vis-à-vis les mâles

De façon globale le comportement exprimé par les béliers testés vis-à-vis les mâles stimuli n'a pas différé entre les sessions 1, 3 et 4 pour le nombre des flairages et 1, 2 et 4, pour le nombre d'approches latérales (Figure 25).

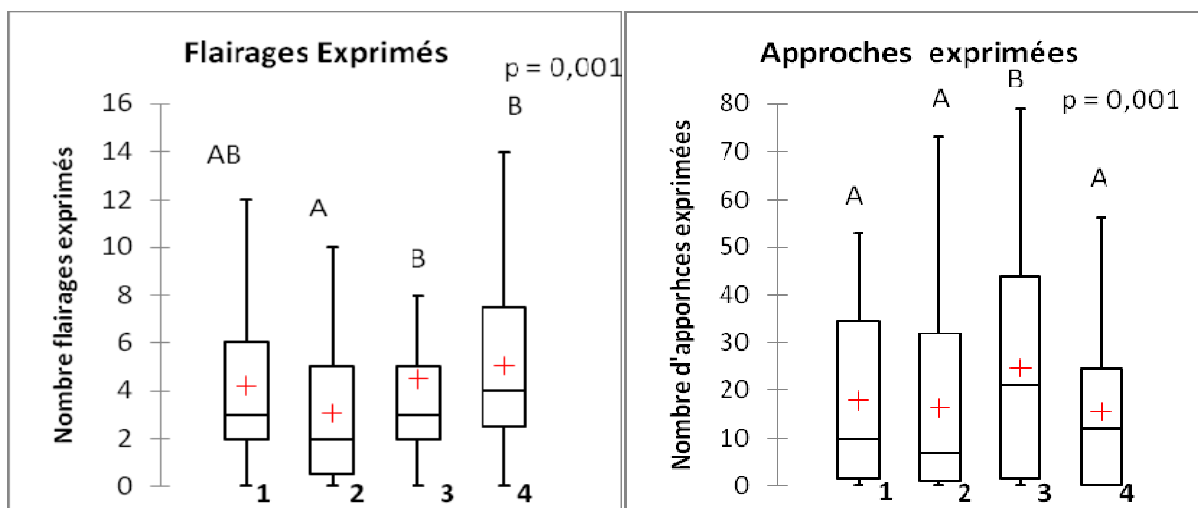


Figure 25. Évolution des différents comportements exprimés par les béliers vis-à-vis les mâles stimuli au cours des 4 sessions.

Test de choix

Dans la grande majorité des cas les béliers testés ont choisi d'abord de se placer à côté des femelles (89%) et cette préférence a été aussi exprimée par le temps qu'ils y ont passé, car pendant les trois minutes du test ils ont passé beaucoup plus de temps à côté des femelles (91 ± 82 secondes) qu'à côté des mâles (0 ± 13 , $p < 0,0001$) et ils ont flairé et fait des approches latérales plus souvent aux femelles qu'aux mâles ($p < 0,0001$ et $p < 0,001$, respectivement ; Tableau 3).

Tableau 3. Comportements réalisés par les béliers dans le test de choix.

Variable		Médianes \pm interquartiles	Test Wilcoxon
Temps à côté	Femelles	91 ± 82	$p < 0,0001$
	Mâles	0 ± 13	
Flairages	Femelles	$3 \pm 1,5$	$p < 0,0001$
	Mâles	0 ± 0	
Approches	Femelles	$3 \pm 5,5$	$p < 0,001$
	Mâles	$0 \pm 0,5$	

Répétabilité du comportement sexuel des mâles dans le test de choix

Dans le test de choix le comportement des mâles testés n'a pas varié entre sessions, pour le temps passé à côté de femelles ou des mâles et le nombre d'approches latérales faites aux femelles. Quant au nombre de flairages faits sur les femelles l'unique différence trouvée était entre les tests 2 et 3 (Figure 26).

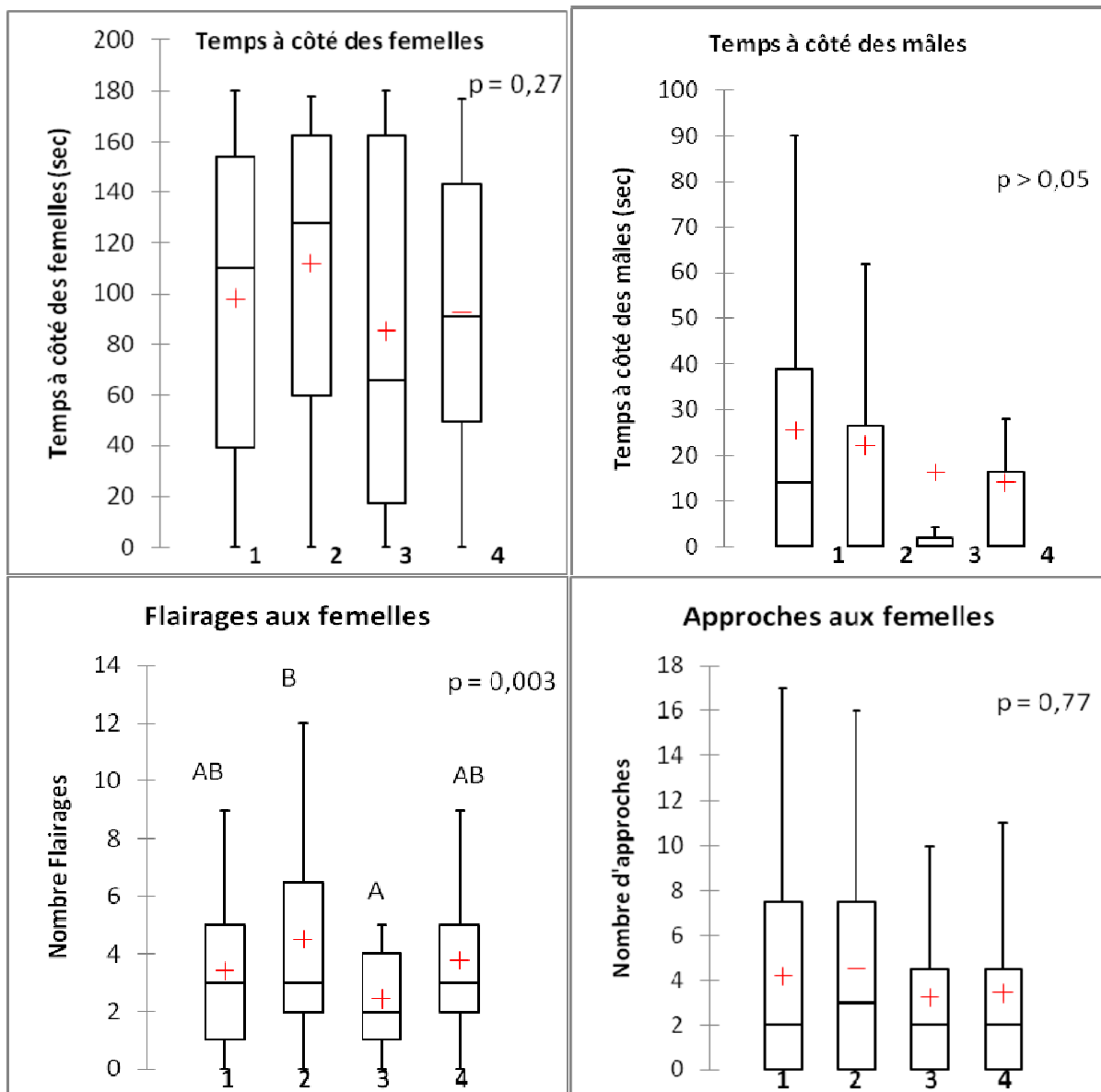


Figure 26. Évolution de différentes latences et de différents comportements exprimés par les béliers dans le test de choix au cours des 4 sessions.

Les relations entre les variables dans chaque test et entre les tests

Relations entre les comportements et les latences dans le test avec les femelles

Les relations entre tous les comportements exprimés par les béliers en présence des femelles sont positives. Le nombre de flairages réalisés est positivement et fortement corrélé avec le nombre d'approches et d'éjaculations. Les béliers qui font plus des flairages font aussi plus d'approches et d'éjaculations. Le nombre d'approches est corrélé de façon significative et positive avec le nombre de montes et éjaculations. Par contre, le nombre de montes n'est pas lié de manière significative avec le nombre d'éjaculations (Figure 27 et Tableau 4).

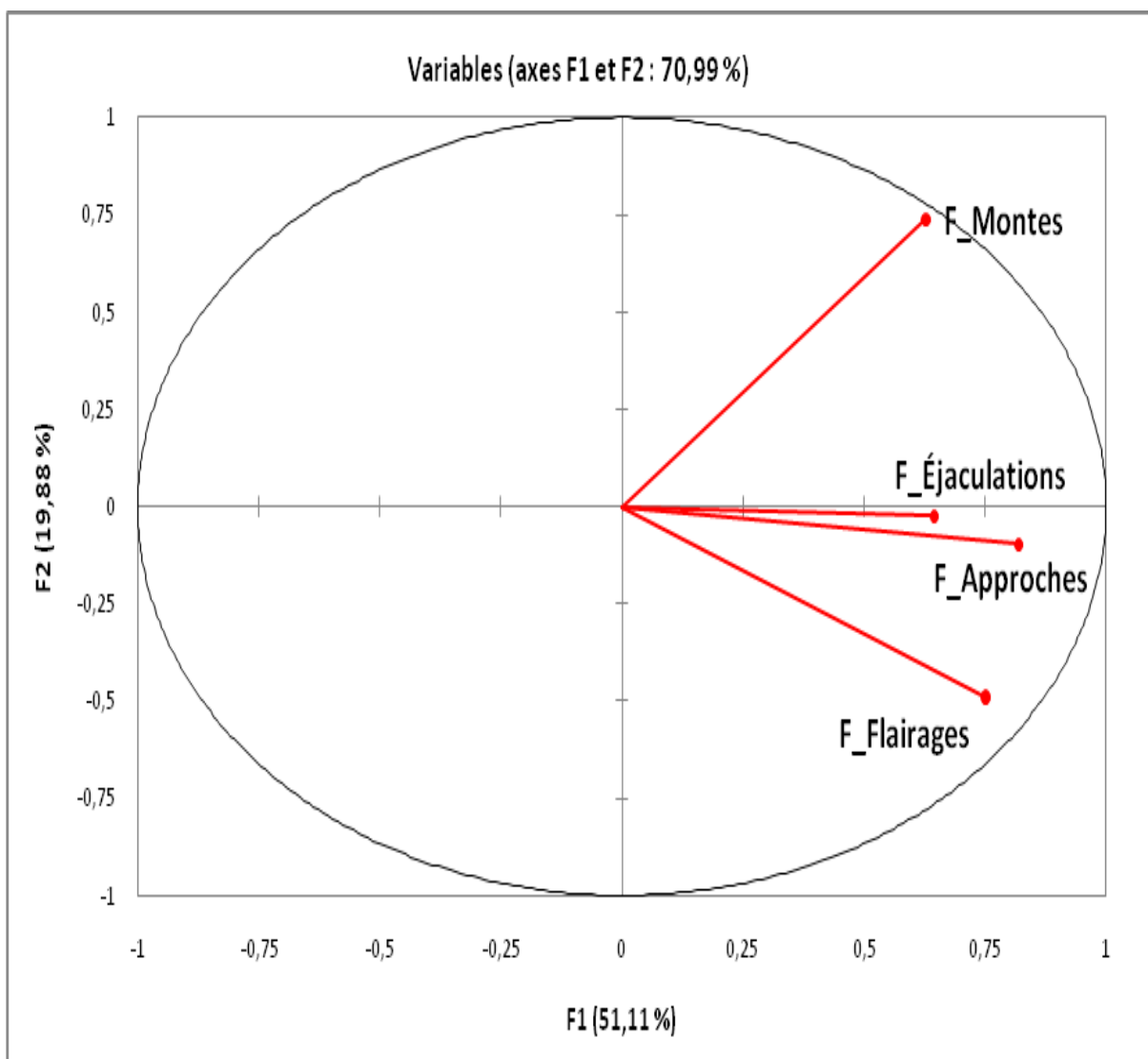


Figure 27. Analyse en composantes principales des comportements exprimés vis-à-vis les femelles.

Tableau 4. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test avec les femelles.

Variables	Flairages	Approches	Montes	Éjaculations
Flairages	1	0,535	0,217	0,324
Approches	0,535	1	0,392	0,322
Montes	0,217	0,392	1	0,264
Éjaculations	0,324	0,322	0,264	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

La latence à la première approche est corrélée négativement avec la quantité d'approches latérales et éjaculations réalisées (Figure 28 et Tableau 5). Les béliers qui font le plus rapidement des approches sont ceux qui en font le plus et qui font le plus d'éjaculations. Les béliers qui éjaculent le plus sont ceux qui sont les plus rapides pour réaliser la première monte et la première éjaculation.

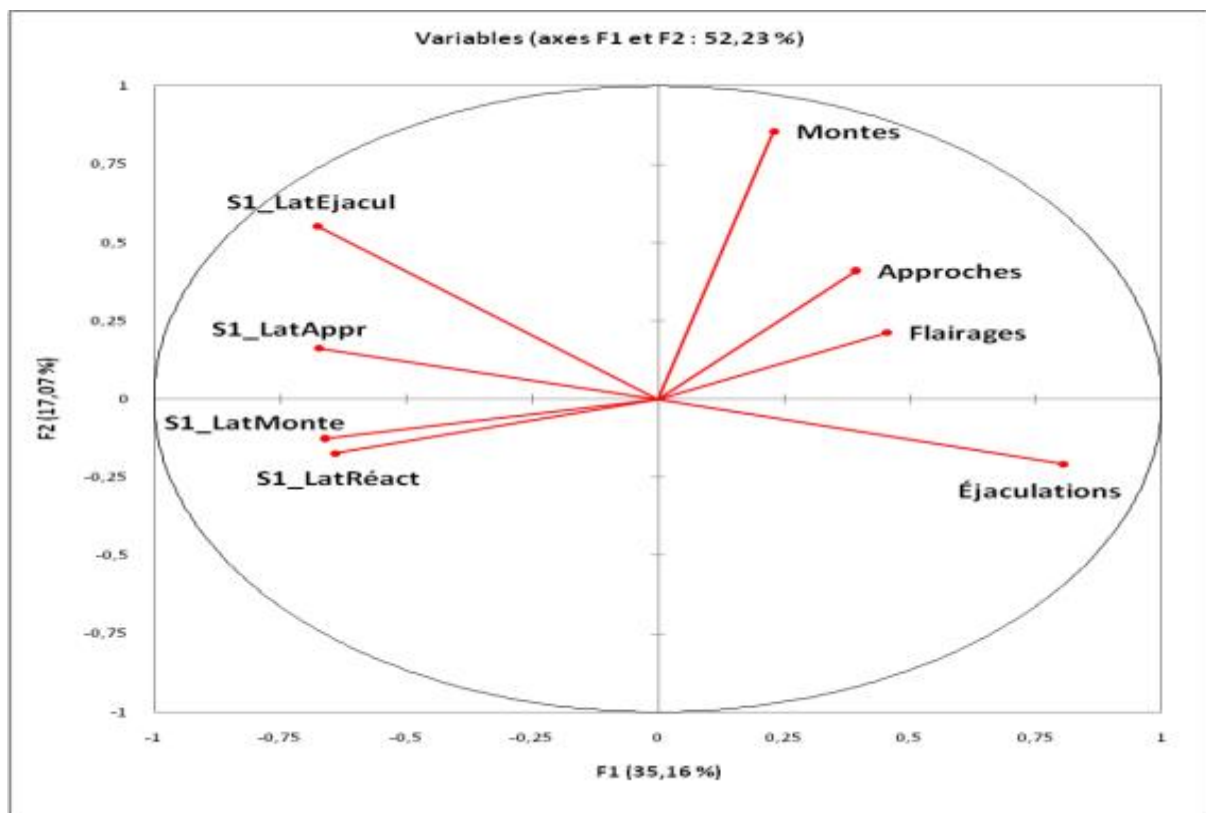


Figure 28. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et les comportements exprimés vis-à-vis les femelles.

Tableau 5. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans la série 1 et les comportements exprimés dans le test avec les femelles.

Variables	Flairages	Approches	Montes	Éjaculations
S1_LatRéact	-0,266	-0,132	-0,227	-0,330
S1_LatAppr	-0,076	-0,365	0,002	-0,496
S1_LatMonte	-0,093	-0,028	-0,331	-0,570
S1_LatEjacul	-0,292	-0,075	0,238	-0,564

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

La latence de réaction dans la série 1 n'est pas fortement corrélée avec les autres latences dans les séries 1 et 2, par contre la latence de réaction après la première éjaculation (temps de rétablissement) est fortement corrélée positivement avec la latence d'approche dans la série 2 (Figure 29 et Tableau 6).

La latence d'approche dans la série 1 est fortement corrélée positivement avec la latence d'approche dans la série 2 et la latence d'éjaculation dans les séries 1 et 2. Ainsi, les béliers qui ont approché plus vite au départ sont ceux qui approchent plus vite après la première éjaculation et vont arriver à éjaculer plus vite à la première et à la seconde éjaculation.

Les béliers qui ont monté plus vite après la première éjaculation sont ceux qui ont approché plus vite dans la série 2 et ont éjaculé plus vite au départ et qui vont réaliser la deuxième éjaculation plus vite. Et ceux qui ont éjaculé plus vite au départ vont s'approcher plus vite après la première éjaculation et réaliser la seconde éjaculation plus vite.

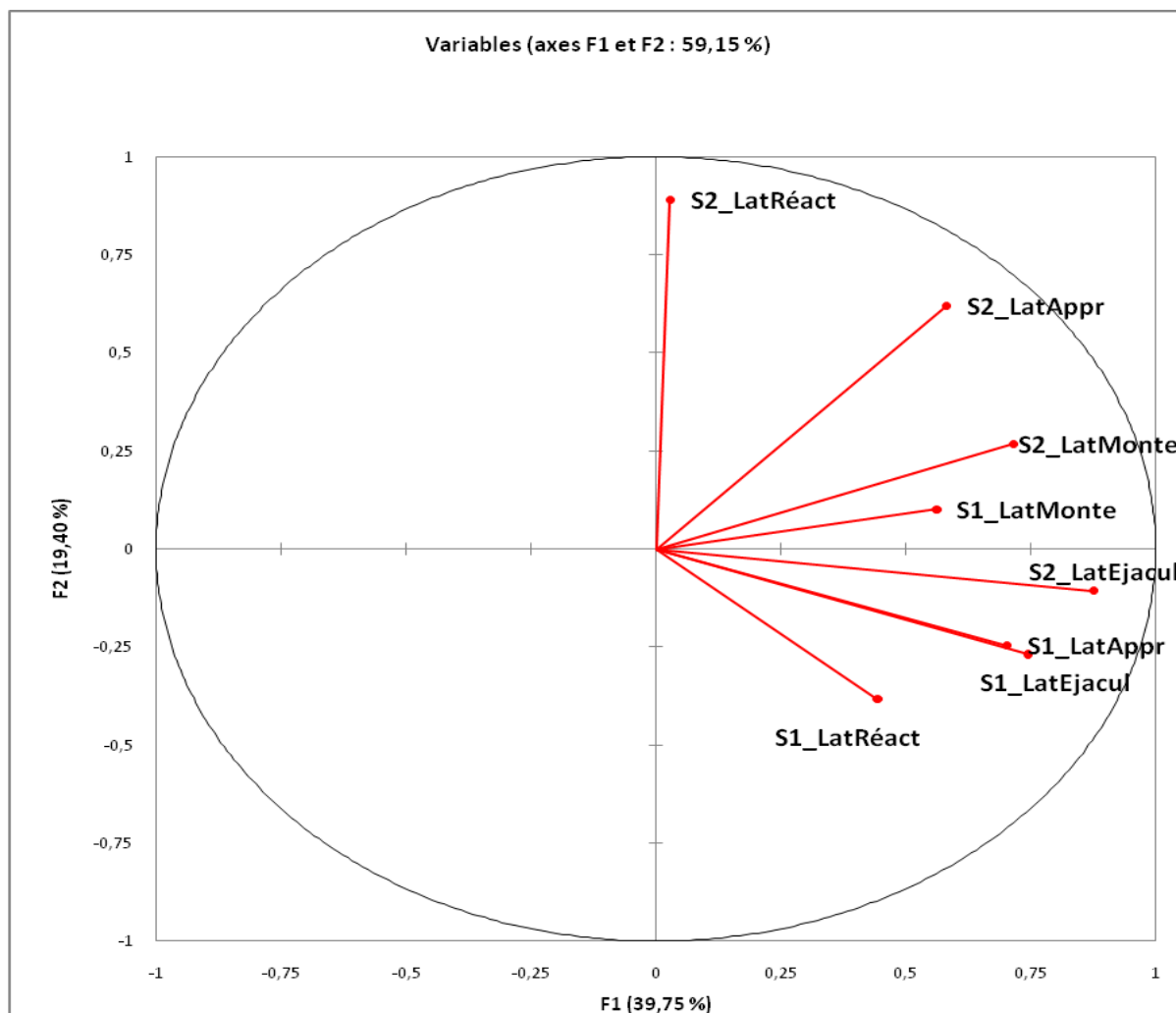


Figure 29. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et 2.

Tableau 6. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans les séries 1 et 2 du test avec les femelles.

Variables	S1_LatRéact	S1_LatAppr	S1_LatMonte	S1_LatEjacul	S2_LatRéact	S2_LatAppr	S2_LatMonte	S2_LatEjacul
S1_LatRéact	1	0,190	0,294	0,343	-0,150	-0,039	0,303	0,252
S1_LatAppr	0,190	1	0,220	0,441	-0,266	0,423	0,280	0,635
S1_LatMonte	0,294	0,220	1	0,379	0,172	0,228	0,260	0,380
S1_LatEjacul	0,343	0,441	0,379	1	-0,106	0,177	0,396	0,646
S2_LatRéact	-0,150	-0,266	0,172	-0,106	1	0,418	0,197	-0,100
S2_LatAppr	-0,039	0,423	0,228	0,177	0,418	1	0,482	0,424
S2_LatMonte	0,303	0,280	0,260	0,396	0,197	0,482	1	0,575
S2_LatEjacul	0,252	0,635	0,380	0,646	-0,100	0,424	0,575	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Relations entre les comportements dans le test avec les mâles

Les comportements les plus remarquables dans le test avec les mâles étaient les flairages et les approches que les béliers testés ont réalisée et ont reçu. Ainsi, plus les béliers testés ont exprimé d'approches moins ils ont reçues de flairages et d'approches des autres mâles (Figure 30 et Tableau 7).

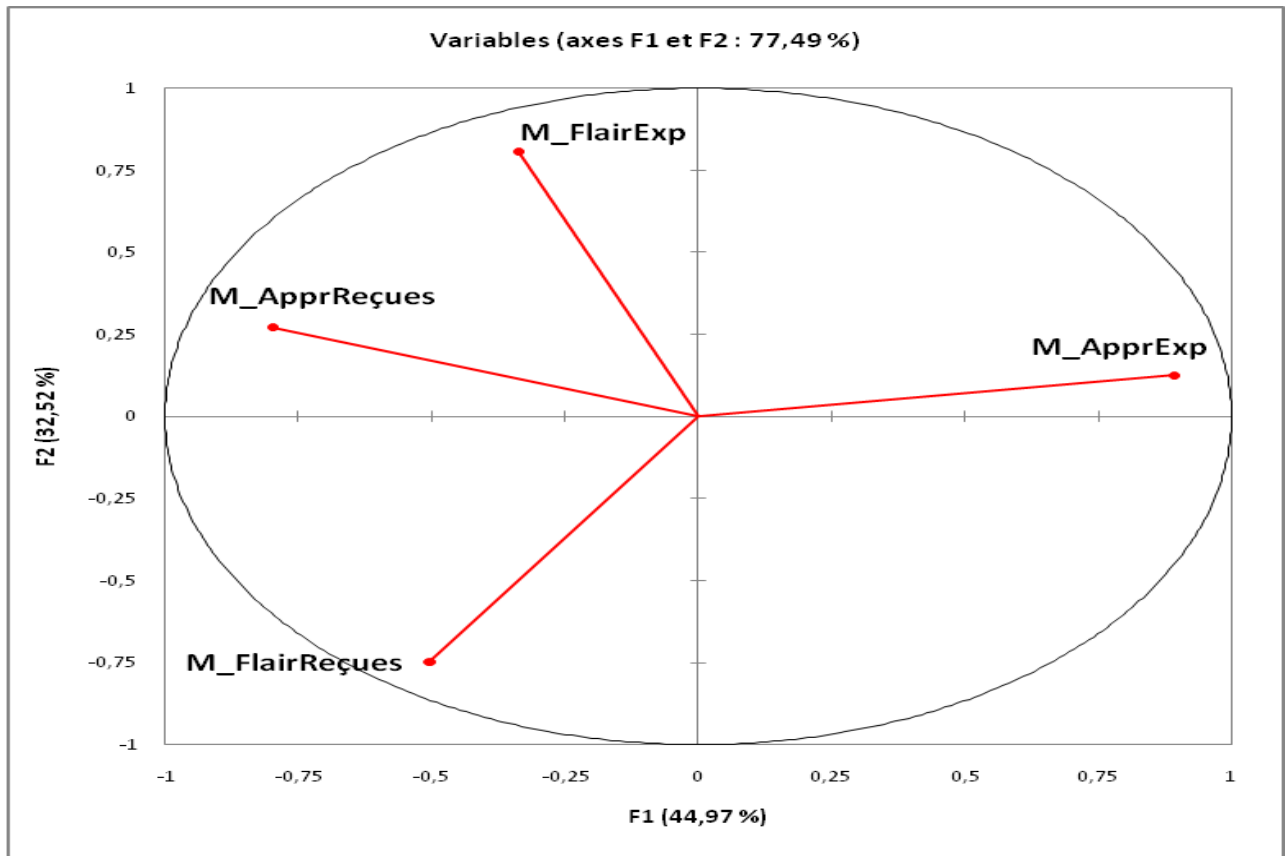


Figure 30. Analyse en composantes principales des comportements dans le test avec mâles.

Tableau 7. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test avec les mâles.

Variables	M_FlairExp	M_ApprExp	M_FlairReçues	M_ApprReçues
M_FlairExp	1	-0,182	-0,249	0,293
M_ApprExp	-0,182	1	-0,441	-0,537
M_FlairReçues	-0,249	-0,441	1	0,117
M_ApprReçues	0,293	-0,537	0,117	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Relations entre les comportements dans le test de choix

Plus les mâles ont passé de temps à côté des femelles plus ils ont réalisé d'approches et de flairages. Il existe aussi une corrélation forte et positive entre le nombre de flairages et d'approches des femelles (Figure 31 et Tableau 8).

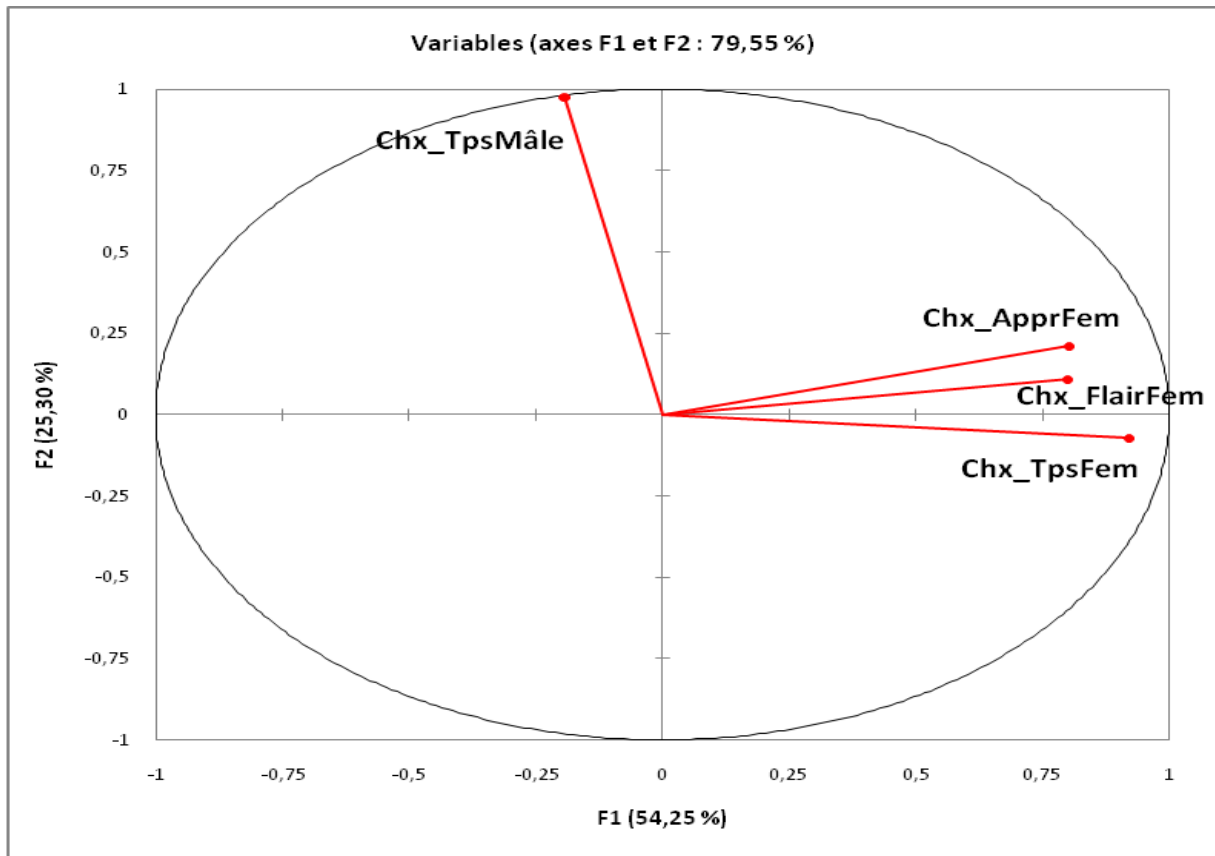


Figure 31. Analyse en composantes principales des comportements exprimés dans le test de choix.

Tableau 8. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test de choix.

Variables	Chx_TpsFem	Chx_TpsMâle	Chx_FlairFem	Chx_ApprFem
Chx_TpsFem	1	-0,212	0,640	0,653
Chx_TpsMâle	-0,212	1	-0,042	0,004
Chx_FlairFem	0,640	-0,042	1	0,423
Chx_ApprFem	0,653	0,004	0,423	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Relations entre les comportements exprimés dans les différents tests

La comparaison entre les comportements exprimés dans les tests avec les femelles et le test avec les mâles montre que les mâles qui ont reçu moins de flairages de la part d'autres mâles sont ceux qui ont réalisé plus d'approches et de montes sur les femelles (Figure 32 et Tableau 9).

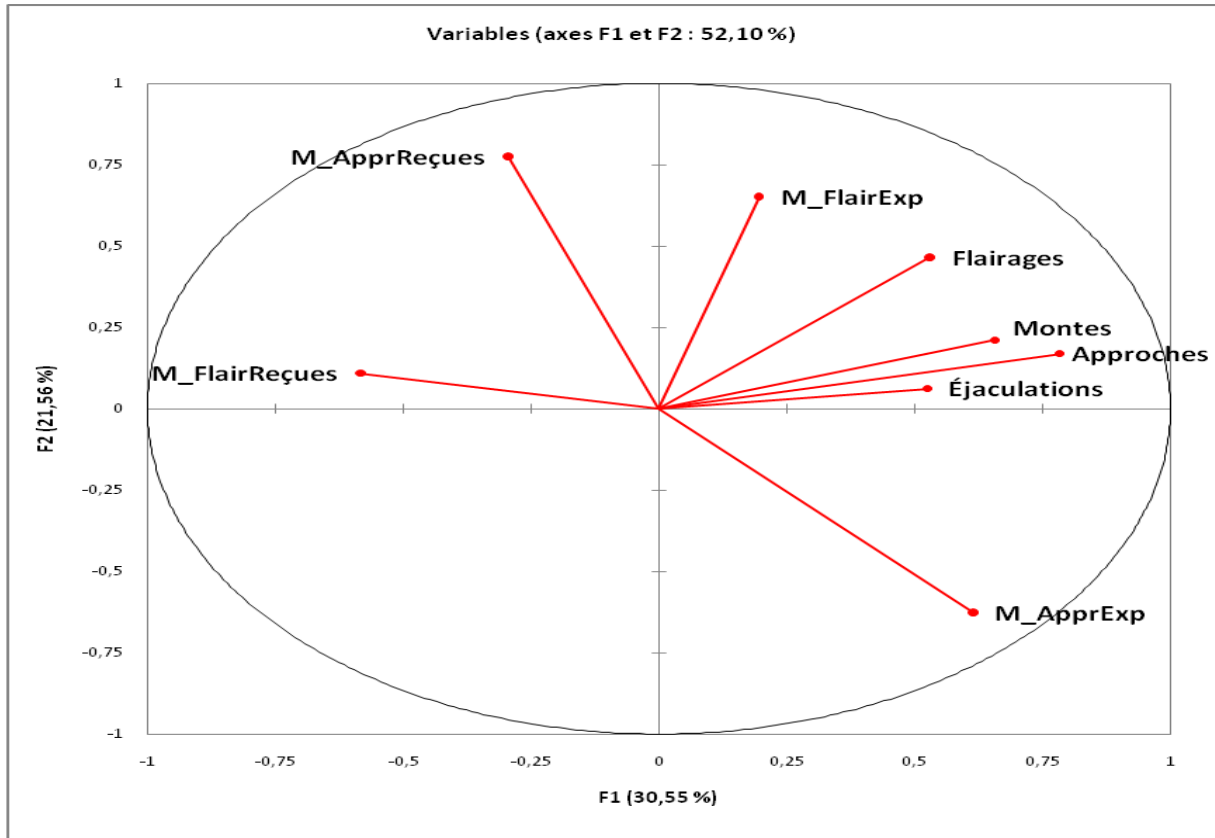


Figure 32. Analyse en composantes principales des comportements exprimés vis-à-vis les femelles et vis-à-vis les mâles.

Tableau 9. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test avec les mâles et le test avec les femelles.

Variables	F_Flairages	F_Approches	F_Montes	F_Éjaculations
M_FlairExp	0,182	0,088	0,298	-0,050
M_ApprExp	0,069	0,291	0,152	0,269
M_FlairReçues	0,012	-0,343	-0,345	0,002
M_ApprReçues	0,135	-0,086	-0,119	-0,021

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Le comportement des mâles vis-à-vis des femelles dans le test de choix est fortement corrélé avec leur comportement dans les tests avec les femelles (Figure 33 et Tableau 10).

Ainsi, les béliers qui ont passé plus de temps à côté des femelles dans le test de choix, sont ceux qui ont le plus éjaculé ; ceux qui ont fait le plus de flairages et d'approches aux femelles en situation de choix sont ceux qui ont exprimé plus de flairages, approches et montes dans le test avec femelles. Par contre il n'y a pas de lien entre le temps passé à côté des mâles en test de choix et les comportements exprimés dans le test avec les femelles.

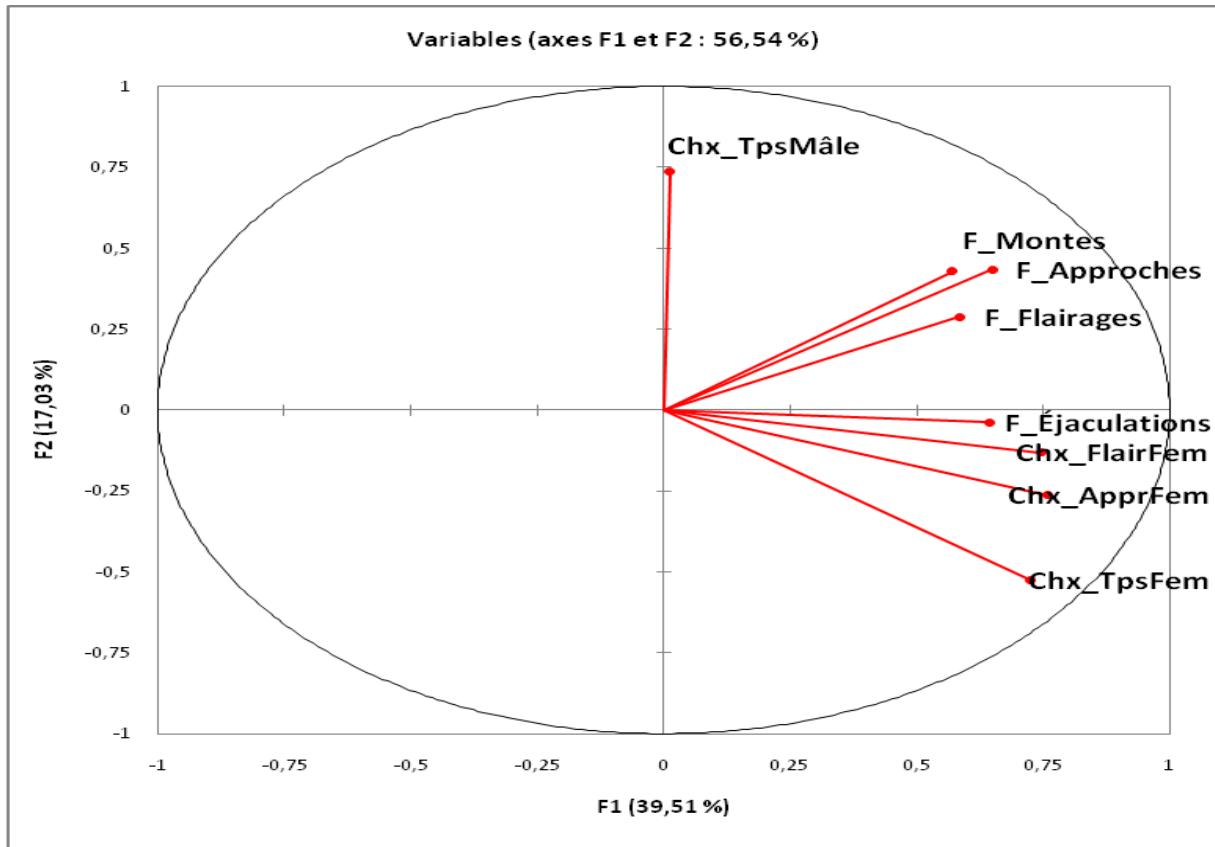


Figure 33. Analyse en composantes principales des comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les femelles.

Tableau 10. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les femelles.

Variables	F_Flairages	F_Approches	F_Montes	F_Éjaculations
Chx_TpsFem	0,219	0,248	0,151	0,338
Chx_TpsMâle	-0,006	0,137	0,217	-0,002
Chx_FlairFem	0,452	0,335	0,381	0,201
Chx_ApprFem	0,114	0,302	0,373	0,588

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Les mâles qui ont exprimé plus d'approches à d'autres mâles ont passé plus de temps à côté des mâles dans le test de choix et ils ont aussi fait plus d'approches aux femelles. Et les mâles qui ont reçu plus d'approches d'autres mâles sont ceux qui dans le test de choix ont passé moins de temps à côté des mâles (Figure 19 et Tableau 11).

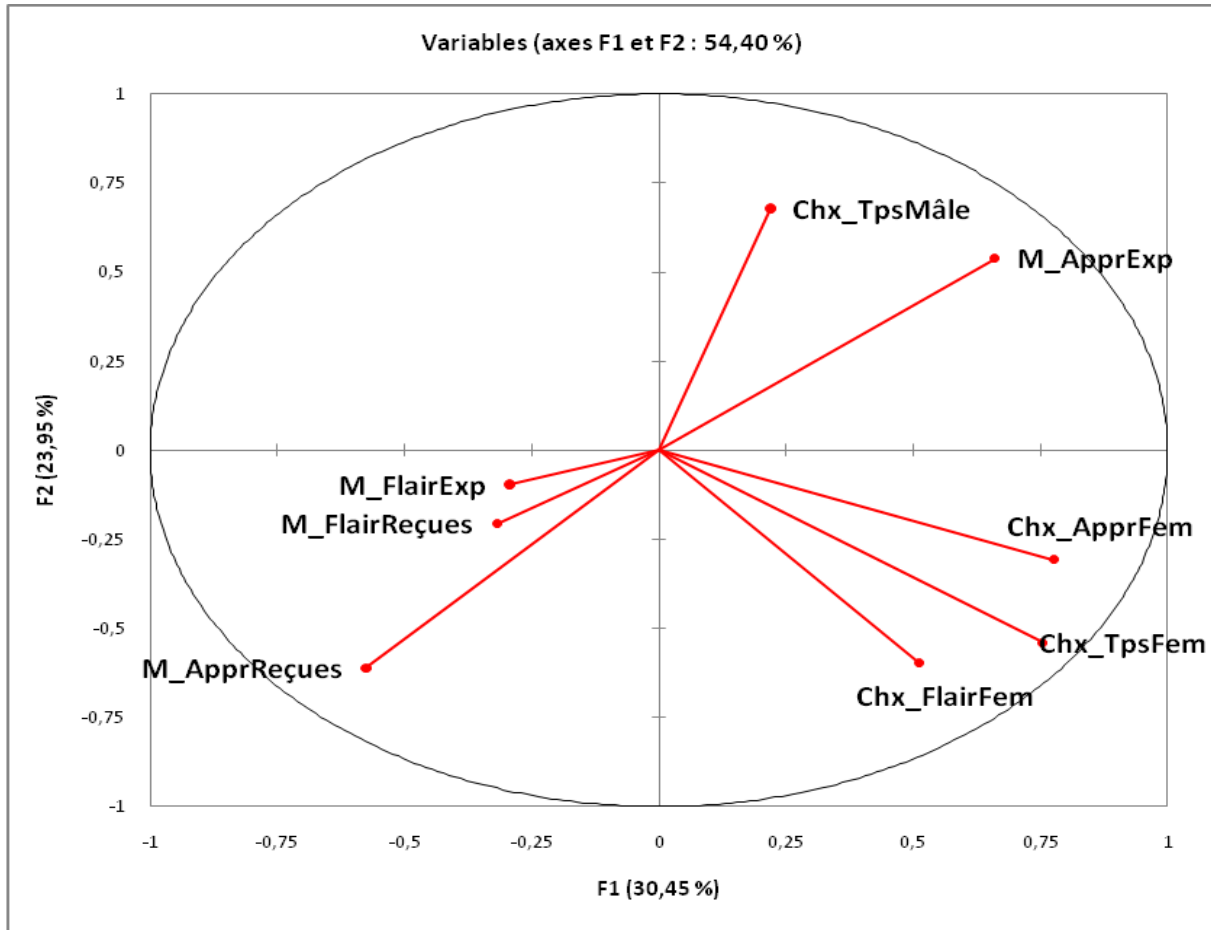


Figure 34. Analyse en composantes principales des comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les mâles.

Tableau 11. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés dans le test de choix et le test avec les mâles.

Variables	Chx_TpsFem	Chx_TpsMâle	Chx_FlairFem	Chx_ApprFem
M_FlairExp	-0,200	0,083	0,146	-0,199
M_ApprExp	0,162	0,348	-0,015	0,328
M_FlairReçues	-0,087	-0,019	-0,058	-0,092
M_ApprReçues	-0,176	-0,491	0,056	-0,175

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Les corrélations entre les variables du test de choix et les latences dans la série 1 du test avec les femelles ont se montré presque tous négatives (Figure 35 et Tableau 12). La latence de réaction a été corrélée de façon significative et forte avec le temps passé à côté des femelles et les flairages et approches réalisés à la présence des femelles. La latence à la première approche latérale a été fortement corrélée avec les approches latérales réalisées à la présence des femelles.

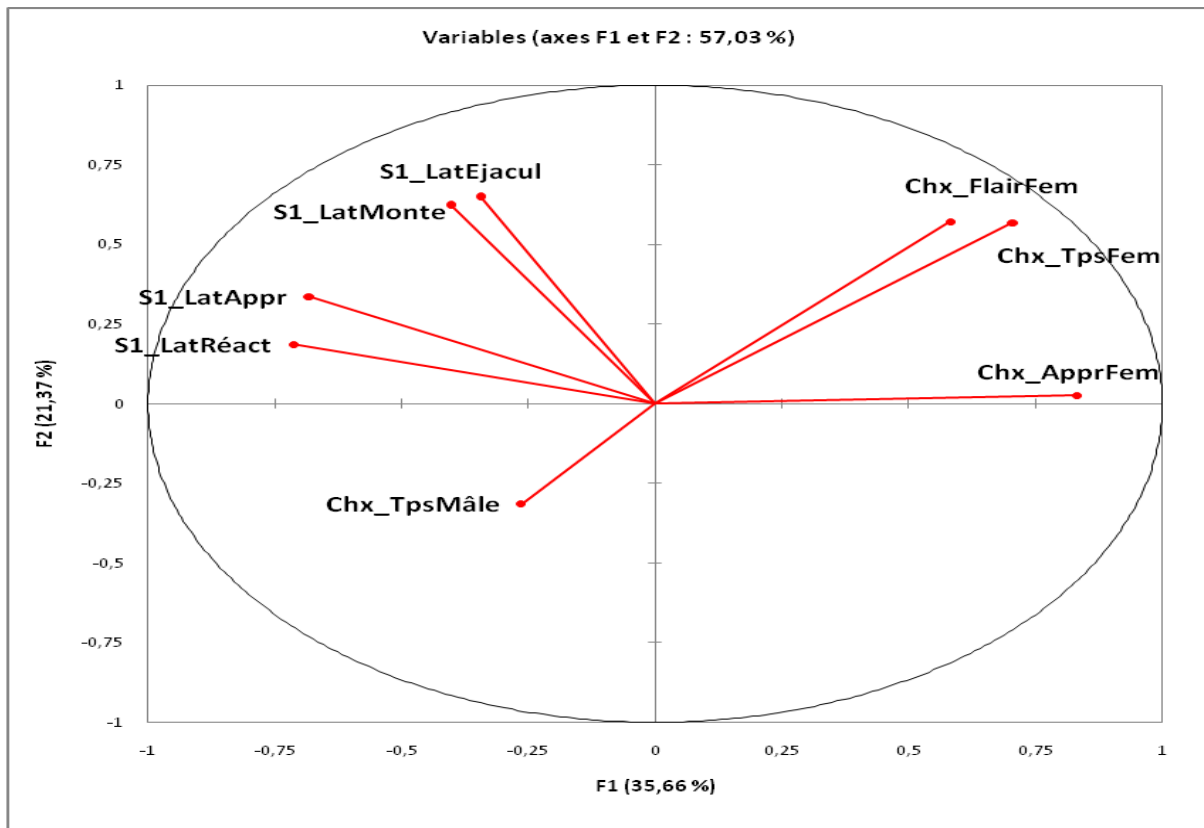


Figure 35. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et les comportements exprimés dans le test de choix.

Tableau 12. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans la série 1 et les comportements exprimés dans le test de choix.

Variables	S1_LatRéact	S1_LatAppr	S1_LatMonte	S1_LatEjacul
Chx_TpsFem	-0,353	-0,235	0,072	0,024
Chx_TpsMâle	-0,110	0,091	-0,060	0,158
Chx_FlairFem	-0,418	-0,133	0,019	0,174
Chx_ApprFem	-0,451	-0,622	-0,299	-0,105

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification alpha=0,05

Aucune relation significative, n'existe entre les comportements exprimés dans les tests avec les mâles et les latences dans la série 1 du test avec femelles. Par contre on remarque que la majorité de ces relations est négative (Figure 36 et Tableau 13).

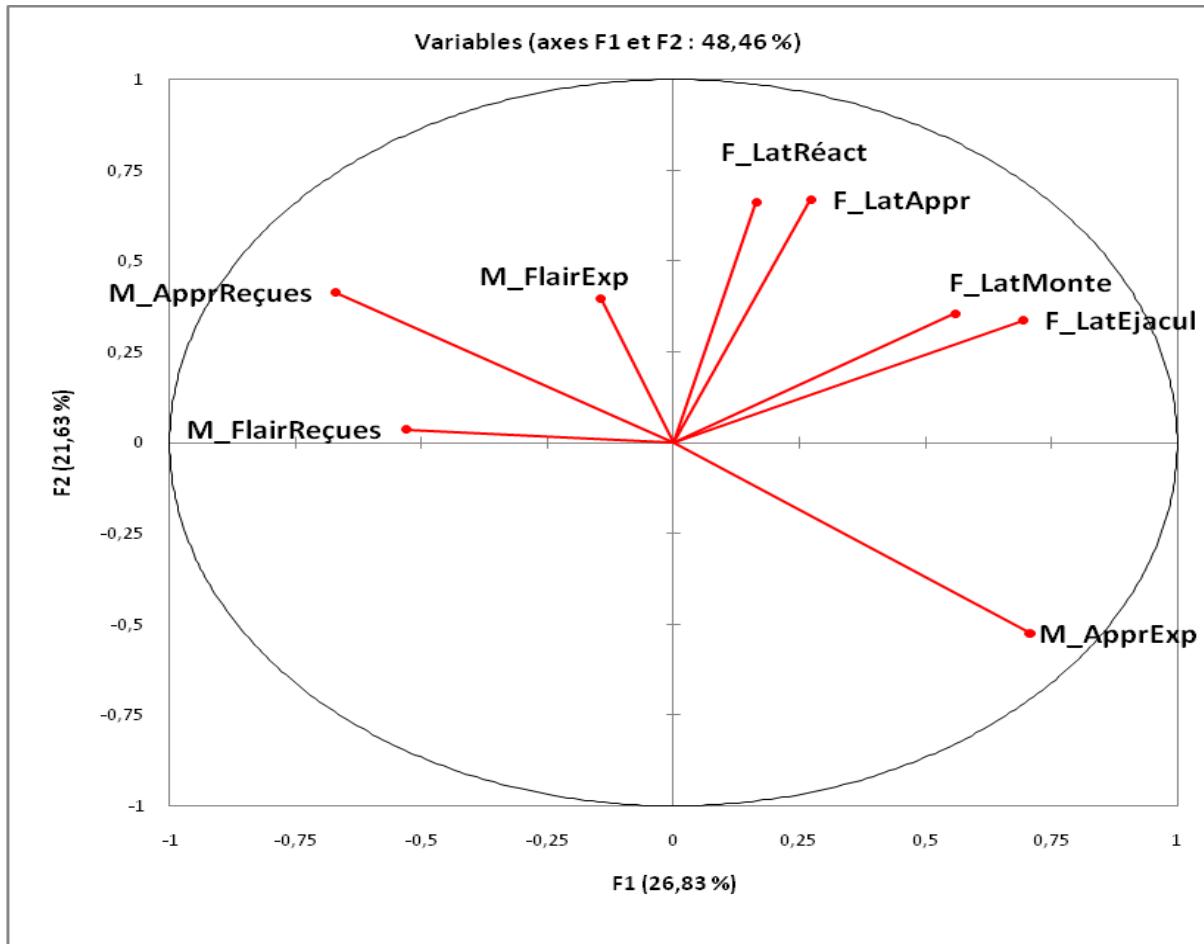


Figure 36. Analyse en composantes principales des latences de la série 1 et les comportements exprimés vis-à-vis les mâles.

Tableau 13. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences dans la série 1 et les comportements exprimés dans le test avec les mâles.

Variables	F_LatRéact	F_LatAppr	F_LatMonte	F_LatEjacul
M_FlairExp	-0,001	0,137	-0,039	0,017
M_ApprExp	-0,205	-0,103	0,105	0,280
M_FlairReçues	-0,135	0,103	-0,095	-0,295
M_ApprReçues	0,125	-0,022	-0,279	-0,204

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification alpha=0,05

Différence de fréquence de comportements de cour

Les trois classes de béliers d'après le nombre d'approches réalisés aux femelles diffèrent par leur latence de réaction ($p = 0,03$) et d'approche ($p = 0,004$) dans la série 1 et le nombre de flairages ($p = 0,006$) et montes ($p = 0,05$) dans les tests avec des femelles, par le temps passé à côté des mâles ($p = 0,03$) dans le test de choix. Aucune influence n'a été trouvée sur les variables du test avec les mâles.

Les béliers classés parmi ceux qui ont réalisé le moins d'approches (classe 3) sont ceux qui étaient le plus lents à présenter la première réaction et la première approche latérale aux femelles. Ils ont fait moins de flairages et de montes que les béliers appartenant à la classe 1 (qui ont pratiqué plus d'approches). Dans le test de choix, les béliers de classe 3 ont passé plus de temps à côté des mâles que les béliers de classe 2 (Figure 37).

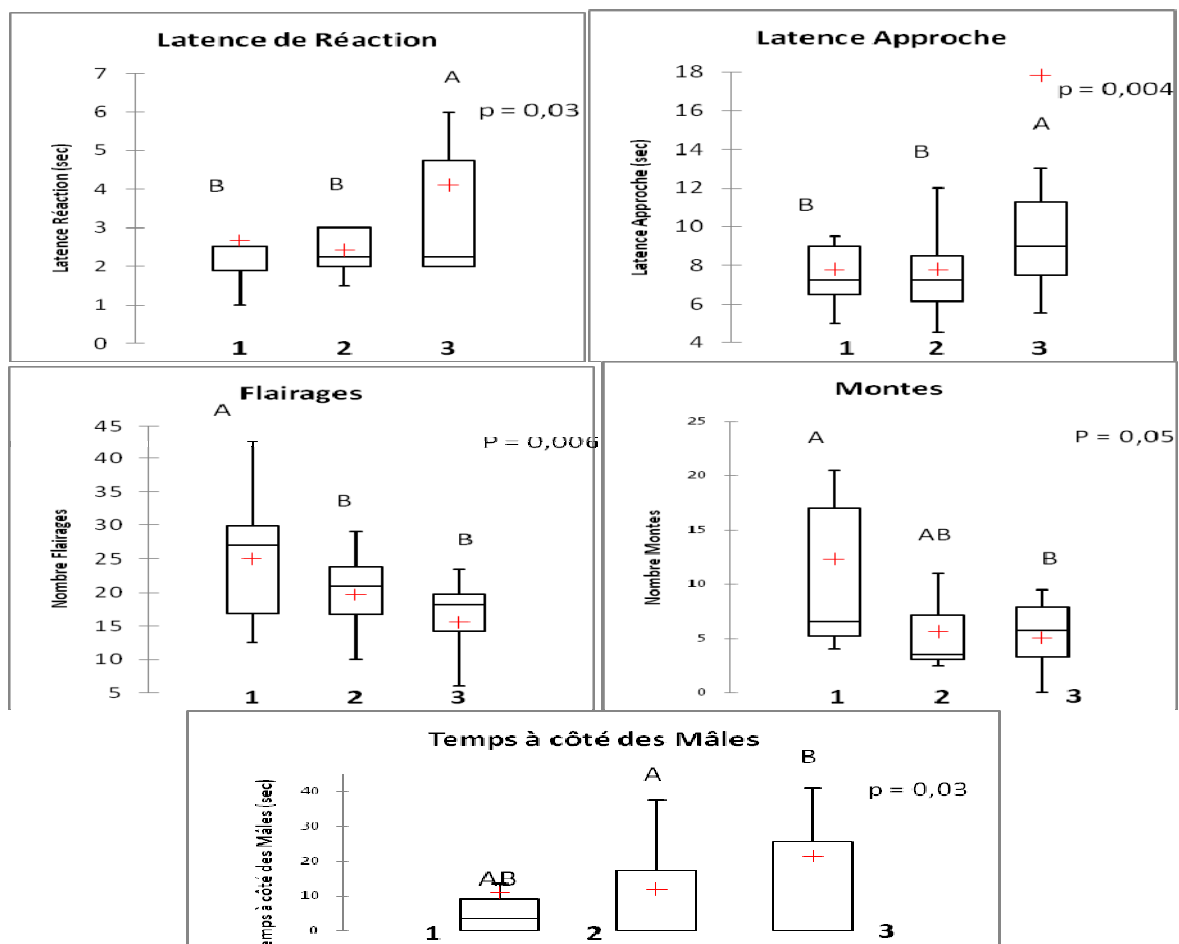


Figure 37. Latences (de réaction et d'approche) et comportements (flairages et montes) (médiane des 4 sessions) dans le test avec les femelles et le temps passé à côté des mâles dans le test de choix, selon le classement des béliers d'après le nombre d'approches latérales réalisés aux femelles.

Différence de nombre d'éjaculation

La comparaison des variables comportementales entre les trois classes d'après le nombre d'éjaculations réalisées, a montré que toutes les latences dans la série 1 (réaction, approche, monte et éjaculation) et tous les comportements (flairage, approche et monte) diffèrent selon la classe de béliers. Il en est de même dans le test de choix du temps passé à côté des femelles ($P = 0,03$), du nombre de flairages faits aux femelles ($p = 0,03$) et d'approches latérales ($p = 0,006$). Aucune variation n'a été trouvée dans les variables du test avec les mâles.

Les béliers qui ont le moins éjaculé (classe 3) étaient plus lents que les béliers de la classe 1 qui ont éjaculé plus (Figure 38). Ils ont aussi fait moins de flairages, d'approches et de montes que les béliers de classe 1 (Figure 39).

Dans le test de choix, ces béliers ont passé moins de temps à côté de femelles et le nombre de flairages et approches aux femelles étaient plus faibles que chez les autres béliers (Figure 40).

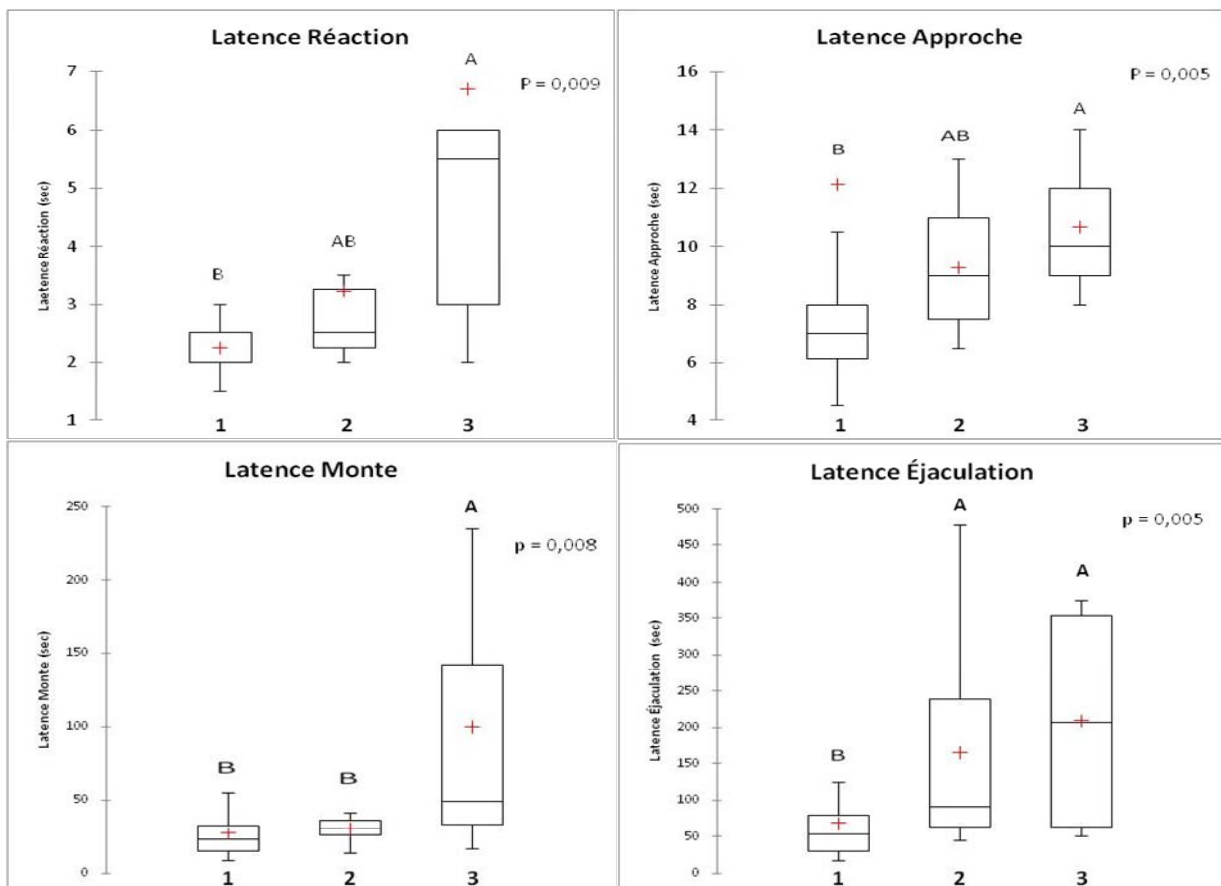


Figure 38. Latences (réaction, approche latérale, monte et éjaculation) dans la série 1 du test avec femelles, d'après le classement selon le nombre d'éjaculation.

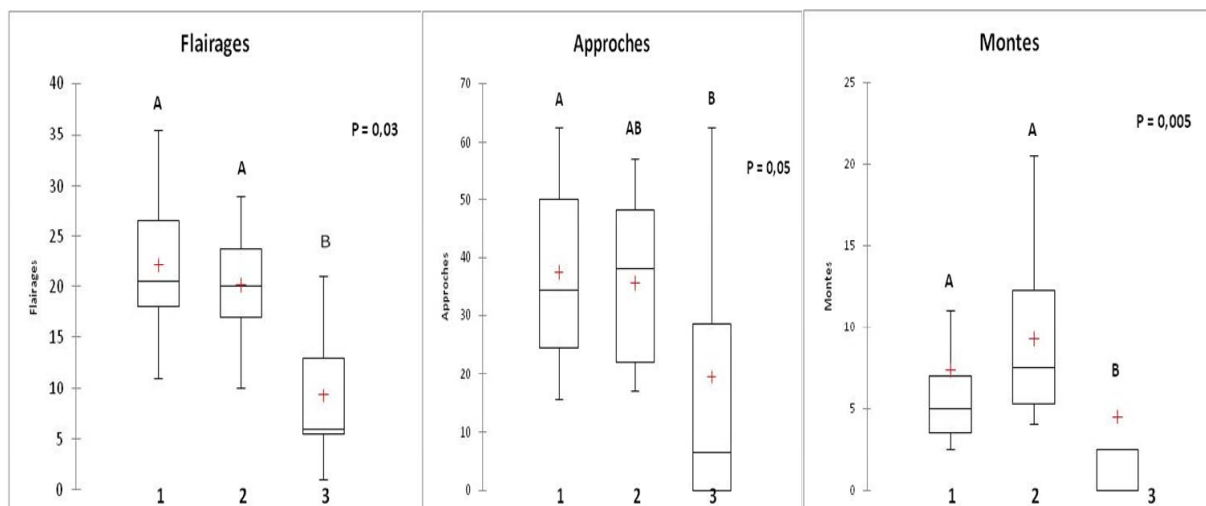


Figure 39. Flairages, approches latérales et montes réalisés par les mâles vis-à-vis des femelles, d'après la classification selon le nombre d'éjaculation.

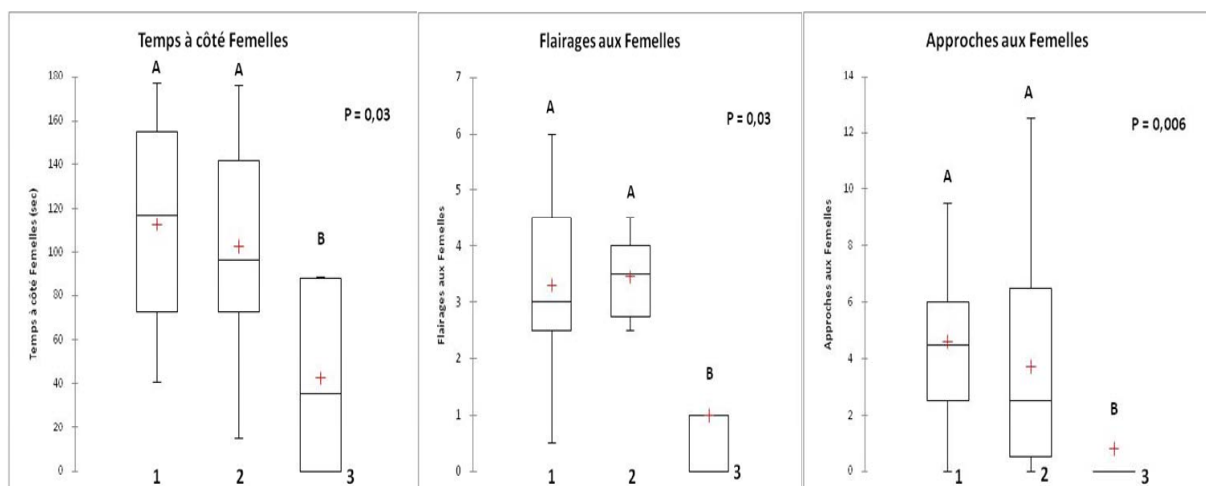


Figure 40. Temps passé à côté des femelles, flairages et approches latérales par les mâles aux femelles dans le test de choix, d'après la classification selon le nombre d'éjaculation.

Les relations entre les classes des béliers et les comportements dans les tests

Toutes les relations de la classe 1 (selon nombre d'approches latérales) avec les comportements manifestés dans le test avec les femelles sont positives, tandis que celles de la classe 3 sont négatives, comme bien reflété par les directions opposées des vecteurs dans ACP (Figure 41). Cette tendance se répète aussi dans le test de choix, où toutes les relations de la classe 1 avec les comportements exprimés dans ce test sont positives et presque toutes négatives pour la classe 3 (Tableau 14).

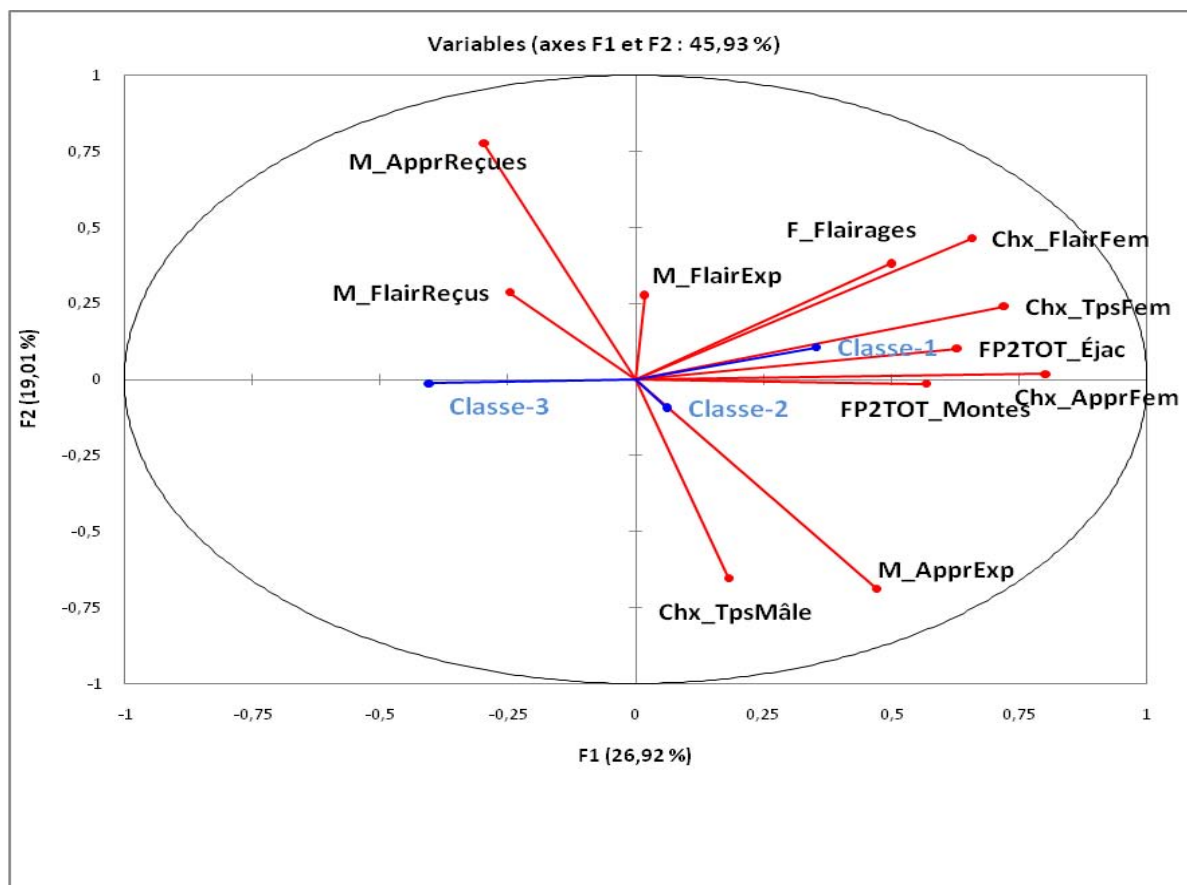


Figure 41. Analyse en composantes principales des comportements dans les trois tests (femelles – F, mâles – M et de choix – Chx) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.

Tableau 14. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements dans les trois tests (femelles, mâles et de choix) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.

Test	Variables	Classe-1	Classe-2	Classe-3
Femelles	Flairages	0,410	-0,006	-0,396
	Montes	0,343	-0,152	-0,187
	Éjaculations	0,143	0,093	-0,232
Mâles	Flairages Exprimés	0,132	-0,155	0,022
	Approches Exprimés	0,141	0,150	-0,286
	Flairages Reçus	-0,410	0,078	0,325
	Approches Reçus	0,080	-0,130	0,050
Choix	Temps à côté Femelles	0,093	0,157	-0,246
	Temps à côté Mâles	0,009	-0,043	0,034
	Flairages aux Femelles	0,324	-0,098	-0,222
	Approches aux Femelles	0,157	0,102	-0,255
	Classe-1	1	-0,480	-0,510
	Classe-2	-0,480	1	-0,510
	Classe-3	-0,510	-0,510	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Les relations entre les classes d'après le nombre d'approches latérales et les latences dans les séries 1 et 2 ont se montré presque toutes négatives pour la classe 1 et positives pour la classe 2 (Tableau 16). Le vecteur de classe 3 est dans la même direction que ces des latences dans la série 1, tandis que celui de la classe 1 est dans le sens contraire (Figure 42). Les béliers de classe 3 ont eu une corrélation fortement positive avec la latence de réaction et d'approche dans la série 1 et avec la latence de monte dans la série 2 (Tableau 15).

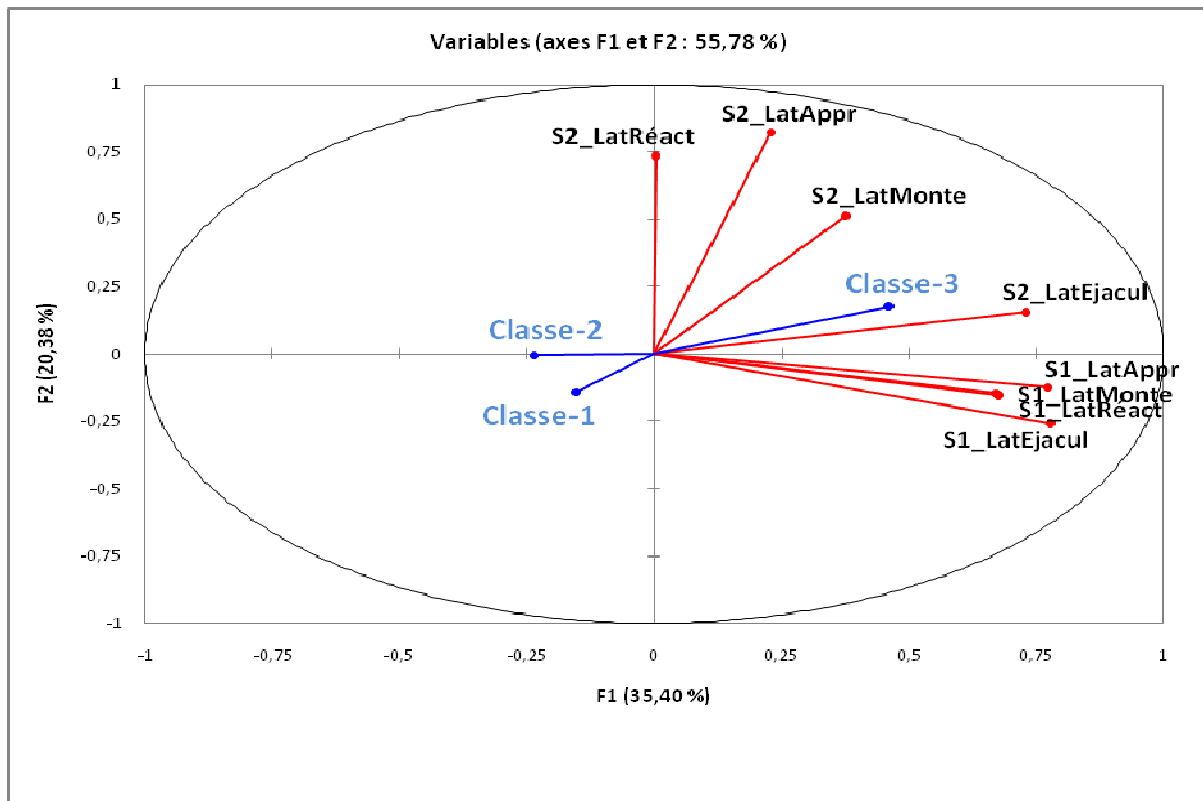


Figure 42. Analyse en composantes principales des latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 (S1 et S2) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.

Tableau 15. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'approches latérales.

	Variables	Classe-1	Classe-2	Classe-3
Série 1	Latence de Réaction	-0,079	-0,270	0,413
	Latence d'Approche	-0,251	-0,183	0,515
	Latence Monte	-0,111	-0,023	0,159
	Latence Éjaculation	-0,040	-0,148	0,223
Série 2	Latence de Réaction	-0,039	-0,054	0,111
	Latence d'Approche	-0,212	0,000	0,253
	Latence Monte	-0,211	-0,065	0,328
	Latence Éjaculation	0,066	-0,258	0,226
	Classe-1	1	-0,644	-0,434
	Classe-2	-0,644	1	-0,410
	Classe-3	-0,434	-0,410	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification alpha=0,05

Les béliers classés parmi ceux qui ont exécuté le moins d'éjaculations (classe 3) ont eu presque toutes les corrélations négatives avec la fréquence des comportements dans les trois tests, tandis que celles des béliers classés comme les plus éjaculateurs (classe 1) sont presque toutes positives (Tableau 16). Les sens des vecteurs des classes 1 et 3 sont inverses et celui de la 1 proche des variables du test avec les femelles et surtout du vecteur représentant les approches réalisées aux femelles dans le test de choix (Figure 43). Les béliers classe 2, intermédiaire par rapport au nombre d'éjaculations, se caractérisent pour leur relation fortement positive avec le nombre de montes dans le test avec les femelles. Et les béliers classe 1, par sa relation fortement positive avec les approches réalisés aux femelles dans le test de choix (Tableau 16).

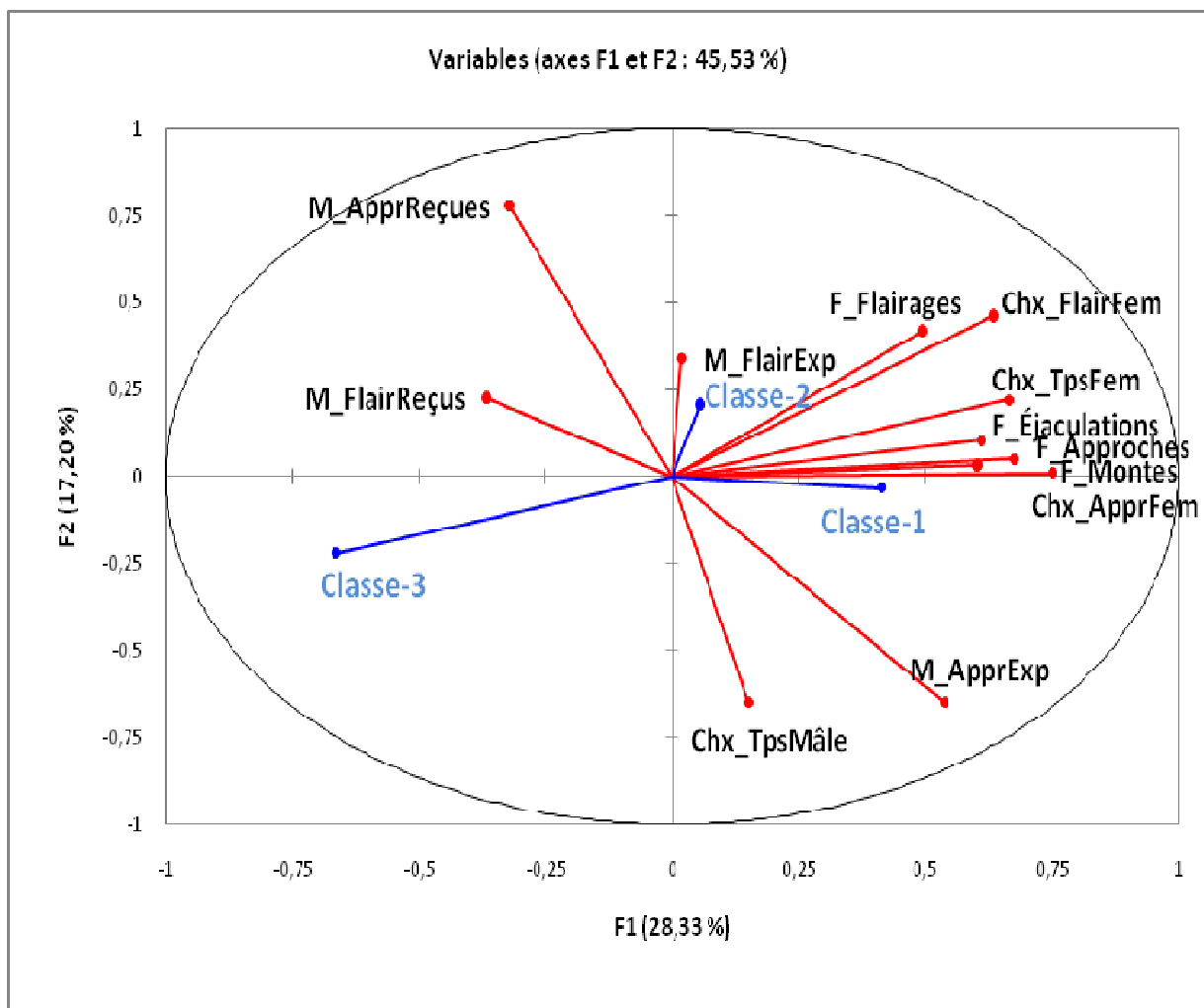


Figure 43. Analyse en composantes principales des comportements dans les trois tests (femelles – F, mâles – M et de choix – Chx) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.

Tableau 16. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements dans les trois tests (femelles, mâles et de choix) et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.

Variables		Classe-1	Classe-2	Classe-3
Femelles	Approches	0,163	0,085	-0,344
	Flairages	0,253	0,054	-0,434
	Montes	-0,018	0,371	-0,456
Mâles	Flairages Exprimés	-0,161	0,265	-0,112
	Approches Exprimées	0,283	-0,148	-0,214
	Flairages Reçus	0,170	-0,276	0,115
	Approches Reçues	-0,151	0,128	0,050
Choix	Temps à côté des Femelles	0,252	0,055	-0,434
	Temps à côté des Mâles	0,103	-0,148	0,044
	Flairages aux Femelles	0,115	0,211	-0,438
	Approches aux Femelles	0,354	-0,016	-0,488
	Classe-1	-0,737	1	-0,241
	Classe-2	1	-0,737	-0,479
	Classe-3	-0,479	-0,241	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Quand les béliers sont classés selon le nombre d'éjaculations, il existe une relation négative des latences dans les séries 1 et 2 chez les béliers classe 1 (plus éjaculateurs) et positives avec les béliers classe 3 (moins éjaculateurs). (Tableau 17). Les vecteurs de la classe 3 et 1 sont opposés et celui de classe 1 est dans la même direction que ceux des latences surtout dans la série 1 (Figure 44).

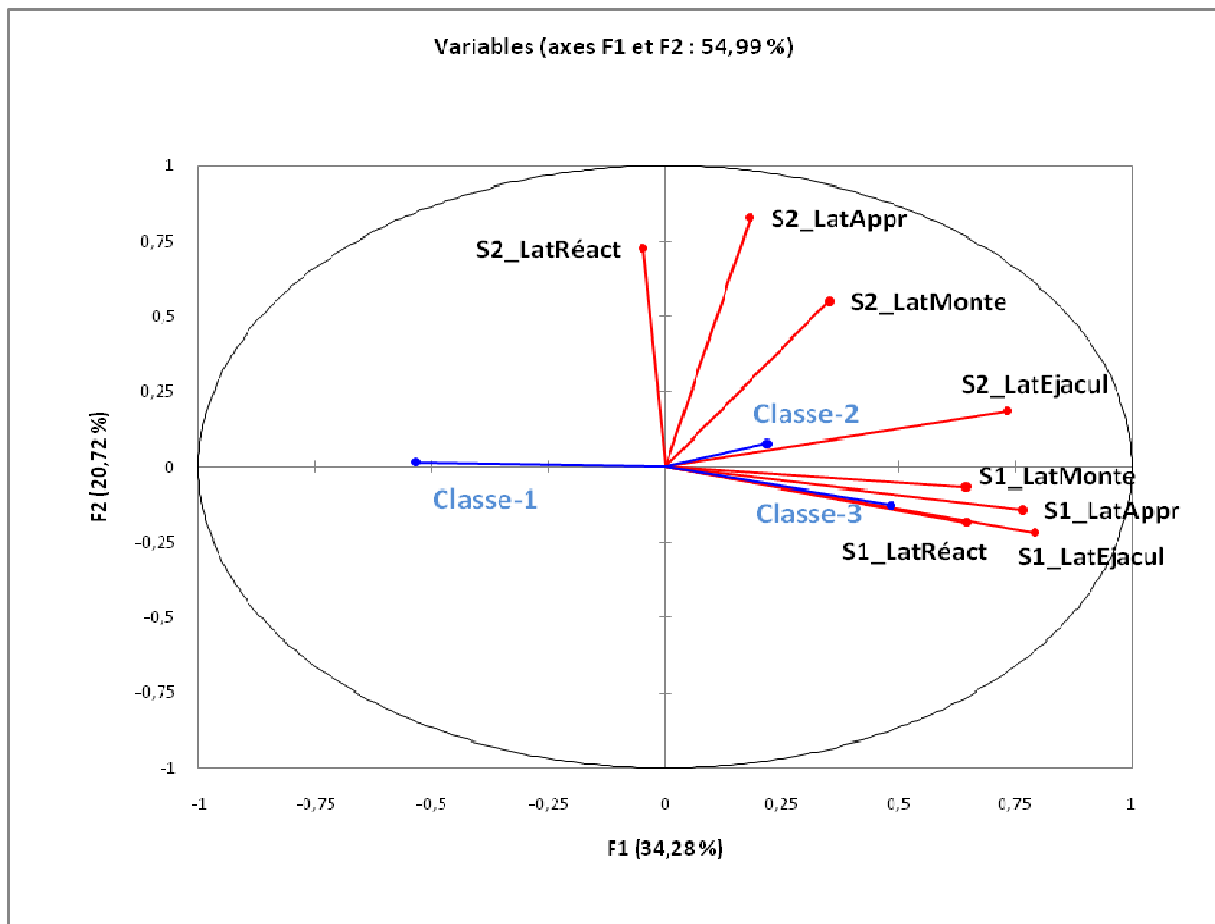


Figure 44. Analyse en composantes principales des les latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.

Tableau 17. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les latences (réaction, approche, monte et éjaculation) dans les séries 1 et 2 et les trois classes (1, 2 et 3) selon le nombre d'éjaculations.

Variables		Classe-1	Classe-2	Classe-3
Série 1	Latence de Réaction	-0,400	0,126	0,411
	Latence d'Approche	-0,401	0,100	0,448
	Latence Monte	-0,357	0,050	0,451
	Latence Éjaculation	-0,471	0,229	0,377
Série 2	Latence de Réaction	-0,070	0,049	0,036
	Latence d'Approche	-0,045	0,042	0,008
	Latence Monte	-0,156	0,206	-0,051
	Latence Éjaculation	-0,325	0,202	0,201
	Classe-1	-0,745	1	-0,257
	Classe-2	1	-0,745	-0,453
	Classe-3	-0,453	-0,257	1

Les valeurs en gras sont différentes de 0 à un niveau de signification $\alpha=0,05$

Discussion

Le profil du comportement

La séquence du comportement vis-à-vis des femelles que nous avons observé est en tous points semblable à celle observée par plusieurs auteurs (Banks, 1964; Pepelko and Clegg, 1965; Rouger, 1974; Orgeur, 1982). La première réaction était presque toujours le flairage anogénital et il se manifestait avec la même latence que celle trouvée par Rouger (1974). Néanmoins nos béliers ont réagi beaucoup plus vite pour réaliser le comportement suivant qui était l'approche latérale ($7,5 \pm 3,5$ secondes du début du rencontre, contre 40 ± 11 secondes). Et aussi pour effectuer la première éjaculation (65 ± 73 secondes du début du rencontre, contre 82 ± 14 secondes). Leurs béliers étaient plus lents peut-être du fait que leurs femelles étaient attachées tandis que les notre étaient libres. Par contre, nos résultats pour la latence à la première éjaculation sont très proches de ceux trouvés par Salmon et al. (1984) et la latence à la première monte est presque la même que celle citée par Price et al. (1991). L'essentiel du comportement était consacré à la phase motivationnelle (87%) et parmi tous les actes l'approche latérale était le plus exécuté (55%). Ces proportions sont semblables à celles rapportées par Lynch et al. (1992) et Godfrey et al. (1998).

Nos données nous ont permis de vérifier l'effet des éjaculations successives sur l'expression des autres comportements sexuels. C'est, à ma connaissance la seule étude de ce type chez les béliers Île-de-France. Elle a permis de montrer que les béliers devenaient de plus en plus lents avec les éjaculations successives, que les béliers font moins de flairages et d'approches (série 1) avant la première éjaculation qu'ils n'en ont fait avant la deuxième puis cette fréquence rediminue. Par contre, les beliers font plus de montes au début que par la suite. Mon hypothèse est qu'au départ les béliers sont très excités, leur réponses consommatoires sont tellement importantes qu'elles ne leur permettent pas d'exprimer totalement leur libido. Après la première éjaculation, le "potentiel consommatoire" diminue et la motivation peut s'exprimer, car le "potentiel consommatoire" a besoin d'un temps pour se rétablir. À la troisième série (après la deuxième éjaculation) les deux composantes commencent à être affectées par l'effet de la fatigue et ou de la satiété (Rodríguez-Manzo et Fernández-Guasti, 1994; Balfour et al., 2004), descendant à son niveau le plus bas. Des tests d'épuisement comme ceux réalisés par Pepelko and Clegg, (1965) et Prado et al., (2003) vont dans le sens de cette hypothèse.

Le comportement vis-à-vis des femelles d' un même mâle a été très répétable dans les 4 sessions , comme cela avait été observé par Katz et al. (1988) et Godfrey et al. (1998). C'est pour cette raison que les tests de performance ou de capacité d'éjaculation sont considérés comme une excellente façon d'évaluer le potentiel d'un bélier adulte et expérimenté pour la collecte de semence, pour la lutte (Mattner et al., 1971b; Kilgour et Whale, 1980; Bernon et Shrestha, 1984; Salmon et al., 1984) ou pour l'effet mâle (Perkins et Fitzgerald, 1994). La répétabilité a été aussi observée dans le test avec les mâles et dans le test de choix indiquant qu'il s'agit de caractéristiques des individus.

Variabilité du comportement

La grande variabilité du comportement des mâles vis-à-vis des femelles que nous avons trouvé révèle l'existence de facteurs individuels qui contribuent à une manifestation personnelle du comportement sexuel. Cette variabilité a été aussi identifiée par plusieurs auteurs (Hulet et al., 1964; Pepelko et Clegg, 1965; Rouger, 1974; Zenchak et Anderson, 1980; Bernon et Shrestha, 1984; Price, 1987; Katz et al., 1988).

Nous avons classé nos béliers selon leur libido et leur performance et pour cela, nous avons choisi le nombre d'approches latérales et le nombre d'éjaculation, respectivement qui sont exprimés dans les phases motivationnelle et consommatoire du comportement sexuel. La plupart des classements des béliers selon leur performance considère le nombre d'éjaculation comme la variable la plus importante et les béliers qui éjaculent plus sont considérés comme ayant une haute performance et ceux qui éjaculent peu ou qui ne montre pas intérêt pour les femelles sont dit de faible performance (Perkins et al., 1992a). Notre classement selon la performance suit cette même logique. Ce n'est pas le cas d'autres auteurs qui utilisent l'éjaculation pour évaluer la libido (Mattner et al., 1971a; Winfield et Cahill, 1978; Farin et al., 1982; Dickson et Sanford, 2005). En effet un bélier qui éjacule beaucoup, est un bélier qui a une haute libido, mais un bélier peut avoir une haute libido mais ne pas faire un grand nombre d'éjaculation (Price, 1985). C'est pourquoi, nous avons préféré évaluer et classer les béliers selon leur libido par le nombre d'approches latérales réalisées.

58% de nos béliers présentaient une haute performance (ont éjaculé au minimum 6 fois et au maximum 16 fois dans les 4 sessions), 29% une performance basse (ont éjaculé au minimum 1 fois et maximum 4 fois dans les 4 sessions) et 13% étaient inactifs (0 éjaculation). Les pourcentages des animaux avec haute et basse performance sont supérieurs à

ceux trouvées par Salmon et al., (1984) et Perkins et al. (1992b, a). Par contre, le pourcentage des animaux inactifs, que nous avons trouvé, est presque le même que celui trouvé par Salmon et al., (1984) (12,5%) et très inférieur à celui cité par Perkins et al. (1992b, a) (38%). Ces différences sont probablement dues à des différences de protocole, de race et/ou d'âge. L'analyse comportementale montre la cohérence de cette classification, car les béliers classés 3 (inactifs) ont été ceux qui ont mis plus de temps pour monter et éjaculer, qui ont fait moins de flairages, approches latérales et montes et qui au test de choix ont passé moins de temps à côté des femelles et ont fait moins de flairages et approches latérales aux femelles. Ces béliers ont montré à la fois une faible libido et une faible performance avec les femelles. Dans certains cas ces béliers présentaient également une préférence pour un partenaire de même sexe. Par contre, certains béliers de basse performance avaient une haute libido, leur problème était une dextérité inférieure à celle présentée par les béliers haute performance.

Les relations entre les comportements

Dans le test avec les femelles on a observé que les relations entre tous les comportements exprimés par les béliers étaient positives et la variable la plus représentative était le nombre d'approches latérales, car elle était corrélée de façon significative et positive avec le nombre de flairages, de montes et d'éjaculations. Donc, un bélier qui exécute beaucoup d'approches latérales, exécute aussi beaucoup de flairages, montes et éjaculations. Ces résultats sont en accord avec ceux de Godfrey et al., (1998) et Price et al. (1991 et 1992). En effet, Price et al. (1992) ont trouvé que les deux comportements pré copulatoires (flairages et approches latérales) étaient corrélés avec le nombre d'éjaculations et ont affirmé que ces variables reflètent la motivation sexuelle d'un bélier et fournit une estimation significative de son succès reproducteur. Kilgour (1985) ont trouvé que le nombre d'éjaculation était la variable la plus répétable dans des tests d'une et trois heures ; Salmon et al., (1984) ont trouvé que le nombre d'accouplement réalisés au cours de 4 épreuves de comportement et lors des 3 premières heures de la lutte ont été positivement corrélés et Wiggins et al., (1953) ont observé que le nombre d'éjaculations était corrélé positivement avec le pourcentage de brebis pleines. Ainsi, les relations que nous avons trouvées nous permettent de penser que la performance de nos béliers peut être évaluée à partir du nombre d'approches latérales.

Néanmoins, le nombre de montes n'était pas lié significativement avec le nombre d'éjaculations. Price et al., (1991 et 1992) ont aussi trouvé que le nombre de montes

n'était pas corrélé de façon significative avec le nombre d'éjaculations. Et Hulet et al. (1962) ont trouvé une corrélation négative entre le nombre d'éjaculations réalisés en une heure et le nombre de montes par éjaculation. Ainsi, il paraît que ce n'est pas toujours les béliers qui montent plus qui éjaculent plus. En effet, il peut y avoir des béliers qui réalisent beaucoup des montes, mais qui ne traduisent pas les montes en éjaculations. Et plusieurs facteurs peuvent influencer la capacité d'un bélier à transformer les montes en éjaculations. Selon, Hulet et al. (1962), la plupart étaient liés à l'ajustement anatomique entre mâle et femelle et la persistance et la vigueur de la poussée. Price et al., (1991) ont pu observer que quand les béliers étaient de taille inférieure aux brebis le nombre de montes par éjaculation était plus grand que quand les animaux étaient de même taille.

Les latences pour exécuter les comportements sexuels (premier comportement, première approche, première monte, première éjaculation et la durée de la période réfractaire) peuvent de façon isolées ou ensemble être utilisées pour évaluer la libido des béliers (Rouger, 1974; Wodzickatomaszewska et al., 1981; Orgeur, 1982; Salmon et al., 1984; Kilgour, 1985; Lynch et al., 1992; Fraser et Broom, 1997). La question principale est savoir laquelle de ces variables est la meilleure pour évaluer le comportement sexuel d'un bélier. Il n'y a pas une unanimité parmi les auteurs. La latence à la première éjaculation est la plus citée. Dans notre cas, on a pu remarquer que la latence à la première approche est la meilleure car elle est la seule à être corrélée significativement et négativement avec le nombre d'approches et d'éjaculations et aussi de façon significative et positive avec la latence pour exécuter la première approche latérale et la première éjaculation dans la série 2 (période réfractaire). Cette variable pouvait être utilisée comme une mesure de la libido, comme le nombre d'approches latérales.

Les relations entre les variables observées dans le trois test (de choix, avec les femelles et avec les mâles) ont montré que le test de choix est un test qui peut servir à la fois pour évaluer la préférence pour un type de partenaire et l'intensité de sa libido/performance. Mais les mesures ne sont que des indications qui ont besoin d'être confirmées par les mesures dans les tests avec les femelles et les mâles. Donc, le test de choix est plutôt indicatif de la préférence et de la libido/performance d'un bélier.

Implications

La réalisation des trois tests permet d'obtenir des mesures complémentaires de la libido et de la performance et d'identifier la préférence pour un partenaire sexuel. Ainsi nous avons pu développer un nouveau critère pour l'identification des béliers dits attirés par d'autres mâles. En considérant que la motivation s'évalue surtout dans la phase motivationnelle et que dans cette phase le comportement le plus significatif c'est l'approche latérale, on l'a pris comme le comportement clé dans le test avec les femelles pour trier les mâles attirés par d'autres mâles et non pas les montes comme proposé par d'autres auteurs (Hulet et al., 1975; Zenchak and Anderson, 1980; Price et al., 1989; Perkins et Fitzgerald 1992c; Alexander et al., 2001). Un bélier est considéré comme attiré vers mâle quand il n'a jamais réalisé d'approches latérales aux femelles dans le test de choix et dans le test avec les femelles, et que dans le test de choix il a passé beaucoup plus de temps à côté des mâles et a monté ou été monté par un autre mâle. Ainsi, dans cette méthode trois nouveaux critères étaient introduits: le premier, considérer les approches latérales comme élément clé dans le test vis-à-vis des femelles, à la place de la monte; le deuxième, considérer que dans le test de choix deux éléments étaient capitaux : la réalisation d'approches latérales aux femelles et le temps passé à côté des mâles; le troisième, dans le test vis-à-vis des mâles le fait de monter et/ou être monté par un autre mâle.

Conclusions

Le comportement sexuel d'un bélier Île-de-France adulte, expérimenté, est répétable et variable d'un bélier à l'autre, révélant une individualité de la manifestation de ce comportement. Cette répétabilité légitime les tests réalisés et autorise l'extrapolation de ces résultats comme une façon d'évaluer la libido et la performance des béliers à être utilisés dans la lutte sur le terrain, dans des centres de collecte de semence et aussi pour l'effet mâle.

Le comportement sexuel le plus exprimé chez un bélier Île-de-France adulte, expérimenté est l'approche latérale et la quantification de ce comportement, qui est compris dans la phase motivationnelle, peut servir comme mesure de sa libido et donner une idée de sa performance. Parmi les latences, celle associée à la première approche est la mieux adaptée pour classer les béliers d'après leur libido.

Pour évaluer la performance, le nombre d'éjaculation est la variable la mieux adaptée pour classer les béliers. Néanmoins, le nombre de monte peut être une bonne mesure du potentiel à s'accoupler.

Les béliers qui exécutent plus de trois éjaculations en dix minutes sont rares.

Le protocole testé a montré l'effet additif et bénéfique de la réalisation de trois différents tests dans évaluation comportementale des béliers. Ils permettent d'évaluer avec précision la libido, la performance et le sexe du partenaire sexuel préféré d'un bélier.

Chapitre 2 :
**Quelques facteurs qui peuvent influencer le
comportement sexuel du bélier**

Influence de l'âge sur le comportement sexuel du bélier

Le travail de ce chapitre a été publié sur ACSA

Introduction

La production animale est étroitement liée à la reproduction, et au bien-être de l'animal. Pour bien se reproduire, les animaux ont besoin que leurs exigences nutritives, écologiques et comportementales soient satisfaites.

Connaître les facteurs qui influencent le comportement sexuel du mâle permet la manipulation de ces facteurs en faveur d'un élevage dans lequel une plus grande performance est associée au confort de l'animal. La connaissance de ces facteurs permettra de définir les meilleures conditions pour que les animaux se reproduisent correctement.

L'âge est un des facteurs qui contribuent à la modulation de l'expression du comportement sexuel. L'effet de ce facteur a été étudié dans plusieurs espèces : les êtres humains (Wylie et Kenney, 2010 ; Wespes, 2002 ; Goh et al., 2004, Helgason et al., 1996 ; Phanjoo, 2000), les singes (Robinson et al, 1975), les rats (Belousova et al., 2009 ; Andersen et al., 2001), les taureaux (Chenoweth, 1981) et les ovins (Price et al., 1994 ; Simitzis et al., 2006 ; Price et al., 1999 ; Kridli et Said, 1999 ; Barwick et al., 1985 ; Barwick et al., 1989 ; Coltman et al., 2002) entre autres. Plusieurs auteurs citent un accroissement de l'activité sexuelle avec l'âge, les jeunes béliers ont une activité sexuelle réduite comparée à celle des béliers adultes (Hulet et al., 1964; Orgeur, 1982; Alnakib et al., 1986; Katz et al., 1988; Simitzis et al., 2006). Chez les macaques japonais (*Macaca Fuscata*) il a été remarqué que les jeunes (pubescent, 4-5 ans) réalisait plus de montes par éjaculation que les mâles âgés (26,6 et 17,9 respectivement) (Wolfe, L., 1978). Selon Balthazart et C. Fabre-Nys (2001) les jeunes de plusieurs espèces ne participent que très peu à la reproduction, même si ils sont déjà sexuellement matures. Ceci est dû à la pression de la structure sociale et au rôle de l'expérience. Pour ces auteurs, l'expérience a peu d'effet sur la phase consommatoire du comportement sexuel, mais elle peut beaucoup influencer la capacité à repérer le partenaire et à engager un comportement de cour (phase appétitive). Un déclin de l'activité sexuelle avec

l'âge a été cité (Angelier et al., 2006 ; Trudel et al., 2006 ; Hermann et al., 2000 ; Adams, 1985).

Chez les ovins tous les travaux sur l'influence de l'âge sur le comportement sexuel des mâles, portent sur la comparaison entre les animaux adultes et les jeunes. Néanmoins, la plupart de ces articles ne sépare pas l'effet l'âge de l'effet expérience. Mais, Price et al. (1991), précise que l'effet de l'expérience ne se fait sentir que pendant la première et/ou deuxième exposition. Ensuite les béliers qui étaient naïfs à la première exposition et les béliers expérimentés présentent des performances sexuelles semblables. Price et al. (1991) ont observé que les performances des béliers de 8 et 20 mois expérimentés ne différaient pas.

Pour les producteurs français de Haute – Saône (Thierry et al., 2006), le potentiel maximal d'un bélier s'exprime entre 1,5 et 5 ans, les béliers d'un an, mis à la reproduction, présentent une infertilité de 30%.

Aucun travail n'a été fait ni sur le comportement sexuel des béliers âgés et sur l'influence du vieillissement sur la libido et la performance de ces animaux ni sur le comportement sexuel des jeunes béliers de la race Île-de-France.

Pourtant il est fondamental pour l'éleveur d'avoir les réponses aux questions telles que: jusqu'à quel âge puis-je utiliser mon reproducteur? Puis-je exiger la même chose des reproducteurs considérés comme âgés et des jeunes?

Ainsi, l'objectif de ce travail était de vérifier l'influence de l'âge sur le comportement sexuel des béliers de la race Île-de-France.

Matériel et Méthodes

Expérience 1

Animaux

Nous avons utilisé 86 béliers de la race Île-de-France, 48 jeunes naïfs, âgés de 11 mois à 1,2 ans (normalement un bélier atteint sa puberté vers l'âge de 6 mois), et 38 adultes expérimentés et âgés de 2,5 à 7 ans. Les animaux stimuli étaient 16 femelles adultes ovariectomisées de race Île-de-France et 8 mâles de la race Lacaune. Tous les animaux appartenaient à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) de Tours.

Les tests comportementaux

Les tests comportementaux ont eu lieu dans la saison sexuelle en décembre et janvier et ont été fait selon la procédure décrite dans la page 69.

Analyses statistiques

Comme les données ne suivaient pas une loi normale, les analyses non paramétriques ont été choisies. L'effet de l'âge sur les variables du comportement sexuel, dans les différents tests réalisés, a été analysé par le test de Mann & Whitney. Pour les relations entre les variables du comportement une transformation des données en rang a été effectuée et une analyse en composantes principales (ACP) a été faite. Le seuil de confiance a été fixé à 0,05. Les pourcentages ont été comparés par le Test exact de Fisher. Les tests ont été effectués à l'aide du logiciel XLSTAT et/ou outils Anastats (www.anastats.fr).

Expérience 2

Animaux

Trente-huit béliers sexuellement actifs et expérimentés, de race Île-de-France ont été utilisés: 28 béliers adultes, âgés entre 3 et 5 ans, et 10 d'un âge plus avancés, entre 7 et 8 ans. Les animaux stimuli étaient 16 femelles âgées de 1,5 ans, ovariectomisées, de race Île-de-France et 8 béliers croisés (Romanov x Ile de France) âgés de 5 ans. Tous les animaux appartenaient au centre expérimental de l'INRA de Nouzilly en France. Ces animaux étaient les mêmes que ceux utilisés pour les analyses du comportement. Les tests comportementaux, l'alimentation, le traitement hormonal des femelles et les installations étaient les mêmes que ceux décrits dans l'analyse du comportement.

Analyses Statistiques

Pour vérifier l'effet de vieillissement du bélier sur le comportement sexuel, le test de Mann-Whitney a été utilisé pour comparer les données des béliers de 3-5 ans avec celles des béliers plus âgés. Cette comparaison entre ces deux groupes a été faite, quand les animaux stimuli étaient des femelles, sur la fréquence des différents comportements sexuels et la latence d'expression des différents comportements (flairages approches latérales, montes et

éjaculations) à chaque série (1, 2, 3, et 4). La série 1 est considérée comme les événements qui ont eu lieu lors jusqu'à la première éjaculation, la série 2, ceux qui ont eu lieu jusqu'à la deuxième éjaculation, etc., jusqu'à la quatrième éjaculation (série 4). Les données comportementales annotées avaient pour base Fabre (1977).

Dans le test ayant pour stimuli les mâles, les comparaisons faites portaient sur les latences de la première réaction et à la première monte, sur le nombre total de flairages réalisés et reçus par les béliers testés; le nombre d'approches latérales réalisées et reçues et le nombre de montes réalisées et reçues. Durant le test de choix les variables analysées ont été le temps total passé auprès des femelles et auprès des mâles, le nombre de flairages et d'approches latérales réalisées chez les mâles et femelles. Le test de coefficient de Spearman a été utilisé pour observer les corrélations entre les variables analysés. Le niveau de signification choisit pour tous les tests était de 5%.

Résultats

Expérience 1

Les jeunes béliers ont mis plus de temps ($p < 0,05$) pour réaliser la première réaction sexuelle, pour manifester la première approche latérale et la première monte aux femelles que les béliers adultes. Par contre la latence pour effectuer la première éjaculation n'a pas différé entre jeunes et adultes ($p = 0,59$) (Tableau 18).

Les béliers adultes ont réalisé plus d'approches, de montes et d'éjaculations que les jeunes béliers ($P < 0,05$). Néanmoins, le nombre des flairages, n'était pas différent ($p = 0,51$). Dans le test avec les mâles, les jeunes mâles ont exécuté plus de flairages aux mâles, et ont reçu moins de flairages d'eux que les adultes ($P < 0,0001$). Les adultes ont fait et reçu plus d'approches que les jeunes béliers.

Dans le test de choix, les jeunes ont passé plus de temps à côté des mâles et ont effectué plus de flairages aux femelles que les béliers adultes, par contre ces derniers ont fait plus d'approches aux femelles. Le temps passé à côté des femelles ne diffère pas entre les deux groupes ($p = 0,81$).

Les pourcentages de jeunes béliers qui n'ont pas éjaculé (44%), monté (25%) et approché (15%) étaient toujours plus hauts que ceux présentés par les adultes (5% pour les trois variables), néanmoins seulement le pourcentage d'éjaculation et de monte ont

statistiquement différé ($P < 0,0000$ et $P = 0,018$, respectivement). La majorité des adultes (58%) ont éjaculé 2 fois ou plus contre seulement 35% des jeunes, ($P = 0,05$, Tableau 19). Parmi les adultes, seuls deux béliers n'ont pas réalisé d'approches et ces mêmes béliers n'ont pas monté ni éjaculé. 5 jeunes béliers ont réalisé des approches latérales mais n'ont pas monté et n'ont pas éjaculé.

Les relations entre les comportements dans le test avec les femelles sont plus marquées chez les jeunes que chez les adultes. En effet, chez les jeunes la variable nombre d'éjaculations est corrélée de façon positive et significative avec le nombre d'approches latérales et avec le nombre de montes, tandis que chez les adultes cette variable n'est liée de façon significative avec aucune autre variable. De plus il existe des relations significatives du nombre d'éjaculations dans le test avec les femelles avec toutes les variables du test de choix chez les jeunes, tandis que chez les adultes il existe seulement un lien avec le nombre de flairages et d'approches. Chez les jeunes, le nombre d'approches réalisées dans les tests avec les femelles, est lié avec presque tous les comportements réalisés dans le test avec les femelles, le test avec les mâles et le test de choix. Mais, chez les adultes il n'existe de relation significative qu'avec seulement trois variables. Chez les jeunes, il existe des relations significatives entre tous les comportements dans le test de choix, alors que chez les adultes le temps passé à côté des mâles n'est lié à aucune autre variable (Tableau 20).

Tableau 18. Médiane \pm interquartile (des quatre sessions) des comportements des béliers âgés et les jeunes lorsqu'ils sont exposés à des femelles, mâles, ou au test de choix, comparés par le test de Mann & Whitney.

Test	Variable	Adultes	Jeunes	MW
Femelles	Latence 1ere Réaction	2,5 \pm 1,0	3,0 \pm 2,9	0,008
	Latence 1ere Approche	7,5 \pm 3,5	11,8 \pm 9,5	0,000
	Latence 1ere Monte	26 \pm 21	40,0 \pm 68,0	0,001
	Latence 1ere Éjaculation	65,5 \pm 72,8	77,0 \pm 75,8	0,59
	Flairages	19,5 \pm 10	21,0 \pm 13,9	0,51
	Approches	32 \pm 26	26,5 \pm 25,5	0,04
	Montes	5,5 \pm 4,5	3,5 \pm 5,3	0,006
	Éjaculations	1,5 \pm 1,4	1,0 \pm 1,5	0,002
Mâles	Flairages exprimés	3,5 \pm 3,0	6,8 \pm 6,6	< 0,0001
	Approches exprimées	15 \pm 33,5	0,0 \pm 1,1	< 0,0001
	Flairages reçus	16,5 \pm 6,0	8,5 \pm 4,6	< 0,0001
	Approches reçues	20,5 \pm 18,0	6,8 \pm 6,8	< 0,0001
Choix	Temps à côté des femelles	90,5 \pm 82,0	107,0 \pm 100,4	0,81
	Temps à côté mâles	0,0 \pm 13,5	18,8 \pm 45,5	0,000
	Flairages aux femelles	3,0 \pm 1,5	5,5 \pm 4,5	< 0,0001
	Approches aux femelles	3,0 \pm 5,5	1,0 \pm 4,0	0,02

Tableau 19. Pourcentage et nombre des béliers d'après la quantité moyenne d'éjaculation effectué par session, dans le test avec les femelles.

	0	1	2	3	4
Adultes	5% (2/38)	29% (11/38)	32% (12/38)	21% (8/38)	5% (2/38)
Jeunes	44% (21/48)	21% (10/48)	27% (13/48)	8% (4/48)	0% (0/48)
<i>p</i>	0,0000	0,45	0,81	0,12	0,19

Tableau 20. Matrice de corrélation (Pearson (n)) entre les comportements exprimés par les béliers adultes et jeunes dans le test avec les femelles (F_), mâles (M_) et de choix (Chx_).

Béliers	Variables	F_Flairages	F_Approches	F_Montes	F_Éjaculations	
A d u l t e s	F_Flairages	1	0,539	0,268	0,312	
	F_Approches		1	0,408	0,320	
	F_Montes			1	0,289	
	M_Flairages Reçus	0,030	-0,341	-0,368	0,010	
	Chx-TpsFem				0,355	
	Chx-FlairFem	0,509	0,348	0,360	0,222	
	Chx-AppFem	0,156	0,314	0,353	0,616	
		M_Flairages Exprimés	M_Approches Exprimés	M_Flairages Reçus	M_Approches Reçues	
	M_Approches Exprimés	-0,153	1	-0,435	-0,529	
	M_Flairages Reçus	-0,273		1	0,108	
	M_Approches Reçues	0,275			1	
	Chx-TpsMâle	0,116	0,333	-0,008	-0,438	
	Chx-AppFem	-0,243	0,365	-0,108	-0,200	
	Chx-TpsFem	Chx-TpsFem	Chx-TpsMâle	Chx-FlairFem	Chx-AppFem	
	Chx-TpsFem	1	-0,198	0,632	0,646	
	Chx-TpsMâle		1	-0,019	0,028	
	Chx-FlairFem			1	0,405	
J e u n e s	Variables	F_Flairages	F_Approches	F_Montes	F_Éjaculations	
	F_Flairages	1	0,547	0,418	0,245	
	F_Approches		1	0,667	0,518	
	F_Montes			1	0,400	
	M_Approches Exprimés	0,064	0,300	0,143	0,339	
	M_Flairages Reçus	0,411	0,414	0,201	0,246	
	M_Approches Reçues	0,254	0,399	0,340	0,211	
	Chx-TpsFem	0,304	0,679	0,672	0,642	
	Chx-TpsMâle	-0,170	-0,482	-0,508	-0,530	
	Chx-FlairFem	0,417	0,548	0,635	0,452	
	Chx-AppFem	0,184	0,573	0,539	0,756	
		M_Flairages Reçus	M_Approches Exprimés	M_Flairages Reçus	M_Approches Reçues	
		M_Flairages Reçus	0,014	0,072	1	0,591
		Chx-TpsFem	-0,011	0,361	0,193	0,318
		Chx-FlairFem	-0,008	0,275	0,168	0,333
		Chx-AppFem	0,125	0,365	0,212	0,278
		Chx-TpsFem	Chx-TpsFem	Chx-TpsMâle	Chx-FlairFem	Chx-AppFem
	Chx-TpsFem	1	-0,762	0,731	0,757	
	Chx-TpsMâle		1	-0,571	-0,555	
	Chx-FlairFem			1	0,694	

Les valeurs en gras sont différents de 0 à un niveau de signification $\alpha = 0,05$

Tableau 21. Médiane \pm interquartile dans chaque session des comportements des béliers jeunes lorsqu'ils sont exposés à des femelles, comparés par le test de Friedman.

Variable	Session 1	Session 2	Session 3	Session 4	P
Latence 1ere Réaction	8 \pm 12 b	3 \pm 3,5 a	2 \pm 1,5 a	3 \pm 2 a	< 0,0001
Latence 1ere Approche	19 \pm 19 a	10 \pm 9 ab	7,5 \pm 8 ab	6 \pm 3,8 b	0,05
Latence 1ere Monte	43 \pm 32	36 \pm 34	32 \pm 41	22 \pm 20	0,13
Latence 1ere Éjaculation	99 \pm 180	74 \pm 41	61 \pm 44	66 \pm 53	0,75
Flairages	21 \pm 10	16 \pm 18,5	21 \pm 14	21 \pm 16	0,13
Approches	45 \pm 51	33 \pm 24	24 \pm 29	23 \pm 22,5	0,41
Montes	4 \pm 8	3 \pm 6	3 \pm 4,5	6 \pm 8,5	0,19
Éjaculations	1 \pm 2	1 \pm 2	1 \pm 2	1 \pm 2	0,77

a, b - lettres différentes dans la même ligne diffèrent statistiquement

Les sessions ont influencé le comportement des jeunes béliers vis-à-vis les femelles, néanmoins cette influence n'a été aperçue que sur la latence à la première réaction ($P < 0,0001$) et à la première approche ($p = 0,005$). Les jeunes béliers ont été plus lents dans la première session des tests pour effectuer la première réaction que dans les trois suivantes, mais ils ont manifesté cette réaction avec la même latence à partir de la session 2. Pour exécuter la première approche, ils ont été plus rapides dans la dernière session (Tableau 21).

Expérience 2

Avec les femelles, le vieillissement a affecté la latence de la première monte ($p = 0,006$) et le total de montes ($p = 0,05$). Les adultes ont réalisé la première monte beaucoup plus rapidement que les béliers plus âgés ($25 \pm 13,9$ et 60 ± 66 secondes, respectivement). Mais, les béliers âgés, pendant les 10 minutes du test, ont pratiqué plus de montes que les adultes. Les autres variables (flairages, approches latérales et éjaculations) ne diffèrent pas entre les groupes (Tableau 22).

Tableau 22. Médiane (des quatre sessions) des comportements des béliers âgés et les adultes lorsqu'ils sont exposés à des femelles, à des mâles, ou au test de choix, comparés par le test de Mann &

Whitney.

Test	Série	Comportements	Âgés	Adultes	p
F e m e l l e s	1	Latence à 1 ^{ère} réaction (sec)	3,2 ± 1,5	3 ± 3	0,10
		Latence à 1 ^{ère} approche latérale (sec)	8,3 ± 2,8	12 ± 20,7	0,94
		Latence à 1 ^{ère} monte (sec)	60 ± 66	25 ± 13,9	0,006
		Latence à l'éjaculation (sec)	142 ± 133	104 ± 116	0,30
		Total de flairages	6,7 ± 5	6,5 ± 5	0,93
		Total d'approches latérales	11,9 ± 11,4	11 ± 14,4	0,57
		Total de montes	3,3 ± 3,8	4,7 ± 5,6	0,65
	2	Latence à 1 ^{ère} réaction (sec)	16 ± 26	9 ± 7,9	0,99
		Latence à 1 ^{ère} approche latérale (sec)	48 ± 63	44 ± 41	0,49
		Latence à 1 ^{ère} monte (sec)	103 ± 68	97 ± 49	0,64
		Latence à l'éjaculation (sec)	180 ± 60	169 ± 86	0,40
		Total de flairages	7,6 ± 4	10 ± 4,5	0,12
		Total d'approches latérales	15 ± 11	14,5 ± 7	0,63
	3	Latence à 1 ^{ère} réaction (sec)	22,7 ± 20	22,6 ± 27	0,98
		Latence à 1 ^{ère} approche latérale (sec)	49 ± 33	64 ± 47	0,60
		Latence à 1 ^{ère} monte (sec)	185 ± 112	58 ± 30	0,29
		Latence à l'éjaculation (sec)	251 ± 130	226 ± 82	0,82
		Total de flairages	4,8 ± 2,2	7 ± 13,8	0,22
		Total d'approches latérales	12 ± 9	11 ± 9	0,80
	4	Latence à 1 ^{ère} réaction (sec)	15,7 ± 8	20,6 ± 12,6	0,73
		Latence à 1 ^{ère} approche latérale (sec)	24 ± 18	32 ± 17	0,71
		Latence à 1 ^{ère} monte (sec)	32	36 ± 11	0,70
		Total de flairages	4,7 ± 8	5,7 ± 3,6	0,39
		Total d'approches latérales	10 ± 15	8,8 ± 7,9	0,67
	Dans les 10'	Total de flairages	16,8 ± 11	21 ± 7	0,13
		Total d'approches latérales	32 ± 19	36 ± 16	0,70
		Total de montes	8 ± 14	7,4 ± 5	0,05
		Total de éjaculations	1,25 ± 1,2	1,7 ± 1	0,24
M â l e s	Total de flairages réalisés	2,11 ± 1,9	3,8 ± 1,9	0,02	
	Total de flairages reçus	18 ± 5	16 ± 4,8	0,20	
	Total d'approches latérales réalisées	30 ± 25	17 ± 15	0,28	
	Total d'approches latérales reçues	18 ± 9,5	22 ± 14	0,41	
C h o i x	Temps Total à côté des femelles (sec)	92 ± 63	103 ± 47	0,64	
	Temps Total à côté des mâles	20 ± 32	14 ± 28	0,57	
	Flairages des femelles	2 ± 2	6 ± 3	0,17	
	Approches latérales des femelles	4,6 ± 5	3,6 ± 3	1	

Comme indiqué dans le tableau 23, dans notre étude 90% des béliers âgés et 100% des béliers adultes ont éjaculé et aucune différence statistique n'a été trouvée entre les pourcentages de ces béliers selon la quantité d'éjaculations qu'ils ont réalisées dans chaque session vis-à-vis des femelles.

Tableau 23. Nombre total et pourcentage de béliers âgés et adultes qui ont réalisé 0, 1, 2, ou 3 éjaculations par session.

	0	1	2	3
Âgés	1 (10%)	3 (30%)	3 (30%)	3 (30%)
Adultes	0	5 (18%)	12 (43%)	11 (39%)
<i>p</i>	0,26	0,41	0,58	0,67

La figure 45 montre que le pourcentage de béliers adultes qui ont réalisé des approches latérales présente une tendance supérieure dans les séries 2, 3 et 4 au pourcentage chez les béliers âgés. La différence est de 13% (série 2), 22% (série 3) et 9% (série 4). La même tendance est observée pour la réalisation des montes, la proportion des béliers de 3-5ans qui chevauchent est supérieure respectivement de 7%, 32%, 24% et 1% à celle présentée par béliers âgés dans la série 1, 2, 3 et 4. Le pourcentage des béliers qui ont réalisé des éjaculations lors des séries 1, 2 et 3 est toujours plus grand chez les adultes que chez les plus âgés, la différence étant du simple au double en série 3. Néanmoins, aucune de ces différences n'étaient statistiquement significative ($p > 0,05$).

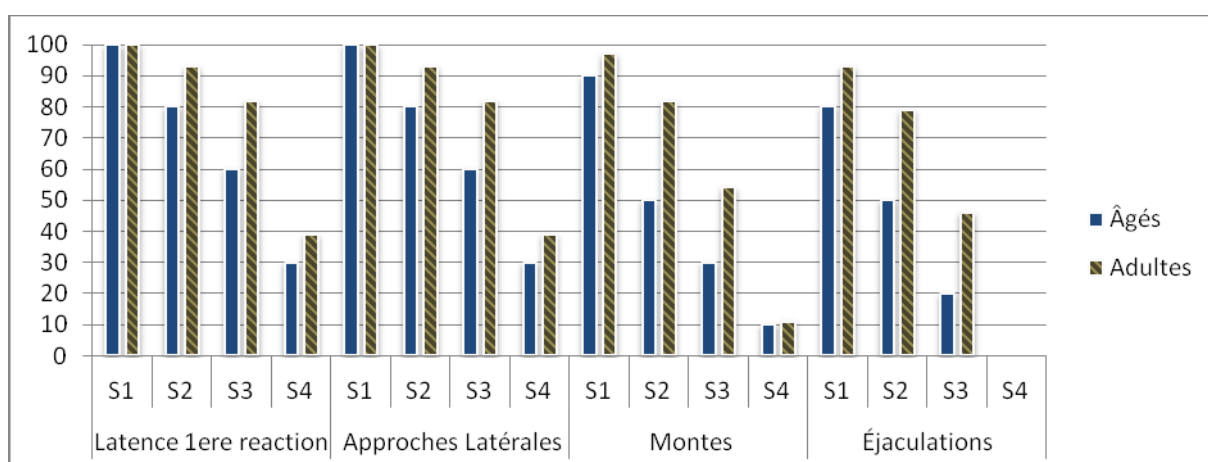


Figure 45. Pourcentage des béliers âgés et adultes qui ont réalisé au moins une fois le comportement (Latence jusqu'à la première réaction), approches latérales, montes et éjaculations à chacune des quatre séries (1,2,3, et 4).

Dans le test de choix aucune différence de comportement n'a été trouvée entre les deux classes de béliers. Vis-à-vis les mâles, les béliers âgés ont fait moins de flairages que les adultes ($p = 0,02$) (Tableau 22).

Discussion

Expérience 1

Les jeunes béliers ont montré, vis-à-vis des femelles, un comportement moins intense que celui présenté par les adultes : ils étaient plus lents pour réagir, pour approcher et pour monter et ont fait moins d'approches latérales, de montes et d'éjaculations. Donc, dans une condition de monte naturelle et compétitive entre des béliers jeunes et des adultes, les adultes auront probablement un plus grand succès reproductif que les jeunes. Ces résultats sont en accord avec ceux de Coltman et al. (2002) qui ont montré que le succès dans l'accouplement avec les femelles augmente avec l'âge. Malgré ces différences, la séquence des comportements était la même que celle des béliers adultes ou celles de béliers d'autres races comme décrit par Balthazart et Fabre-Nys, (2001) et Price et al. (1994). Nos béliers adultes et jeunes ont éjaculé, la première fois, plus vite que les béliers étudiés par Godfrey et al. (1998). La quantité d'approches latérales et de montes faites par leurs béliers étaient presque les mêmes que ceux de nos jeunes, par contre ils ont observé un taux d'éjaculation supérieur à ceux exprimés par nos jeunes béliers.

Ces différences ne peuvent pas être attribués à l'âge car leurs béliers avaient presque le même âge que nos jeunes ou à l'expérience, car leurs béliers étaient, comme nos jeunes, tous naïfs à la première exposition. Deux facteurs peuvent expliquer ces différences : le fait que leurs béliers étaient exposés à une seule femelle et que celle-ci était attachée, tandis que dans notre étude, les béliers étaient exposés à deux brebis qui étaient libres; et le facteur race car ils ont travaillé avec des béliers Barbados Blackbelly et St. Croix White, et nous avec des Île-de-France.

Plus les jeunes béliers ont fait d'approches latérales plus ils ont fait de flairages, de montes et d'éjaculations vis-à-vis des femelles. Chez les adultes, la variable approche latérale n'était corrélée de façon significative qu'avec le nombre de flairages et de montes. Il semble donc, que chez les jeunes béliers les relations entre les comportements de la phase motivationnelle et de la phase consommatoire, notamment approches et éjaculations soient plus fortes. Chez les jeunes béliers on peut prédire la capacité à consommer l'acte sexuel à

partir d'une variable motivationnelle de façon plus sûre que chez les adultes. Cette différence de corrélation entre les variables motivationnelles et consommatoires chez les jeunes et les adultes peut être expliqué par le fait que chez les jeunes et les adultes qui ont éjaculé (27 sur 48 et 33 sur 38, respectivement) la quantité de montes par éjaculation était plus petite chez les jeunes (4,2 contre 6,4 chez les adultes). Ainsi, chez les adultes une plus grande quantité de montes ne se traduit pas en grande quantité d'éjaculation. Le fait que 7 béliers sur 33 adultes qui ont éjaculé étaient des béliers qui ont réalisés 10 ou plus montes par éjaculation, tandis que chez les jeunes il n'avait que 2 sur 27, pourrait aussi aider à comprendre la corrélation différencié entre ces deux variables chez les adultes et les jeunes béliers.

Chez les adultes il n'existe aucune relation entre le temps passé à côté des mâles dans le test de choix et le nombre d'approches latérales, de montes et d'éjaculations dans le test avec les femelles alors que chez les jeunes ces variables sont toutes liées significativement et négativement. On a remarqué donc que les jeunes béliers ont passé plus de temps à côté des mâles que les adultes. Et en plus, aucun bélier homosexuel n'a été trouvé chez les adultes tandis que chez les jeunes on en a trouvé deux.

Plusieurs auteurs considèrent comme inactif ou inhibé un bélier qui ne s'accouple pas avec une femelle (Hulet et al., 1964; Mattner et al., 1973; Barwick et al., 1985; Katz et al., 1988; Price et al., 1991; Stellflug et Lewis, 2007). Pour ces auteurs l'inactivité sexuelle est plus prononcée chez les béliers naïfs. Dans notre étude, 44% des béliers n'ont pas réussi à éjaculer et ce pourcentage est supérieur aux 25-30% cité dans les articles susmentionnés. Mais la proportion de béliers qui n'ont pas monté était seulement de 25%, donc 75% de nos jeunes béliers n'étaient pas complètement inactifs. Il est possible que le manque d'éjaculation soit dû à la différence de taille car les femelles stimuli étaient plus grands que les jeunes béliers. Le même problème a été observé par Price et al. (1991).

Les jeunes béliers naïfs à la première exposition aux femelles n'ont pas présenté d'augmentation du niveau d'activité sexuelle au cours des quatre répétitions (sessions) du test avec les femelles. Seules les latences à la première réaction et à la première approche latérale ont diminué. Ce résultats est opposé à celui de Price et al., (1991) qui ont montré que les béliers naïfs présentent une augmentation de l'activité sexuelle à partir de la deuxième exposition à des femelles. Par contre nos résultats sont en accord avec ceux de Godfrey et al. (1998) et Stellflug et Lewis, (2007) qui n'ont pas trouvé de différence de comportement des béliers naïfs entre la première et les expositions suivantes. Le pourcentage des béliers qui n'ont pas réalisé de flairages, d'approches latérales, de montes et d'éjaculations ne varie pas

au cours des quatre expositions (sessions). Les différences comportementales trouvées semblent donc être plutôt dues à l'âge qu'à l'expérience sexuelle.

Vis-à-vis des mâles le fait que les jeunes béliers ont exprimé plus de flairages que les adultes, peut signifier que chez les premiers il a eu un plus grand besoin d'exploration et d'identification des partenaires que chez les adultes.

Expérience 2

Le vieillissement a affecté la vitesse de monte et le nombre total de montes, les béliers plus âgés étant plus lents pour exécuter la première monte et réalisant moins de montes que les béliers adultes (moins âgés). Le vieillissement a aussi influencé le pourcentage des béliers qui ont éjaculé, car 10% des béliers âgés n'ont pas éjaculé, tandis que tous les béliers adultes ont éjaculé, cependant à cause de notre effectif cette différence n'est pas statistiquement significative.

Les béliers adultes dans notre étude sont plus rapides que les béliers des études de Salmon et al., (1984) et Price et al., (1991). Le fait que les adultes aient été plus rapides lors de la première monte ne se traduit pas par un plus grand nombre d'éjaculations, renforçant la conclusion de Winfield et Kilgour, (1977) qui affirment que la latence de la première monte est un mauvais indicateur du nombre d'éjaculations pour un test d'une durée de 20 minutes. Les béliers plus âgés ont réalisé plus de montes et d'après Santos, (2003) ces béliers pouvaient être considérés comme ayant une performance supérieure à celles des béliers 3-5 ans. Par contre, le nombre d'éjaculations entre les deux groupes n'a pas différencié.

Les béliers de 3-5 ans semblaient présenter une plus grande efficacité que les béliers plus âgés, parce qu'ils ont eu besoin de réaliser moins de montes pour effectuer une éjaculation. Cependant, cela ne se traduit pas par un plus grand nombre d'éjaculation. La capacité des béliers âgés et des béliers adultes à inséminer les femelles ne diffère pas. Ce qui amène à croire que dans les conditions de terrain comme dans un centre de collecte de sperme, les béliers âgés, quand ils sont sexuellement actifs, auraient la même performance que les béliers adultes plus jeunes. Les critères ou méthodes d'évaluation de la libido et de la performance de béliers Île-de-France âgés, (7 à 8 ans) peuvent être les mêmes que ceux utilisés pour les béliers adultes de 3 à 5 ans.

Les pourcentages des béliers qui ont éjaculé (étude 90% des béliers âgés et 100% des béliers adultes) sont légèrement supérieurs à ceux trouvés par Salmon et al., (1984), qui a

trouvé un pourcentage maximal de 87,5%. Cette différence peut être due à la race, puisque ces auteurs ont travaillé avec des béliers Merinos d'Arles. La différence peut également être due à la moindre durée des tests (5 minutes dans l'étude de Salmon) et au fait qu'ils avaient utilisé une seule femelle comme stimulus. Cette différence peut également être due à ce que pour notre étude, les béliers utilisés étaient issus d'un troupeau de reproducteurs de l'INRA dans lequel les animaux clairement inactifs avaient été écartés. Ces facteurs seuls, ou combinés peuvent expliquer la différence observée. Cependant, nos données, pour les béliers adultes, ressemblent à ceux de Barwick et al., (1985) qui ont trouvé un pourcentage de 100% de béliers actifs à l'âge de 3,5 ans. Par contre le pourcentage que nous avons observé est supérieur à ceux cités par Robinson et al., (1975) chez le singe avec seulement 48% des singes âgés (plus de 20 ans) qui éjaculaient, alors que le pourcentage étaient de 81% chez des singes adultes plus jeunes (5 à 15 ans). Dans nos études, l'âge ne freine pas totalement l'activité sexuelle des béliers Île-de-France, contrairement à ce qui a été trouvé par Andersen et al., (2001) et Belousova et al., (2009) chez les rats âgés. Cependant, l'inactivité sexuelle rencontrée chez 10% des individus testés, s'approche du pourcentage de l'inactivité à cause du manque d'intérêt sexuel, trouvé chez l'homme par Goh et al., (2004) et Helgason et al., (1996) respectivement 16,3% et 17%. Chez les êtres humains, Goh et al., (2004) et Phanjoo, (2000) considèrent que l'activité sexuelle des personnes âgées qui sont actifs est inférieure à celle des jeunes adultes, tant d'un point de vue libido que performance.

Les différences de pourcentage des béliers qui ont approché, monté et éjaculé dans les séries 1, 2, 3 et 4 entre les adultes et les plus âgés (Figure 45) suggère qu'un plus grand nombre d'individus âgés sexuellement actifs ont été moins vigoureux que les adultes. Cet effet peut encore se vérifier par le fait que 40% des béliers âgés ont réalisé une seule éjaculation, contre 18% des adultes alors que, 82% des adultes ont fait au moins deux éjaculations, contre seulement 60% des âgés (Tableau 23).

Les différences rencontrées dans le comportement sexuel des adultes et des plus âgés ne peuvent pas être expliquée par une préférence de la femelle pour les mâles plus jeunes, comme présentés par Ramos et Ungerfeld, (2006), parce que la préférence des femelles se manifeste quand la femelle est placée dans une situation de choix, entre un mâle âgé et un mâle plus jeune présents en même temps. Dans notre expérience, chaque mâle a été individuellement exposé dans chaque test à deux femelles différentes ce qui diminue la chance que les différences rencontrés soient dues à une préférence d'une femelle pour des mâles plus jeunes.

Le vieillissement pourrait intervenir comme inhibiteur de l'activité sexuelle chez 10% des béliers Île-de-France et faire en sorte que la manifestation de l'activité sexuelle soit moins vigoureuse, amenant à croire en un effet inhibiteur sur la libido de ces animaux.

Devant un stimulus du même sexe, les béliers plus âgés ont réalisé moins de flairages que les adultes. Cela peut démontrer que les individus plus jeunes sont plus intéressés à explorer les animaux en contact avec eux, démontrant une plus grande curiosité. Cela pourrait aussi démontrer, une plus grande capacité des animaux plus âgés de différencier les partenaires du même sexe qui les intéressent moins. Lors du test de choix, les plus âgés et les adultes, ont réagi de la même façon, les deux ont passé beaucoup plus de temps auprès des femelles que des mâles. Les deux tests ont montré qu'aucun des béliers adultes n'a présenté une tendance homosexuelle c'est-à-dire n'a effectué des montes des mâles et non des femelles (Perkins et Fitzgerald, 1992), et a passé plus de temps près des mâles (Tableau 18). Cette donnée diffère de celle trouvée par Price et al., (1989) qui citent un pourcentage de 9,1% des béliers homosexuels. Peut-être que cette différence est liée au fait que les animaux testés sont des reproducteurs de l'INRA de Nouzilly.

Conclusions

Les jeunes béliers Île-de-France (11 à 14 mois) ont une motivation (libido) et une performance sexuelle inférieure à celles des béliers adultes.

La performance des jeunes béliers (11 à 14 mois) ne doit pas être évaluée par le nombre d'éjaculations surtout si les femelles stimuli utilisées ont une taille supérieure aux béliers, mais plutôt par le nombre de montes. Leur motivation sexuelle peut être évaluée par le nombre d'approches latérales. Le test de choix peut donner une idée fiable de leur choix pour un partenaire sexuel et également de leur motivation sexuelle

Les béliers âgés (7 à 8 ans) de race Île-de-France, quand ils sont sexuellement actifs, sont capables de présenter une performance reproductive traduite par la capacité d'éjaculation, ressemblant à celle des béliers adultes (3 à 5 ans). Cependant, le vieillissement peut rendre inactif environ 10% des béliers et diminuer la libido ou la vigueur sexuelle d'à peu près 22% de ceux qui sont actifs lors de la vieillesse.

Influence des traitements photopériodiques sur le comportement sexuel des béliers Île-de-France

Introduction

Les ovins élevés dans des zones tempérées sont des animaux saisonnés et leur comportement sexuel présente une grande variation selon la saison (Ortavant et al., 1985; Chemineau et al., 1990). Les jours courts stimulent l'activité de reproduction alors que les jours longs ont une influence opposée (Malpaux et al., 1995). L'effet est souvent considéré comme plus prononcé chez les brebis que chez les béliers, celles-ci pouvant être complètement inactives (Tulley et Burfening, 1983) ce qui n'est en général pas le cas chez les béliers (Katongol.Cb et al., 1974; Schanbacher et Lunstra, 1976; Tulley et Burfening, 1983; Malpaux et al., 1995; Rosa et Bryant, 2003). Néanmoins une nette diminution du comportement des béliers est souvent observée en condition de climat tempéré (Rouger, 1974).

L'activité sexuelle et reproductive des béliers est contrôlée par des événements neuro-hormonaux dans l'axe hypothalamus-hypophyse-testicule. L'activité des gonades est contrôlée par le biais des hormones gonadotropes LH (Luteinizing Hormone) et FSH (Follicule Stimulating Hormone) sécrétées par pulses par l'antéro-hypophyse sous le contrôle du système nerveux central (hypothalamus) et de son hormone GnRH (Gonadotropine Releasing Hormone) qui est sécrétée en fonction des informations venant du milieu intérieur (rétrocontrôles) et des informations d'origine extérieure perçues par différents sens (lumière, température, alimentation, etc.). L'activité des gonades se traduit entre autre par la synthèse des hormones stéroïdes sexuelles, qui participent à la gamétogenèse et à l'apparition du comportement sexuel et des caractères sexuels secondaires. De plus, ces hormones stéroïdes agissent sur l'axe hypothalamus-hypophysaire au travers de rétrocontrôle positif ou négatif qui permettent des variations hormonales à l'origine des variations d'activité sexuelle chez le mâle (Chemineau et Delgadillo 1994, et Terqui et al., 1980). Les travaux de Saumande et Rouger, (1972) et de Delgadillo et Chemineau, (1992) ont montré de variations saisonnières de l'activité neuroendocrinienne et comportementale chez des boucs. La fréquence et l'amplitude de la sécrétion de LH et la concentration de testostérone évoluent avec la saison : elles sont faibles de janvier à mai et augmentent jusqu'en août-septembre. Le poids

testiculaire et le comportement sexuel suivent ces variations saisonnières, étant élevés en août-septembre et bas de janvier à mai. Les variations saisonnières de la LH sont commandées par des modifications de l'intensité de la rétroaction négative des stéroïdes, particulièrement de l'oestradiol 17β produit par la métabolisation de la testostérone au sein du système nerveux central.

Marshall (1937) a été le premier à démontrer de façon expérimentale le rôle de la photopériode dans le contrôle de la reproduction, car il a observé que le transport des brebis de l'hémisphère nord à l'hémisphère sud entraînait une inversion du cycle reproductif, c'est-à-dire une translation de 6 mois de la saison de reproduction. Bissonnette (1941) a précisé le rôle de la photopériode chez la chèvre : en exposant cinq chèvres et un bouc à une augmentation rapide (janvier à avril) puis à une diminution (avril à juillet) artificielles de la durée de la photopériode solaire il a fait débiter leur saison de reproduction environ 3 mois avant les animaux soumis aux variations normales de la photopériode. Différents travaux ont ensuite confirmé le rôle essentiel des variations de la photopériode dans le contrôle de la fonction de reproduction chez les ovins et caprins (Picard-Hagen et al., 1996). Ces observations ont amené au développement de traitements photopériodiques ayant pour but de rendre les béliers fonctionnels pendant la contre-saison sexuelle. Plusieurs protocoles ont été proposés, tous les protocoles ayant pour principe de base l'exposition des béliers à l'alternance des journées longue (JL) et courte (JC) (Picard-Hagen et al., 1996).

Chez les béliers les protocoles utilisant l'alternance rapide entre les périodes de JL (16 heures journalière de lumière) et JC (8 heures journalière de lumière) - alternant tous les mois ou tous les deux mois (Pelletier et Almeida, 1987; Almeida et Pelletier, 1988), ont été plus efficaces que les traitements alternés en 3, 4 ou 6 mois (Pelletier, 1986 ; Pelletier et Almeida, 1987; Langford et al., 1987). Des traitements alternatifs remplaçant les JL par de jours croissants et les JC par des jours décroissants, étaient capables de donner les mêmes résultats que l'inversion rapide des JL et JC (Almeida et Pelletier, 1988). Un autre protocole efficace consiste en l'utilisation d'un « flash lumineux ». Il consiste à mimer le traitement JL de 16 h de lumière, par exposition des animaux à 7 h de lumière le matin, puis à un flash de 1h de lumière 16 h après le début de la première période d'éclairement (7L:9N :1L:7N) (Colas et al., 1987).

Les effets de ces traitements sur le développement testiculaire, les concentrations hormonales (LH, Testostérone) et la production spermatique sont bien connus (Lincoln, 1976; Tulley et Burfening, 1983; Picard-Hagen et al., 1996) . Mais l'effet de ces traitements sur les

différentes composantes du comportement sexuel sont inconnus. Néanmoins il paraît important de vérifier si la stimulation par les traitements photopériodiques de la fonction testiculaire est accompagnée ou non de la stimulation du comportement sexuel comparable à celui présenté en saison sexuelle. Cela permettrait d'utiliser ces mâles non seulement pour la collecte de semence mais également pour la lutte naturelle en contre saison et pour l'effet mâle.

Donc le but de ce travail était de comparer le comportement sexuel des béliers adultes de la race Île-de-France traités et non-traités par des protocoles photopériodiques dans la saison et contre-saison sexuelle.

Matériel et Méthodes

Expérience 1

Animaux

Nous avons utilisé 44 béliers adultes âgés de 1,5 à 7 ans, 38 d'entre eux étaient les béliers utilisés pour les analyses comportementales (chapitre 1) et l'étude de l'effet de l'âge (chapitre 2 1ere partie). 16 femelles adultes ovariectomisés de la race Île-de-France et 8 mâles de la race Lacaune ont été utilisés comme animaux stimuli. Tous les animaux appartenaient à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) de Tours.

Les tests comportementaux

Les tests comportementaux ont eu lieu à deux moments de l'année : en mai et juin c'est-à-dire hors de la saison sexuelle (contre saison) et en octobre et novembre c'est-à-dire pendant la saison sexuelle naturelle. Pendant la contre-saison, 38 béliers ont été traités avec lumière pour stimuler leur fonction reproductive comme proposé par Chemineau et al., (1990), tandis que 6 autres n'ont subi aucun traitement.

Tous les béliers ont été exposés à des tests de comportement sexuel comme indiqué dans le paragraphe Les test comportementaux page 69.

Toutes les procédures expérimentales ont été réalisées en accord avec les directives de la Communauté Européenne (86/609/ECC) et du Ministère de l'Agriculture (autorisation n° 006259).

Les traitements des animaux

Le traitement photopériodique a consisté à exposer les béliers à la lumière naturelle de septembre à novembre, à 16 heures de lumière par jour de décembre à janvier et à la lumière continue de février à mai, protocole appelé comme jours longs – lumière continue (JL – LC).

Toutes les brebis stimuli ont été traitées comme indiqué dans la page 70.

Analyses statistiques

Comme les données ne suivaient pas une loi normale, les analyses non paramétriques ont été choisies. Pendant la contre saison et la saison sexuelle, les béliers traités et les béliers témoins ont été comparés en utilisant le Test U de Mann et Whitney. La comparaison entre les deux périodes a été faite pour les animaux traités et les animaux témoins avec le Test de Wilcoxon. Pour vérifier la répétabilité du classement des béliers d'après le nombre des approches latérales et selon le nombre d'éjaculations (comme expliqué dans la page 93) pendant les deux saisons, j'ai utilisé le test de McNemar. Pour vérifier l'effet du traitement lumineux sur le nombre d'éjaculations des béliers qui ont été classés comme classe 1 pendant la contre-saison et la saison sexuelle, j'ai utilisé le Test de Wilcoxon. Le seuil de confiance a été fixé à 0,05. Les tests ont été effectués à l'aide du logiciel XLSTAT et/ou outils ANASTAT.

Expérience 2

Animaux

Nous avons utilisé 24 béliers adultes de race Île-de-France, âgés de 2,5 ans, répartis en trois groupes de 8 béliers. Comme animaux stimuli j'ai utilisé 16 femelles adultes ovariectomisées la race Île-de-France et 8 mâles de la race Lacaune. Tous les animaux appartenaient à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) de Tours.

Les tests comportementaux

Les tests comportementaux ont eu lieu à deux moments: les mois de novembre 2007 (saison sexuelle) et en juin 2008 (contre-saison sexuelle).

Tous les béliers ont été exposés à des tests de comportement sexuel comme indiqué dans le paragraphe les test comportementaux dans la page 69.

Toutes les procédures expérimentales ont été réalisées en accord avec les directives de la Communauté Européenne (86/609/ECC) et du Ministère de l'Agriculture (autorisation n° 006259).

Les traitements des animaux

Les 24 béliers ont été séparés en trois groupes de 8 béliers: témoins, jour long - jour court (JL – JC) et jour long – lumière continue (JL - LC). Les béliers témoins ont été soumis au cycle naturel de lumière. Le traitement photopériodique JL - JC a consisté à exposer les béliers à la lumière naturelle de septembre à novembre, à 16 heures de lumière par jour en décembre et janvier et à 8 heures de lumière par jour de février à mai. Le traitement photopériodique JL - LC a consisté à exposer les béliers à la lumière naturelle de septembre à novembre, à 16 heures de lumière par jour en décembre et janvier et à la lumière continue de février à mai.

Toutes les brebis stimuli ont été traitées comme indiqué dans la page 70.

Analyses statistiques

Comme les données ne suivaient pas une loi normale, les analyses non paramétriques ont été choisies. En saison sexuelle la comparaison entre les béliers traités et béliers témoins a été faite par le Test de Kruskal et Wallis. La comparaison entre les deux saisons a été faite par le Test de Wilcoxon, pour les animaux traités ou témoins. Le seuil de confiance a été fixé à 0,05. Les tests ont été effectués à l'aide du logiciel XLSTAT et/ou outils ANASTAT.

Résultats

Expérience 1

Le suivi du poids testiculaire nous a montré que les testicules des béliers étaient plus développés au mois de juin qu'en janvier, donc le traitement photopériodique a augmenté la taille des testicules par rapport à leurs poids à la fin de la saison sexuelle ($p = 0,000$) (Fig. 47).

Le traitement avec la lumière pendant la contre-saison a rendu les béliers traités beaucoup plus réactifs que les béliers non-traités et la fréquence de tous les comportements analysés, excepté les flairages reçus d'autres mâles, est supérieure chez les traités que chez les témoins ($P < 0,05$, Tableau 24). Les béliers témoins ont réagi moins vite que les traités et ont réalisé moins de flairages. Ils n'ont fait aucune approche latérale, monte, ou éjaculation en présence de femelles.

Par rapport aux mâles, dans le test de choix ou dans le test avec les mâles, les témoins n'ont réalisé aucune approche latérale et il ont passé beaucoup plus de temps à côté des mâles. Pendant la saison sexuelle par contre, les béliers témoins étaient aussi actifs que les béliers traités quel que soit le comportement considéré à l'exception du nombre d'approches latérales réalisées envers les femelles dans le test de choix. Ce comportement était moins fréquent chez les béliers témoins que chez les béliers traités ($P < 0,05$).

Les béliers traités, ont été plus rapides pour réagir vis-à-vis des femelles, pendant la saison sexuelle que pendant la contre-saison ($P = 0,03$) et ils ont fait plus d'approches latérales que pendant la contre-saison. Par contre le nombre de flairages, de montes et d'éjaculations n'est pas significativement différent. Vis-à-vis des mâles, ces béliers ont reçu plus de flairages et ont réalisés plus d'approches latérales pendant la contre-saison que pendant la saison sexuelle. Dans les tests de choix, les béliers traités ont passé plus de temps à côté des mâles et ont réalisé plus d'approches latérales aux femelles pendant la contre-saison que pendant la saison sexuelle (Voir Tableau 24).

Les béliers témoins ont été plus rapides pour réagir, ont réalisés plus de flairages, d'approches latérales et de montes sur les femelles pendant la saison sexuelle que pendant la contre-saison. Par contre aucune différence de comportement, entre les deux saisons, n'a été trouvée dans les tests avec les mâles et de choix. Il n'y a non plus de différence du nombre d'éjaculations dans le test avec les femelles (Tableau 24).

Il n'a pas eu de différence quant aux pourcentages des béliers classe 1 et classe 2 ($p > 0,05$) selon le nombre des approches latérales, par contre il a eu une différence significative ($P = 0,01$) quant au pourcentage des béliers de la classe 3. Pendant la contre-saison il a eu 63% (24 béliers sur les 38) de béliers classés 3, tandis que pendant la saison sexuelle il en a eu 38% (14 sur 37) ($p = 0,01$), comme montre le Tableau 25. Quant aux pourcentages des béliers dans les trois classes, selon le nombre d'éjaculations, aucune différence statistique n'a été trouvée (Tableau 26).

Les 17 béliers qui ont été classés 1 (plus performants) pendant la contre-saison, ont éjaculé 126 fois soit chaque bélier a eu une médiane de 7 éjaculations. Pendant la saison sexuelle, ces mêmes béliers ont réalisé 151 éjaculations, donc la médiane a monté à 9 éjaculations ($p = 0,02$), Figure 46.

Tableau 24. Médianes (des quatre sessions) de latence jusqu'à la première réaction dans le test avec les femelles et des comportements exprimés dans les trois tests par les béliers traités par la lumière et les béliers témoins pendant la contre-saison et pendant la saison sexuelle.

Test	Variable	Contre-Saison		Saison Sexuelle	
		Témoins	Traités	Témoins	Traités
	Latence jusqu'à réaction dans la série 1 (secondes)	8,5 ± 4,6 c A	2 ± 1,4 a A	3 ± 2,4 b B	2 ± 1 b B
F e m e l l e s	Nombre de flairages	3,5 ± 2,5 a A	19,5 ± 9,4 b B	12 ± 12 b B	19,5 ± 9,4 b B
	Nombre d'approches latérales	0 ± 0 a A	25 ± 20 b A	26 ± 27 bc B	32 ± 24 c B
	Nombre de montes	0 ± 0 a A	4 ± 2,4 b B	2 ± 2 abc B	5,5 ± 4,5 bc B
	Nombre d'éjaculations	0 ± 0 a A	1,5 ± 1 b B	1,5 ± 1,8 ab A	1,5 ± 1 b B
M â l e s	Flairages reçues	20 ± 4 ac A	19 ± 6 a B	23 ± 4 c A	16 ± 19,5 b A
	Nombre total d'approches réalisés	0 ± 0 b A	4,5 ± 12 a B	1,3 ± 3,3 b A	3,5 ± 3,5 b A
C h o i x	Temps à côté des mâles (secondes)	39 ± 24 b A	12,5 ± 24 a B	22 ± 26 b A	0 ± 13,5 b A
	Nombre total d'approches réalisés vers les femelles	0 ± 0 c A	3,5 ± 9 a B	0 ± 0 c A	3 ± 5,5 b A

a, b, c – lettres différentes $p < 0,05$; Test de Mann & Whitney pour les comparaisons entre témoins et traités intra-saisons et entre les saisons.

A, B – lettres différentes $p < 0,05$; Test de Wilcoxon pour les comparaisons des mêmes groupes entre les saisons.

Tableau 25. Comparaison par le test de MacNemar du nombre et pourcentage des béliers traités d'après la classification (classe 1, 2 ou 3) selon le nombre d'approches latérales réalisées dans la contre-saison et dans la saison sexuelle.

	Contre-Saison	Saison Sexuelle	p
Classe 1	10% (4/38)	30% (11/37)	0,15
Classe 2	26% (10/38)	32% (12/37)	0,75
Classe 3	63% (24/38)	38% (14/37)	0,01

Tableau 26. Comparaison par le test de MacNemar du nombre et pourcentage des béliers traités d'après la classification (classe 1, 2 ou 3) selon le nombre d'éjaculations réalisés dans la contre-saison et dans la saison sexuelle.

	Contre-Saison	Saison Sexuelle	p
Classe 1	58% (22/38)	57% (21/37)	1,00
Classe 2	26% (10/38)	30% (11/37)	1,00
Classe 3	16% (6/38)	13% (5/37)	1,00

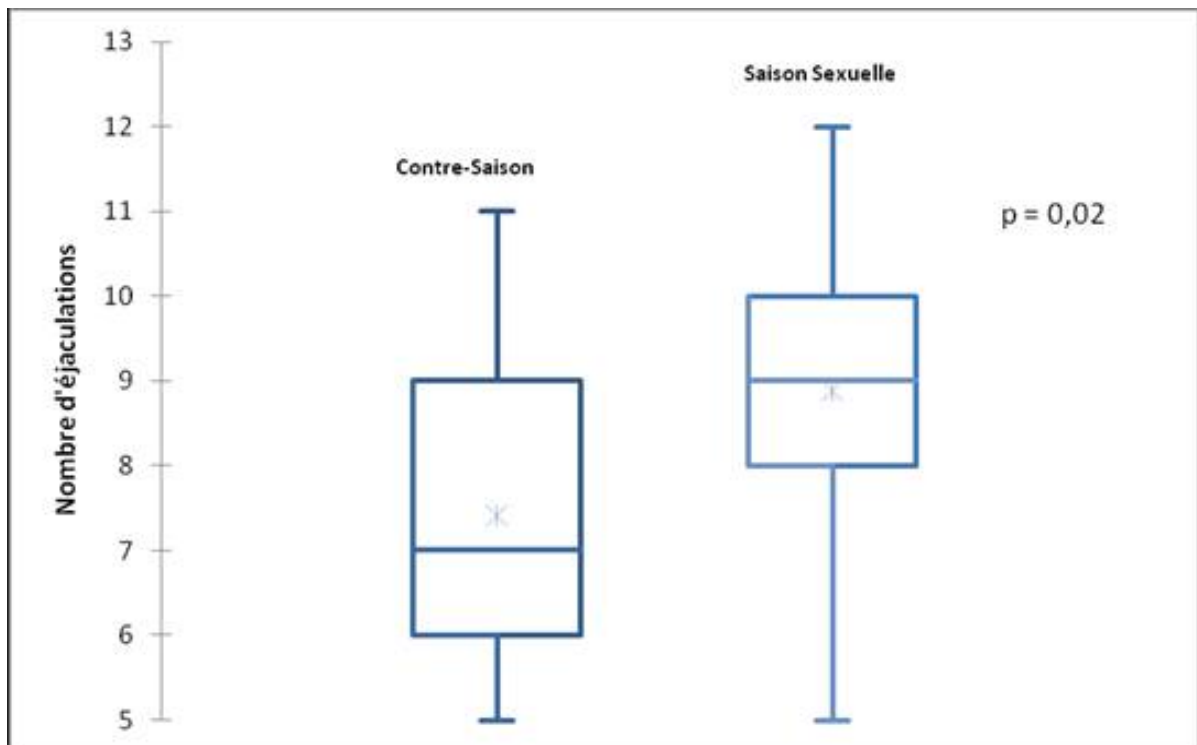


Figure 46. Nombre d'éjaculations par bélier dans les 4 sessions, réalisé par les mêmes béliers considérés classe 1 dans la contre-saison et dans la saison naturelle

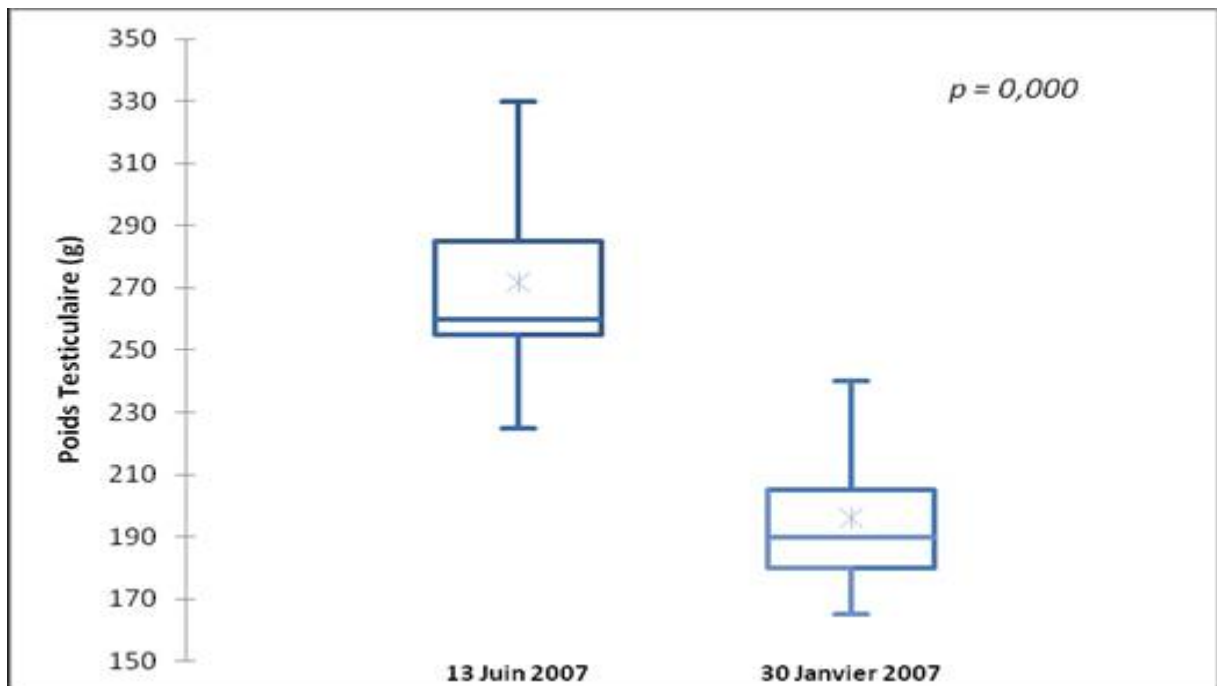


Figure 47. Poids testiculaire (grammes) pendant la contre-saison (juin) et en fin de saison sexuelle (janvier) des béliers traités.

Expérience 2

Le poids testiculaire a varié entre les deux périodes pour les béliers cycle naturel (CN, $p=0,03$) et JL-LC ($p= 0,04$), par contre il n'a pas varié dans le groupe JL-JC ($p= 0,40$). Les béliers cycle naturel ont présenté des testicules plus lourds pendant la saison sexuelle, tandis que chez les béliers JL-LC c'était l'inverse (Figure 26). Pendant la saison sexuelle les béliers JL-LC ont montré des testicules moins développés que ces des béliers CN et JL-JC ($p = 0,03$) qui ne diffèrent pas entre eux. Par contre, pendant la contre-saison le poids testiculaire était semblable entre les trois groupes ($p = 0,06$).

Pendant la saison sexuelle (novembre 2007), l'expression des comportements sexuels des béliers des trois groupes n'a pas différencié ($p > 0,05$) quels que soient les tests réalisés (Tableau 27).

Pendant la contre saison, l'unique comportement qui a présenté une variation entre les groupes était les approches réalisées aux mâles dans le test de choix ($p = 0,01$) (Tableau 28),

les béliers du groupe JL – LC ont approchés plus les mâles que les témoins. La latence à la première éjaculation tend à être plus élevée chez les JL-JC que dans les 2 autres groupes ($p=0,07$) le seuil de signification proche de ce qui a été choisi (Tableau 27).

Le comportement sexuel des béliers témoins n'a pas différencié ($p > 0,05$) entre les deux périodes étudiées (saison et contre-saison sexuelle). Par contre les béliers JL – JC ont mis plus de temps pour réaliser la première éjaculation dans le test avec femelles ($p=0,047$), ont passé plus de temps au milieu ($p=0,047$) et ont fait plus de flairages aux mâles pendant le test de choix ($p=0,047$), pendant la saison sexuelle que pendant la contre-saison. Les béliers JL – LC ont fait plus d'approches latérales pendant la saison sexuelle que pendant la contre-saison ($p=0,05$), et dans le test de choix ils ont passé plus de temps au milieu dans la saison sexuelle que dans la contre-saison ($p=0,02$) et ils ont manifesté plus d'approches aux mâles dans la contre-saison ($p=0,036$).

Même si il n'a pas eu de différence statistique du nombre de montes et éjaculations pour le groupe JL – JC, dans les deux « saisons », mais il paraît important observer que 50% de ces béliers n'ont pas réalisé de montes dans la saison sexuelle, tandis que seulement 14% ont resté sans monter dans la contre-saison. Il paraît aussi important, de remarquer que 75% des béliers JL – JC n'ont pas éjaculé dans la saison sexuelle contre seulement 14% dans la contre-saison (Tableau 6) et que la totalité de ces béliers dans la saison sexuelle n'ont fait que 6 éjaculations dans la totalité des 4 sessions, par contre ces mêmes béliers dans la contre-saison ont éjaculé 24 fois.

Tableau 27. Comparaisons des latences et comportements exprimés par les béliers en cycle naturel (témoins) et traités avec la lumière – jour long et jour court (JL – JC) et jour long et lumière continue (JL – LC) dans le test avec femelles et dans le test de choix, pendant la saison sexuelle (novembre 2007). Analyse par le test de Kruskal et Wallis (KW), données sous formes de médianes \pm interquartiles.

Test	Variabes	Témoin	JL - JC	JL - LC	KW
Femelle	Latence 1ere Réaction (secondes)	3,5 \pm 4	3 \pm 1	3,3 \pm 4,6	1,00
	Latence 1ere Approche (secondes)	38 \pm 112	42 \pm 171	25 \pm 137	0,61
	Latence 1ere Monte (secondes)	160 \pm 296	450 \pm 403	114 \pm 227	0,15
	Latence 1ere Éjaculation	550 \pm 519	610 \pm 10	569 \pm 168	0,07
	Flairages	29 \pm 16	29 \pm 10	31 \pm 9	1,00
	Approches latérales	100 \pm 104	35 \pm 82	69 \pm 71	0,42
	Montes	12 \pm 19	2 \pm 10	5 \pm 7	0,15
	Éjaculations	1 \pm 2	0 \pm 0,25	1,5 \pm 2,3	0,17
Choix	Temps à côté des Femelles (secondes)	113 \pm 41	71 \pm 45	111 \pm 40	0,33
	Temps à côté des Mâles (secondes)	28 \pm 22	37 \pm 16	30 \pm 18	0,42
	Temps au milieu (secondes)	23 \pm 19	66 \pm 41	30 \pm 19	0,20
	Flairages aux Femelles	9 \pm 5	6,5 \pm 2,5	10,5 \pm 6	0,19
	Flairages aux Mâles	3,5 \pm 1	3,5 \pm 3	2,8 \pm 2,6	0,63
	Approches aux Femelles	1,5 \pm 3	6,5 \pm 5,8	1 \pm 2,6	0,26
	Approches aux Mâles	0 \pm 1	0 \pm 1	0 \pm 0	0,33

Tableau 28. Comparaisons des latences et comportements exprimés par les béliers en cycle naturel (témoins) et traités avec lumière – jour long et jour court (JL – JC) et jour long et lumière continue (JL – LC) dans le test avec femelles et dans le test de choix, dans la contre-saison sexuel (juin 2008). Analyse par le test de Kruskal et Wallis (KW), données sous forme de médianes \pm interquartiles.

Test	Variabes	Témoin	JL - JC	JL - LC	KW
Femelle	Latence 1ere Réaction (secondes)	4,5 \pm 3	4,5 \pm 2,8	3 \pm 8	0,91
	Latence 1ere Approche (secondes)	24 \pm 74	17 \pm 148	32 \pm 87	0,67
	Latence 1ere Monte (secondes)	318 \pm 351	333 \pm 444	176 \pm 362	0,89
	Latence 1ere Éjaculation	346 \pm 322	395 \pm 261	304 \pm 360	0,74
	Flairages	32 \pm 6	32 \pm 8	29 \pm 12	0,92
	Approches Latérales	33 \pm 20	32 \pm 15	26 \pm 22	0,58
	Montes	1 \pm 4,5	1,5 \pm 2	2 \pm 2,5	0,92
	Éjaculations	0,5 \pm 0,88	0,5 \pm 0,8	1,3 \pm 1,6	0,60
Choix	Temps à côté des Femelles (secondes)	117 \pm 39	147 \pm 73	134 \pm 81	0,89
	Temps à côté des Mâles (secondes)	29 \pm 29	15 \pm 15	42 \pm 55	0,42
	Temps au milieu (secondes)	21 \pm 18	21 \pm 55	2 \pm 6	0,29
	Flairages aux Femelles	7 \pm 4	10 \pm 6	11 \pm 7	0,40
	Flairages aux Mâles	1 \pm 2	1,5 \pm 1,8	2,5 \pm 1,8	0,49
	Approches aux Femelles	2 \pm 3	6,5 \pm 5,8	7 \pm 13	0,34
	Approches aux Mâles	0 \pm 0 a	0 \pm 0,5 ab	1 \pm 3,8 b	0,01

Tableau 29. Pourcentage de béliers qui n'ont pas réalisé d'approches latérales (sans approches), de montes (sans monter) et d'éjaculations (sans éjaculer) et total des approches latérales, montes et éjaculations réalisés par les béliers des groupes témoins, jour long – jour court (JL – JC) et jour long – lumière continue (JL – LC) dans les quatre sessions du test avec femelles.

	Témoins		JL - JC		JL - LC	
	Saison Sexuelle	Contre-Saison	Saison Sexuelle	Contre-Saison	Saison Sexuelle	Contre-Saison
Sans approcher	12,5% (1/8)	0% (0/7)	0% (0/8)	0% (0/7)	12,5% (1/8)	12,5% (1/8)
Total approches	1282	912	738	872	1016	746
Sans monter	25% (2/8)	14% (1/7)	50% (4/8)	14% (1/7)	25% (2/8)	25% (2/8)
Total montes	198	84	88	48	126	72
Sans éjaculer	38% (3/8)	29% (2/7)	75% (6/8)	14% (1/7)	38% (3/8)	25% (2/8)
Total éjaculation	18	22	6	24	22	33

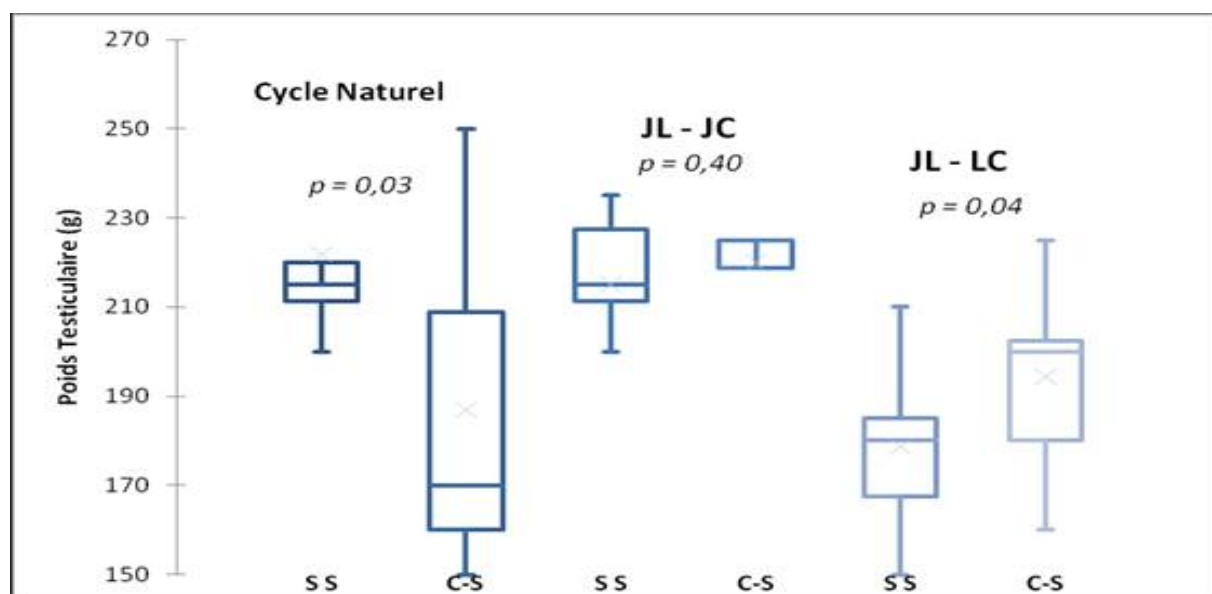


Figure 48. Comparaison des poids testiculaires (grammes) pendant la saison sexuelle (SS) et la contre-saison sexuelle (C-S) des béliers appartenant aux groupes Cycle Naturel, Jours Longs – Jours Courts (JL – JC) et Jours Longs – Lumière Continue (JL – LC). Analyse par le test de Wilcoxon données présentées sous forme de boîtes à moustache.

Discussion

Expérience 1

L'efficacité du traitement photopériodique est confirmée par les données du poids testiculaire car sur nos béliers traités leurs testicules étaient plus développés après le traitement photopériodique ($p = 0,000$) au mois de juin, qu'en janvier (Figure 47), alors que dans le cycle naturel le poids testiculaire au mois de juin est très proche de son minimum atteint en février (Pelletier et Ortavant, 1970; Chemineau et al., 1992). Et le poids testiculaire atteint en juin après traitement était proche des valeurs maximales pour la race Île-de-France (Pelletier et Ortavant, 1970; Dacheux et al., 1981).

Le traitement par la lumière a rendu les béliers actifs pendant la contre-saison (97%) et ils étaient capables de réaliser tous les comportements sexuels à la fois de la phase motivationnelle et de la phase consommatoire vis-à-vis des femelles (Price et al., 1994; Balthazart et Fabre-Nys, 2001). Par contre, les béliers traités réalisent moins d'approches latérales que pendant la saison sexuelle. Leurs performances pendant les deux périodes ne diffèrent pas. Néanmoins, les béliers classés 1 (plus performants) ont réalisé plus d'éjaculations dans la saison sexuelle que pendant la contre-saison.

Les béliers non-traités par contre n'ont manifesté aucun comportement consommatoire (monte et éjaculation). Cet effet de la contre-saison sur les comportements consommatoires a été trouvé chez les boucs Alpains par Delgadillo et al. (1992), car aucun de ses boucs n'a éjaculé pendant la contre-saison. Rouger (1974) a aussi identifié ce même effet sur béliers Île-de-France. Même si 50% des béliers témoins ont manifesté des approches latérales, on ne peut pas dire que la contre-saison a épargné la libido de ces animaux, car cette manifestation était d'un niveau très bas (inférieur à une approche par exposition). Tout cela peut montrer que chez nos animaux non-traités, la contre-saison les a rendus sexuellement inactifs à la fois d'un point de vue motivation et expression de la copulation. Cette conclusion est renforcée par le fait que pendant la contre-saison les béliers non-traités ont eu un temps de réaction quatre fois plus grand que les béliers traités.

Le fait que la totalité des béliers traités et non-traités ont exprimé des flairages pendant la contre-saison, ne fait que renforcer l'argumentation de que les flairages peuvent être aussi un comportement social (Bernon et Shrestha, 1984; Lynch et al., 1992; Holley, 1993).

Nos résultats montrent que le traitement lumineux a rendu les béliers aussi performants que pendant la saison sexuelle, même si il n'a pas pu rétablir la libido au même niveau, car les béliers traités ont fait plus d'approches latérales pendant la saison sexuelle. L'étroite relation entre poids testiculaire et production de testostérone est bien établie (Schanbacher et Lunstra, 1976; Lincoln et Davidson, 1977; Haynes et Howles, 1980; Ortavant et al., 1988), et l'expression du comportement sexuel est liée aux taux de testostérone (Schanbacher et Lunstra, 1976; Fabre-Nys, 1987; Borg et al., 1992; Harding et McGinnis, 2003; Greives et al., 2008). Le rétablissement de l'activité sexuelle, pendant la contre-saison, présenté par les béliers traités semble être à cause du rétablissement de la fonction testiculaire. Néanmoins, le non rétablissement de la libido au niveau de la saison sexuelle, nous amène à penser que ce comportement est peut-être moins dépendant de la fonction testiculaire que la performance.

Expérience 2

Les données sur le poids testiculaire des béliers en cycle naturel montrent que ces béliers ont subi les conséquences normales de la photopériode avec des testicules plus lourds pendant la saison sexuelle que pendant la contre-saison. Les valeurs observées en contre-saison sont comparables à celles observées par Ortavant et al. (1988) et qui était de 180 -190 grammes. Par contre le poids des testicules que nous avons mesuré pendant la saison sexuelle est inférieur à celui observé par Ortavant et al (1988) : 300-320 grammes. Cette différence peut être expliquée par le fait que la lecture du poids testiculaire était faite dans notre étude en novembre, moment où il commence à baisser (Ortavant et al., 1988). Le fait qu'on a trouvé une différence du poids testiculaire et que le comportement sexuel n'a pas varié entre les deux périodes, pour les animaux du groupe cycle naturel, était du probablement à la grande variabilité du poids testiculaire dans la contre-saison associé au petit nombre des béliers étudiés (8).

Chez les béliers JL-JC le poids testiculaire n'a pas varié et est resté élevé ce qui peut indiquer que le traitement photopériodique a été efficace. Mais les résultats comportementaux sont moins clairs: 75% des béliers de ce groupe n'ont pas éjaculé pendant la saison sexuelle et 50% n'ont pas monté, contre seulement 14% qui n'ont pas éjaculé et n'ont pas monté pendant

la contre-saison, ceci nous amène à croire que le traitement était gênant pour la performance dans la saison sexuelle.

Les béliers JL-LC ont présenté des testicules pendant la saison sexuelle avec un poids très proche du minimum, donc semblable à un testicule de contre-saison (180 grammes). Pendant la contre-saison le poids des testicules a augmenté mais sans atteindre le poids des testicules dans les autres groupes. Cette différence n'était pas accompagnée d'une différence comportementale. Donc, on peut penser que ce traitement photopériodique a été efficace.

Le poids testiculaire des béliers JL-LC, pendant la saison sexuelle, était proche de celui trouvé chez les béliers JL-LC, de l'expérience 1 pendant la saison sexuelle (200 et 180 grammes, respectivement). Par contre le poids était très au-dessous de celui observé pendant la contre-saison (280 et 200 grammes, respectivement). Cette différence est peut-être due à une différence de poids corporel entre les deux groupes, car les béliers de l'expérience 1 étaient d'une taille supérieure.

Le comportement sexuel des béliers témoins n'a pas différé entre les deux périodes, malgré le fait d'être soumis à régime de lumière naturelle ce qui aurait dû provoquer une diminution (Tulley et Burfening, 1983; Rosa et Bryant, 2003) ou une disparition (Rouger, 1974; Delgadillo et al., 1992) du comportement sexuel, comme c'était le cas pour les béliers témoins de l'expérience 1. Néanmoins, ces béliers étaient soumis à un programme de collecte de semence et ainsi habitués à la stimulation sexuelle pendant toute l'année en étant exposés à des femelles en chaleur. Ceci explique peut-être cette absence de décroissance du comportement entre les deux périodes (Balthazart et Fabre-Nys, 2001).

Le fait de l'entraînement peut, expliquer l'absence de différence de comportements entre les trois groupes pendant la contre-saison. Néanmoins la faible quantité d'approches latérales pratiquée par les béliers JL-LC pendant la contre-saison sexuelle rappelle les données trouvées dans l'expérience 1 et renforce le fait que ce traitement est capable de rétablir la performance au même niveau que pendant la saison sexuelle, mais pas la motivation des béliers.

Conclusions

Le traitement photopériodique JL-LC est capable de rendre les béliers opérationnels en dehors de la saison sexuelle, mais avec une motivation diminuée.

L'habituation provoquée par l'exposition continue à des femelles en chaleur dans toute l'année est capable de potentialiser la libido dans la saison sexuelle et de rendre les béliers aussi actifs pendant la contre-saison que pendant la saison sexuelle.

Chapitre 3 :
Structures cérébrales impliqués dans le
comportement sexuel des béliers orientés
vers femelles et vers mâles

Structures cérébrales impliqués dans le comportement sexuel des béliers orientés vers femelles et vers mâles

Le travail de ce chapitre a été soumis pour publication à Behavioural Brain Research

Introduction

L'identification des aires cérébrales qui interviennent dans le comportement sexuel mâle fait l'objet d'études depuis plus de cinquante ans. Par exemple, l'aire préoptique médiane (APOm) est, chez toutes les espèces, la structure clé dans le comportement sexuel mâle, de telle façon que sa lésion perturbe sévèrement le comportement sexuel mâle. En 1990, Barry Everitt suggère une dissociation entre les régions cérébrales qui contrôlent les phases appétitive et consommatoire chez le rat (Everitt, 1990). Il a montré, chez le rat, que la lésion de l'aire pré-optique médiane (APO) entraîne la disparition de l'accouplement, mais n'empêche pas de presser une barre qui a été associée par conditionnement à l'accès à la femelle en œstrus (Everitt et Stacey, 1987) et de préférer une femelle en œstrus plutôt qu'une qui ne l'est pas (Hugues et al., 1990) , tandis que la lésion de l'amygdale entraîne la disparition de la motivation sans gêner l'accouplement. La même distinction est faite chez la caille, par Taziaux et al. (2006). Néanmoins, cette dissociation n'est pas toujours évidente. D'autres études ont montré un effet des lésions de l'APOm sur la préférence du partenaire, la fréquence et la durée de poursuite de la femelle (Edwards et Einhorn, 1986; Paredes et al., 1993). McGinnis et al., (2002) ont trouvé qu'une implantation d'un antiandrogène dans l'APOm, chez les rats mâles, supprimait le comportement sexuel mais la préférence pour la femelle en œstrus (par rapport à une qui ne l'est pas) n'était inhibée que par une implantation anteroventrale antiandrogène et que l'implantation posterodorsale ne provoquait pas cette inhibition. Yeh et al., (2009) ont montré que l'extrait de ginkgo biloba stimule la fréquence d'éjaculation chez les rats mais pas la motivation sexuelle, et provoque une augmentation du nombre des neurones exprimant l'hydroxylase thyrosine dans l'APOm dorsale mais pas dans la région ventrale.

Ce double rôle est aussi assuré par le noyau paraventriculaire (NPV), par le noyau ventromédian de l'hypothalamus (NHVM) et par le noyau accumbens (Nacc).

Le NPV est un important centre d'intégration entre le système nerveux central et périphérique ; il est composé des neurones ocytocinergiques se projetant vers des aires extra-hypothalamiques comme la moelle épinière. Il possède deux subdivisions : magnocellulaire et parvocellulaire. Les lésions de la portion parvocellulaire diminuent les érections sans contact mais n'empêchent pas la copulation (Liu et al., 1997b, a). Elles diminuent également la quantité d'éjaculat (Ackerman et al., 1997). Par contre la lésion simultanée de la portion magnocellulaire et parvocellulaire entraînent des perturbations de la copulation et les érections sans contact (Liu et al., 1997b, a).

Le NHVM est une structure clé pour le comportement sexuel de la femelle (voir revue de Pfaff et al 1994). Mais c'est aussi un site dense en récepteur d'androgène (Simerly et al. 1990) et l'administration locale d'un antagoniste des androgènes, le flutamide, est capable de diminuer la proportion de rats mâles montrant montes, intromissions et éjaculations (McGinnis et al. 1996), ce qui révèle l'importance de cette zone dans la phase consommatoire chez le rat. Par contre l'insertion d'un implant de propionate de testostérone dans le NHVM, sur les rats castrés, ne rétablit pas les comportements de copulation, mais restaure la préférence pour la femelle en œstrus vis-à-vis d'une qui ne l'est pas. Ceci suggère un rôle dans la motivation du comportement sexuel chez les rats.

Le Nacc, lié à l'AMY, est impliqué dans l'éveil (l'excitation), dans la récompense du comportement sexuel ainsi que dans d'autres comportements de motivation (Everitt et al., 1989 ; Pfaus et Phillips, 1989). La concentration de dopamine y augmente avec l'exposition d'un stimulus sexuel en lien avec l'accouplement (Damsma et al., 1992 ; Mas et al., 1990 ; Mas et al., 1995). L'expression Fos y est plus élevée si le mâle a de l'expérience sexuelle (López et Ettenberg, 2002). Les lésions du Nacc ont des effets négatifs sur le comportement sexuel et la motivation (Liu et al., 1998; Kippin et al., 2004). Des connexions dopaminergiques existent entre le Nacc et le NPV, renforçant le double rôle de ces structures : motivationnelle et consommatoire (Melis et al., 2007).

L'AMY corticomédiale, et le noyau du lit de la strie terminale (BNST) avec lequel il forme l'amygdale élargie (« extended amygdala » : AMYe), sont les autres structures clés dans le contrôle du comportement sexuel. Leur lésion diminue la copulation chez le rat, le hamster et la gerboise, mais le déficit entraîné varie selon les espèces et la localisation précise de la lésion (Swann et al., 2009). Chez le hamster, la destruction de la subdivision antérieure de

l'amygdale médiale (AMe) élimine entièrement l'accouplement (Lehman et al., 1980) alors que chez le rat, sa lésion n'affecte le comportement copulatoire que si l'APOM est aussi lésée (Kondo et Arai, 1995). L'accouplement stimule l'expression Fos dans l'AMe chez plusieurs espèces différentes (pour revue voir Hull et al 2006) et la quantité de Fos augmente avec la fréquence de copulation (Coolen et al., 1996 ; Veening et Coolen, 1998). Chez les rats, une sous division de neurones dans l'AMe paraît être spécifiquement associée à l'éjaculation et la satiété sexuelle (Parfitt et Newman, 1998 ; Coolen et al., 1997). Chez le rat, le hamster et la gerbille, l'expression Fos est aussi stimulée par l'amygdale élargie lors de la perception de signes chimiosensoriels femelles, ce qui suggère aussi un rôle dans le comportement appétitif.

Par contre, le noyau suprachiasmatique (NSCH) et le noyau supraoptique (NSO) sont plutôt liés à la phase consommatoire, chez le rat, car leur activation n'a été trouvée qu'après activité sexuelle intense, avec plusieurs éjaculations (Phillips-Farfán et Fernández-Guasti, 2007) ou après intromission (Caquineau et al., 2006). De même, Tsai et al. (1997) suggère la participation de l'organe vasculaire de la lame terminale (OVLT) dans la phase consommatoire. Une autre structure semblant être impliquée dans cette phase est le septum latéral (SL), car elle est associée à la satiété sexuelle (Phillips-Farfán et Fernández-Guasti, 2007).

L'état actuel des recherches sur les structures cérébrales impliquées dans le comportement sexuel montre qu'une grande majorité des études a été réalisée sur des animaux actifs. Les études sur le déficit de libido chez des animaux ayant un niveau normal de testostérone sont rares. De Garsparín-Estrada et al. (2008) ont montré que les mâles ayant un taux de testostérone normal dans le plasma mais qui ne copulent pas sont capables de distinguer l'odeur d'une femelle en œstrus d'une qui ne l'est pas, mais ne sont pas attirés par cette odeur. Ces mâles n'expriment pas de Fos dans l'APOM, le BNST et l'AMe, lorsqu'ils sont exposés à la litière d'une femelle en œstrus. Ces chercheurs ont donc supposé que la motivation réduite de ces mâles est causée par des altérations de l'activité neuronale dans les projections de l'organe vomeronasal lors de l'exposition à l'odeur de femelle en œstrus (Portillo et Paredes, 2004). En étudiant des rats classés comme léthargiques ou sluggish (S), Portillo et al. (2006) ont remarqué que ces animaux ont une préférence pour les femelles et pour l'odeur de femelles en œstrus comparable à celle de rats copulant, qu'ils n'ont pas de différence de niveau sérique de testostérone et d'œstradiol et que les projections neuronales de l'organe vomeronasal sont activées de la même façon à l'exposition à l'odeur de femelles en œstrus. Ces différences, entre rats non copulateurs (NC) et S, ont amené Portillo et al. (2006)

à proposer qu'ils ont un profil neurobiologique différent. Chez le bélier, les mâles avec une activité sexuelle faible présentent une expression Fos dans l'APOm et le BNST plus élevée lorsqu'ils sont exposés à des femelles que lorsqu'ils sont exposés à des mâles (Alexander et al., 2001a). Ces auteurs y voient l'activation de neurones inhibiteurs. En effet, l'activation d'une structure cérébrale peut amener à une inhibition du comportement sexuel. C'est le cas, chez les humains, du cortex orbitofrontal médial (Pfaus et Scepkowski, 2005; Stoléro et al., 2003). Lisk (1969) a montré que les rats avec une lésion du corps mamillaire réalisent plus de copulations qu'avant la lésion. Pour Phillips-Farfan et al. (2007) le septum latéral ventral (SLV) et l'AMYme présentent des neurones inhibiteurs, tandis que le cortex piriforme (CXpir), des neurones stimulateurs, et ces régions seraient liés à l'inhibition sexuelle qui caractérise la satiété sexuelle.

Des études sur les structures centrales impliquées dans une motivation sexuelle basse ou absente ont été réalisées chez les humains: aucun changement n'a été identifié dans l'APOm par la tomographie d'émission positron (PET) mais le désir sexuel hypoactif a été lié à une absence d'activation ou de désactivation du cortex somatosensoriel et des lobules pariétales inférieures, et à une activation continue du cortex orbitofrontal médian, en comparaison des sujets sains (Stoléro et al., 2003). Chez les rats Il a été montré que le NHVM est une structure importante, car lésions du NHVM des rats ont diminué leur motivation sexuelle (Nisbett, 1972) et l'administration des androgènes dans le NHVM, des rats castrés, a suffit pour rétablir leur motivation sexuelle (Harding et McGinnis, 2003). Le déficit d'œstradiol a aussi été proposé comme explication. La densité en récepteurs d'œstradiol (famille des récepteurs nucléaires) et l'activité aromatasase étaient plus bas dans l'APO des rats non copulateurs (NC) que chez les rats copulateurs (C) (Portillo et al. 2007 ; Portillo et al. 2006 ; Clark et al., 1985). Une proportion inférieure de récepteurs d'œstradiol fixés a aussi été observée dans l'APOm des béliers ayant une activité sexuelle faible en comparaison des béliers sexuellement actifs (Alexander et al., 1993).

Les études qui portent sur les structures centrales participant du choix du partenaire sexuel ont débuté dans les années 90. Elles indiquent une différence morphologique entre les individus préférant un partenaire de même sexe et ceux préférant un partenaire de sexe opposé chez les humains (Swaab et Fliers, 1985; Allen et Gorski, 1990; Swaab et Hofman, 1990; Levay, 1991; Allen et Gorski, 1992; Swaab et al., 1995; Swaab et Hofman, 1995; Zhou et al., 1995; Byne et al., 2001), chez les rats et ferrets (Swaab et al., 1990 ; Kruijver et at., 1993 ; Houtsmuller et al., 1994 ; Brand et Slob, 1991 ; Dominguez-Salazar et al., 2002 ; Cherry et

Baum, 1990; Paredes and Baum, 1995; Kindon et al., 1996; Paredes et al., 1998b; Paredes, 2003) ou chez les ovins (Alexander et al., 2001b; Roselli et al., 2004a; Roselli et al., 2004b). Une des premières structures à être étudiée c'était le NSCH que chez les homosexuels est 1,7 plus large et contient 2,1 fois plus de cellules que celui des hommes hétérosexuels (Swaab et Hofman, 1990). Plusieurs auteurs ont tenté de lier la différenciation sexuelle des structures cérébrales et le choix d'un partenaire sexuel à des stéroïdes périnataux (voir les revues de Baum 2006 et Henley et al., 2011). Chez les rats, les traitements périnataux à l'inhibiteur de l'aromatase (ATD) qui empêche la différenciation sexuelle du comportement ont entraîné une augmentation du nombre de neurones contenant de la vasopressine dans le NSC et favorisé l'orientation vers la bisexualité (Swaab et al., 1995). Néanmoins, Kruijver et al. (1993) ont montré que les lésions du NSCH n'ont pas eu des effets sur la préférence sexuelle des rats mâles, qui ont continué à préférer des femelles même après lésion du NSCH, ce qui laisse le rôle de cette structure sexuelle dimorphique (différente chez le mâle et chez la femelle) peu clair. L'APOM est devenu la zone principale d'intérêt en ce qui concerne la préférence du partenaire après la découverte, chez l'homme, d'un noyau sexuel dimorphique de l'APOM, l'INAH3, qui est plus petit chez les hommes homosexuels que chez les hommes hétérosexuels (Levy, 1991). Cependant, la différence n'était pas significative dans une autre étude (Byne et al., 2001). Chez les moutons, Roselli et al., (2004a) ont identifié un noyau sexuel dimorphique dans l'APOM (le oSDN) plus large et contenant plus de cellules chez les mâles orientés vers femelles (FO) que chez les mâles orientés vers mâles (MO). Les béliers FO avaient également un niveau d'activité aromatase plus élevé dans l'APOM (Roselli et al. 2004b ; Resko et al., 1996). Un traitement prénatal avec la testostérone, chez les brebis, masculinise le comportement sexuel, le volume de l'oSDN et l'expression d'aromatase (Roselli et Stormshak, 2010). Mais, Alexander et al. (2001b) n'ont pas remarqué de différences de densité ou de taille des neurones dans l'APOM ou l'AMY entre béliers FO et MO. Chez les rats, la taille du SDN – POA, après traitement périnatal avec un inhibiteur d'aromatase (ATD), a été significativement et positivement corrélée avec la préférence pour une femelle plutôt qu'un mâle dans une étude (Houtsmuller et al., 1994), mais ce traitement n'a pas perturbé la préférence de partenaire dans d'autres études (Brand et Slob, 1991 ; Dominguez-Salazar et al., 2002), et le traitement prénatal ATD n'a eu aucun effet sur les moutons (Roselli et al. 2006). Chez les rats et les furets il a été montré qu'une lésion bilatérale de l'APOM, incluant le noyau sexuel dimorphique (SDN POA) a entraîné une préférence pour des mâles ou pour l'odeur de mâle face à des femelles réceptives (Cherry et Baum, 1990; Paredes et Baum,

1995; Kindon et al., 1996; Paredes et al., 1998b; Paredes, 2003). Ces mâles ont présenté une activation Fos semblable à celle des femelles (Alekseyenko et al., 2007). Une inversion de la préférence du sexe du partenaire a aussi été observée chez les rats après une inactivation temporaire de APOm par l'administration de lidocaine (Hurtazo et al., 2008). Il a été montré par Allen et al. (1990 et 1992), chez les humains, que le BNST des hommes est 2,47 fois plus grand que celui des femmes (Allen et Gorski, 1990) et que la commissure antérieure (CA) des homosexuels est 18% plus large que celui des femmes hétérosexuels et 34% plus large que celui des hommes hétérosexuels. Le profil d'activité hypothalamique, démontré par PET, était semblable à celui des femmes quand des hommes homosexuels ont reçu une application sur la lèvre supérieure d'une odeur dérivée de la testostérone, présente dans la sueur mâle (Savic et al., 2005). D'autres études utilisant l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (fMRI) ont montré une activation hypothalamique inférieure pour les hommes homosexuels après la visualisation d'une vidéo érotique préférée que pour les hommes hétérosexuels (Paul et al., 2008), ainsi que chez les femmes hétérosexuelles en comparaison des hommes hétérosexuels (Karama et al. 2002) ou n'ont pas observé de différence significative (Safron et al. 2007). Quelques études ont aussi été dirigées vers l'amygdale. Cette structure était la seule dans laquelle les hommes homosexuels, lors d'une étude fMRI, ont manifestés une activité cérébrale plus élevée que chez les hommes hétérosexuels en réaction à des images sexuelles de leurs sexes préférés (Safron et al. 2007). Chez les moutons, les béliers attirés vers les mâles (MO) ont présenté un nombre inférieur de récepteurs à l'œstradiol dans l'AMY que celui des béliers attirés vers femelle - FO (Resko et al., 1996). Mais, l'expression de Fos n'a pas différencié entre ces deux gens de béliers quand exposés à des partenaires de leur préférence (Alexander et al., 2001a). Donc la question du rôle de ces structures reste encore ouverte.

De plus, il est frappant que la majorité des recherches sur le comportement sexuel du mâle est basé sur les rongeurs (Coolen et Hull, 2004), malgré le fait que les béliers sont un très bon modèle expérimental (Roselli et Stormshak, 2010). Chez les béliers, espèce très touchée par les troubles sexuels chez les mâles (à peu près 35% ont un comportement qui compromet la reproduction), l'implication des structures cérébrales dans le comportement sexuel est peu connue. Quelques recherches ont été menées pour comprendre les différences entre béliers FO actives (d'haute et basse performance) et inactives, et MO, au niveau hormonal (Perkins et Fitzgerald, 1992; Perkins et al., 1992; Alexander et al., 1993; Perkins et al., 1995; Resko et al., 1996; Alexander et al., 1999) et anatomique (Alexander et al., 2001b). Il a été montré que mâles MO exposés à d'autres mâles ou à des femelles n'ont pas eu de

différence du niveau basal et de la fréquence des pulses de LH (Perkins et al., 1992), par contre une baisse de la concentration des récepteurs à l'œstradiol au niveau de l'amygdale ou de l'activité aromatasase dans l'aire préoptique ou l'eminence médiane a été observée chez des béliers présentant un faible niveau d'activité sexuelle ou une préférence pour des partenaires du même sexe (Alexander et al., 1993; Perkins et al., 1995; Resko et al., 1996). Cependant, des traitements par des hormones stéroïdes de ces animaux à l'âge adulte ne modifient ni leur comportement ni leur orientation sexuelle (Pinckard et al., 2000). Et il a été, donc, suggéré que les mâles ayant une préférence pour des partenaires du même sexe n'ont pas la capacité d'identifier les signaux émis par une femelle en chaleur ou que ces signaux ne le sont pas suffisamment stimulants (Roselli et Stormshak, 2009).

En ce qui concerne l'implication fonctionnelle des aires cérébrales sur le comportement sexuel des béliers avec une haute et basse libido, FO et MO, le premier et unique travail réalisé était celui d'Alexander et al. (2001a). Mais ce travail n'a étudié l'expression de Fos que pendant la phase motivationnelle et ils n'ont étudié que deux zones de l'hypothalamus : l'APO et le NHVM ; et deux limbiques : l'AMYme et le BNST.

Donc, l'objectif de ce travail était de comparer l'activation au moyen du marqueur d'activation Fos (Hunt et al., 1987; Sagar et al., 1988; Morgan et Curran, 1991; Hoffman et al., 1993) technique qui a été prouvée utile pour la compréhension des réactions des brebis face à des béliers (Gelez et Fabre-Nys, 2006 ; Chanvallon et Fabre-Nys, 2009), des structures limbiques, hypothalamiques, thalamiques et corticales chez des béliers différant par leur niveau de motivation (haute versus basse libido) et leur préférence sexuelle (FO ou MO) chez des animaux en contact direct ou indirect avec le partenaire.

Matériel et Méthodes

Animaux

Pour l'étude immunohistochimique, nous avons utilisé 29 béliers, 22 sexuellement actifs et 7 classés comme inactifs, de race Île-de-France âgées de 1,5 à 7 ans, appartenant à la station de l'INRA de Nouzilly. Ils ont été choisis parmi 155 béliers qui ont été soumis à des tests de comportement sexuel vis-à-vis de femelles, de mâles à des tests de choix. Pour chaque test, chaque bélier a été exposé, à quatre reprises à deux femelles en œstrus (test avec

femelles), ou à deux mâles (test avec mâles) ou au choix entre la proximité de deux mâles ou celle de deux femelles (test de choix). Les femelles et mâles stimuli étaient changés à chaque session qui durait 10 minutes pour les tests avec femelles ou avec mâles et 3 minutes pour le test de choix. Tous les comportements étaient notés ainsi que leurs latentes. Les béliers étaient classés à la suite de ces tests selon leur niveau d'activité sexuelle et leur préférence pour un partenaire femelle ou mâle. 70 mâles présentaient un haut niveau de comportement sexuel vis-à-vis des femelles et de ce groupe 18 ont été choisis et exposés directement ou indirectement à des femelles ou indirectement à des mâles. 7 mâles n'ont pas eu des réactions vis-à-vis les femelles, ni vis-à-vis les mâles et au test de choix n'ont pas montré préférence et ont été classés comme ayant faible libido (FL). 4 mâles qui n'ont réalisé aucune approche latérale vis-à-vis des femelles, qui dans les tests de choix ont passé plus de temps à côté des mâles et qui lors des tests avec les mâles les ont chevauché ou été chevauché par les mâles, ont été classés dans le groupe MO.

Huit béliers adultes, de race Laucane, sexuellement expérimentés et huit brebis adultes, de race Île-de-France, ovariectomisés traités pendant une semaine à la progestérone intravaginale (CIDR Nouvelle Zélande) suivie par une injection intramusculaire de 60µg d'oestradiol 24 heures avant le début des tests, ont été utilisés comme stimuli.

Toutes les procédures expérimentales ont été réalisées en accord avec les directives de la Communauté Européenne (86/609/ECC) et du Ministère de l'Agriculture (autorisation n° 006259) et ont été réalisés pendant l'automne lors de la saison de reproduction.

Protocole expérimental

Pour habituer les animaux aux tests le jour de l'abattage et ainsi minimiser le stress, une période d'habituation d'une semaine a été pratiquée.

Le jour de l'abattage, les béliers ont été placés dans une salle, avec les animaux stimuli, pendant 90 minutes, dans les groupes suivants:

- Béliers inactifs avec un contact direct avec 2 femelles (Faible Libido; n= 7)
- Béliers attirés par les femelles avec un contact direct avec 2 femelles (CDF ; n= 7)
- Béliers attirés par les femelles avec un contact indirect avec 2 femelles (CIF ; n= 6)
- Béliers attirés par les femelles avec un contact indirect avec 2 mâles (CIM ; n= 5)
- Béliers attirés par les mâles (mâle orienté) avec un contact indirect avec 2 mâles (MO n= 4)

Le contact indirect a été obtenu en plaçant les animaux stimuli séparés par une barrière, de telle façon que les béliers à abattre pouvaient voir et sentir les stimuli, mais ne pouvaient pas réaliser des montes ni éjaculations.

Tous les comportements exprimés ont été notés et aussitôt après la stimulation, les mâles ont été décapités par les bouchers expérimentés de l'hôpital-abattoir de l'INRA de Nouzilly. Deux béliers du groupe inactifs qui ont fait des approches latérales avant abattage ont été exclus de l'expérience. Les cerveaux des béliers ont été canulés au niveau des carotides et perfusés avec 2L de nitrite de sodium 1% dissout dans du tampon phosphate (PBS : 0,1M ; pH=7,4) puis 4L de paraformaldéhyde 4% dissout dans le même tampon phosphate. Les cerveaux ont ensuite été extraits de la boîte crânienne et laissés dans du paraformaldéhyde 4% pendant 24h puis conservés dans du tampon phosphate contenant 30% de saccharose et 0,1% d'azide de sodium, comme décrit par Chanvallon et Fabre-Nys (2009).

Traitements des tissus

Histologie

Après le traitement initial, chaque cerveau a été coupé, transversalement, en trois blocs égaux et le bloc central a été coupé transversalement en coupes de 40 µm d'épaisseur, à l'aide d'un microtome de congélation (Leica, Paris, France). Les coupes ont été conservées à -20°C dans une solution cryoprotectante contenant 9g/L de NaCl, 10g/L de polyvinyl pyrrolidone, 30g/L de saccharose, 30% d'éthylène glycol et 50% de tampon phosphate (0,1M ; pH 7,4) dilués dans de l'eau déminéralisée. Une coupe sur 10 a été montée sur lame gélatinée et après a subi une déshydratation dans des bains successifs d'éthanol, suivie d'une coloration par le violet de Crésil - 1g/L dissout dans de l'eau déminéralisée (immersion pendant 10 minutes). Montées sous lamelle avec du Depex®, après avoir été de nouveau déshydratées dans l'éthanol et le toluène, ces coupes colorées ont servi comme des repères pour délimiter les structures d'intérêt et de sélectionner les zones du cerveau qui seront marquées. L'atlas de Richard (1967) et l'atlas du Brain Biodeversity Bank (Johnson et al., 2010) ont servi pour ce repérage(Chanvallon et Fabre-Nys, 2009).

Fos immunohistochimie

L'étape suivante, le marquage immunohistochimique de Fos, a été réalisée comme décrit par Gelez et Fabre-Nys (2006): Les coupes sélectionnées ont été rincées dans du PBS. Elles ont ensuite été successivement incubées dans une solution de PBS contenant 1% d'H₂O₂ (1h, 4°C) pour éliminer l'activité peroxydase endogène (bruit de fond) ; dans du PBS seul (5min, 4°C) puis dans du PBS contenant 0,3% de Triton X-100, 0,1% d'azide de sodium et 138 2% de Bovine Serum Albumin (BSA) (PBS TA BSA ; 1h, température ambiante). Ensuite les coupes ont été incubées avec un anticorps de lapin dirigé contre la protéine Fos (PC38.100, VWR International, France, dilué au 1/60000ème dans du PBS TA BSA, 2 jours, 4°C). Les coupes ont été rincées dans du PBS et incubées avec le second anticorps, sérum de mouton anti-Lapin (SMAL ; dilué au 1/400ème dans du PBS, 3h, température ambiante). Les coupes ont de nouveau été rincées dans du PBS et incubées avec un anticorps de lapin peroxydase anti-peroxydase (PAP18, Chemicon, UK, dilué au 1/10000ème dans du PBS BSA, 4°C, 1 nuit). Les coupes ont été rincées dans du PBS puis dans du tampon Tris-HCl (0,05M ; pH=7,6). Le complexe peroxydase a été révélé après incubation de 10 à 15 minutes dans du tampon Tris-HCl contenant 0,01% d'H₂O₂ ; 0,3% de Nickel et 0,04% de 3-3'diaminobenzidine tetrahydrochloride (DAB), produisant un précipité noir. La réaction a été stoppée par plusieurs rinçages au Tris-HCl. A pH 7,6, la peroxydase transforme l'H₂O₂ en eau et en dioxygène, or le DAB forme un précipité noir insoluble en présence de dioxygène produisant ainsi une coloration noire des noyaux des cellules exprimant la protéine Fos. Les coupes ont ensuite été montées sur lames gélatinées, laissées sécher une nuit puis contrecolorées dans une solution de violet de Crésyl à 0,05%. Enfin les coupes ont été déshydratées par des bains successifs dans l'éthanol puis le toluène, et recouvertes d'une lamelle avec du Dépex ® (Gelez and Fabre-Nys, 2006).

Plusieurs structures hypothalamiques, limbiques et corticales décrites dans des ouvrages comme impliquées dans le comportement sexuel mâle ont été étudiées et leur localisation est présentée sur la Figure 49. Pour chaque structure cérébrale, 2 à 5 sections représentatives ont été choisies à l'exception de l'OVLT, de l'oSDN et du septum latéral dans lesquels une seule section a été analysée (Tableau 31).

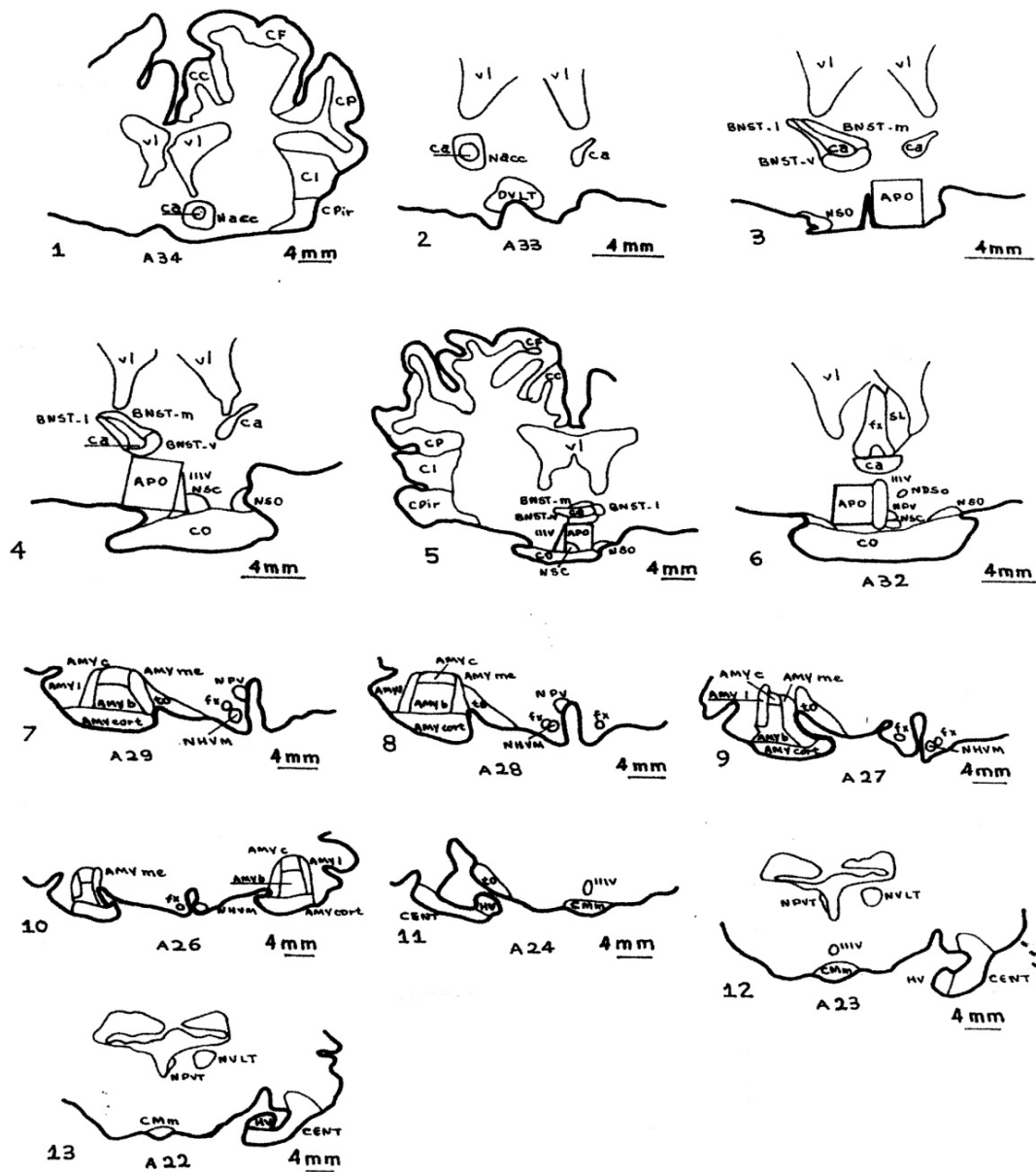


Figure 49. Dessins des coupes cérébrales de la partie rostrale (1) à la partir caudal (13). A34 a A22 – selon l'Atlas de Richard, P. (1967). AMYb – Amygdale basal, AMYc – Amygdale centrale, AMYcort– Amygdale corticale, AMYl – Amygdale latérale, AMYme – Amygdale médiane, APO – Aire pré-optique, BSTMI – Noyau du lit de la strie terminale latéral, BSTMm - Noyau du lit de la strie terminale médial, BSTMv - Noyau du lit de la strie terminale ventral, ca – Commissure antérieur, CC – Cortex cingulaire, Cent – Cortex Entorhinal, CF – Cortex Frontal, CI– Cortex insulaire, CMm – Corps mamillaire médial, CO – Chiasma optique, CP – Cortex pariétal, Cpir – Cortex piriforme, Fx – Fornix, HV – Hippocampus ventral, IIIV – troisième ventricule, LS – Septum latéral, Nacc – Noyau accumbens, NDSO – Noyau sexuellement dimorphique de l'ovine, NHVM – Noyau Ventromedian, NPV – Noyau paraventriculaire, NPVt – Noyau paraventriculaire du thalamus, NSC – Noyau suprachiasmatique, NSO – Noyau Supraoptique, OVLT - Organe vasculaire de la lame terminale, to – tract optique, TVL – Thalamus ventrolatéral, vl – Ventricule latéral.

Analyse de l'Immunocoloration

La densité de cellules Fos immunoréactives (Fos-IR) (Chanvallon et Fabre-Nys, 2009) a été comptée avec l'aide d'un système d'image (Mercator, Explora Nova, La Rochelle, France). Ce système est formé d'un microscope ayant une platine motorisée que permet un repérage bidimensionnel, ce microscope est connecté à une caméra vidéo et à un ordinateur équipé du logiciel Mercator qui permet l'identification et la sélection des cellules Fos-IR selon des paramètres de taille, forme et niveau de gris préalablement définis par l'expérimentateur pour chaque structure analysée. Le niveau de gris du fond de coupe est automatiquement estimé pour chaque section et soustrait de l'image originale. Tous les objets suspects étaient éliminés de façon manuelle par l'expérimentateur.

La spécificité du marquage Fos a été vérifiée par l'omission de l'anticorps secondaire ou du complexe peroxidase-antiperoxidase comme décrit par Gelez et Fabre-Nys (2006).

Analyses statistiques

La densité moyenne des cellules calculées pour chaque animal dans chaque région, puis la médiane et l'écart interquartile ont été calculés pour les cinq groupes. Comme les données ne suivaient pas une loi normale, les analyses non paramétriques ont été choisies. Les comparaisons entre les groupes ont été faites par des tests de Kruskal-Wallis (K W). Si les différences s'avéraient être significatives, les comparaisons deux à deux ont été réalisés à l'aide du test U de Mann-Whitney (M W). Le seuil de confiance a été fixé à 0,05. Les tests ont été effectués à l'aide du logiciel XLSTAT et/ou outils ANASTAT.

Résultats

Comportements avant abattage

Les comportements observés pendant les 90 minutes avant l'abattage sont montré dans le tableau 30. Seuls les groupe CDF et FL ont eu la possibilité d'avoir un contact direct avec leur stimuli (femelles) et donc ont eu la possibilité de réaliser l'ensemble des comportements sexuels (flairages, approches latérales, montes et éjaculations), les autres groupes n'ayant pas de contact direct n'ont pu réaliser que des flairages et des approches latérales. Les CIM n'ont réalisés aucune approche latérale.

Les béliers avec une faible libido (FL) ont fait moins de flairages et approches que les CDF ($p = 0,003$; $p = 0,005$, respectivement) et non pas différer des CIM, ni quant aux flairages ($p = 1$), ni quant aux approches ($p = 0,06$).

Le comportement exprimé par les mâles attirés par des mâles (MO), vis à vis des mâles n'a pas différé de celui des mâles attirés par des femelles et exposés à des femelles (CIF). Vis-à-vis des mâles les MO ont réalisé la même quantité des flairages ($P = 0,43$) et d'approches latérales que les CIF ($p = 0,65$), autant de flairages ($p = 0,16$) et plus d'approches latérales que les CIM ($p = 0,048$).

Le niveau d'excitation, évalué par la fréquence des approches latérales, montré par les CDF a été plus important que ceux des CIF ($p = 0,005$), des CIM ($p = 0,004$) et des MO ($p = 0,01$).

Deux béliers appartenant au groupe faible libido ont réalisé beaucoup d'approches latérales, pendant les 90 minutes avant l'abattage, et à cause de ça ils ont été exclus des analyses statistiques.

Tableau 30. Médiane \pm interquartile des comportements réalisés par les béliers inactifs exposés à des femelles avec contact direct (FL), béliers actifs attirés vers femelles exposés à des femelles avec contact direct (CDF), béliers actifs attirés vers femelles exposés à des femelles avec contact indirect (CIF), béliers attirés vers mâles et exposés à des mâles sans contact direct (MO) et béliers actifs attirés vers femelles exposés à des mâles avec contact indirect (CIM) pendant le test de 1,5 heures avant abattage.

		Bélier exposé à					
		Femelles			Mâles		
		Avec Contact Direct		Sans Contact Direct	Sans Contact Direct		
Phase	Comportements	Faible Libido (FL)	Grand Libido (CDF)	Grand Libido (CIF)	Attirés vers Mâles (MO)	Attirés vers Femelles (CIM)	
Motivationnelle	Flairages	12 \pm 10 ^d	137 \pm 39,5 ^a	68 \pm 17	45,5 \pm 26,3	10 \pm 4	
	Approches	2 \pm 2 ^d	348 \pm 126,5 ^{a, b, c}	21,5 \pm 14,3 ^a	14,5 \pm 10,8 ^a	0 \pm 0	
Consommatoire	Montes		12 \pm 0 ^{a, b}				
	Éjaculations		6 \pm 1 ^{a, b}				
				NIVEAU COMPORTEMENT		PRÉFÉRENCE SEXUEL	

^a Diffère de CIM (Mann-Whitney, $p < 0,05$)

^b Diffère de CIF (Mann-Whitney, $p < 0,05$)

^c Diffère de MO (Mann-Whitney, $p < 0,05$)

^d Diffère de CDF (Mann-Whitney, $p < 0,05$)

Marquage immunohistochimique de Fos

Les cellules Fos-IR étaient caractérisées par un précipité noir et dense à niveau du noyau cellulaire comme montre la Figure 50.

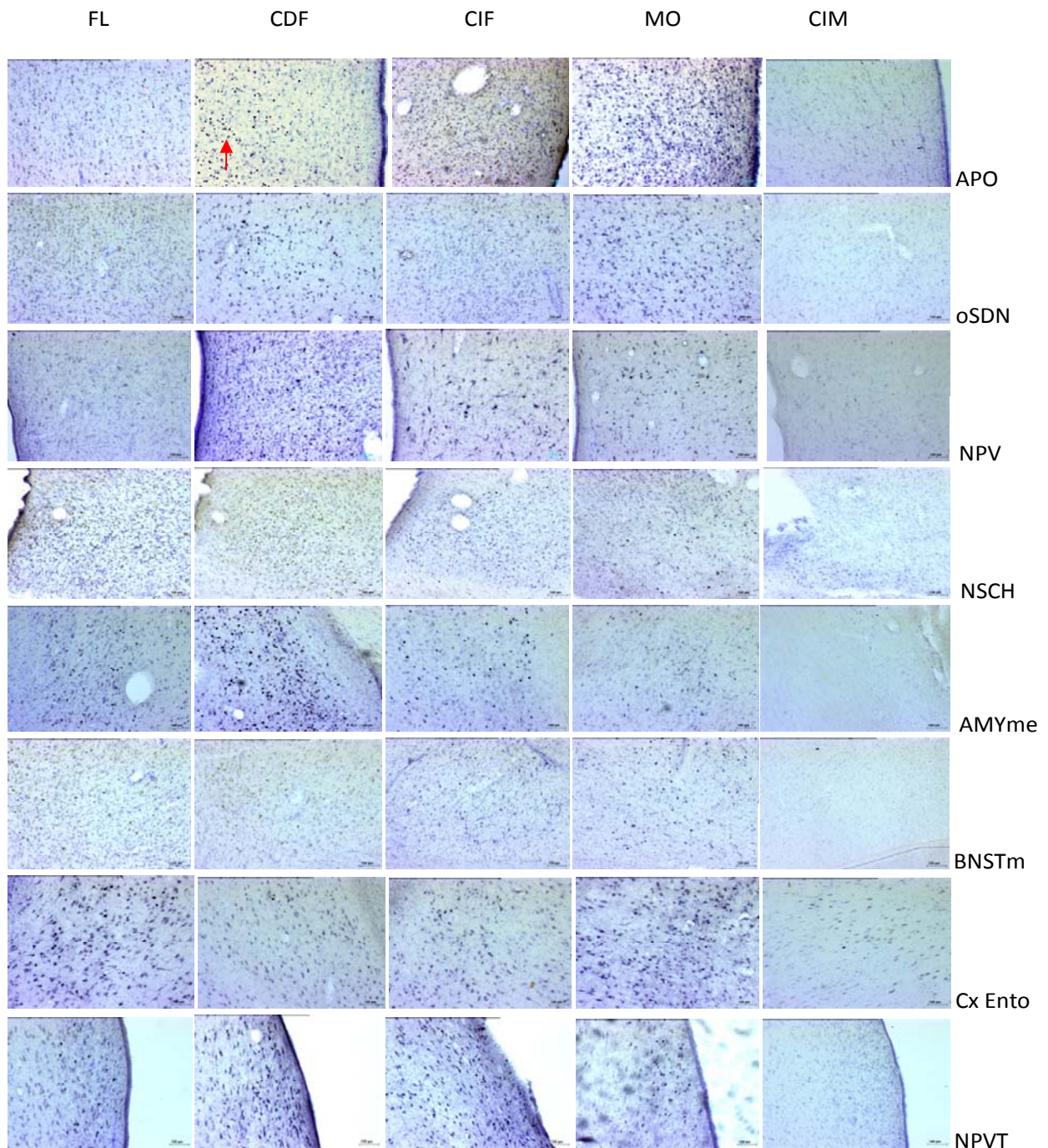


Figure 50. Photographies illustrant le marquage immunohistochimique de la protéine Fos réalisé dans plusieurs aires cérébrales chez des béliers représentatives de chaque groupe sur un grossissement de 100x. Flèche rouge représente un neurone Fos-IR.

Le tableau 31 contient l'ensemble des résultats concernant l'expression de la protéine Fos. De façon générale on constate que chez les CIM la densité de cellules Fos-IR, dans la grande majorité des structures, est toujours très faible par rapport aux autres groupes.

La densité de cellules FOS-IR dans l'APO des béliers CDF, CIF et MO est significativement plus importante que celle dans le groupe CIM ($p = 0,003$; $p = 0,017$ et $p = 0,03$, respectivement). Il en est de même dans l'oSDN dans lequel la quantité de cellules FOS-IR est significativement plus élevée chez les béliers CDF, CIF et MO que chez les CIM ($p = 0,004$; $p = 0,03$ et $p = 0,01$, respectivement). La même tendance existe dans le groupe FL mais la différence n'est significative ni pour l'APO ($p = 0,056$) et ni pour l'oSDN ($p = 0,07$). Les CDF montre aussi une stimulation plus forte que celles des FL dans l'APO ($p = 0,01$), mais pas dans l'oSDN ($p = 0,08$).

Toutes les autres structures hypothalamiques (NPV, NSCH, NSO, NHVM, Nacc, OVLT et CMM) des groupes CDF et CIF présentent une plus grande densité de cellules FOS-IR que le groupe CIM ($p < 0,05$). Par contre, pour le groupe FL cette tendance existe seulement dans le NHVM ($p = 0,008$), Nacc ($p = 0,01$) et le CMM ($p = 0,01$). Chez les MO la tendance est identique mais la différence n'est significative que dans le NSCH ($p = 0,03$), NSO ($p = 0,03$) et le CMM ($p = 0,016$). La densité de cellules FOS-IR dans le NPV des CDF est significativement plus élevée que celle des FL ($p = 0,03$).

La densité de cellules FOS-IR dans le BNST et l'AMY chez les FL, CDF et CIF (sauf l'AMYcent) est supérieure à celle des CIM ($p < 0,05$). Chez les MO cette différence s'exprime dans le BNSTmed ($p = 0,05$) et dans l'AMYbas ($p = 0,016$), par contre il n'y a pas eu de différence significative dans les structures limbiques entre les groupes MO et CIF. L'unique structure limbique qui montre plus de stimulation chez les CDF que chez les FL est le BNSTmed ($p = 0,05$). Le SL montre plus de cellules FOS-IR chez les CDF et chez les CIF que chez les CIM, mais cette tendance n'existe pas dans les FL et dans les MO. Le HV ne montre aucune variation de stimulation entre les groupes testés.

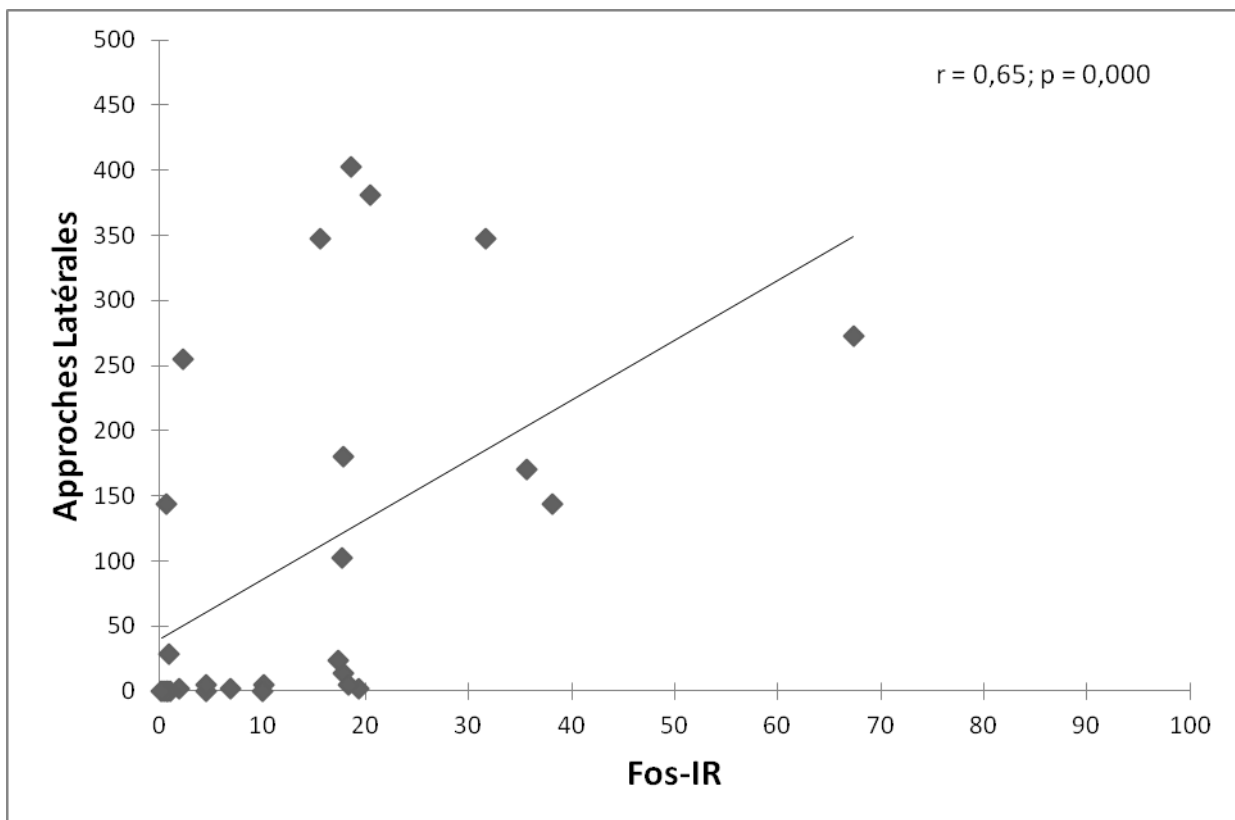
L'ensemble des structures corticales analysées montrent une densité de cellules Fos-IR supérieure ($p < 0,05$) chez les FL, chez le CDF (sauf le CxEnt, $p = 0,17$), chez CIF (sauf les:

CxPar, $p = 0,1$; CxEnt, $p = 0,35$) et chez les MO (sauf le CxPar, $p = 0,41$) que chez les CIM.

Le TVL des FL, CDF, CIF et MO ne montre pas différence significative ($p > 0,05$), quant au nombre des cellules Fos-IR, des CIM. Par contre dans le NPVT des CIM présente une stimulation plus petite que celle trouvée chez les FL ($p = 0,01$), CDF ($p = 0,03$), CIF ($p = 0,017$) et MO ($p = 0,019$).

Peu importe la structure considérée, aucune différence significative dans la densité de cellules FOS-IR est observée entre les groupes MO et CIF.

Une corrélation significative entre l'intensité de cellules Fos-IR dans l'APO et le nombre d'approches latérales est existante ($r=0,65$, $p=0,000$) (Graphique 1).



Graphique 1. Corrélation entre le nombre d'approches latérales réalisés par les béliers avant l'abattage et la densité de cellules Fos-IR dans l'APO.

Tableau 31. Densité (médiane± interquartile) de cellules Fos-IR dans les structures cérébrales chez les béliers inactifs exposés à des femelles avec contact direct (FL), les béliers actifs attirés par des femelles exposés à des femelles avec contact direct (CDF), béliers actifs attirés par des femelles exposés à des femelles avec contact indirect (CIF), béliers attirés par des mâles et exposés à des mâles sans contact direct (MO) et béliers actifs attirés par des femelles exposés à des mâles avec contact indirect (CIM).

	Structures	Nb Coupes	Groupe				
			FL (n = 5)	CDF (n = 7)	CIF (n = 6)	MO (n = 4)	CIM (n = 5)
	Aire Pré optique (APO)	4	4,5 ± 5 ^c	31,58 ± 17,4 ^{A,b}	13,9 ± 11,9 ^a	13,8 ± 9,6 ^a	0,58 ± 0,58
Hypothalamus	Ovine Sexually Dimorphic Nucleus (oSDN)	1	10,2 ± 11,3	41 ± 55 ^{A,b}	10 ± 9,6 ^{a,c}	13 ± 15 ^a	0 ± 1,2
	Organe Vasculaire de la Lame Terminale (OVLTL)	1	6,84 ± 1,8 ^A	8,26 ± 6,29 ^A	7,16 ± 2,9 ^A	1,83 ± 1,27	0,71 ± 0,98
	Noyau Paraventriculaire (NPV)	5	2,61 ± 0,11 ^c	13,6 ± 16,97 ^A	18,5 ± 21,2 ^A	15,9 ± 16,96	1,24 ± 0,48
	Noyau Suprachiasmatique (NSCH)	4	13,1 ± 9,7	23,3 ± 14,46 ^A	27,7 ± 24,8 ^a	44,5 ± 15,2 ^a	4,7 ± 2,9
	Noyau Supraoptique (NSO)	3	0,32 ± 1,27	3,13 ± 6,9 ^a	2,14 ± 1,8 ^a	2,83 ± 2,09 ^a	0 ± 0
	Noyau Ventromédian (NHVM)	4	26 ± 28 ^A	13,25 ± 11,1 ^a	16,7 ± 20 ^a	23,8 ± 15,5	2,48 ± 1,31
	Noyau Accumbens (Nacc)	2	1,87 ± 1,19 ^A	3,43 ± 2,99 ^A	2,49 ± 1,63 ^a	4,36 ± 7,4	0 ± 0,48
	Corps Mamiliaire Médial (CMM)	3	10,9 ± 10 ^A	4,15 ± 5,56 ^A	4,57 ± 5,82 ^a	5,06 ± 6,59 ^a	0,11 ± 0,23
	Bed Nucleus of Striae Terminales Latéral (BNSTlat)	4	2,59 ± 1,54 ^A	6,06 ± 3,5 ^a	3,05 ± 4,6 ^A	2,62 ± 6,3	0 ± 0
	Bed Nucleus of Striae Terminales Médial (BNSTmed)	4	3,17 ± 1,63 ^{A,c}	6,32 ± 8,61 ^A	3,14 ± 2,85 ^a	13,7 ± 27,2 ^a	0 ± 0
	Bed Nucleus of Striae Terminales Ventral (BNSTvent)	4	3,67 ± 0,25 ^A	9,02 ± 9,06 ^A	3,6 ± 2,86 ^A	8,5 ± 16,32	0 ± 0,15
	Amygdale Noyau Médian (AMYmed)	4	5,65 ± 11 ^A	8,52 ± 5,51 ^A	3,88 ± 10,29 ^a	2,97 ± 2,1	0,09 ± 0,12
	Amygdale Noyau Latéral (AMYlat)	4	1,5 ± 2,2 ^a	0,65 ± 4,69 ^A	1,26 ± 1,83 ^a	1,08 ± 1,97	0 ± 0
	Amygdale Noyau Cortical (AMycort)	4	5,17 ± 13,2 ^A	6,06 ± 3,76 ^A	5,19 ± 4,64 ^a	3,47 ± 5,77	0,49 ± 0,24
	Amygdale Noyau Central (AMYcent)	4	1,6 ± 3,5 ^a	4,79 ± 4,02 ^A	5,19 ± 8,93	3,28 ± 4,53	0 ± 0,04
	Amygdale Noyau Basal (AMYbas)	4	7,3 ± 6 ^A	5,19 ± 3,94 ^A	5,2 ± 4,71 ^a	3,5 ± 6,35 ^a	0,09 ± 0,17
	Septum Latéral (SL)	1	0,4 ± 0,4	2,1 ± 1,25 ^a	2,56 ± 2,44 ^a	1,41 ± 3,16	0,01 ± 0,01
	Hippocampe Ventralis (HV)	3	3,12 ± 2,64	1,14 ± 1,36	2,26 ± 2,34	1,39 ± 2,4	0,45 ± 0,51
	Cortex Cingulaire (CxCing)	2	4,37 ± 1,11 ^A	5,53 ± 5,72 ^A	5,22 ± 3,05 ^A	3,48 ± 6,35 ^a	0,03 ± 0,06
	Cortex Frontal (CxFr)	2	0,74 ± 1,3 ^A	1,56 ± 1,14 ^A	0,9 ± 2,18 ^a	2,11 ± 2,43 ^a	0,06 ± 0,15
	Cortex Pariétal (CxPar)	2	0,37 ± 0,88 ^A	1,29 ± 1,46 ^a	0,38 ± 2,14	0,35 ± 1,24	0 ± 0
	Cortex Insulaire (CxIns)	2	2,9 ± 4,6 ^A	2,66 ± 8,23 ^A	3,43 ± 5,52 ^A	1,26 ± 0,93 ^a	0,06 ± 0,08
	Cortex Piriforme (CxPir)	2	1,3 ± 3,1 ^A	0,48 ± 4,97 ^a	2,31 ± 1,83 ^a	1,31 ± 1,06 ^a	0,21 ± 0,19
	Cortex Entorhinal (CxEnt)	3	3,2 ± 8,8 ^a	2,27 ± 1,41	1,61 ± 2,15	3,41 ± 0,6 ^a	0,89 ± 1,48
	Thalamus Ventro Latéral (TVL)	3	0,3 ± 4,3	0 ± 0,73	0 ± 0,26	0,55 ± 0,91	0 ± 0
	Noyau Paraventriculaire du Thalamus (NPVT)	2	10 ± 7,8 ^a	38,8 ± 52 ^a	40 ± 54,8 ^a	19,3 ± 27 ^a	0,54 ± 1,22

^a Diffère de CIM (Mann-Whitney, p < 0,05)

^A Diffère de CIM (Mann-Whitney, p < 0,01)

^b Diffère de CIF (Mann-Whitney, p < 0,02)

^c Diffère de CDF (Mann-Whitney, p < 0,05)

Discussion

Notre étude est la première à réaliser une description aussi complète des structures hypothalamiques, limbiques, corticales et thalamiques impliquées dans la phase motivationnelle et consommatoire chez les béliers hétérosexuels, ainsi que leurs implications dans le choix d'un partenaire sexuel, ou encore dans le niveau de motivation sexuel, grâce à la protéine c-Fos comme marqueur de l'activité neuronale.

Parmi ces 26 structures cérébrales analysées, seuls le HV et le TVL présentent dans tous les groupes une densité de cellules FOS-IR très faible et constante. Le groupe CIM présente une densité dans la grande majorité des structures toujours très faible par rapport aux autres groupes. Il n'y a pas de différence de stimulation, dans toutes les aires analysées, entre les groupes CIF et MO. Les seules structures qui montrent plus de stimulation chez les CDF que chez les CIF sont l'APO et l'oSDN et les CDF ont une densité de cellules FOS-IR plus forte dans l'APO, le NPV et le BNSTmed que les FL. À l'exception d'AMYcent, le CxPar, le CxEnt, le HV et le TVL, toutes les aires étudiées semblent être impliquées dans la phase motivationnelle. L'AMYcent et le CxPar sont impliqués dans la phase consommatoire et l'APO et l'oSDN semblent être impliquées dans les deux phases.

Le contact direct ou indirect avec les femelles a provoqué, chez les mâles attirés par les femelles, la présence de cellules Fos-IR dans de nombreuses structures diencéphaliques et corticales. Mais le contact indirect avec les mâles n'a pas entraîné la présence de ces cellules chez les mâles attirés par les femelles, alors que des cellules Fos IR sont observées chez les mâles attirés par les mâles qui ont été exposés à d'autres mâles.

Le cortex enthorinal était la seule structure dans laquelle la densité FOS-IR était plus élevée chez les MO, mais il ne l'a pas été chez les CDF et ni chez les CIF, tandis qu'il l'a été chez les FL.

L'APO et l'oSDN

Les CDF ont eu une stimulation de l'APO 2,27 fois plus forte que celle trouvée chez les CIF, et la quantité de neurones Fos-IR chez les CIF et CDF est comparable à celle trouvée par (Alexander et al., 2001a) chez les béliers de haute et basse performance exposés sans contact direct à des femelles en chaleur. Pour plusieurs auteurs L'APO n'est impliquée que lors de la phase consommatoire (Everitt, 1990; Robertson et al., 1991; Baum et Everitt, 1992; Kollack et Newman, 1992; Wersinger et al., 1993; Fernandezfewell et Meredith, 1994; Liu et al., 1997b; Paredes, 2003). D'autres affirment qu'elle n'est stimulée que lors de la phase motivationnelle (Lloyd and Dixson, 1988; Paredes et al., 1993; Hurtazo et al., 2008) et d'autres encore qu'elle est impliquée lors des deux phases (Shimura et al., 1994; Pfaus, 1999; Yeh et al., 2009). Nos données montrent à la fois l'implication de l'APO dans la phase motivationnelle du comportement sexuel du bélier FO et MO et la relation étroite entre la stimulation de l'APO et la quantité d'approches réalisées, un indice indirect de la motivation sexuelle ($r = 0,65$, $p = 0,000$; Graphique 1). On remarque que plus les stimulations ont été nombreuses, plus on a eu d'approches latérales. Les CDF ont fait beaucoup plus d'approches latérales que tous les autres groupes et c'est chez eux que le nombre de cellules Fos-IR était le plus grand. Tandis que les FL et les CIM n'ont différé ni dans le nombre d'approches et ni dans leur stimulation de l'APO, les deux groupes étant les plus faibles pour les deux indices. Une faible stimulation de l'APO accompagne donc une faible libido. Cela peut montrer que l'APO est une importante structure pour la libido chez les béliers. Ceci concorde avec les données chez les rats qui montrent que L'APO stimulée accélère la copulation et diminue le temps précédent l'éjaculation (Malsbury, 1971; Merari et Ginton, 1975), tandis que son inactivation produit une inhibition sexuel (Hurtazo et al., 2008). Avec nos données, on ne peut rejeter l'hypothèse qu'un plus haut niveau de stimulation de l'APO soit impliqué dans la phase consommatoire, comme observé chez les CDF. Donc, chez les béliers l'APO est probablement impliquée dans la phase motivationnelle, mais elle peut aussi l'être dans la phase consommatoire et elle constitue une région clé pour la libido corroborant les résultats de nombreux auteurs (Shimura et al., 1994; Pfaus, 1999; Yeh et al., 2009, Malsbury, 1971; Merari et Ginton, 1975; Hurtazo et al., 2008).

Il a été démontré que l'APO est un site clé pour la choix du partenaire sexuel (Kindon et al., 1996; Paredes et al., 1998b; Paredes, 2003; Roselli et al., 2004b), car des mâles avec

une lésion bilatérale de l'APO ont préféré des mâles plutôt que des femelles réceptives. Chez les moutons, la taille du noyau sexuellement dimorphique dans la zone préoptique et son niveau d'aromatase mRNA sont plus élevés chez les mâles orientés vers les femelles que les mâles orientés vers les mâles (Roselli et al., 2004a,b). Nos études confirment ces résultats : nous avons trouvé une différence en surface entre les MO et les autres mâles (tous attirés vers femelles) ($MO = 0.31 \pm 0.13 \text{ mm}^2$ comparés aux autres mâles = $0.51 \pm 0.18 \text{ mm}^2$; $p < 0.007$).

Par contre, nous avons trouvé que l'activité de l'APO était de la même intensité chez les MO et chez les CIF ce qui est en accord avec les travaux de (Alexander et al., 2001a), qui n'ont pas trouvé de différence de stimulation de l'APO entre les béliers attirés par des mâles exposés à des mâles, et les béliers de haute performance exposés à des femelles en chaleur, les deux groupes n'ayant pas de contact direct avec les animaux stimuli.

La densité élevée de neurone Fos-IR dans les oSDN des béliers CDF, MO et CIF qui étaient les béliers sexuellement actifs et exposés à leurs partenaires préférés, est cohérente avec le rôle de ce noyau dans le comportement sexuel et le choix d'un partenaire sexuel sans pour autant être spécifique du choix.

Malgré des différences structurelles, la façon dont ces structures fonctionnent devant le stimulus sexuel signifiant semble la même. Cette conclusion devrait être tirée avec précaution à cause du petit nombre de béliers MO que nous avons eu pour notre étude et aussi à cause de la limite technique, car il est possible d'avoir une stimulation cellulaire sans expression de Fos (voir revue de Hoffman et al., 2000).

La comparaison entre nos données et celles d'Alexander et al. (2001a) montre quelques différences importantes. Dans leur travail, ils ont trouvé une plus forte expression de cellules Fos-IR chez les béliers ayant une faible performance, tandis que dans le notre les béliers ayant une faible libido présentaient une densité plus faible que ceux hautement motivés. Deuxièmement, contrairement à nous, ils n'ont observé aucune cellule Fos-IR chez les mâles qui préfèrent les mâles et exposés à des mâles. Une des différences principales dans le protocole est que, lors de leur étude, l'exposition à d'autres animaux a duré 4 heures alors que pour notre expérience, ils n'étaient exposés que 1h30. Il est possible que l'on n'étudie pas le même phénomène. Une autre différence concerne le nombre de coupes étudiées par zone.

Ils ont analysé une seule section par structure, tandis que nous avons fait 4 sections de l'APO, du BNST latéral, du VMH et de l'AMYm couvrant ainsi une zone plus large.

Noyaux hypothalamiques

Dans toutes les autres structures hypothalamiques la densité de cellules Fos-IR ne diffère pas significativement entre CDF et chez les CIF. Toutes ces structures semblent être impliquées dans la première phase du comportement chez les béliers attirés vers femelles.

Le NSCH n'a été impliqué, chez les rats, que lors de la phase consommatoire après activité sexuelle vigoureuse (Phillips-Farfán et Fernández-Guasti, 2007). D'après nos données, nous ne pouvons affirmer une implication de cette zone lors de cette phase. Par contre son implication paraît exister lors de la phase motivationnelle chez les béliers FO et MO. Nos résultats montrent qu'il n'y a pas eu de stimulation du NSCH chez les FL, tandis qu'il y en a eu chez les CDF, CIF et MO. Ceci nous amène à penser une probable implication de ce noyau dans le processus de la motivation sexuelle. Chez les hommes, une différence morphologique du NSCH a été constatée par Swaab et Hofman, (1995) entre homosexuels et hétérosexuels (plus grand chez les homosexuels), mais la lésion du NSCH n'a pas affectée la préférence du partenaire chez les rats (Kruijver et al., 1993) et chez nos béliers il semble que ce noyau n'a pas d'implication dans cette préférence.

En ce qui concerne le NPV, aucune différence significative n'a été trouvée entre les béliers CDF et CIF. Ainsi nos données ne concordent pas avec les résultats de Liu et al., (1997b, a), car elles ne nous permettent pas d'affirmer une probable implication du NPV dans la phase consommatoire, mais seulement dans la phase motivationnelle. C'est peut être dû au fait que notre comptage a été réalisé de façon globale dans tout le NPV, ne tenant pas compte des spécificités anatomiques (subrégions magnocellulaire et parvocellulaire) (Caquineau et al., 2006) qui impliquent le NPV, chez les rats, dans les deux phases du comportement sexuel. Ce résultat contraste aussi avec le rôle de ce noyau sur le contrôle de l'éjaculation observé chez les rongeurs (Coolen et al., 2004). Cependant, nous ne pouvons pas exclure que les mâles, dans les groupes sexuellement motivés et exposés à des femelles, aient montré une érection que nous n'ayons pas remarqué. Cette absence de différence pourrait aussi avoir une relation avec l'organisation du comportement sexuel chez les moutons. Chez cette espèce, le mâle éjacule presque à chaque intromission (Pepelko et Clegg, 1965 ; Dewsbury, 1972). Cette intromission peut arriver à la première ou la dixième monte, en fonction de la "dextérité" du mâle (en moyenne 1,6 selon Pepelko et Clegg 1965) et en général après seulement quelques

poussées pelviennes superficielles (Banks, 1964). Ainsi, la quantité de stimulation tactile du pénis est beaucoup plus faible et l'éjaculation est au moins partiellement contrôlée par des mécanismes différents chez le bélier et chez le rongeur. Par contre, le fait d'avoir trouvé une différence significative, dans le NPV, entre les FL et les CDF peut montrer une implication de cette aire dans la libido. La stimulation chez les FL a été beaucoup plus faible que celle des CDF, montrant que lorsque les neurones du NPV ont plus réagi, la motivation a été plus exprimée et s'est traduite par un plus grand nombre d'approches latérales, de montes et d'éjaculations. Ceci concorde avec les résultats de (Liu et al., 1997b, a). Ils ont montré qu'une lésion partielle ou totale du NPV entraîne une baisse de la libido. Le fait de trouver une stimulation semblable dans le NPV chez les MO et les CIF nous amène à penser que le niveau d'excitation dans ces deux groupes était semblable (Miyagawa et al., 2007). Le NPV semble donc être une structure impliquée dans la motivation pour un partenaire du même sexe chez les béliers.

Les différences de densité de Fos-IR dans le Nacc chez les CDF, CIF et MO ressemblent à celles observées dans le NPV, et le Nacc semble être impliqué dans la phase motivationnelle chez les béliers hétérosexuels et MOs. En revanche, l'absence de différence entre les CDF et les FL suggère qu'il n'existe pas de lien entre l'activation de cette structure et l'intensité de la motivation sexuelle. Ceci concorde avec les données de (Kippin et al., 2004) qui, en lésant le Nacc, n'ont pas observé de conséquence sur la motivation sexuelle chez le rat. Les mêmes résultats sont observés pour l'NHVM, l'OVLTL et le CMM chez tous les groupes testés. Ces structures peuvent être impliquées dans la phase motivationnelle chez les béliers hétérosexuels et MOs, mais ne sont probablement pas impliquées dans l'intensité de la motivation sexuelle. Les niveaux de stimulation trouvés dans le NHVM des CDF, CIF, FL et MO sont proches de ceux trouvés par (Alexander et al., 2001a) chez les béliers. Par contre, cette structure a été associée, chez le rat, à la satiété sexuelle (Fernandez-Guasti et al., 2003). Ce qui n'est probablement pas le cas dans les groupes qu'on a testé. Nous n'avons pas observé chez nos béliers l'effet inhibiteur du corps mamillaire sur la performance trouvé par Lisk (Lisk, 1969) chez le rat, car nous n'avons pas de différence de stimulation entre les groupes FL et CDF. Le comportement identique du NSO à celui du NPV, chez les CDF, CIF et MO, confirment leurs similitudes anatomiques, car les deux possèdent des neurones magnocellulaires à ocytocine (Caquineau et al., 2006). Nous ne pouvons cependant pas affirmer que le NSO soit impliqué dans la phase consommatoire chez le bélier, comme cela l'a été montré chez le rat (Honda et al., 1999; Caquineau et al., 2006), mais nos données nous

amènent à penser que le NSO est probablement impliqué dans la phase motivationnelle du comportement sexuel du bélier hétérosexuel et MO. La non stimulation du NSO chez les FL, et sa stimulation chez les CDF et chez les CIF sont des arguments suggérant l'implication du NSO dans l'expression de la motivation sexuelle. Une plus forte stimulation du NSO est accompagnée d'une plus forte libido. Cette donnée est en accord avec l'augmentation de la latence à la monte et à l'intromission observée par (Caquineau et al., 2006) chez les rats ayant reçu un blocage du NSO.

Structures limbiques

Les relations entre les structures limbiques (BNST et AMY) et hypothalamiques ont été bien montrées chez le rat par Baum et Everitt (1992). Ils ont remarqué que l'activation de l'APO suite aux interactions sexuelles disparaissait si le BNST et l'AMY étaient lésées. Nos données peuvent nous amener à penser que cette relation existe aussi chez les béliers. Nous avons trouvé une activation des BNST et des AMY dans les CDF et CIF (exception de l'AMYcent), comme pour l'APO. Plusieurs études indiquent que des lésions du BNST, chez les rongeurs, perturbent les comportements motivationnelles et/ou consommatoire (Been et Petrulis (2010) (voir Aste et al., 1998 ; Pfaus et Heeb, 1997)), indiquant une participation de cette structure lors des deux phases du comportement sexuel. Des chercheurs ont supposé que le BNST médial fait partie du circuit qui contrôle le comportement d'accouplement et que le BNST latéral est caractérisé par des connections réciproques avec des nucleus impliqués dans la régulation autonome central (Aste et al., 1998). Ces données suivent la tendance plus actuelle qui montre qu'une même structure cérébrale, selon ses subdivisions, peut participer aux deux phases du comportement sexuel. Nos données ne nous permettent pas d'affirmer une implication du BNST dans la phase consommatoire, mais on peut penser que les trois BNST étaient impliqués dans la phase motivationnelle. Ceci concorde avec les données d'Alexander et al., 2001a. Les BNSTlat et ventral semblent ne pas influencer sur le degré de motivation sexuelle, car ils étaient stimulés de la même façon chez les FL et chez les CDF. Par contre, le BNSTmed semble être impliqué, car les CDF ont présenté une stimulation supérieure à des FL, contrairement à ce qu'Alexandre et al., (2001a) ont trouvé. Cette discordance doit provenir du fait qu'ils ont compté les cellules de façon globale sur tout le BNST sans considérer ses divisions, tandis que nos résultats prennent en considération les sub-régions du BNST. La stimulation trouvée dans les trois subdivisions du BNST chez les MO était la même que celle des CIF, ainsi il paraît évident que les BNST (lat, med et vent) sont

probablement impliqués dans la phase appétitive chez les béliers attirés par des mâles. Même si les niveaux de stimulations trouvés dans les BNST chez nos animaux MO correspondent à ceux trouvés par Alexander et al., (2001a) chez ses béliers attirés par des mâles, ses données ne lui permettent pas d'affirmer une probable implication du BNST chez les béliers MO. Cette différence peut s'expliquer par la variation des critères utilisés pour sélectionner les béliers attirés par des mâles. Nos critères étaient beaucoup plus restrictifs que ceux utilisés par eux (voir matériel et méthodes).

Tous les noyaux amygdaliens observés ont montré le même comportement que celui des BNST chez les CDF, CIF, MO et FL, à l'exception de l'AMYcent chez les CIF. Ainsi, l'AMYmed, l'AMYlat, l'AMYcort et l'AMYbas semblent être impliqués lors de la phase motivationnelle chez les béliers hétérosexuels et MOs comme montré chez les rongeurs (Harris et Sachs, 1975; Kondo, 1992, Everitt, 1990).

L'AMYme des CDF, CIF et FL ont présenté une activation des cellules FOS-IR de la même intensité. Ceci nous permet de penser que cette activation est probablement liée aux comportements motivationnelles comme cela l'a été montré chez le rat (Harris et Sachs, 1975 ; Bressler et al., 1996 ; Paredes et al., 1998a). Mais nous ne pouvons pas exclure une possible implication de cette structure dans la phase consommatoire comme l'a démontré Collen (Coolen et al., 1996). L'AMYmed peut être impliquée lors des phases motivationnelle et consommatoire chez le rat (Kondo et Arai, 1995) et chez le furet (Wersinger and Baum, 1997). Cette participation distincte dépend de la région de l'AMYmed : la région dorsolatérale est impliquée dans la phase consommatoire, et la médiale dans la phase motivationnelle (voir Pfau and Heeb, 1997). Nous n'avons pas fait cette distinction anatomique dans l'AMYmed, ce qui a pu entraîner le manque de différenciation de FOS-IR entre les groupes CDF, CIF et FL.

Au sujet de L'AMY basolatérale et l'AMYcort, nos données sont en concordance avec les publications. L'AMY basolatérale n'est activée que pendant l'expression des comportements olfactifs chez le rat (Coolen et al., 1997; Kippin et al., 2003) et L'AMYcort a été citée comme impliquée uniquement lors de la phase appétitive, chez le rat (Melis et al., 2009).

En ce qui concerne l'AMYcent, nos résultats montrent une activation à la fois chez les CDF et les FL alors que ces n'ont réalisé ni monte et ni éjaculation. Donc, il est probable que cette stimulation soit plutôt causée par le contact direct que les mâles des deux groupes ont pu avoir avec les femelles. Alexander et al. (2001a), à partir des observations de Perkins et

Fitzgerald (1992), ont remarqué l'importance du contact physique sur la réponse physiologique chez les béliers attirés par des béliers. L'AMYcent fait partie du système limbique (Purves et al., 2011; Mahler, 2009) impliqué dans les conduites motivationnelles et émotionnelles (Purves et al., 2011), et l'amygdale peut avoir un double rôle : certains noyaux stimulent le comportement sexuel et leur lésion inhibe toute motivation sexuelle, tandis que d'autres ont une action inhibitrice et leur lésion se traduit par des troubles de l'état affectif de l'animal et par une hypersexualité (Dreifuss et al., 1968). Donc, le contact indirect peut probablement inhiber l'activation de l'AMYcent alors que le contact direct peut le stimuler.

Le septum Latéral (SL) est une aire importante pour le comportement sexuel mâle. Chez le rat (Kondo et al., 1990; Gogate et al., 1995) et chez la caille (Taziaux et al., 2006), son implication a seulement été observée lors de la phase consommatoire. Nos données ne nous permettent pas de confirmer l'implication de cette zone lors de cette phase, mais son implication paraît évidente lors de la première phase chez les béliers hétérosexuels et MO. De même, il semble que le SL, chez le bélier, est une zone importante pour la motivation sexuelle, car il n'y a pas eu de stimulation chez les FL, tandis qu'il y en a eu chez les CDF et CIF.

Structures corticales

Les cortex Cingulaire (CxCing), CXFr, CxIns et CxPir ont tous eu le même comportement, et pourtant il semble que ces cortex, chez nos béliers, ne soient impliqués que dans la phase motivationnelle chez les hétérosexuels et MOs. Étant donné qu'ils étaient stimulés chez les FL de la même façon que chez les CDF et les CIF, il semble que la stimulation de ces cortex n'agisse pas sur leur niveau de motivation sexuelle.

Nos données sont en accord avec la plupart des publications, car la majorité des auteurs citent ces cortex comme impliqués dans la phase motivationnelle : le CXFr (Stoleru et al., 1999; Bocher et al., 2001; Mouras et al., 2003; Hamann et al., 2004), et le CxCing (Stoleru et al., 1999; Karama et al., 2002) ont été excités, chez les humains, à partir des stimulus visuels. Chez les rats, la participation du CXFr a été observée lors des deux phases du comportement sexuel (Balfour et al., 2006), tandis que les lésions du CxCing ont entraîné des préjudices pour la phase consommatoire (Yamanouchi et Arai, 1992) mais Frohmader et al (2010) ont pu montrer que ce cortex est lié au système mesolimbique qui régule la motivation et la récompense, ce qui semble contradictoire.

Le CxPar n'a pas été stimulé chez les CIF ou chez les MO, mais il l'a été chez les CDF et FL donc seulement lorsque le contact entre les animaux était direct. Ainsi il est probable que le contact indirect inhibe le CxPar, tandis que le contact direct le stimule. L'effet du contact direct sur la réponse physiologique des béliers a été suggéré par Alexander et al (2001a).

Le cortex entorhinal était l'unique structure qui a été activée chez les MO mais pas chez les CDF ou les CIF; par contre il l'a été chez les FL. Une hypothèse est que cette activation soit liée à des neurones inhibiteurs du comportement hétérosexuel. D'une certaine façon cette tendance a été trouvée chez les hommes qui ont éjaculé, après masturbation. L'éjaculation a entraîné une diminution d'activation dans le cortex entorhinal (Holstege et al., 2003). Chez les hommes hypoactifs, une activation du cortex orbitofrontal est observée, tandis que chez les hommes qui ont une activité normale il n'est pas activé. Les chercheurs en déduisent que les hypoactifs présentent un manque de levée de l'inhibition exercée par le cortex orbitofrontal (Mouras et al., 2003). On en déduit que chez les béliers hétérosexuels, l'activation du CxEnt entraîne une baisse de la libido, et que les béliers FL souffrent d'un manque de levée de l'inhibition exercée par le CxEnt. Le CxEnt pourrait fonctionner comme un inhibiteur de la motivation hétérosexuelle.

Autres structures cérébrales

Aucune activation Fos n'est observée dans l'HV et le TVL. Ces structures semblent n'avoir aucun rôle dans les événements sexuels des béliers hétérosexuels et MOs, ce qui n'est pas le cas dans les observations de Taziaux et collaborateurs (Taziaux et al., 2006; Taziaux et al., 2007) chez la caille, qui ont constaté une implication de ces structures pendant la phase motivationnelle. Cette apparente contradiction peut-être due à l'éloignement des espèces.

Le NPVT semble être impliqué lors de la phase motivationnelle des béliers hétérosexuels et MO. Par contre la stimulation de cette structure ne semble pas avoir de relation avec le niveau de la motivation sexuelle, car elle était activée de la même façon chez les FL et chez les CDF. Pour (Sewards et Sewards, 2003), le NPVT, chez les rats, est impliqué dans la représentation du désir sexuel et (Sapolsky et Eichenbaum, 1980) ont montré

que les lésions affectant le NPVT, chez les hamsters, peuvent provoquer des comportements pré-copulatoires et copulatoires inappropriés et inefficients. Ces données, comme les notre, peuvent référencer le NPVT comme une importante aire pour la phase motivationnelle.

Conclusions

Nos résultats montrent que la réalisation des approches latérales, chez les béliers hétérosexuels, est accompagnée d'activations dans l'hypothalamus : APO, NPV, NSCH, NSO, NHVM, Nacc, OVLT et CMm ; dans les structures limbiques : BNST latéral, médial et ventral, AMY médiane, latérale, corticale et basal et le septum latéral ; dans les structures corticales : des cortex cingulaire, frontal, insulaire et piriforme. Et aussi dans le NPVT. Toutes ces structures semblent être impliquées dans la première phase du comportement sexuel du bélier Île-de-France.

Le déclenchement de la phase consommatoire fut, chez tous les béliers CDF, précédé de la phase motivationnelle. Une structure qui n'a pas été stimulée chez les CIF, qui l'a été chez les CDF, peut l'avoir été lors de montes et d'éjaculations, ce qui atteste de sa participation dans la phase consommatoire. On a observé que seuls l'AMYcent et le Cortex Parietal n'ont pas été stimulés chez les CIF, mais l'ont été chez les CDF. L'AMYcent et le CxPar n'étant pas stimulés chez les CIF, mais l'étant chez les CDF, témoignent de leur probable implication dans la phase consommatoire du comportement hétérosexuel du bélier.

L'APO et l'oSDN, chez les béliers, semblent être impliquées dans les deux phases du comportement sexuel. L'APO semble être une importante structure dans le niveau de la motivation sexuelle au même titre que le NPV et le BNSTmed. Concernant le CxEnt, il pourrait fonctionner comme un inhibiteur de la motivation hétérosexuelle.

Toutes les structures analysées sauf l'AMY centrale, le cortex pariétal et le thalamus ventrolatéral sont plus activées chez des CIF que chez les CIM. La plupart de ces structures sont également plus activées chez les MO que chez les CIM mais pour un certain nombre d'entre elles, la différence n'est pas significative, du fait de la variabilité et du faible effectif.

Par contre, il n'y existe aucune différence de densité de cellules Fos-IR entre le groupe MO et CIF.

Il semble que dans le comportement sexuel du bélier les relations entre les structures corticales, hypothalamiques, limbiques et thalamiques sont présentes. Mais les circuits responsables des deux phases (motivationnelle et consommatoire) paraissent être distincts. Par contre, il semble que quel que soit le partenaire sexuel préféré, l'exposition à ce partenaire provoque une activation des mêmes structures cérébrales. Et le niveau d'expression de la motivation sexuel semble avoir des sites spécifiques et bien précis dans l'APO, le NPV et le BNSTmed.

Conclusion générale

L'objectif de cette thèse est de mieux comprendre quelles sont les informations et les structures nerveuses centrales impliquées lors d'interactions de type sexuel chez des béliers qui diffèrent par leur niveau d'activité ou leur préférence sexuelle. Mais pour cela il nous fallait tout d'abord bien connaître l'expression comportementale des béliers dans des conditions dites sexuelles, pour bien sélectionner les animaux selon leur libido et leur préférence sexuelle pour un partenaire mâle ou femelle. Il nous semblait aussi être important de vérifier le rôle de facteurs qui pouvaient influencer le comportement sexuel du bélier, ce qui pouvait nous permettre de mieux comprendre l'interaction entre des facteurs internes (comme par exemple l'âge et l'expérience), externes (lumière) et le comportement sexuel. Cette dernière partie sert à faire un bilan des principaux résultats obtenus dans chaque chapitre de cette thèse, et d'identifier les questions encore posées pour orienter les futures recherches.

Le comportement sexuel du bélier

Le but de la première partie de cette thèse est d'étudier l'expression du comportement sexuel des béliers adultes en s'intéressant à la variabilité individuelle : niveau, de libido, performance sexuelle et sexe du partenaire sexuel préféré, en prenant en compte à la fois la phase appétitive et la phase consommatoire du comportement. L'observation détaillée d'un grand nombre de béliers faces aux mêmes tests nous a permis de remarquer que le niveau d'expression de leur comportement est très variable d'un animal à l'autre mais reproductible pour un même animal. Ainsi nous avons pu identifier des béliers avec des niveaux de motivation différents (haute – 58%, moyenne – 20%, basse – 13% et inexistante – 9%), de performance variables (haute – 58%, basse – 29% et inexistante ou inactif – 13%) et différentes préférences comme partenaire sexuel (femelle – 92%, mâle 3%, 5% n'ayant pas exprimé de préférence). Malgré cette variabilité, les caractéristiques d'un bélier adulte n'ont pas tendance à changer : un bélier qui a montré une haute libido et une haute performance pendant la première exposition conserve son expression sexuelle lors des autres expositions. Cette constance du comportement exprimé par un même individu souligne la nécessité de la mise au point de méthodes d'évaluation fiables, élaborées à partir de tests standardisés qui permettent de faire une sélection efficace des reproducteurs.

Les résultats issus de chaque test et la vérification des relations intra et inter tests ont permis de confirmer l'importance de l'approche latérale dans le test vis-à-vis des femelles, unique comportement corrélé significativement favorable et étant le plus manifesté. La monte n'est pas systématiquement suivie par l'éjaculation, elle révèle la dextérité du mâle. Toutes les latences observées avant la première éjaculation, sauf la latence de réaction, ont été défavorables et significativement corrélées avec le nombre d'éjaculation. Ces résultats ont validé l'approche latérale comme comportement approprié pour l'évaluation de la libido, et l'éjaculation pour la performance d'un bélier, n'excluant pas l'utilisation des latences à la première approche, première monte et première éjaculation dans l'évaluation de la performance. L'analyse conjointe des relations inter tests a mis en évidence que les mâles les plus motivés et performants vis-à-vis des femelles sont ceux qui passent le plus de temps à côté des femelles dans le test de choix. Ces relations inter tests nous ont permis d'établir des critères rassurants dans l'identification des mâles attirés par des mâles.

Quelques facteurs capables d'influencer le comportement sexuel du bélier

L'identification des facteurs qui peuvent influencer le comportement sexuel constitue une ligne de recherche importante car elle peut générer des informations qui pourront permettre de contrôler l'expression sexuelle. Nous avons souhaité vérifier l'effet de deux de ces facteurs : l'âge et la photopériode.

Il nous a paru intéressant de vérifier l'influence de l'âge sur le comportement sexuel du bélier en considérant deux extrêmes : l'expression de ce comportement chez des animaux peu après la puberté, en début de carrière reproductive, et chez des animaux très âgés, à la fin de leur carrière de reproducteur. Cette étude devait nous permettre de répondre à un certain nombre de questions telles que : L'expression de la motivation, de la performance et du choix d'un partenaire sexuel est-elle variable selon l'âge de l'animal ? L'inactivité ou les différents niveaux de libido et de performance sont-ils déjà perceptibles dès le commencement ? L'expression de ce comportement à la fin de la vie sexuelle est-elle semblable à celle de l'âge adulte ?

Nous avons montré qu'en période post pubertaire (11 à 14 mois) et à un âge avancé (7 à 8 ans), la libido des béliers est inférieure à celle des béliers adultes (3 à 5 ans). Le même effet a été remarqué sur la performance. Néanmoins, les mécanismes impliqués dans cette baisse de libido et de performance à l'âge précoce ne sont probablement pas les mêmes qu'à

l'âge avancé. Chez les béliers âgés, on ne peut pas penser que la décroissance de l'activité sexuelle est due à l'inexpérience, tandis que chez les jeunes, une cause possible est le manque d'expérience. Mais, pour démontrer ce rôle, il faudrait un protocole dans lequel les animaux seraient suivis de la puberté jusqu'au vieillissement, ce qui n'est pas faisable pendant une thèse. Par contre, il est aisé de constater l'existence chez les animaux pubères de différences d'expression de libido, de performance et de choix d'un partenaire sexuel. De ce fait, on peut penser qu'au sein de ces trois aspects du comportement sexuel chez le bélier, il y a une composante « innée ou instinctive ». Cependant, beaucoup de jeunes béliers exprimant une haute libido n'ont pas traduit cette motivation par une haute performance. Ceci nous conduit à l'hypothèse que la performance est plus dépendante de l'expérience que la libido. La proportion de béliers ayant réalisé des approches latérales reste constante entre population jeune et adulte, alors que celle ayant monté et éjaculé diffère, ce qui va dans le sens de cette hypothèse.

Il est cependant important de remarquer qu'au niveau des actes moteurs du comportement sexuel lui-même, de la séquence dans laquelle ces actes s'enchaînent, de la vitesse à laquelle ils sont exprimés et de leur fréquence, il n'existe pas de différence entre les béliers jeunes, âgés et adultes appartenant à une même classification. C'est-à-dire que les béliers à haute libido ou performance, jeune, adulte ou âgé, ne diffèrent en rien quant à l'expression de leur comportement sexuel.

La question du « caractère instinctif » des composants motivationnels et consommatoires, comme la question des mécanismes responsables de la baisse de libido et de la performance à l'âge précoce, restent donc posées.

L'étude de l'influence des traitements photopériodiques sur le comportement sexuel des béliers nous a permis d'arriver à deux observations intéressantes : la première est que le traitement photopériodique jour-long et jour-court (JL-LC) est capable de rendre les béliers aptes à s'accoupler hors saison sexuelle, mais avec une motivation diminuée. Néanmoins cette motivation diminuée n'affecte pas la performance de ces béliers. La deuxième observation concerne l'impact du conditionnement sur le comportement sexuel des béliers, car nous avons remarqué que l'exposition continue à des femelles en chaleur pendant toute l'année est capable de rendre les béliers aussi actifs pendant la contre-saison que pendant la saison sexuelle. Pourquoi le traitement JL-JC n'est pas capable de rétablir la libido à son niveau de saison sexuelle ? Quels sont les mécanismes activés par le conditionnement capable d'inhiber l'action photopériodique sur le comportement sexuel ? Ces questions restent sans réponse.

Les structures cérébrales

L'objectif principal de cette partie est d'identifier les structures cérébrales impliquées dans la phase motivationnelle et consommatoire du comportement sexuel du bélier, chez des animaux présentant des niveaux différents de libido et de préférence sexuelle. Les critères de choix de nos animaux et le protocole utilisé nous a permis de réaliser notre objectif.

Le contact direct ou indirect avec les femelles a provoqué, chez les mâles attirés par les femelles, la présence de cellules Fos-IR dans de nombreuses structures diencephaliques et corticales. Mais le contact indirect avec les mâles n'a pas entraîné la présence de ces cellules chez les mâles attirés par les femelles, alors que des cellules Fos IR sont observées chez les mâles attirés par les mâles qui ont été exposés à d'autres mâles.

Chez le bélier, il semble qu'il y ait des structures cérébrales impliquées seulement dans la phase motivationnelle, tandis que d'autres le seraient seulement dans la phase consommatoire, et que l'Aire Pré-optique (APO) et le Noyau sexuellement dimorphique de l'ovine (oSDN) participent aux deux. Exception faite de l'HV et du TVL, qui semblent n'avoir aucun rôle dans les événements sexuels, de l'AMYcent et du Cortex Parietal, qui semblent n'être impliqués que dans la phase consommatoire, toutes les autres structures analysées paraissent être impliquées dans la phase motivationnelle.

Nous sommes les premiers à publier des données présentant chez le bélier : l'implication de trois régions comme probables responsables pour une expression différenciée de la libido : l'APO, le NPV et le BNSTmed ; un rôle possiblement crucial du CxEnt dans l'attirance vers les mâles ; une probable activation des mêmes structures cérébrales quel que soit le partenaire sexuel préféré.

Ces données tout à fait nouvelles serviront de référence pour des études ultérieures, spécialement celles d'inactivation, qui pourront confirmer nos résultats et ainsi amener à des manipulations capables de contrôler l'expression de la motivation du choix sexuel.

Bibliographie

A

Ackerman, A.E., Lange, G.M., Clemens, L.G., 1997. Effects of paraventricular lesions on sex behavior and seminal emission in male rats. *Physiology & Behavior* 63, 49-53.

Adams, C.E., 1985. Reproductive senescence. In: Austin, C.R., Short, R.V. (Eds.), *Reproduction in Mammals. 4. Reproductive Fitness*, Cambridge University Press, pp. 210-233.

Adkins-Regan, E., Orgeur, P., Signoret, J.P., 1989. Sexual differentiation of reproductive behavior in pigs: Defeminizing effects of prepubertal estradiol. *Hormones and Behavior* 23, 290-303.

Agmo, A., 1999. Sexual motivation - an inquiry into events determining the occurrence of sexual behavior. *Behavioural Brain Research* 105, 129-150.

Aguirre, V., Orihuela, A., Vazquez, R., 2007. Seasonal variations in sexual behavior, testosterone, testicular size and semen characteristics, as affected by social dominance, of tropical hair rams (*Ovis aries*).

Ahlenius, S., Larsson, K., Svensson, L., 1980. Further evidence for an inhibitory role of central 5-HT in male-rat sexual-behavior. *Psychopharmacology* 68, 217-220.

Ahmad, N., Noakes, D.E., 1996. Sexual maturity in British breeds of goat kids. *British Veterinary Journal* 152, 93-103.

Alekseyenko, O.V., Waters, P., Zhou, H.Q., Baum, M.J., 2007. Bilateral damage to the sexually dimorphic medial preoptic area/anterior hypothalamus of male ferrets causes a female-typical preference for and a hypothalamic Fos response to male body odors. *Physiology & Behavior* 90, 438-49.

Alexander, B.M., Perkins, A., VanKirk, E.A., Moss, G.E., Fitzgerald, J.A., 1993. Hypothalamic and Hypophyseal Receptors for Estradiol in High and Low Sexually Performing Rams. *Hormones and Behavior* 27, 296-307.

Alexander, B.M., Rose, J.D., Stellflug, J.N., Fitzgerald, J.A., Moss, G.E., 2001a. Fos-like immunoreactivity in brain regions of domestic rams following exposure to rams or ewes. *Physiology & Behavior* 73, 75-80.

Alexander, B.M., Rose, J.D., Stellflug, J.N., Fitzgerald, J.A., Moss, G.E., 2001b. Low-sexually performing rams but not male-oriented rams can be discriminated by cell size in the amygdala and preoptic area: a morphometric study. *Behavioural Brain Research* 119, 15-21.

Alexander, B.M., Stellflug, J.N., Rose, J.D., Fitzgerald, J.A., Moss, G.E., 1999. Behavior and endocrine changes in high-performing, low-performing, and male-oriented domestic rams following exposure to rams and ewes in estrus when copulation is precluded. *Journal of Animal Science* 77, 1869-1874.

Allen, L.S., Gorski, R.A., 1990. Sex difference in the bed nucleus of the stria terminalis of the human brain. *J. Comp. Neurol* 302, 697-706.

Almeida, G. et Pelletier, J. 1988. Abolition of seasonal testis changes in the Île-de-France ram by short light cycles: relationship to luteinizing hormone and testosterone release. *Theriogenology* 29, 681-691.

Alnakib, F.M.S., Lodge, G.A., Owen, J.B., 1986. A study of sexual development in ram lambs. *Animal Production* 43, 459-468.

Andersen, M. L., Machado, E. B., Tufik, S., 2001. Effect of age in sexual behavior of sleep deprived rats after cocaine administration. *Sleep* 24, 406.

Angelier, F., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H., Chastel, O., 2006. Effect of age, breeding experience and senescence on corticosterone and prolactin levels in a long-lived seabird: The wandering albatross. *General and Comparative Endocrinology* 149, 1-9.

Aste, N., Balthazart, J., Absil, P., Grossmann, R., Mulhauer, E., Viglietti-Panzica, C., Panzica, G.C., 1998. Anatomical and neurochemical definition of the nucleus of the stria terminalis in Japanese quail (*Coturnix japonica*). *J. Comp. Neurol.* 396, 141-157.

Avdi, M., Banos, G., Stefos, K., Chemineau, P., 2004. Seasonal variation in testicular volume and sexual behavior of Chios and Serres rams. *Theriogenology* 62, 275-282.

B

Baba, K., Yajima, M., Carrier, S., Morgan, D.M., Nunes, L., Lue, T.F., Iwamoto, T., 2000. Delayed testosterone replacement restores nitric oxide synthase-containing nerve fibres and the erectile response in rat penis. *Bju International* 85, 953-958.

Bakker, J., Brand, T., Vanophemert, J., Slob, A.K., 1993. Hormonal-regulation of adult partner preference behavior in neonatally and-treated male-rats. *Behavioral Neuroscience* 107, 480-487.

Balfour, M.E., Brown, J.L., Yu, L., Coolen, L.M., 2006. Potential contributions of efferents from medial prefrontal cortex to neural activation following sexual behavior in the male rat. *Neuroscience* 137, 1259-1276.

Balfour, M.E., Yu, L., Coolen, L.M., 2004. Sexual behavior and sex-associated environmental cues activate the mesolimbic system in male rats. *Neuropsychopharmacology* 29, 718-730.

Ball, G.F., Balthazart, J., 2006. Androgen metabolism and the activation of male sexual behavior: It's more complicated than you think! *Hormones and Behavior* 49, 1-3.

Ballard, C.L., Wood, R.I., 2007. Partner preference in male hamsters: Steroids, sexual experience and chemosensory cues. *Physiology & Behavior* 91, 1-8.

Balthazart, J., 2010. *Biologie de l'homosexualité - On naît homosexuel, on ne choisit pas de l'être*, Wavre (Belgique).

Balthazart, J., Fabre-Nys, C., 2001. Le comportement sexuel. In: INRA (Ed.), *La reproduction chez les mammifères et l'homme*. Ellipses, Paris.

Banks, E.M., 1964. Some Aspects of Sexual Behavior in Domestic Sheep, *Ovis aries*. *Behaviour* 23, 249-79.

Barwick, S. A., Kilgour, R. J., Fowler, D. G., Wilkins, J. F., Harvey, W. R., 1989. Ram mating performance in border leicesters and related breed types .3. Relationships of ram

serving capacity, testis diameter, liveweight, breed and age with flock fertility. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 29, 17-22.

Barwick, S. A., Kilgour, R. J., Gleeson, A. C., 1985. Ram mating performance in border leicesters and related breed types .1. Pen test-performance and measures of testis diameter. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 25, 9-16.

Baum, M.J., 2006. Mammalian animal models of psychosexual differentiation: When is 'translation' to the human situation possible? *Hormones and Behavior* 50, 579-88.

Baum, M.J., Everitt, B.J., 1992. Increased expression of c-fos in the medial preoptic area after mating in male-rats - role of afferent inputs from the medial amygdala and midbrain central tegmental field. *Neuroscience* 50, 627-646.

Beach, F., 1956. Characteristic of masculine "sex drive" Nebraska Symposium on Motivation, 1-32.

Bear, M.F., Connors, B.W., Nieoullon, A., Paradiso, M.A., 2007. *Neurosciences: à la découverte du cerveau*. Éditions Pradel.

Been, L.E., Petrulis, A., 2010. Lesions of the posterior bed nucleus of the stria terminalis eliminate opposite-sex odor preference and delay copulation in male Syrian hamsters: role of odor volatility and sexual experience. *European Journal of Neuroscience* 32, 483-493.

Belloc, S., de Mouzon, J., Cohen-Bacrie, M., Junca, A.M., Dumont, M., Amar, E., Cohen-Bacrie, P., 2011. Impact of body mass index on sperm production: a study of 1940 patients *Hum. Reprod.* 26 suppl 1, 123-148.

Belousova, I. I., Gladkikh, D. V., Zhelezova, A. I., Stefanova, N. A., Kolosova, N. G., Amstislavskaia, T. G., 2009. Age-related aspects of male reproductive function in rats with normal and accelerated senescence. *Russ Fiziol Zh Im I M Sechenova* 95, 1258-1267.

Belousova, I.I., Gladkikh, D.V., Zhelezova, A.I., Stefanova, N.A., Kolosova, N.G., Amstislavskaia, T.G., 2009. [Age-related aspects of male reproductive function in rats with normal and accelerated senescence]. *Russ Fiziol Zh Im I M Sechenova* 95, 1258-1267.

Bermant, G., Clegg, M.T., Beamer, W., 1969. Copulatory behaviour of the ram, *Ovis aries*. I. A normative study. *Animal Behaviour* 17, 700-705.

Bernon, D.E., Shrestha, J.N.B., 1984. Sexual-activity patterns in rams. *Canadian Journal of Comparative Medicine-Revue Canadienne De Medecine Comparee* 48, 42-46. Bissonnette, T.H., 1941. Experimental modification of breeding cycles in goats. *Physiol. Zool.* 14, 379-381.

Bernon, D.E., Shrestha, J.N.B., 1984. Sexual-activity patterns in rams. *Canadian Journal of Comparative Medicine-* 48, 42-46.

Bocher, M., Chisin, R., Parag, Y., Freedman, N., Weil, Y.M., Lester, H., Mishani, E., Bonne, O., 2001. Cerebral activation associated with sexual arousal in response to a pornographic clip: A O-15-H₂O, PET study in heterosexual men. *NeuroImage* 14, 105-117.

Boissin-Agasse, L., Boissin, J., Ortavant, R., 1981. Circadian photosensitive phase and photoperiodic regulation of testicular activity in long-day (ferret) and short-day (mink) breeding mammals. In: R. Ortavant, Pelletier, J., Ravault, J.P. (Eds.), *Photopériodisme et reproduction chez les vertébrés, Les colloques de l'INRA*. INRA, Paris, pp. 51-66.

Borg, K.E., Esbenschade, K.L., Johnson, B.H., Lunstra, D.D., Ford, J.J., 1992. Effects of sexual experience, season, and mating stimuli on endocrine concentrations in the adult ram. *Hormones and Behavior* 26, 87-109.

Bouissou, M.F., 1995. Relations sociales, conduites agressives et réactivité émotionnelle chez les ongulés: influence des stéroïdes sexuels. *INRA Prod. Anim.* 8, 71-82.

Brand, T., Slob, A.K., 1991. Neonatal organization of adult partner preference behavior in male-rats. *Physiology & Behavior* 49, 107-111.

Bressler, S.C., Baum, M.J., 1996. Sex comparison of neuronal fos immunoreactivity in the rat vomeronasal projection circuit after chemosensory stimulation. *Neuroscience.* 71, 1063-1072.

Brown, B.W., Mattner, P.E., Carroll, P.A., Holland, E.J., Paull, D.R., Hoskinson, R.M., Rigby, R.D.G., 1994. Immunization of sheep against gnRH early in life - effects on

reproductive function and hormones in rams. *Journal of Reproduction and Fertility* 101, 15-21.

Byne, W., Tobet, S., Mattiace, L.A., Lasco, M.S., Kemether, E., Edgar, M.A., Morgello, S., Buchsbaum, M.S., Jones, L.B., 2001. The interstitial nuclei of the human anterior hypothalamus: An investigation of variation with sex, sexual orientation, and HIV status. *Hormones and Behavior* 40, 86-92.

C

Callard, G.V., Petro, Z., Ryan, K.J., 1978. Conversion of androgen to oestrogen and other steroids in the vertebrate brain *Am. Zool.* 18, 511-523.

Caquineau, C., Leng, G., Guan, X.M.M., Jiang, M., Van der Ploeg, L., Douglas, A.J., 2006. Effects of alpha-melanocyte-stimulating hormone on magnocellular oxytocin neurones and their activation at intromission in male rats. *Journal of Neuroendocrinology* 18, 685-691.

Carani, C., Rochira, V., Faustini-Fustini, M., Balestrieri, A., Granata, A.R.M., 1999. Role of oestrogen in male sexual behaviour: insights from the natural model of aromatase deficiency. *Clin. Endocrinol.* 51, 517-524.

Caraty, A., Duittoz, A., Pelletier, J., Thiéry, J.-C., Tillet, Y., Bouchard, P., 2001. Libération pulsatile des gonadotropines, de la prolactine et la GH. Le contrôle de la pulsativité de LH. In: (Ed.), I. (Ed.), *La reproduction chez les mammifères et l'homme*, Ellipses, Paris.

Caraty, A., Locatelli, A., 1988. Effect of time after castration on secretion of lhrh and lh in the ram. *Journal of Reproduction and Fertility* 82, 263-269.

Chanvallon, A., Fabre-Nys, C., 2009. In sexually naive anestrous ewes, male odour is unable to induce a complete activation of olfactory systems. *Behavioural Brain Research* 205, 272-9.

Chemineau P, Delgadillo JA, 1994. Neuroendocrinologie de la reproduction chez les caprins. INRA Prod. Anim. 7:315-326.

Chemineau, P., Malpaux, B., Brillard, J.P., Fostier, A., 2009. Saisonnalité de la reproduction et la production chez les poissons, oiseaux et mammifères d'élevage. INRA Prod. Anim. 22, 77-90.

Chemineau, P., Malpaux, B., Delgadillo, J.A., Guerin, Y., Ravault, J.P., Thimonier, J., Pelletier, J., 1992. Control of sheep and goat reproduction - Use of light and melatonin. Animal Reproduction Science 30, 157-184.

Chemineau, P., Malpaux, B., Pelletier, J., Delgadillo, J.A., Guérin, Y., Thimonier, J., 1990. Effets de la lumière et de la température sur la reproduction des petits ruminants. Journée de l'Association pour l'Etude de la Reproduction Animale: "Environnement et Reproduction", Maison Alfort, France.

Chenoweth, P.J., 1981. Libido and mating-behavior in bulls, boars and rams - a review. Theriogenology 16, 155-177.

Cherry, J.A., Baum, M.J., 1990. Effects of lesions of a sexually dimorphic nucleus in the preoptic anterior hypothalamic area on the expression of androgen-dependent and estrogen-dependent sexual behaviors in male ferrets. Brain Research 522, 191-203.

Clark, A.S., Davis, L.A., Roy, E.J., 1985. A possible physiological-basis for the dud-stud phenomenon. Hormones and Behavior 19, 227-230.

Clegg, M.T., Beamer, W., Bermant, G., 1969. Copulatory behaviour of the ram, *Ovis aries*: III. Effects of pre- and postpubertal castration and androgen replacement therapy. Anim. Behav. 17, 712-717.

Colas, G., Guerin, Y., Briois, M., Ortavant, R., 1987. Photoperiodic control of testicular growth in the ram lamb. Animal Reproduction Science 13, 255-262.

Colas, G., Guerin, Y., Lemaire, Y., Montassier, Y., 1986. Despierres seasonal variation in the testis diameter and sperm morphology in the Vendean ram and Textel ram. Reprod Nutr Dev, 863-875.

Coltman, D. W., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J. T., Strobeck, C., 2002. Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269, 165-172.

Cooke, B., Hegstrom, C.D., Villeneuve, L.S., Breedlove, S.M., 1998. Sexual Differentiation of the Vertebrate Brain: Principles and Mechanisms. *Frontiers in Neuroendocrinology* 19, 323-362.

Coolen, L.M., Hull, E.M., 2004. Male sexual function. *Physiology & Behavior* 83, 175-176.

Coolen, L.M., Olivier, B., Peters, H., Veening, J.G., 1997. Demonstration of ejaculation-induced neural activity in the male rat brain using 5-HT_{1A} agonist 8-OH-DPAT. *Physiology & Behavior* 62, 881-891.

Coolen, L.M., Peters, H., Veening, J.G., 1996. Fos immunoreactivity in the rat brain following consummatory elements of sexual behavior: A sex comparison. *Brain Research* 738, 67-82.

Crichton, J.S., Lishman, A.W., Hundley, M., Amies, C., 1991. Role of dihydrotestosterone in the control of sexual behaviour on castrated male sheep. *Journal of Reproduction and Fertility* 93, 9-17.

D

Dacheux, J.L., Pisselet, C., Blanc, M.R., Hochereaudereviers, M.T., Courot, M., 1981. Seasonal-variations in rete testis fluid secretion and sperm production in different breeds of ram. *Journal of Reproduction and Fertility* 61, 363-371.

Damsma, G., Wenkstern, D., Pfaus, J.G., Phillips, A.G., Fibiger, H.C., 1992. Sexual-behavior increases dopamine transmission in the nucleus-accumbens and striatum of male-rats - comparison with novelty and locomotion. *Behavioral Neuroscience* 106, 181-91.

Davidson, J.M., Stefanick, M.L., Sachs, B.D., Smith, E.R., 1978. Role of androgen in sexual reflexes of the male rat. *Physiol Behav* 21, 141-146.

De Gasperín-Estrada, G.P., Camacho, F.J., Paredes, R.G., 2008. Olfactory discrimination and incentive value of non copulating and sexually sluggish male rats. *Physiol Behav.* Mar 18; 93(4-5):742-7.

deKretser, D.M., McFarlane, J.R., 1996. Inhibin in the male. *Journal of Andrology* 17, 179-182.

Delgadillo, J. A., Chemineau, P., 1992. Abolition of the seasonal release of luteinizing hormone and testosterone in Alpine male goats (*Capra hircus*) by short photoperiodic cycles. *J. Reprod. Fert.* 94:45-55.

Delgadillo, J.A., Leboeuf, B., Chemineau, P., 1992. Abolition of seasonal-variations in semen quality and maintenance of sperm fertilizing ability by photoperiodic cycles in goat bucks. *Small Ruminant Research* 9, 47-59.

Delgadillo, J.A., Leboeuf, B., Chemineau, P., 1993. Maintenance of sperm production in bucks during a third year of short photoperiodic cycles. *Reprod. Nutr. Dev.* 33, 609-617.

Dewsbury, D.A., 1972. Patterns of copulatory behavior in male mammals. *Quarterly Review of Biology* 47:1-&.

Dickson, K.A., Sanford, L.M., 2005. Breed diversity in FSH, LH and testosterone regulation of testicular function and in libido of young adult rams on the southeastern Canadian prairies. *Small Ruminant Research* 56, 189-203.

Dinsmore, H.H., Lewis, P.E., 1994. The breeding capacity of ram lambs compared to yearling rams in a synchronized breeding program. *Sheep Research Journal* 10, 20-24.

D'Occhio, M.J., Brooks, D.E., 1980. Effects of androgens and oestrogenic hormones on mating behavior in rams castrated before and after puberty. *J. Endocrinol.* 86, 403-411.

D'Occhio, M.J., Galil, K.A.A., Brooks, D.E., Setchell, B.P., 1985. Differential effects of gonadectomy on sensitivity to testosterone of brain centres associated with gonadotrophin negative feedback and with mating behavior in rams *J. Endocrinol.* 104, 69–75.

Dominguez-Salazar, E., Portillo, W., Baum, M.J., Bakker, J., Paredes, R.G., 2002. Effect of prenatal androgen receptor antagonist or aromatase inhibitor on sexual behavior, partner preference and neuronal Fos responses to estrous female odors in the rat accessory olfactory system. *Physiology & Behavior* 75, 337-46.

Dreifuss, J.J., Murphy, J.T., Gloor, P., 1968. Contrasting effects of 2 identified amygdaloid efferent pathways on single hypothalamic neurons. *Journal of Neurophysiology* 31, 237-&.

Dunn, T.G., Moss, G.E., 1992. Effects of nutrient deficiencies and excesses on reproductive efficiency of livestock. *Journal of Animal Science* 70, 1580-1593.

E

Edgerton, L.A., Baile, C.A., 1977. Serum LH, suppression by estradiol but not by testosterone or progesterone in wethers. *J Animal Sci* 44, 78–83.

Edwards D.A., Einhorn, L.C., 1986. Preoptic and midbrain control of sexual motivation. *Physiol Behav.*, 37(2), 329-35.

Estep, D.Q., Price, E.O., Wallach, S.J.R., Dally, M.R., 1989. Social preferences of domestic ewes for rams (*Ovis aries*) 24, 287-300.

Everitt, B.J., 1990. Sexual motivation: A neural and behavioural analysis of the mechanisms underlying appetitive and copulatory responses of male rats. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 14, 217-232.

Everitt, B.J., Cador, M., Robbins, T.W., 1989. Interactions between the amygdala and ventral striatum in stimulus reward associations - studies using a 2nd-order schedule of sexual reinforcement. *Neuroscience* 30, 63-75.

Everitt, B.J., Stacey, P., 1987. Studies of instrumental behavior with sexual reinforcement in male-rats (*rattus-norvegicus*) . 2. Effects of preoptic area lesions, castration, and testosterone. *Journal of Comparative Psychology* 101, 407-419.

F

Fabre, C., 1977. Étude du comportement sexuel mâle induit par traitement aux hormones stéroïdes chez la brebis adulte ovariectomisée. Thèse de 3eme cycle de l'Université Pierre et Marie Curie (Paris VI). , Paris, p. 66.

Fabre-Nys, C., 1987. Hormones et comportement sexuel chez l'animal adulte. *Bulletin S.F.E.C.A., Colloque S.F.E.C.A. "Hormones et comportement"*, pp. 183-202.

Fabre-Nys, C., 1998. Steroid control of monoamines in relation to sexual behaviour. *Reviews of Reproduction* 3, 31-41.

Fabre-Nys, C., 2000. Le comportement sexuel des caprins : contrôle hormonal et facteurs sociaux *Productions Animales* 13, 11-23.

Farin, P.W., Chenoweth, P.J., Mateos, E.R., Pexton, J.E., 1982. Beef bulls mated to estrus synchronized heifers - single vs multi-sire breeding groups. *Theriogenology* 17, 365-372.

Feliciano-Silva, A.E.D., Nunes, J.F., Melo, F.A., 1986. Influência da morfologia escrotal nas características do sêmen e seus efeitos na fertilidade de caprinos. *Rev. A Hora Veterinária* ano 5, 66-69.

Fernandezfewell, G.D., Meredith, M., 1994. C-fos expression in vomeronasal pathways of mated or pheromone-stimulated male golden-hamsters - contributions from vomeronasal sensory input and expression related to mating performance. *Journal of Neuroscience* 14, 3643-3654.

Fernandez-Guasti, A., Swaab, D., Rodriguez-Manzo, G., 2003. Sexual behavior reduces hypothalamic androgen receptor immunoreactivity. *Psychoneuroendocrinology* 28, 501-512.

Follett, B.K., 1984. The environment and reproduction. In: Austin, C.R., Short, R.V. (Eds.), Reproductive fitness. Cambridge University Press, Melbourne.

Ford, J.J., Christenson, R.K., 1987. Influences of prenatal and postnatal testosterone treatment on defeminization of sexual receptivity in pigs. *Biology of Reproduction* 36, 581-587.

Fowler, D.G., 1984. Reproductive behaviour of rams. *Reproduction in sheep.*, 39-46.

Fraser, A.F., Broom, D.M., 1997. Farm animal behaviour and welfare. CAB International, Wallingford, UK. , 448 pp.

Frohman, K.S., Wiskerke, J., Wise, R.A., Lehman, M.N., Coolen, L.M., 2010. Methamphetamine acts on subpopulations of neurons regulating sexual behavior in male rats. *Neuroscience* 166, 771-784.

G

Gelez, H., Fabre-Nys, C., 2006. Neural pathways involved in the endocrine response of anestrous ewes to the male or its odor. *Neuroscience* 140, 791-800.

Gelez, H., Lindsay, D.R., Blache, D., Martin, G.B., Fabre-Nys, C., 2003. Temperament and sexual experience affect female sexual behaviour in sheep. *Applied Animal Behaviour Science* 84, 81-87.

Godfrey, R.W., Collins, J.R., Gray, M.L., 1998. Evaluation of sexual behavior of hair sheep rams in a tropical environment. *Journal of Animal Science* 76, 714-717.

Gogate, M.G., Brid, S.V., Wingkar, K.C., Kantak, N.M., 1995. Septal regulation of male sexual-behavior in rats. *Physiology & Behavior* 57, 1205-1207.

Goh, V. H. H.,, Tain, C. F.,, Tong, Y. Y.,, Mok, P. P.,, Ng, S. C.,, 2004. Sex and aging in the city: Singapore. *Aging Male* 7, 219-226.

Greives, T.J., Humber, S.A., Goldstein, A.N., Scotti, M.A.L., Demas, G.E., Kriegsfeld, L.J., 2008. Photoperiod and Testosterone Interact to Drive Seasonal Changes in Kisspeptin Expression in Siberian Hamsters (*Phodopus sungorus*). *Journal of Neuroendocrinology* 20, 1339-1347.

H

Hafez, E., Cairns, R., Hulet, C., Scott, J., 1969. The behaviour of sheep and goats. In: Hafez, E.S.E. (Ed.), *The behaviour of domestic animals*, pp. 296-348.

Hamann, S., Herman, R.A., Nolan, C.L., Wallen, K., 2004. Men and women differ in amygdala response to visual sexual stimuli. *Nature Neuroscience* 7, 411-416.

Harding, S.M., McGinnis, M.Y., 2003. Effects of testosterone in the VMN on copulation, partner preference, and vocalizations in male rats. *Hormones and Behavior* 43, 327-335.

Harris, V.S., Sachs, B.D., 1975. Copulatory-behavior in male rats following amygdaloid lesions. *Brain Research* 86, 514-518.

Hart, B.L., 1979. Activation of sexual reflexes of male rats by dihydrotestosterone but not estrogen. *Physiol Behav* 23, 107-109.

Hart, B.L., Jones, T.O., 1975. Effects of castration on sexual behavior of tropical male goats. *Hormones and Behavior* 6, 247-258.

Haynes, N.B., Howles, C.M., 1980. The effect of different photoperiods on hormone levels and behaviour in rams. 9th International Congress on Animal Reproduction and Artificial Insemination, 16th-20th June, 1980. III. Symposia (free communications). 109.

Haynes, N.B., Schanbacher, B.D., 1983. The control of reproductive activity in the ram. In: Haresign, W. (Ed.), *Sheep Production* Butterworths, London, p. 431.

- Helgason, A.R., Adolfsson, J., Dickman, P., Arver, S., Fredrikson, M., Gothberg, M., Steineck, G., 1996. Sexual desire, erection, orgasm and ejaculatory functions and their importance to elderly Swedish men: A population-based study. *Age and Ageing* 25, 285-291.
- Henley, C.L., Nunez, A.A., Clemens, L.G., 2011. Hormones of choice: The neuroendocrinology of partner preference in animals. *Frontiers in Neuroendocrinology* 32, 146-154.
- Hermann, M., Untergasser G., Rumpold H., et al., 2000. Aging of the male reproductive system. *Experimental Gerontology* 35, 1267-1279.
- Hileman, S.M., Lubbers, L.S., Petersen, S.L., Kuehl, D.E., Scott, C.J., Jackson, G.L., 1996. Influence of testosterone on LHRH release, LHRH mRNA and proopiomelanocortin mRNA in male sheep. *Journal of Neuroendocrinology* 8, 113-121.
- Hoffman, G.E., Murphy, A.Z., 2000. Anatomical markers of activity in hypothalamic systems In: Conn PM, Freeman ME, editors. *Neuroendocrinology in Physiology and Medicine*. Totowa USA: Humana press Inc; p. 574.
- Hoffman, G.E., Smith, M.S., Verbalis, J.G., 1993. C-fos and related immediate-early gene-products as markers of activity in neuroendocrine systems. *Frontiers in Neuroendocrinology* 14, 173-213.
- Holley, A., 1993, *Traité de psychologie expérimentale*, Richelle M., Requin J., Robert M. (Eds), P.U.F, Paris, sous presse.
- Holstege, G., Georgiadis, J.R., Paans, A.M.J., Meiners, L.C., van der Graaf, F., Reinders, A., 2003. Brain activation during human male ejaculation. *Journal of Neuroscience* 23, 9185-9193.
- Honda, K., Yanagimoto, M., Negoro, H., Narita, K., Murata, T., Higuchi, T., 1999. Excitation of oxytocin cells in the hypothalamic supraoptic nucleus by electrical stimulation of the dorsal penile nerve and tactile stimulation of the penis in the rat. *Brain Research Bulletin* 48, 309-313.

Houtsmuller, E.J., Brand, T., Dejonge, F.H., Joosten, R., Vandepoll, N.E., Slob, A.K., 1994. SDN-POA volume, sexual-behavior, and partner preference of male-rats affected by perinatal treatment with atd. *Physiology & Behavior* 56, 535-41.

Hughes, A.M., Everitt, B.J., Herbert, J., 1990. Comparative effects of preoptic area infusions of opioid peptides, lesions and castration on sexual behaviour in male rats: studies of instrumental behaviour, conditioned place preference and partner preference 102(2), 243-56.

Hulet, C. V., G. Alexander, and E.S.E. Hafez. 1975. The behavior of sheep. In E.S.E. Hafez (Ed.) *The Behaviour of Domestic Animals* (3rd Ed.). pp 246-294. Bailliere-Tindall, London.

Hulet, C.V., Blackwell, R.L., Ercanbrack, S.K., 1964. Observations on Sexually Inhibited Rams. *J. Anim Sci.* 23, 1095-1097.

Hulet, C.V., Ercanbrack, S.K., Blackwell, R.L., Price, D.A., Wilson, L.O., 1962a. Mating Behavior of the Ram in the Multi-Sire Pen. *J. Anim Sci.* 21, 865-869.

Hulet, C.V., Ercanbrack, S.K., Price, D.A., Blackwell, R.L., Wilson, L.O., 1962b. Mating Behavior of the Ram in the One-Sire Pen. *J. Anim Sci.* 21, 857-864.

Hull, E.M., Wood, R.I., McKenna, K.E., 2006. The neurobiology of male sexual behavior. In: Neill J, Donald Pfaff, editors. *The Physiology of reproduction*. 3. Elsevier Press; pp. 1729–1824.

Hunt, S.P., Pini, A., Evan, G., 1987. Induction of c-fos-like protein in spinal-cord neurons following sensory stimulation. *Nature* 328, 632-634.

Hurtazo, H.A., Paredes, R.G., Ågmo, A., 2008. Inactivation of the medial preoptic area/anterior hypothalamus by lidocaine reduces male sexual behavior and sexual incentive motivation in male rats. *Neuroscience* 152, 331-337.

J

Johnson, J.I., Sudheimer, K.D., Davis, K.K., Kerndt, G.M., Winn, B.M., 2010. The Sheep Brain Atlas. Michigan State University.

Johnson, M.H., Everitt, B.J., 2002. Reproduction. De Boeck Université s. a., Paris: Blackweel Science Limited.

K

Karama, S., Lecours, A.R., Leroux, J., Bourgouin, P., Beaudoin, G., Joubert, S., et al. 2002. Areas of brain activation in males and females. During viewing of erotic film excerpts. *Human Brain Mapping* 16, 1-13.

Karsch, F.J., Bittman, E.L., Foster, D.L., Goodman, R.L., Legan, S.J., Robinson, J.E., 1984. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Prog. Horm. Res.* 40, 185-232.

Katongol.Cb, Naftolin, F., Short, R.V., 1974. Seasonal-variations in blood luteinizing-hormone and testosterone levels in rams. *Journal of Endocrinology* 60, 101-106.

Katz, L.S., Price, E.O., Wallach, S.J.R., Zenchak, J.J., 1988. Sexual performance of rams reared with or without females after weaning. *Journal of Animal Science* 66, 1166-1173.

Kendrick, K.M., Haupt, M.A., Hinton, M.R., Broad, K.D., Skinner, J.D., 2001. Sex differences in the influence of mothers on the sociosexual preferences of their offspring. *Hormones and Behavior* 40, 322-338.

Kendrick, K.M., Hinton, M.R., Atkins, K., Haupt, M.A., Skinner, J.D., 1998. Mothers determine sexual preferences. *Nature* 395, 229-230.

Kilgour, R., 1985. Libido - The Sexual Responsiveness of Male Farm Animals. In: Fraser, A.F. (Ed.), *Ethology of farm animals*, Elsevier, pp. 313-324.

Kilgour, R.J., Whale, R.G., 1980. Relation between mating activity of rams in pens and subsequent flock mating performance. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 20,5-8.

Kindon, H.A., Baum, M.J., Paredes, R.J., 1996. Medial preoptic/anterior hypothalamic lesions induce a female-typical profile of sexual partner preference in male ferrets. *Hormones and Behavior* 30, 514-527.

Kippin, T.E., Cain, S.W., Pfaus, J.G., 2003. Estrous odors and sexually conditioned neutral odors activate separate neural pathways in the male rat. *Neuroscience* 117, 971-979.

Kippin, T.E., Sotiropoulos, V., Badih, J., Pfaus, J.G., 2004. Opposing roles of the nucleus accumbens and anterior lateral hypothalamic area in the control of sexual behaviour in the male rat. *European Journal of Neuroscience* 19, 698-704.

Kollack, S.S., Newman, S.W., 1992. Mating-behavior induces selective expression of fos protein within the chemosensory pathways of the male syrian-hamster brain. *Neuroscience Letters* 143, 223-228.

Kondo, Y., 1992. Lesions of the medial amygdala produce severe impairment of copulatory-behavior in sexually inexperienced male-rats. *Physiology & Behavior* 51, 939-943.

Kondo, Y., Arai, Y., 1995. Functional association between the medial amygdala and the medial preoptic area in regulation of mating-behavior in the male-rat. *Physiology & Behavior* 57, 69-73.

Kondo, Y., Shinoda, A., Yamanouchi, K., Arai, Y., 1990. Role of septum and preoptic area in regulating masculine and feminine sexual-behavior in male-rats. *Hormones and Behavior* 24, 421-434.

Kridli, R.T., Abdullah, A.Y., Shaker, M.M., Mahmoud, K.Z., 2008. Sexual performance of rams sequentially exposed to short-tailed and fat-tailed ewes. *Reproduction in Domestic Animals* 43, 497-501.

Kridli, R.T., Said, S.I., 1999. Libido testing and the effect of exposing sexually naive Awassi rams to estrous ewes on sexual performance. *Small Ruminant Research* 32, 149-152.

Kruijver, F.P.M., Dejonge, F.H., Vandenbroek, W.T., Vanderwoude, T., Endert, E., Swaab, D.F., 1993. Lesions of the suprachiasmatic nucleus do not disturb sexual orientation of the adult male-rat. *Brain Research* 624, 342-346.

L

Lahlou-kassi, A., Anouassi, A., Sghiri, M., 1989. Nutrition et reproduction chez le dromadaire. Cahiers Option méditerranéennes série A, 141-149.

Land, R.B., 1970. The mating behavior and semen characteristics of finnish landrace and scottish blackface rams. *Animal Production* 12, 551-560.

Langford, G.A., Ainsworth, L., Marcus, G.J. et Shrestha, J.N.B., 1987. Photoperiod entrainment of testosterone, luteinizing hormone, follicle-stimulating hormone, and prolactin cycles in rams in relation to testis size and semen quality. *Biol. Reprod.* 37, 489-499.

Lehman, M.N., Winans, S.S., Powers, J.B., 1980. Medial nucleus of the amygdala mediates chemosensory control of male hamster sexual-behavior. *Science* 210, 557-60.

Levy, S., 1991. A difference in hypothalamic structure between heterosexual and homosexual men. *Science* 253, 1034-1037.

Lincoln, G., 1979. Photoperiodic control of seasonal breeding in the ram: participation of the cranial sympathetic nervous system. *J Endocrinol* 82, 135-147.

Lincoln, G.A., 1976. Secretion of lh in rams exposed to 2 different photoperiods. *Journal of Reproduction and Fertility* 47, 351-353.

Lincoln, G.A., Davidson, W., 1977. Relationship between sexual and aggressive-behavior, and pituitary and testicular activity during seasonal sexual cycle of rams, and influence of photoperiod. *Journal of Reproduction and Fertility* 49, 267-276.

Lindsay, D.R., 1969. Sexual activity and semen production of rams at high temperatures. *Journal of Reproduction and Fertility* 18, 1-&.

Lisk, R.D., 1969. Reproductive potential of the male rat: enhancement of copulatory levels following lesions of the mammillary body in sexually non-active and active animals. *J Reprod Fertil* 19, 353-356.

Liu, Y.C., Sachs, B.D., Salamone, J.D., 1998. Sexual behavior in male rats after radiofrequency or dopamine-depleting lesions in nucleus accumbens. *Pharmacology Biochemistry and Behavior* 60, 585-592.

Liu, Y.C., Salamone, J.D., Sachs, B.D., 1997a. Impaired sexual response after lesions of the paraventricular nucleus of the hypothalamus in male rats. *Behavioral Neuroscience* 111, 1361-1367.

Liu, Y.C., Salamone, J.D., Sachs, B.D., 1997b. Lesions in medial preoptic area and bed nucleus of stria terminalis: Differential effects on copulatory behavior and noncontact erection in male rats. *Journal of Neuroscience* 17, 5245-5253.

Lloyd, S.A.C., Dixon, A.F., 1988. Effects of hypothalamic-lesions upon the sexual and social-behavior of the male common marmoset (*callithrix-jacchus*). *Brain Research* 463, 317-329.

López, H.H., Ettenberg, A., 2002. Exposure to female rats produces differences in c-fos induction between sexually-naïve and experienced male rats. *Brain Research* 947, 57-66.

Luttge, W.G., 1979. Endocrine control of mammalian male sexual behaviour: An analysis of the potential role of testosterone metabolites. In: Beyer, G. (Ed.), *Endocrine Control of Sexual Behaviour*, Raven Press, New York, pp. 341-363.

Lynch, J.J., Hinch, G.N., Adams, D.B., 1992. *The Behaviour of Sheep: Biological Principles and Implications for Production*. CSIRO Publications, East Melbourne, 237 pp.

M

Mahler, S.V., 2009. Role of Central Amygdala Opioids in Incentive Motivation: Translating Learning into Focused and Amplified 'Wanting'. *Psychology*. The University of Michigan, Michigan, p. 188.

Malpoux, B., 2006. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In: Knobil, Neill's (Eds.), *Physiology of Reproduction*. Elsevier, Amsterdam, pp. 2231-2281

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. *Renc. Rech. Ruminants* 2, 379-386.

Malpoux, B., Viguié, C., Thierry, J.C., Chemineau, P., 1996. Contrôle photopériodique de la reproduction. *INRA Prod. Anim.* 9, 9-23.

Malsbury, C.W., 1971. Facilitation of male rat copulatory behavior by electrical stimulation of medial preoptic area. *Physiology & Behavior* 7, 797-&

Marshall, F.H.A., 1937. *Proc. R. Soc. London Ser., B* 122-413.

Mas, M., Fumero, B., GonzalezMora, J.L., 1995. Voltammetric and microdialysis monitoring of brain monoamine neurotransmitter release during sociosexual interactions. *Behavioural Brain Research* 71, 69-79.

Mas, M., GonzalezMora, J.L., Louilot, A., Sole, C., Guadalupe, T., 1990. Increased dopamine release in the nucleus accumbens of copulating male-rats as evidenced by *in vivo* voltammetry. *Neuroscience Letters* 110, 303-8.

Massa, R., Justo, S., Martini, L., 1975. Conversion of testosterone into 5 α -reduced metabolites in the anterior pituitary and the brain of maturing rats. *J. Steroid Biochem.* 6, 567-572.

Mattner, P.E., Braden, A.W.H., George, J.M., 1971a. Studies in flock mating of sheep. 4. The relation of libido tests to subsequent service activity of young rams. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 11, 473-477.

Mattner, P.E., Braden, A.W.H., George, J.M., 1971b. Studies in flock mating of sheep. 4. The relation of libido tests to subsequent service activity of young rams. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 11, 473-477.

Mattner, P.E., Braden, A.W.H., George, J.M., 1973. Studies in flock mating of sheep: part 5 incidence duration and effect on flock fertility of initial sexual inactivity in young rams. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 13, 35-41.

McGinnis, M.Y., Montana, R.C., Lumia, A.R., 2002. Effects of hydroxyflutamide in the medial preoptic area or lateral septum on reproductive behaviors in male rats. *Brain Research Bulletin* 59, 227-34.

McGinnis, M.Y., Williams, G.W., Lumia, A.R., 1996. Inhibition of male sex behavior by androgen receptor blockade in preoptic area or hypothalamus, but not amygdala or septum. *Physiology & Behavior* 60, 783-789.

Melis, M.R., Melis, T., Cocco, C., Succu, S., Sanna, F., Pillolla, G., Boi, A., Ferri, G.L., Argiolas, A., 2007. Oxytocin injected into the ventral tegmental area induces penile erection and increases extracellular dopamine in the nucleus accumbens and paraventricular nucleus of the hypothalamus of male rats. *European Journal of Neuroscience* 26, 1026-1035.

Melis, M.R., Succu, S., Sanna, F., Boi, A., Argiolas, A., 2009. Oxytocin injected into the ventral subiculum or the posteromedial cortical nucleus of the amygdala induces penile erection and increases extracellular dopamine levels in the nucleus accumbens of male rats. *European Journal of Neuroscience* 30, 1349-1357.

Melnyk, J.P., Marcone, M.F., 2011. Aphrodisiacs from plant and animal sources--A review of current scientific literature. *Food Research International* 44, 840-850.

Merari, A., Ginton, A., 1975. Characteristics of exaggerated sexual-behavior induced by electrical-stimulation of medial preoptic area in male rats. *Brain Research* 86, 97-108.

Meyerson, B.J., Eliasson, M., Hetta, J. 1980. Sex-specific orientation in female and male rats: development and effects of early endocrine manipulation, in: A.M. Kaye, M. Kaye (Eds.), *Development of Responsiveness to Steroid Hormones: Advances in the Biosciences*, Pergamon Press, Oxford, England, pp. 451-460.

Mickelsen, W.D., Paisley, L.G., Dahmen, J.J., 1982. Seasonal-variations in scrotal circumference, sperm quality, and sexual ability in rams. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 181, 376-380.

Miyagawa, Y., Tsujimura, A., Fujita, K., Matsuoka, Y., Takahashi, T., Takao, T., Takada, S., Matsumiya, K., Osaki, Y., Takasawa, M., Oku, N., Hatazawa, J., Kaneko, S., Okuyama, A., 2007. Differential brain processing of audiovisual sexual stimuli in men: Comparative positron emission tomography study of the initiation and maintenance of penile erection during sexual arousal. *NeuroImage* 36, 830-842.

Monget, P., Étienne, M., Rosetta, L., 2001. Métabolisme énergétique et reproduction. In: Thibault, C., Levasseur, M.C. (Eds.), *La reproduction chez les mammifères et l'homme*. INRA Editions, Paris, pp. 749-769.

Morgan, J.I., Curran, T., 1991. Stimulus-transcription coupling in the nervous-system - involvement of the inducible protooncogenes fos and jun. *Annual Review of Neuroscience* 14, 421-451.

Morrow, R. E., R. G. Elmore, A. L. Brooks, J. P. Luebker and D. J. Breuer. 1981. Growth and reproductive development of beef bulls tested on two levels of energy. *J. Anim. Sci.* 3(Suppl.1):188.

Mouras, H., Stoleru, S., Bittoun, J., Glutron, D., Pelegrini-Issac, M., Paradis, A.L., Burnod, Y., 2003. Brain processing of visual sexual stimuli in healthy men: a functional magnetic resonance imaging study. *NeuroImage* 20, 855-869.

N

Naftolin, F., Ryan, K.J., Davies, I.J., Reddy, V.V., Flores, F., Petro, Z., Kuhn, M., White, R.J., Takaoka, Y., Wolin, L., 1975. The formation of estrogens by central neuroendocrine tissues. *Recent Prog. Horm. Res.* 31, 295–319.

Naftolin, F., Ryan, K.J., Petro, Z., 1972. Aromatization of androstenedione by the anterior hypothalamus of adult male and female rats. *Endocrinology* 90, 295-298.

Nisbett, R.E., 1972. Hunger, obesity, and ventromedial hypothalamus. *Psychological Review* 79, 433-&.

O

Ologun, A.G., 1978. Sex Drive Relationships in Yearling Beef Bulls. MS Thesis, Colorado State University, Fort Collins, Colorado, 35.

Orgeur, P., 1982. Ontogénèse du comportement sexuel male chez les ovins domestiques (*Ovis Aries L.*) effet de l'environnement social. *Faculté des Sciences Exactes et Naturelles. Université de Tours, Tours*, p. 108.

Ortavant, R., Bocquier, F., Pelletier, J., Ravault, J.P., Thimonier, J., Vollandnail, P., 1988. Seasonality of reproduction in sheep and its control by photoperiod. *Australian Journal of Biological Sciences* 41, 69-85.

Ortavant, R., Pelletier, J., Ravault, J.P., Thimonier, J., Vollandnail, 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.

P

Paredes, R.G., 2003. Medial preoptic area/anterior hypothalamus and sexual motivation. *Scand. J. Psychol.* 44, 203-212.

Paredes, R.G., Ågmo, A., 2004. Has dopamine a physiological role in the control of sexual behavior?: A critical review of the evidence. *Progress in Neurobiology* 73, 179-225.

Paredes, R.G., Baum, M.J., 1995. Altered sexual partner preference in male ferrets given excitotoxic lesions of the preoptic area anterior hypothalamus. *Journal of Neuroscience* 15, 6619-6630.

Paredes, R.G., Highland, L., Karam, P., 1993. Sociosexual behavior in male-rats after lesions of the medial preoptic area - evidence for reduced sexual motivation. *Brain Research* 618, 271-276.

Paredes, R.G., Lopez, M.E., Baum, M.J., 1998a. Testosterone augments neuronal Fos responses to estrous odors throughout the vomeronasal projection pathway of gonadectomized male and female rats. *Hormones and Behavior* 33, 48-57.

Paredes, R.G., Tzschentke, T., Nakach, N., 1998b. Lesions of the medial preoptic area anterior hypothalamus (MPOA/AH) modify partner preference in male rats. *Brain Research* 813, 1-8.

Parfitt, D.B., Newman, S.W., 1998. Fos-immunoreactivity within the extended amygdala is correlated with the onset of sexual satiety. *Hormones and Behavior*.34:17-29.

Parrott, R.F., 1978. Courtship and copulation in prepubertally castrated male sheep (wethers) treated with 17β -estradiol, aromatizable androgens, or dihydrotestosterone. *Horm. Behav.* 10, 20-26.

Parrott, R.F., Baldwin, B.A., 1984. Sexual and aggressive-behavior of castrated male sheep after injection of gonadal-steroids and implantation of androgens in the hypothalamus - a preliminary-study. *Theriogenology* 21, 533-542.

Pasquali, R., 2006. Obesity, fat distribution and infertility. *Maturitas* 54, 363-371.

- Paul, T., Schiffer, B., Zwarg, T., Krueger, T.H.C., Karama, S., Schedlowski, M., et al. 2008. Brain response to visual sexual stimuli in heterosexual and homosexual males. *Human Brain Mapping* 29, 726-35.
- Pelletier, J. et Almeida, G., 1987. Short light cycles induce persistent reproductive activity in Île-de-France rams. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 34, 215 – 226.
- Pelletier, J., 1986. Contribution of increasing and decreasing daylength to the photoperiodic control of LH secretion in the Île-de-France ram. *J. Reprod. Fertil.* 77, 505-512.
- Pelletier, J., Ortavant, R., 1970. Influence du photopériodisme sur les activités sexuelle, hypophysaire et hypothalamique du bélier Ile-de-France. *Colloq. Int. C.N.R.S.*, pp. 483-495.
- Pepelko, W.E., Clegg, M.T., 1965. Studies of mating behaviour and some factors influencing the sexual response in the male sheep *Ovis aries*. *Animal Behaviour* 13, 249-58.
- Perkins, A., Fitzgerald, J.A., 1992c. Luteinizing-hormone, testosterone, and behavioral-response of male-oriented rams to estrous ewes and rams. *Journal of Animal Science* 70, 1787-1794.
- Perkins, A., Fitzgerald, J.A., 1994. The behavioral component of the ram effect - the influence of ram sexual-behavior on the induction of estrus in anovulatory ewes. *Journal of Animal Science* 72, 51-55.
- Perkins, A., Fitzgerald, J.A., Moss, G.E., 1995. A comparison of lh-secretion and brain estradiol receptors in heterosexual and homosexual rams and female sheep. *Hormones and Behavior* 29, 31-41.
- Perkins, A., Fitzgerald, J.A., Price, E.O., 1992a. Luteinizing-hormone and testosterone response of sexually active and inactive rams. *Journal of Animal Science* 70, 2086-2093.
- Perkins, A., Fitzgerald, J.A., Price, E.O., 1992b. Sexual performance of rams in serving capacity tests predicts success in pen breeding. *Journal of Animal Science* 70, 2722-2725.
- Perkins, A., Roselli, C.E., 2007. The ram as a model for behavioral neuroendocrinology. *Hormones and Behavior* 52, 70-77.

- Perkins, A., Fitzgerald, J. A., 1992. Luteinizing-hormone, testosterone, and behavioral-response of male-oriented rams to estrous ewes and rams. *Journal of Animal Science* 70, 1787-1794.
- Pfaff, D.W., Schwartz-Giblin, S., MaCarthy, M.M., Kow, L.M., 1994. Cellular and molecular mechanisms of female reproductive behaviors. In: Knobil E, Neill JD, editors. *The Physiology of Reproduction*, second ed. New York: Raven Press; p. 107-220.
- Pfaus, J.G., 1999. Neurobiology of sexual behavior. *Current Opinion in Neurobiology* 9, 751-758.
- Pfaus, J.G., Heeb, M.M., 1997. Implications of Immediate-Early Gene Induction in the Brain Following Sexual Stimulation of Female and Male Rodents. *Brain Research Bulletin* 44, 397-407.
- Pfaus, J.G., Phillips, A.G., 1989. Differential-effects of dopamine receptor antagonists on the sexual-behavior of male-rats. *Psychopharmacology* 98, 363-368.
- Pfaus, J.G., Phillips, A.G., 1991. Role of dopamine in anticipatory and consummatory aspects of sexual-behavior in the male-rat. *Behavioral Neuroscience* 105, 727-743.
- Pfaus, J.G., Scepkowski, L.A., 2005. The biologic basis for libido. *Current Sexual Health Report* 2, 95-100.
- Phanjoo, A. L., 2000. Sexual dysfunction in old age. *Advances in Psychiatric Treatment* 6, 270-277.
- Phillips-Farfán, B.V., Fernández-Guasti, A., 2007. C-Fos expression related to sexual satiety in the male rat forebrain. *Physiology & Behavior* 91, 609-619.
- Picard-Hagen, N., Gayrard, V., Chemineau, P., et al., 1996. Photopériode et reproduction chez les petits ruminants: rôle de la mélatonine, *Le Point Vétérinaire*, Numéro spécial "Reproduction des ruminants", pp 927-932.

- Pinckard, K.L., Stellflug, J., Stormshak, F., 2000. Influence of castration and estrogen replacement on sexual behavior of female-oriented, male-oriented, and asexual rams. *Journal of Animal Science* 78, 1947-1953.
- Portillo, W., Castillo, C.G., Retana-Marquez, S., Roselli, C.E., Paredes, R.G., 2007. Neuronal activity of aromatase enzyme in non-copulating male rats. *Journal of Neuroendocrinology* 19, 139-141.
- Portillo, W., Diaz, N.F., Retana-Marquez, S., Paredes, R.G., 2006. Olfactory, partner preference and Fos expression in the vomeronasal projection pathway of sexually sluggish male rats. *Physiology & Behavior* 88, 389-397.
- Portillo, W., Paredes, R.G., 2004. Sexual incentive motivation, olfactory preference, and activation of the vomeronasal projection pathway by sexually relevant cues in non-copulating and naive male rats. *Hormones and Behavior* 46, 330-340.
- Prado, V., Orihuela, A., Lozano, S., Perez-Leon, I., 2003. Effect on ejaculatory performance and semen parameters of sexually-satiated male goats (*Capra hircus*) after changing the stimulus female. *Theriogenology* 60, 261-267.
- Price E.O., 1987. Male sexual-behavior. *Veterinary Clinics of North America-Food Animal Practice* 3, 405-422.
- Price, E. O., Borgwardt, R., Blackshaw, J. K., Blackshaw, A., Dally, M. R., Erhard, H., 1994. Effect of early experience on the sexual performance of yearling rams. *Applied Animal Behaviour Science* 42, 41-48.
- Price, E. O., Estep, D. Q., Wallach, S. J. R., Dally, M. R., 1991. Sexual performance of rams as determined by maturation and sexual experience. *Journal of Animal Science*, 69, 1047-1052.
- Price, E. O., Katz, L. S., Wallach, S. J. R., Zenchak, J. J., 1989. The relationship of male-male mounting to the sexual preferences of young rams. *Applied Animal Behaviour Science* 21, 347-355.

- Price, E. O., Orihuela, A., Parthasarathy, V., Borgwardt, R., Dally, M. R., 1999. Yearling rams initially disinterested in estrous ewes subsequently exhibit subnormal sexual performance. *Applied Animal Behaviour Science* 64, 235-240.
- Price, E.O., 1985. Sexual behavior of large domestic farm animals: An overview. *J. Anim Sci.* 61, 62-74.
- Price, E.O., Blackshaw, J.K., Blackshaw, A., Borgwardt, R., Dally, M.R., BonDurant, R.H., 1994. Sexual responses of rams to ovariectomized and intact estrous ewes. *Applied Animal Behaviour Science* 42, 67-71.
- Price, E.O., Borgwardt, R., Blackshaw, J.K., Blackshaw, A., Dally, M.R., Erhard, H., 1994. Effect of early experience on the sexual performance of yearling rams. *Applied Animal Behaviour Science* 42, 41-48.
- Price, E.O., Borgwardt, R., Orihuela, A., Dally, M.R., 1998. Sexual stimulation in male sheep and goats. *Applied Animal Behaviour Science* 59, 317-322.
- Price, E.O., Erhard, H.W., Borgwardt, R., Dally, M.R., 1992. Measures of libido and their relation to serving capacity in the ram. *J Anim Sci.* 70, 3376-3380.
- Price, E.O., Estep, D.Q., Wallach, S.J.R., Dally, M.R., 1991. Sexual performance of rams as determined by maturation and sexual experience. *Journal of Animal Science* 69, 1047-1052.
- Price, E.O., Katz, L.S., Wallach, S.J.R., Zenchak, J.J., 1989. The relationship of male-male mounting to the sexual preferences of young rams. *Applied Animal Behaviour Science* 21, 347-355.
- Price, E.O., Smith, V.M., 1984. The relationship of male - male mounting to mate choice and sexual performance in male dairy goats. *Applied Animal Behaviour Science* 13, 71-82.
- Price, E.O., Smith, V.M., Katz, L.S., 1984. Sexual stimulation of male dairy goats *Appl. Anim. Behav. Sci.* 13, 83-92.
- Purves, D., Augustine, G. J., Fitzpatrick, D., Hall, W. C., Lamantia, A.-S., McNamara, J. O., et al. 2011. *Neurosciences*. J.-M. Coquery, Trans. 4ème ed. Bruxelles: De Boeck Université.

R

Ramos, M. A., Ungerfeld, R., 2006. A note on ram preference by oestrous ewes: Influence of rams' age and sexual performance. *Applied Animal Behaviour Science* 100, 314-318.

Resko, J.A., Perkins, A., Roselli, C.E., Fitzgerald, J.A., Choate, J.V.A., Stormshak, F., 1996. Endocrine correlates of partner preference behavior in rams. *Biology of Reproduction* 55, 120-126.

Richard, P., 1967. Atlas stéréotaxique du cerveau de brebis, INRA, Paris.

Robertson, G.S., Pfaus, J.G., Atkinson, L.J., Matsumura, H., Phillips, A.G., Fibiger, H.C., 1991. Sexual-behavior increases c-fos expression in the forebrain of the male-rat. *Brain Research* 564, 352-357.

Robinson, J. A., Scheffler, G., Eisele, S. G., Goy, R. W., 1975. Effects of age and season on sexual-behavior and plasma testosterone and dihydrotestosterone concentrations of laboratory-housed male rhesus-monkeys (*Macaca-mulatta*). *Biology of Reproduction* 13, 203-210.

Rodríguez-Manzo, G., Fernández-Guasti, A., 1994. Reversal of sexual exhaustion by serotonergic and noradrenergic agents. *Behavioural Brain Research* 62, 127-134.

Rosa, H.J.D., Bryant, M.J., 2003. Seasonality of reproduction in sheep. *Small Ruminant Research* 48, 155-171.

Roselli, C.E., Larkin, K., Resko, J.A., Stellflug, J.N., Stormshak, F., 2004a. The Volume of a Sexually Dimorphic Nucleus in the Ovine Medial Preoptic Area/Anterior Hypothalamus Varies with Sexual Partner Preference. *Endocrinology* 145, 478-483.

Roselli, C.E., Larkin, K., Schrunk, J.M., Stormshak, F., 2004b. Sexual partner preference, hypothalamic morphology and aromatase in rams. *Physiology & Behavior* 83, 233-245.

Roselli, C.E., Schrunk, J.M., Stadelman, H.L., Resko, J.A., Stormshak, F., 2006. The effect of aromatase inhibition on the sexual differentiation of the sheep brain. *Endocrine* 29, 501-11.

Roselli, C.E., Stormshak, F., 2009. The neurobiology of sexual partner preferences in rams. *Hormones and Behavior* 55, 611-620.

Roselli, C.E., Stormshak, F., 2010. The ovine sexually dimorphic nucleus, aromatase, and sexual partner preferences in sheep. *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 118, 252-256.

Roselli, C.E., Stormshak, F., Resko, J.A., 2000. Distribution of aromatase mRNA in the ram hypothalamus: an in situ hybridization study. *J Neuroendocrinol.* 12, 656-664.

Roselli, C.E., Stormshak, F., Stellflug, J.N., et al., 2002. Relationship of serum testosterone concentrations to mate preferences in rams. *Biology of Reproduction* 67, 263-268.

Rosenzweig, M.R., 1991. Leiman AL: *Psychophysiologie* 2e Edition. Paris.

Rouger, Y., 1974. Etude des interactions de l'environnement et des hormones sexuelles dans la régulation du comportement sexuel des Bovidea. Rennes, Rennes, p. 197.

Rouger, Y., 1974. Etude des interactions de l'environnement et des hormones sexuelles dans la régulation du comportement sexuel des Bovidea. Thèse de doctorat d'état, Université de Rennes, p. 197.

S

Sachs, B.D., Meisel, R.L., 1988. *The Physiology of Male Sexual Behavior*. In: Press, R. (Ed.), *The Physiology of Reproduction* New York.

Sachs, B.D., Meisel, R.L., 1994. *The physiology of male sexual behavior*. In: Knobil, E., Neil, J. (Eds.), *The Physiology of Reproduction*, Raven Press, Ltd., New York., pp. 3-105.

Safron, A., Barch, B., Bailey, J.M., Gitelman, D.R., Parrish, T.B., Reber, P.J., 2007. Neural correlates of sexual arousal in homosexual and heterosexual men. *Behavioral Neuroscience* 121, 237-48.

Sagar, S.M., Sharp, F.R., Curran, T., 1988. Expression of c-fos protein in brain - metabolic mapping at the cellular-level. *Science* 240, 1328-1331.

Salmon, I., Cognie, Y., Orgeur, P., Venier, G., Signoret, J. P., 1984. Effet du comportement sexuel et de la production spermatique du bélier sur la fertilité obtenue en accouplement naturel. *Ann. Zootech.* 33, 343-352.

Santos, F.C.B.d., 2003. Estudo das características seminais, comportamento sexual e resistência térmica em reprodutores caprinos de diversas raças exóticas e naturalizadas, submetidas a regime intensivo de coleta de sêmen na região semi-árida do estado da paraíba. Departamento de Zootecnia. Universidade Federal da Paraíba, Areia, p. 125.

Santos, F.C.B., Peña Alfaro, C.E., Benício de Souza, B., Fontes César, M., Cavalcanti Pimenta Filho, E., Esfrain Pereira, W., Argueta Acosta, A.A., 2005. Influência da aptidão produtiva (leite ou carne) sobre a libido de bodes de raças exóticas e naturais da região semi-árida do Nordeste Brasileiro. *Ciênc. agrotec.* 29, 683-688.

Sapolsky, R.M., Eichenbaum, H., 1980. Thalamocortical mechanisms in odor-guided behavior .2. effects of lesions of the mediodorsal thalamic nucleus and frontal-cortex on odor preferences and sexual-behavior in the hamster. *Brain Behavior and Evolution* 17, 276-290.

Saumande, J., Rouger, Y. 1972. Variations saisonnières des taux d'androgènes dans le plasma de sang périphérique chez le bouc. *C. R. Acad. Sci.* 274:89-92.

Savic, I., Berglund, H., Lindstrom, P., 2005. Brain response to putative pheromones in homosexual men. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 7356-61.

Schanbacher, B.D., Lunstra, D.D., 1976. Seasonal-changes in sexual-activity and serum levels of lh and testosterone in finnish landrace and suffolk rams. *Journal of Animal Science* 43, 644-650.

Sewards, T.V., Sewards, M.A., 2003. Representations of motivational drives in mesial cortex, medial thalamus, hypothalamus and midbrain. *Brain Research Bulletin* 61, 25-49.

Shimura, T., Yamamoto, T., Shimokochi, M., 1994. The medial preoptic area is involved in both sexual arousal and performance in male-rats - reevaluation of neuron activity in freely moving animals. *Brain Research* 640, 215-222.

Simerly, R.B., Chang, C., Muramatsu, M., Swanson, L.W., 1990. Distribution of androgen and estrogen-receptor messenger rna-containing cells in the rat-brain - an insitu hybridization study. *J Comp Neurol.* 294, 76-95.

Simitzis, P.E., Deligeorgis, S.G., Bizelis, J.A., 2006. Effect of breed and age on sexual behaviour of rams. *Theriogenology* 65, 1480-1491.

Soulairac, A. 1957. Données expérimentales sur le comportement sexuel du rat mâle. *Psychologie Française* II, 1-9.

Stellflug, J.N., Lewis, G.S., 2007. Effect of early and late exposure to estrual ewes on ram sexual performance classifications. *Animal Reproduction Science* 97, 295-302.

Stoleru, S., Gregoire, M.C., Gerard, D., Decety, J., Lafarge, E., Cinotti, L., Lavenne, F., Le Bars, D., Vernet-Maury, E., Rada, H., Collet, C., Mazoyer, B., Forest, M.G., Magnin, F., Spira, A., Comar, D., 1999. Neuroanatomical correlates of visually evoked sexual arousal in human males. *Archives of Sexual Behavior* 28, 1-21.

Stoléru, S., Redouté, J., Costes, N., Lavenne, F., Bars, D.L., Dechaud, H., Forest, M.G., Pugeat, M., Cinotti, L., Pujol, J.F., 2003. Brain processing of visual sexual stimuli in men with hypoactive sexual desire disorder. *Psychiatry Res.* 124(2), 67-86.

Stormshak, F., Estill, C.T., Resko, J.A., Roselli, C.E., 2008. Changes in LH secretion in response to an estradiol challenge in male- and female-oriented rams and in ewes. *Reproduction* 135, 733-738.

Swaab, D.F., Fliers, E., 1985. A sexually dimorphic nucleus in the human-brain. *Science* 228, 1112-1115.

Swaab, D.F., Gooren, L.J.G., Hofman, M.A., 1995. Brain research, gender, and sexual orientation. *Journal of Homosexuality* 28, 283-301.

Swaab, D.F., Hofman, M.A., 1990. An enlarged suprachiasmatic nucleus in homosexual men. *Brain Research* 537, 141-148.

Swaab, D.F., Hofman, M.A., 1995. Sexual-differentiation of the human hypothalamus in relation to gender and sexual orientation. *Trends in Neurosciences* 18, 264-270.

Swaab, D.F., Slob, A.K., Houtsmuller, E.J., Brand, T., Zhou, J.N., 1995. Increased number of vasopressin neurons in the suprachiasmatic nucleus (SCN) of 'bisexual' adult male rats following perinatal treatment with the aromatase blocker ATD. *Brain Res Dev Brain Res* 85, 273-9.

Swann, J., Fabre-Nys, C., Barton, R., 2009. Hormonal and pheromonal modulation of the extended amygdala: implications for social behavior. In: Pfaff DW, Arnold AP, Fahrbach SE, Etgen AM, Rubin RT, editors. *Hormones, Brain and Behavior: 2*. Academic Press, San Diego (USA); p. 441-72.

T

Taha, S.A., Islam, M.W., Ageel, A.M., 1995. Effect of ambrein, a major constituent of ambergris, on masculine sexual-behavior in rats. *Archives Internationales de Pharmacodynamie et de Thérapie* 329, 283–294.

Taziaux, M., Cornil, C.A., Dejace, C., Arckens, L., Ball, G.F., Balthazart, J., 2006. Neuroanatomical specificity in the expression of the immediate early gene c-fos following expression of appetitive and consummatory male sexual behaviour in Japanese quail. *European Journal of Neuroscience* 23, 1869-1887.

Taziaux, M., Lopez, J., Cornil, C.A., Balthazart, J., Holloway, K.S., 2007. Differential c-fos expression in the brain of male Japanese quail following exposure to stimuli that predict or do not predict the arrival of a female. *European Journal of Neuroscience* 25, 2835-2846.

Terqui, M., Garnier, D.H., De Reviers, M. M., 1980. La Structure chronologique du dialogue entre l'hypophyse et les gonades chez les mammifères domestiques, in *Rythmes et reproduction*. Edited by Ortavant R, Reinberg A. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan, pp. 59-72.

Thibault, C., Beaumont, A., Levasseur, M.C., 1998. *La reproduction des vertébrés*. Masson.

Thierry, C., CORONEL, A., GUYARD., M., 2006. Production d'agneaux en contre saison - Quelques principes de reproduction La haute-Saône Agricole et rurale. <http://www.hautesaoneagricole.com/anciens%20numeros/1634/art9.htm> Vesoul.

Thimonier, J. 1989. Contrôle photopériodique de l'activité ovulatoire chez la brebis. Existence de rythmes endogènes. Thèse Doctorat, Université de Tours, Tours.

Thwaites, C.J., 1982. Development of mating-behavior in the prepuberal ram. *Animal Behaviour* 30, 1053-1059.

Tilbrook, A.J., Clarke, I.J., 1995. Negative feedback regulation of the secretion and actions of GnRH in male ruminants. *J Reprod Fertil Suppl* 49, 297-306.

Tilbrook, A.J., Clarke, I.J., 2001. Negative feedback regulation of the secretion and actions of gonadotropin-releasing hormone in males. *Biology of Reproduction* 64, 735-742.

Tilbrook, A.J., de Kretser, D.M., Clarke, I.J., 1993. Human recombinant inhibin A suppresses plasma follicle stimulating hormone to intact levels but has no effect on luteinizing hormone in castrated rams. *Biol Reprod* 49, 779-788.

Tilbrook, A.J., Dekretser, D.M., Cummins, J.T., Clarke, I.J., 1991. The negative feedback effects of testicular-steroids are predominantly at the hypothalamus in the ram. *Endocrinology* 129, 3080-3092.

Traish, A.M., Park, K., Dhir, V., Kim, N.N., Moreland, R.B., Goldstein, I., 1999. Effects of castration and androgen replacement on erectile function in a rabbit model. *Endocrinology* 140, 1861-1868.

Trudel G, Goldfarb MR ,, 2006. L'effet de l'âge sur le répertoire et le plaisir sexuel. *Sexologies* 15, 266-272.

Tsai, Y.-F., Tsai, H.-W., Tai, M.-Y., Huang, R.-L., Peng, M.-T., 1997. Male sexual behavior is associated with LHRH neuron number in middle-aged rats. *Neuroscience Letters* 237, 81-84.

Tulley, D., Burfening, P.J., 1983. Libido and scrotal circumference of rams as affected by season of the year and altered photoperiod. *Theriogenology* 20, 435-448.

V

Veening, J.G., Coolen, L.M., 1998. Neural activation following sexual behavior in the male and female rat brain. *Behavioural Brain Research* 92, 181-193.

Veissier, I., Beaumont, C., Lévy, F., 2007. Les recherches sur le bien-être animal: buts, méthodologie et finalité. *INRA Prod. Anim.* 20, 3-10.

W

Wallen, K., Baum, M. J., 2002. Masculinization and defeminization in altricial and precocial mammals: comparative aspects of steroid hormone action. In *Hormones, Brain and Behavior*, Vol 4. pp 385–423. Eds DW Pfaff, AP Arnold, AM Etgen, SE Fahrbach & RT Rubib RT. San Diego, US: Elsevier Science.

- Wersinger, S.R., Baum, M.J., 1997. Sexually dimorphic processing of somatosensory and chemosensory inputs to forebrain luteinizing hormone-releasing hormone neurons in mated ferrets. *Endocrinology* 138, 1121-1129.
- Wersinger, S.R., Baum, M.J., Erskine, M.S., 1993. Mating-induced fos-like immunoreactivity in the rat forebrain - a sex comparison and a dimorphic effect of pelvic nerve transection. *Journal of Neuroendocrinology* 5, 557-568.
- Wespes, E., 2002. The ageing penis. *World Journal of Urology* 20, 36-39.
- Whalen, R.E., Rezek, D.L., 1972. Localization of androgenic metabolites in the brain of rats administered testosterone or dihydrotestosterone *Steroids* 20, 717-725.
- Wierzbowski, S., 1978. Sexual-behavior of experimentally underfed bulls. *Applied Animal Ethology* 4, 55-60.
- Wiggins, E.L., Teerill, C.E., Emik, L.O., 1953. Relationships between Libido, Semen Characteristics and Fertility in Range Rams. *J. Anim Sci.* 12, 684-696.
- Wilcox, A.J., Baird, D.D., Weinberg, C.R., Hornsby, P.P. & Herbst, A.L. (1995) Fertility in men exposed prenatally to diethylstilbestrol. *New England Journal of Medicine*, 332, 1411-1416.
- Winfield, C. G., Kilgour, R., 1977. Mating-behavior of rams in a pedigree penmating system in relation to breed and fertility. *Animal Production* 24, 197-201.
- Winfield, C.G., Cahill, L.P., 1978. Mating competency of rams and flock fertility. *Applied Animal Ethology* 4, 193-195.
- Wodzickatomaszewska, M., Kilgour, R., Ryan, M., 1981. Libido in the larger farm-animals - a review. *Applied Animal Ethology* 7, 203-238.
- Wolfe, L. Age and sexual behavior of Japanese Macaques. *Archives of Sexual Behavior* 7, 55-68, 1978.
- Wylie, K., Kenney, G., 2010. Sexual dysfunction and the ageing male. *Maturitas* 65, 23-27.

X

Xiao, K., Kondo, Y., Sakuma, Y., 2004. Sex-specific effects of gonadal steroids on

Y

Yamanouchi, K., Arai, Y., 1992. Possible role of cingulate cortex in regulating sexual-behavior in male-rats - effects of lesions and cuts. *Endocrinologia Japonica* 39, 229-234.

Yeh, K.-Y., Pu, H.-F., Wu, C.-H., Tai, M.-Y., Tsai, Y.-F., 2009. Different subregions of the medial preoptic area are separately involved in the regulation of copulation and sexual incentive motivation in male rats: A behavioral and morphological study. *Behavioural Brain Research* 205, 219-225.

Z

Zenchak, J. J., G. C. Anderson, Schein M. W., 1981. Sexual partner preference of adult rams (*Ovis aries*) as affected by social experiences during rearing. *Appl. Anim. Ethol.* 7, 157.

Zenchak, J.J., Anderson, G.C., 1980. Sexual performance levels of rams (*ovis-aries*) as affected by social experiences during rearing. *Journal of Animal Science* 50, 167-174.

Zhou, J.N., Hofman, M.A., Gooren, L.J.G., Swaab, D.F., 1995. A sex difference in the human brain and its relation to transsexuality. *Nature* 378, 68-70.

Zoder, H.F., Averdunk, G., Schwarz, E., Eibl, K., 1969. Influence of a high rearing intensity and of febrile diseases on the characteristics of mating behavior and semen quality in young bulls. *Deutsche tierärztliche Wochenschrift* 76, 351-354.

Annexes



Fernando BORJA



Universidade Federal
de Campina Grande

La variabilité dans l'intensité ou l'orientation des interactions sexuelles chez le bélier : étude des structures centrales impliquées

Résumé

L'objectif principal de cette thèse est de comprendre l'origine de la variabilité d'expression du comportement sexuel (CS). Nous avons trouvé que l'approche latérale est le CS le plus exprimé et que sa quantification peut servir comme mesure de la libido et donner une idée de la performance. Nous avons montré des effets remarquables de l'âge et de la lumière sur le CS du bélier. Nous avons également montré que les structures cérébrales impliquées dans la phase motivationnelle et consommatoire ne étaient pas les mêmes et que quel que soit le partenaire sexuel préféré, l'exposition à ce partenaire provoquait une activation des mêmes structures cérébrales ; le niveau de libido semble être déterminé par des sites spécifiques et bien précis comme l'aire préoptique, le noyau paraventriculaire et la partie médiane du Lit de la strie terminale. Le Cortex ent pourrait fonctionner comme un inhibiteur de la motivation hétérosexuelle.

Mots-Clés : comportement sexuel, Fos, libido, immunohistochimie, préférence sexuelle, système nerveux centrale

Abstract

The main objective of this thesis was to acquire a better understanding of the origin of the variability of the expression of sexual behavior. The nudging is most expressed sexual behavior and quantification of this behavior can be used to measure their libido and give a clue on their performance. We have discovered the remarkable effects of age et lighting of the ram's sexual behavior and that the cerebral structures involved in the motivation phase and consummatory phase are not the same and seems that, no matter which sexual partner is chosen, the fact of being exposed to this partner provokes the activation of these cerebral structures et what the expression of sexual motivation level seems to have specific and precise sites in the Preoptic Area, the Paraventricular Nucleus (PVN) and the Nucleus of the bed of the striae terminalis medial (BNSTmed). The Entorhinal cortex could function as an inhibitor of heterosexual motivation.

Keywords : sexual behavior, Fos, libido, immunohistochemistry, sexual preference, central nervous system