

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE
MINISTRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

UNIVERSITE BADJI MOKHTAR. ANNABA
BADJI MOKHTAR ANNABA UNIVERSITY

جامعة باجي مختار. عنابة



FACULTE DES SCIENCES
DEPARTEMENT DE BIOLOGIE
THESE

EN VUE DE L'OBTENTION DU DOCTORAT
EN BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALE

Rôle de la thyroxine et du Carbimazole dans la
régulation de la saison de reproduction du pigeon
domestique *Columba livia* soumis à un régime
photopériodique long : implication des
photorécepteurs.

Présentée par

Yousria LECHEKHAB

Devant le jury :

Président : N. SOLTANI	Pr.	(Université d'Annaba)
Directeur de thèse : M.S. BOULAKOUD	Pr.	(Université d'Annaba)
Examineur : Z. BOUSLAMA	M.C.	(Université d'Annaba)
Examineur : S. KHENNOUF	M.C.	(Université de Sétif)
Examineur : M. HOUHAMDI	Pr.	(Université de Guelma)

Année universitaire
2009/2010

Dédicaces

*Je dédie ce modeste travail à ma famille,
à toutes les personnes qui m'aiment et que j'aime,
et à moi-même.*

Yousria

REMERCIEMENTS

En préambule à cette thèse, je souhaiterais adresser mes remerciements les plus sincères aux personnes qui ont contribué, tant par leur soutien que par leurs encouragements à l'élaboration de ce mémoire à la fois universitaire et personnel.

Je tiens tout d'abord à dire ma reconnaissance et à remercier **M. Boulakoud Mohamed Salah**, qui a accepté sans réserve de diriger cette thèse, qui a su me laisser la liberté nécessaire de penser et de procéder à l'accomplissement de mes travaux, tout en y gardant un œil critique et avisé, mais aussi pour ses encouragements. Plus qu'un encadrant ou un collègue, je crois avoir trouvé en lui un frère.

Hommage respectueux

A monsieur le Professeur N. Soltani,

de l'Université de Annaba, Faculté des sciences, département de Biologie, qui m'a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse,

Sincères remerciements

A madame Z. Benslama, Maître de Conférences,

de l'Université de Annaba, Faculté des sciences, département de Biologie, qui a eu l'amabilité d'accepter d'être membre de ce jury de thèse,

Sincères remerciements

A monsieur S. Khenouf, Maître de Conférences,

de l'Université Farhat Abbas de Sétif, Faculté des sciences, département de Biologie, qui a aimablement accepté d'être membre de mon jury de thèse,

Sincères remerciements

A monsieur M. Houhamdi, Professeur,

de l'Université de Guelma, qui a accepté sans réserve d'être membre de mon jury de thèse

Sincères remerciements

Mes remerciements s'adressent également à **M. Djenidi Rédha** en tant que collègue et ami, membre de l'équipe du Laboratoire d'Ecophysiologie Animale ; il s'est toujours montré à l'écoute et très disponible à chaque fois que je l'ai sollicité, pour sa générosité et la grande

patience dont il a su faire preuve malgré ses charges professionnelles. Grande est donc ma dette envers lui.

J'exprime ma gratitude à **Mme Zihad Bouslama**, pour ce qu'elle est, ce qu'elle sait et ce qu'elle donne, elle sait écouter, transmettre, elle qui a montré de l'intérêt pour mon travail.

J'éprouve un profond respect pour tous les étudiants et internautes que j'ai encadrés pour les premiers et rencontrés pour les seconds lors des recherches effectuées et qui m'ont beaucoup aidés notamment lors de la phase pratique et acceptés de répondre à mes questions avec gentillesse respectivement.

Je n'oublie pas de remercier *en vrac* les techniciennes **Amina**, **Anissa** et **Nadia**, les dames et demoiselles du bureau N°9, Mme **Souad**, les secrétaires **Houria** et **Dalila**, les étudiants **Belabed** et **Derbazi**.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance envers **Mme Kadri** qui a eu la gentillesse de lire et de corriger ce travail.

Je ne saurais oublier **MM. Boudjelida** et **Derradji**, qu'ils trouvent ici le témoignage de ma reconnaissance et de mon profond respect.

Il me tient à cœur de remercier mes collègues du département de Biologie, avec un accent appuyé aux étudiants du Master II d'Ecophysiologie de la reproduction, promotion 2010.

Mes amis, qui m'ont encouragé et soutenu, surtout en ces derniers moments, sont cordialement remerciés.

A vous tous, merci !!

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....	1
Chapitre I : Notions de chronobiologie.....	3
1-Paramètres des rythmes biologiques.....	3
1-1-Classification des rythmes biologiques.....	4
1-2-Composantes d'un rythme biologique.....	4
1-3-Entraînement des rythmes	5
1-4-Horloge biologique.....	6
1-4-1-Notion moléculaire d'horloge biologique.....	8
1-4-2-L'horloge biologique et ses boucles de rétroaction.....	8
1-5-Synchronisation et désynchronisation des rythmes biologiques.....	9
1-6-L'horloge circadienne et la lumière.....	10
1-6-1- Rôle de l'intensité lumineuse.....	11
1-6-2-Organisation circadienne chez les Oiseaux.....	12
CHAPITRE II : Reproduction et développement chez les Oiseaux.....	14
2-1-Mécanisme d'action de la photopériode.....	14
2-2-Sensibilité des oiseaux à la lumière.....	16
2-3-Contrôle du cycle saisonnier de la reproduction.....	17
2-3-1- Variations saisonnières et sécrétion d'hormones gonadotropes.....	17
2-3-2- Photopériode et saison de reproduction.....	20
2-3-3- Rôle des hormones thyroïdiennes dans la régulation de la saison de reproduction.....	22

2-4 Plumage et mue chez les oiseaux.....	24
2-4-1- Les plumes.....	24
2-4-2- Cycle de mue.....	25
CHAPITRE III : Matériel et méthodes.....	28
3-1- Matériel biologique : le pigeon domestique.....	28
3-2- Répartition géographique.....	29
3-3- Les Columbides en Algérie.....	29
3-3-1- Élevage.....	30
3-3-2- Protocole expérimental.....	31
3-3-2-1- Expérimentation I.....	33
3-3-2-2- Expérimentation II.....	33
3-4- Méthodes.....	33
3-4-1- Dissection.....	33
3-4-2- Prélèvements sanguins.....	34
3-4-3- Score de la mue.....	34
3-4-4- Dosage de la L-T4 plasmatique.....	35
3-4-4-1- Principe.....	35
3-4-4-2- Mode opératoire.....	36
3-4-4-3- Résultats.....	36
3-5- Analyse statistique.....	37
CHAPITRE IV : Résultats.....	38
4-1- Volume testiculaire.....	38
4-1-1- Groupe 1.....	38

4-1-2- Groupe 2.....	39
4-1-3- Groupe 3.....	40
4-1-4- Groupe 4.....	41
4-2- Concentration plasmatique en T ₄ (nm/ml).....	42
4-2-1- Groupe 1.....	42
4-2-2- Groupe 2.....	43
4-2-3- Groupe 3.....	44
4-2-4- Groupe 4.....	45
4-3- Score de la mue.....	46
4-3-1- Groupe 1.....	46
4-3-2- Groupe 2.....	47
4-3-3- Groupe 3.....	48
4-3-4- Groupe 4.....	49
CHAPITRE V : Discussion.....	50
5-1- Maturité sexuelle chez le pigeon domestique mâle.....	52
5-1-1- Information lumineuse et réponse sexuelle.....	52
5-1-2- Paramètres de régulation de la réponse sexuelle.....	55
5-1-3- Réponse sexuelle en présence d'un antithyroïdien, le Carbimazole.....	57
5-2- Concentrations en T ₄ plasmatique	59
5-2-1- Dépendance en hormones thyroïdiennes.....	59
5-2-2- Effet du Carbimazole.....	61
5-3- Score de la mue.....	62
5-3-1- Effet de la photopériode et de la T ₄ sur la progression de la mue.....	62
5-3-2- Carbimazole et taux de mue.....	65

CONCLUSION GENERALE.....66

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

RESUMES

ANNEXES

Introduction générale

Introduction générale

La nécessité de la saison, avant même la fin de l'automne et pendant la période hivernale, implique que les animaux terrestres ou aquatiques sédentaires ont à faire face à des conditions climatiques difficiles et à des ressources alimentaires limitées. Ces variations associées à l'environnement sont l'un des principaux facteurs auxquels les Oiseaux sont en général dépendants pour assurer la survie de l'espèce et de leur descendance. Ainsi, le photopériodisme et sa relation avec la reproduction ont constitué depuis de nombreuses années un sujet de recherche chez les Oiseaux sauvages, domestiques ou migrateurs.

Divers processus comportementaux et physiologiques permettent de moduler les différentes fonctions de l'organisme en fonction des saisons. Il est bien clair que la photopériode joue chez les Oiseaux le rôle de synchroniseur de l'activité sexuelle. La photorégulation de la saison de reproduction dépend également d'autres indices non-photopériodiques. Parmi ces indices, les informations écologiques : la délimitation des territoires, la construction des nids, la présence du mâle, la parade nuptiale, une température ambiante et les ressources alimentaires. Il faut noter aussi les indices de type physiologique, nécessaires au déclenchement de la saison de reproduction chez l'Oiseau.

Le rôle des hormones thyroïdiennes, essentiellement la thyroxine (T_4), est mis en évidence chez plusieurs espèces animales. Très vite, les recherches se sont mises en place sur son rôle fonctionnel durant la saison de reproduction. Chez les Oiseaux, l'information lumineuse est transmise via des récepteurs crâniens plutôt que rétiniens, ce qui nous a amené à nous intéresser aux rôles des photorécepteurs dans la fonction saisonnière de reproduction chez le pigeon domestique.

Notre travail de recherche a consisté à mettre en évidence le rôle de la T_4 chez un modèle biologique étudié en laboratoire, le pigeon domestique (*Columba livia*) et de nous

intéresser à la transduction du signal lumineux sous les aspects de masquage des photorécepteurs crâniens et de l'inoculation des animaux, en relation avec l'activité des rythmes circadiens. Nous présentons dans un premier chapitre les notions essentielles de la chronobiologie. Nous aborderons dans un deuxième chapitre la reproduction et le développement chez les Oiseaux avec tous les facteurs qui régissent cette activité. Nous décrivons dans un troisième chapitre les méthodes utilisées et le protocole expérimental. Dans un quatrième chapitre nous présentons les résultats obtenus, et au cinquième chapitre, la discussion de ces résultats.

Chapitre 1: Notions de chronobiologie

Chapitre I : Notions de chronobiologie

La science qui étudie la structure temporelle des organismes se nomme la chronobiologie. Elle s'intéresse à trois grands groupes de rythmes biologiques. Les différents rythmes biologiques ou biorythmes sont commandés par des systèmes temporels internes, dits horloges biologiques. Les êtres vivants vivent dans un environnement périodique : rythme jour et nuit, rythme de température ou alternance des saisons. Les horloges circadiennes, et les rythmes qu'elles contrôlent, permettent aux organismes de mieux s'adapter à ces rythmes environnementaux. Les rythmes biologiques ont été observés chez l'homme, dans le monde animal et végétal, et à tous les niveaux : populations, individus, organes, tissus et cellules.

Un rythme biologique se définit comme la succession d'un certain nombre de cycles (qui correspondent à une suite d'événements), qui se répètent à intervalle de temps à peu près égal. Il s'agit donc d'un phénomène périodique et prévisible, dont les résultats peuvent être présentés sous forme de courbes (concentration de la variable en fonction du temps) (Millet et Manachère, 1983).

1-Paramètres des rythmes biologiques

Quatre paramètres caractérisent un rythme biologique : la période, la phase, l'amplitude et le mésor. La période représente la durée d'un cycle complet de la variation rythmique étudiée. La phase est le temps d'un événement par rapport à un événement externe. L'amplitude est la moitié de la différence entre le pic (acrophase) et le creux (bathyphase) du cycle. Enfin, le mésor représente le niveau moyen ajusté du rythme correspondant (Touitou et Haus, 1994).

1-1-Classification des rythmes biologiques

Les rythmes biologiques peuvent avoir des périodes très diverses.

Ils sont appelés **circadiens** ou de moyenne fréquence (du latin *circa diem*, environ un jour), si leur période est d'environ 24 h.

Des rythmes de fréquence autre que circadienne ont également été mis en évidence (Boissin et Canguilhem, 1998) :

- **Ultradiens** ou de hautes fréquences ; ils ont une période inférieure à 24 h. La plupart des rythmes endocriniens font partie de cette catégorie.
- **Infradiens** ou de basse fréquence ; ils ont une période supérieure à 24 h. Parmi ceux-ci, on note les rythmes **circannuels**, qui ont une période d'une année. Ils peuvent être saisonniers (floraison) et/ou annuels et même pluriannuels, comme l'activité reproductrice et de migration de divers animaux.

Les rythmes infradiens peuvent être circ-mensuels ou plus exactement calqués sur le rythme lunaire (comme l'ovulation).

1-2-Composantes d'un rythme biologique

Un rythme comporte deux composantes, l'une est exogène et l'autre endogène:

- **Composante exogène** : un rythme biologique dépend pour une part de facteurs de l'environnement comme la photopériode, l'alternance des saisons, etc. (Touitou, 1998a). Ces facteurs ne créent pas les rythmes, ils ne font que les moduler. On les appelle, **synchroniseurs** ou **entraîneurs** ou **Zeitgeber**.

- **Composante endogène** : en supprimant la composante exogène d'un rythme biologique, on peut mettre expérimentalement en évidence la composante endogène. Il est possible en effet de contrôler les alternances lumière/obscurité, les alternances veille/sommeil lors d'expériences dites hors du temps et d'étudier les rythmes biologiques dans ces conditions.

Ainsi, des facteurs génétiques interviennent et règlent les rythmes biologiques : ils ont donc une origine endogène.

Au total, les rythmes biologiques sont de nature endogène, probablement génétiquement déterminés et modulés par les facteurs de synchronisation (Steeves *et al.*, 1999).

1-3-Entraînement des rythmes

L'alternance lumière-obscurité est unanimement reconnue comme le principal facteur entraînant les rythmes circadiens. Dans ce cas, le rythme lumineux impose sa période au rythme biologique. Les cycles biologiques lumineux bénéficient d'une notation universelle ; ils sont notés LD. Le L correspond à la phase éclairée (Light) ou photophase et le D correspond à la phase obscure (Dark) ou scotophase. La longueur de ces phases n'est pas nécessairement la même. Lorsque la photophase est supérieure à la scotophase, on parle de condition lumineuse jours longs. Inversement, on parle de jours courts lorsque la scotophase est supérieure à la photophase.

Les termes DD eux seuls indiquent l'obscurité continue et LL correspondent à l'éclairement continu. D'autre part, lorsque la photophase est égale à la scotophase (12L : 12D), on parle du seuil photopériodique de la photosensibilité.

Un rythme qui persiste en conditions constantes (DD ou LL), possède une composante endogène. Dire d'un rythme qu'il possède une composante endogène, signifie qu'il existe au sein de l'organisme un mécanisme de repérage du temps (Boissin et Canguilhem, 1998).

1-4-Horloge biologique

La rythmicité repose sur la notion d'oscillateur, horloge biologique interne ou pacemaker, structure interne capable de mesurer le temps. L'horloge biologique permet aux

organismes de s'adapter à leur environnement et de fonctionner de façon autonome et sans signaux externes (Underwood *et al.*, 2001). Les rythmes circadiens chez les Oiseaux et les Mammifères sont régulés par une horloge centrale située au niveau des noyaux supra-chiasmatiques (NSC). Ces derniers sont situés à la base de l'hypothalamus, dans le cerveau, juste au-dessus du chiasma optique. Les NSC génèrent des oscillations circadiennes c'est-à-dire d'environ 24 h, faisant de cette structure une horloge circadienne. Le NSC est composé de 10 000 neurones, les plus petits qu'on puisse trouver dans l'hypothalamus. Leur diamètre varie entre 7 et 10 μm , ce qui a conduit au concept d'horloge unique ou « *masterclock* ».

Le rôle du NSC est de générer, d'entretenir et de contrôler les rythmes circadiens physiologiques (Van den Pol, 1991).

Les fibres nerveuses projetant sur les NSC, libèrent plusieurs peptides et neurotransmetteurs. Les cellules supra chiasmatiques contiennent des récepteurs aux molécules suivantes : sérotonine, glutamate, GABA, catécholamine, acétylcholine, neuropeptide Y (NPY) et metenképhaline, peptide qui active l'adénylate cyclase pituitaire (Van den Pol et Tsujimoto, 1985 ; Jacomy et Bosler, 1995 ; Hannibal *et al.*, 1997). Deux neurotransmetteurs sont largement répandus au niveau des NSC, l'un inhibiteur, le GABA et l'autre stimulateur, le glutamate (Van den Pol et Tsujimoto, 1985 ; Okamura *et al.*, 1989). D'autres molécules peuvent être exprimées dans la région suprachiasmatique, comme la calbindine, protéine liant le Ca^{++} , qui présente une distribution variable selon les espèces, la somatostatine, l'angiotensine II, la thyroestimuline, etc. (Yasuo *et al.*, 2005).

L'analyse cytochimique des NSC permet de distinguer deux sous-régions : une partie ventrolatérale et une partie dorsomédiane. Cette dernière (également appelée *shell*) est riche en neurones exprimant la vasopressine, et serait l'horloge à proprement parler, de laquelle partiraient les efférences vers la glande pinéale. De nombreux neurones synthétisant le peptide vasoactif intestinal (VIP) caractérisent la partie ventrolatérale (ou *core*) et qui recevrait les

afférences ganglionnaires. D'autres neuropeptides sont également présents dans les NSC, comme la somatostatine, l'angiotensine II, la thyroestimuline, etc. (Yasuo *et al.*, 2005).

Un animal dont les NSC sont détruits, perd tout rythme circadien d'activité en DD ; la rythmicité peut lui être redonnée en lui greffant le NSC d'un autre animal. Par contre, une lésion du NSC a cependant des rythmes circadiens d'activité en LD (Moore-Ede *et al.*, 1983). Il a été montré que des lésions du NSC abolissent tous les rythmes d'activités fonctionnelles chez le moineau (Takahashi et Menaker, 1979 ; Ebihara et Kawamura, 1980) et chez la caille japonaise (Simpson et Follett, 1981). Ceci suggère que le NSC est bien l'horloge endogène circadienne (Dawson et King, 1994).

Chez les Vertébrés supérieurs dotés d'un organe de la vue bien différencié et de rétine, la lumière emprunte des voies nerveuses multiples qui ont pour effet d'activer ou de désactiver certains centres de contrôle nerveux. Cette photoréception serait d'une importance cruciale lors de la photorégulation des diverses fonctions physiologiques, notamment celle de la saison de reproduction chez les Mammifères comme chez les Oiseaux.

Chez les Vertébrés mammaliens, quatre organes : l'œil, les photorécepteurs profonds, la glande pinéale et les noyaux suprachiasmatiques, paraissent jouer, seuls ou en association, ce rôle d'oscillateur central (Yasuo *et al.*, 2003). On constate qu'au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série animale, l'hypothalamus prend une place de plus en plus importante (Boissin et Canguilhem, 2003).

1-4-1-Notion moléculaire d'horloge biologique

Au cours des dernières années, plusieurs gènes impliqués dans la génération et la régulation des horloges circadiennes ont été découverts. Ces gènes sont communs à plusieurs espèces : bactéries (cyanobactéries), champignon *Neurospora*, plantes, Insectes, Poissons,

Amphibiens, Oiseaux, et Mammifères. Ces gènes sont appelés **gènes de l'horloge**. (Forger et Peskin, 2003).

Les connaissances sur les mécanismes moléculaires du rythme circadien chez les Mammifères a permis d'identifier et de cloner le gène *clock*. Un autre gène, *bmal-1*, est un partenaire de *clock* dans la régulation des activités circadiennes. Trois homologues du gène *period* ont été aussi clonés chez la souris : *per-1*, *per-2* et *per-3* (Tei et al, 1997 ; Takumi et al., 1998a, b). Un homologue de *timeless*, le gène *tim* a également été isolé chez la souris. Enfin, deux autres gènes *cry-1* et *cry-2* codant pour les cryptochromes, protéines impliquées dans la réception de la lumière bleue, ont été également clonés et qui jouent un rôle important dans la périodicité circadienne.

1-4-2-L'horloge biologique et ses boucles de rétroaction

Le modèle proposé aujourd'hui pour expliquer les oscillations moléculaires implique l'existence de boucles d'autorégulation, transcriptionnelles et traductionnelles. Ces boucles reposent sur l'expression rythmique d'ARNm et de protéines codant une dizaine d'acteurs indispensables au bon fonctionnement de l'horloge circadienne (Reppert et Weaver, 2002). Il s'agit de boucle de rétroaction négative (Feed-back), le plus souvent transcriptionnelle. Des facteurs de transcription activent l'expression des gènes, dont les produits protéiques inhibent leur propre expression (rétroaction négative) et activent aussi l'expression des facteurs de transcription (rétroaction positive). Ces boucles de rétroaction produisent des oscillations d'ARNm et de protéines de l'horloge biologique (Hardin, 1998 ; Dunlap, 1999).

1-5-Synchronisation et désynchronisation des rythmes biologiques

Bien que l'horloge biologique soit d'une grande régularité, puisqu'elle a un fonctionnement propre et un rythme autonome, il est nécessaire cependant qu'elle puisse être réglée et remise à l'heure. L'horloge assure une synchronisation temporelle interne. Elle

coordonne les variations circadiennes de multiples paramètres endocriniens, physiologiques et comportementaux. Un très grand nombre de facteurs comme la vie moderne, les changements climatiques, l'effet de serre et bien d'autres, influencent la synchronisation du rythme circadien. Ils bousculent parfois les rythmes endocriniens et peuvent être susceptibles de les modifier en retardant ou en avançant le rythme (Touitou, 1998a).

Cette propriété de l'horloge a été mise en évidence chez les Mammifères dans des conditions environnementales constantes (obscurité et température constante, avec nourriture et eau disponible à volonté). Dans ces conditions dites de libre-cours, l'horloge circadienne n'est plus synchronisée par un facteur externe et les rythmes circadiens sont exprimés en fonction de la période endogène de l'horloge (Chalet, 2004).

Chez les Oiseaux, les cycles lumière/obscurité jouent également un rôle essentiel dans la synchronisation du rythme circadien de reproduction.

Qu'elle soit externe ou interne, la désynchronisation s'accompagne d'un ensemble de signes, mais elle peut être corrigée, car l'organisme se voit contraint de se resynchroniser. Autrement dit, ajuster l'horloge endogène par une synchronisation lumineuse et entrer dans la nouvelle cadence horaire en avançant ou retardant de 1 à 2 h par jour ses horloges biologiques, en fonction de l'heure à laquelle la rétine reçoit une stimulation photique. Il a été montré que tout processus de resynchronisation entraîne nécessairement une désynchronisation du métabolisme lui-même. L'horloge n'est sensible à l'effet synchroniseur à la lumière que durant la période nocturne, c'est-à-dire pendant la période de veille des espèces nocturnes et de sommeil des espèces diurnes. Cette période est par convention, appelée nuit subjective en conditions lumineuses constantes (Boissin et Canguilhem, 2003).

1-6-L'horloge circadienne et la lumière

En général, tous les organismes exhibent une kyrielle de rythmes journaliers de fonctions moléculaires et physiologiques. Les rythmes biologiques rattachés à chaque être vivant sont influencés par des signaux provenant de l'environnement externe. Ce sont des *Zeitgebers* ou des synchroniseurs. Le *Zeitgeber* le plus stable et le plus puissant pour la plupart des êtres vivants est la lumière. Chez les Mammifères, les cellules ganglionnaires rétinienne qui innervent les NSC ont été identifiés comme étant photosensibles grâce à la mélanopsine (Hattar *et al.*, 2002). A partir des cellules ganglionnaires de la rétine, les signaux lumineux sont transmis aux NSC par deux projections nerveuses : une voie directe rétino-hypothalamique et une voie indirecte rétino-géniculo-hypothalamique dont les feuillets intergénéculés thalamiques constituent le relais (Morin, 1994 ; Miller *et al.*, 1996).

L'intégrité de la voie rétino-hypothalamique est nécessaire à la synchronisation de l'horloge circadienne, alors que la projection géniculo-hypothalamique n'a aucun rôle modulateur. D'autres voies indirectes peuvent également véhiculer des signaux photiques.

Contrairement aux Mammifères, la perception de l'information lumineuse, se fait chez les Oiseaux, beaucoup plus par voie transcrânienne que par voie oculaire. Chez la poule pondeuse, la voie transcrânienne est peut-être la seule utilisée.

Ali et Cheng (1985) ont observé chez des poules génétiquement aveugles (homozygotes pour le gène récessif *rc* qui induit un non développement des cônes et des bâtonnets rétiens), une intensité de ponte supérieure à celle des hétérozygotes *Rc/rc* présentant une vue normale. Il faut savoir que la lumière transmise par voie intracrânienne est perçue grâce à un pigment photorécepteur, la rhodopsine, à la fois par l'hypothalamus lui-même et via la glande pinéale (Foster et Follett, 1985). Il reste néanmoins possible que, si les yeux ne sont pas indispensables à la stimulation lumineuse de la saison de reproduction, ils jouent cependant un rôle dans la fonction synchronisatrice des rythmes lumineux circadiens (Sauveur, 1996a).

1-6-1- Rôle de l'intensité lumineuse

La stimulation de l'axe de reproduction chez les Oiseaux dépend non seulement d'une photopériode longue, mais également de l'intensité lumineuse. Dans la mesure où la transmission de l'information lumineuse est intracrânienne, on pourrait supposer qu'une intensité lumineuse assez élevée est nécessaire pour stimuler l'activité sexuelle des Oiseaux. Cette option n'est pas valable, chez le moineau par exemple, car les récepteurs intracrâniens (mais extra-pinéaux) permettent une réponse photopériodique à des intensités comparables à la pleine lune (0,2 Lux). Il reste que le choix de l'intensité lumineuse est appliqué plutôt en fonction de critères pratiques, comme chez la poule pondeuse, afin d'accélérer et d'améliorer le rendement (Lewis et Perry, 1995).

S'il paraît bien clair maintenant que la lumière bleue est peu pénétrante ou active à la fois sur les récepteurs rétiniens et encéphaliques des Oiseaux, les réponses sexuelles aux longueurs d'ondes supérieures (rouge >700nm) ont un pouvoir de pénétration transcrânien 1000 fois plus élevé que ceux des longueurs d'ondes courtes (400nm). Ces ondes exercent donc un pouvoir stimulant plus intense. Cependant, chez la caille, lorsque le rayonnement est porté au contact direct avec l'hypothalamus, la lumière verte (500nm) se révèle être plus stimulante que le rouge (650nm) (Foster et Follett, 1985). Ceci confirme aussi les travaux de Benoit (1935a, b) sur le canard. Il a montré qu'aux intensités très faibles (0,015 Lux), seules les radiations rouges étaient efficaces par voie transcrânienne. Par contre, si l'intensité augmentait suffisamment, les rayonnements jaunes puis verts, le devenaient également. Ainsi, les longueurs d'ondes orange et rouge sont les plus stimulantes, surtout si l'intensité lumineuse est faible.

Ces travaux montrent bien que la nature du rayonnement lumineux utilisé (fluorescent à incandescence) a peut être de l'importance comme la durée de l'éclairage, car lié au spectre d'émission de la source, sachant que chez les Oiseaux, le pouvoir de séparation des éclairs lumineux est plus élevé que chez l'homme (Nubeir *et al.*, 1992).

1-6-2-Organisation circadienne chez les Oiseaux

Les Vertébrés non-mammaliens possèdent des systèmes circadiens plus complexes que les Mammifères. Le système circadien des Oiseaux est constitué de multiples pacemakers et de plusieurs sites photiques qui communiquent entre eux avec synchronisation des rythmes biologiques. Il comprend trois éléments majeurs : la glande pinéale qui synthétise et sécrète rythmiquement la mélatonine ; une région hypothalamique qui équivaut aux NSC chez les Mammifères ; et enfin la rétine. Ce système, par contre, diffère selon les espèces (Gwinner et Brandstätter, 2001). Chez les Oiseaux, l'aire suprachiasmatique reste le lieu privilégié des pacemakers circadiens, alors que chez les Mammifères il ne représente pas le seul site d'action (Goldman, 2001 ; Yasuo *et al.*, 2003).

La réponse à une photopériode donnée ne se produit que lorsqu'il y a coïncidence entre l'éclairage et la phase de photosensibilité. Le rythme circadien, qui fonctionne comme une horloge, est divisé en deux parties : durant les 12 premières heures, appelées jour subjectif, l'animal est insensible à la lumière, puis devient photosensible durant les 12 dernières heures de la journée, appelées nuit subjective. Chez l'Oiseau, le processus de lecture, et donc celui de l'activité physiologique, ne débute que lorsque la lumière coïncide avec la phase sensitive du cycle journalier (Gwinner *et al.*, 1997). En d'autres termes, la notion de jour subjectif se traduit par le fait que l'Oiseau est particulièrement sensible à la lumière pendant un temps et quotidiennement (entre 10, 13 et 15 h de lumière) après le réveil. Ceci ne signifie pas que la durée totale d'éclairage quotidien doit atteindre 15 h. Car même

cette phase claire du nyctémère dure entre 10 à 15 h après l'allumage principal. Ce jour subjectif est désigné comme étant la période pendant laquelle l'animal reste éveillé et recouvre à la fois des périodes claires et sombres.

Il faut dire que cette notion a été montrée chez la caille (**Bacon et Nestor, 1975**), et la cane de Barbarie (**Sauveur et De Carville, 1995**) comme étant relative au déclenchement de la maturité sexuelle.

Chapitre 2 : Reproduction et développement chez les Oiseaux

Chapitre II : Reproduction et développement chez les Oiseaux

L'expression du comportement physiologique de reproduction chez plusieurs espèces d'oiseaux domestiques dont le pigeon, est en relation avec certains facteurs de l'environnement. Ce comportement de reproduction est à l'origine de nombreuses observations et d'études réalisées pour mettre en évidence le rôle d'entraînement du rythme saisonnier de la reproduction. Il est bien connu qu'il existe un rythme de reproduction contrôlé par plusieurs facteurs de l'environnement, comme les variations des ressources alimentaires, de la température ambiante, de la photopériode, ainsi que des repères sociaux (Backer, 1938a).

Si chez le pigeon domestique *Columba livia*, la modulation du facteur exogène/environnemental a été moins étudiée que chez d'autres espèces d'oiseaux, les pigeons ont bénéficié par contre d'une approche beaucoup plus comportementale, de diversité, de distribution géographique et de migration (Jonhston, 1992 ; Lucas et Stettenheim, 1972 ; David, 1980).

2-1-Mécanisme d'action de la photopériode

Il est bien connu maintenant qu'il existe des différences basiques entre la saison de reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères. Chez les Oiseaux, la saison de reproduction tend à être toujours de courte durée et asymétrique vis-à-vis de la photopériode (Dawson *et al.*, 2001 ; Dawson, 2007 ; Ubika *et al.*, 2008).

La photopériode est une variation annuelle de la phase claire du jour répétable d'année en année depuis des siècles. Les ressources alimentaires et la température sont plus variables et peuvent être modulées en abondance/élévation ou en restriction/diminution. Pour autant, elles peuvent jouer un rôle important, sachant que les oisillons naissent au printemps, au moment où la pousse de l'herbe et la production de graines permet une alimentation favorable à la mère pour assurer la survie des jeunes. Ces derniers devront être capables, avant le

solstice d'hiver, de constituer des réserves corporelles qui permettront le passage de la saison hivernale dans de bonnes conditions. En outre, la survie des jeunes est importante lorsque les températures sont plus clémentes et ambiantes (Thimonier, 1996).

Plusieurs équipes de recherche ont joué un rôle prépondérant dans la compréhension de l'effet d'entraînement par la photopériode de la saison de reproduction, notamment chez les Oiseaux de basse-cour (Jallageas et Assenmacher, 1979), chez les Mammifères (Stankov *et al.*, 1991 ; Follett *et al.*, 1981), chez les Equidés (Nishikawa, 1959 ; Burkhardt, 1974 ; Palmer et Driancourt, 1983 ; Palmer et Guillaume, 1992), chez les Poissons (Billard, 1980), chez les Ruminants (Mauléon et Rougeot, 1962) et chez l'escargot (Le Guhenec et Daguzan, 1983 ; Gomot ; 1990).

Plusieurs hypothèses ont été émises depuis les travaux de Rowan (1925a) pour expliquer les variations photopériodiques. Deux types d'expériences permettent de mettre en évidence l'hypothèse de Bünning (1960) concernant l'influence lumineuse. La première consiste à donner sur une période de 24 heures, la lumière en deux fractions. Une fraction principale (de 4 à 8 heures) et une deuxième fraction plus courte (30 mn à 1 heure) interrompant la phase obscure. La position de cette deuxième fraction qui stimule ou inhibe l'activité de reproduction, correspond à la phase photosensible. Il est donc important de varier la durée de la phase claire principale dans les différentes expériences (Thimonier, 1996).

D'autre part, l'aube considérée par l'animal n'est pas forcément le début de la phase claire principale comme l'expérimentateur peut le penser. Pour l'animal, l'aube peut être soit effectivement le début de la phase claire principale, soit celui de la fraction de lumière. Le crépuscule est donc, dans le premier cas, la fin de la fraction de lumière, et dans le deuxième, celle de la plus longue période de lumière (Thimonier, 1996).

Ortavant (1977) a initié ce type d'expériences chez les gros Mammifères domestiques (ovins et équins).

Le deuxième type d'expérience, appelé expérience de résonance, consiste à imposer des jours ou cycles photopériodiques de 12, 24, 36, 48, 60 et 72 heures, comprenant tous la

même durée de la phase claire (photo-phase de 4 à 8 heures). Dans les cycles photopériodiques dont la durée n'est pas de 24 heures ou l'un de ses multiples (12, 36, 60), la période d'éclairement va coïncider avec la phase photosensible du rythme circadien. Cette période va stimuler ou inhiber l'activité de reproduction. Au contraire, pour les cycles dont la durée est égale à 24 heures ou l'un de ses multiples (24, 48, 72 heures), la période d'éclairement ne coïncide jamais avec la phase photosensible. Il est ainsi possible de mettre en évidence un rythme circadien de photosensibilité. Ces expériences de résonance ont été largement utilisées chez les petits Mammifères et les Oiseaux (Follett *et al.*, 1981).

2-2-Sensibilité des oiseaux à la lumière

La photopériode agit sur la reproduction des Oiseaux de façons différentes mais complémentaires. La photopériode stimule la fonction de reproduction dès que la plage horaire claire dépasse le seuil photopériodique de la photosensibilité. La même photopériode longue entraîne la régression gonadique. En effet, le passage chez les Oiseaux de l'état d'insensibilité à la lumière et d'inactivité sexuelle à celui de photosensibilité et de maturité sexuelle, est normalement associé au rôle que joue l'horloge endogène (Marschall, 1937 ; Bünning, 1960 ; Farner et Wingfield, 1978). Ceci suppose qu'il existe chez l'animal un cycle circadien de sensibilité à la lumière. Ainsi, le degré de la réponse sexuelle est fonction de la durée de coïncidence entre la phase claire externe et la phase de photosensibilité interne. Cette dernière varie selon les espèces et la latitude sous laquelle elles vivent. La photosensibilité interne est souvent comprise entre 10 et 15 h après le réveil de l'Oiseau des latitudes moyennes. Cette phase de photosensibilité se situe plus tôt dans la journée pour les Oiseaux tropicaux et généralement plus tard chez les Oiseaux vivant sous les latitudes élevées (autour de 18 h de lumière) (Sauveur, 1996a).

Suivant le type de réponse gonadique, les animaux ont été classés en deux types. On parle d'animaux de jours courts lorsque l'activité de reproduction est induite par une

photopériode décroissante, et de jours longs lorsque l'activité sexuelle est déclenchée par une photopériode croissante ou un passage jours courts-jours longs (Thimonier, 1996).

Homma *et al.*, (1975) ont montré que chez la caille aveuglée, la régression des gonades n'aura pas lieu même si elle est exposée à des photopériodes courtes. Ainsi, il s'avère que chez la caille, les yeux ont un rôle inhibiteur au cours des phases de la saison de reproduction.

D'autre part, le rythme d'activité sexuelle reste le même si la caille est maintenue pendant 24 h sous une plage horaire mixte LD ou DD. La même observation a été faite sous les mêmes conditions après pinéalectomie (Underwood et Siopes, 1984).

2-3-Contrôle du cycle saisonnier de la reproduction

2-3-1- Variations saisonnières et sécrétion d'hormones gonadotropes

Chez les Oiseaux, le cycle annuel est caractérisé par trois étapes : la saison de reproduction, la mue et la migration. Chaque étape se déroule à un moment favorable de l'année pendant toute la durée du temps disponible (Dawson, 2007). La reproduction a donc un caractère saisonnier, marqué par une période de repos sexuel durant l'automne et l'hiver, qui alterne avec une période active durant le printemps et l'été. Chez le pigeon, la reproduction s'étend jusqu'au mois d'octobre, si bien que de nombreux couples mènent à terme trois couvées dans la saison. La femelle pond habituellement 2 œufs de couleur blanche, qu'elle incube pendant 18 à 19 jours. Les deux parents se partagent l'incubation : le mâle du milieu du matin jusqu'à la fin de l'après midi et la femelle de la fin de l'après midi jusqu'au matin (Goodwin, 1983).

Durant l'été, il y a possibilité de chevauchement entre les couvées et la ponte d'autres œufs (Burley, 1980). La période entre deux pontes est de 25 à 32 jours en été et de 45 jours en hiver. Le nombre de couvées est inversement proportionnel à la latitude.

Le pigeon domestique est monogame et s'accouple pour la vie. La sélection du nid est habituellement initiée par le mâle. Ce dernier se dresse à l'emplacement du nid, émettant des

roucoulements pour attirer la femelle. La femelle émet des roucoulements du nid distincts, à l'endroit du futur nid. La construction du nid prend 3 ou 4 jours et les matériaux de construction les plus utilisés sont les brindilles, les racines, les aiguilles de pin, le foin, les tiges ligneuses, les racines sèches, l'herbe et les algues marines ramassées sur les côtes. Parfois, c'est une simple plate-forme d'herbe sèche, mais on peut également trouver des couples isolés, notamment lorsque ceux-ci entament la colonisation d'une falaise. Le nombre de nicheurs n'augmente alors progressivement, année après année, que si le lieu semble être adopté (Johnston, 1992).

La maturité sexuelle des Oiseaux est généralement atteinte lors de la première année, avant même que l'oiseau n'ait atteint la taille adulte. La saison sexuelle se caractérise par un développement et une maturation gonadique chez les deux sexes, appelé phase photostimulante. Bien que les jours longs soient responsables, chez les différentes espèces d'Oiseaux, de la stimulation de la saison de reproduction, le printemps est considéré comme la saison propice à cet événement. Un autre trait qui caractérise et influence le début de la saison de reproduction est la latitude. Celle de l'Afrique du Nord est différente du Sud de l'Europe, elle-même différente du Nord. Cependant, la fin de la saison de reproduction se fait avant le retour des jours courts. C'est une autre conséquence des photopériodes longues, appelée phase photoréfractaire. Ce double rôle des photopériodes longues revient à l'asymétrie de la saison de reproduction (Dawson *et al.*, 2001 et 2008).

Chez l'étourneau (*Sturnus vulgaris*), exposé à une photopériode de 13L : 11D, la réponse gonadique est assez lente et la régression survient tardivement. Par contre, sous une plage horaire plus longue, la phase d'activité sexuelle est plus rapide et ne dure que 5 semaines. Chez la caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*), une fois transférés d'une photopériode courte (08L : 16D) à une photopériode longue (18L : 06D), les mâles développent dès la première semaine une croissance gonadique (Follett et Robinson, 1980). Chez le moineau domestique (*Passer domesticus*), leur transfert d'une photopériode courte (08L : 16D) à plus longue (13L, 16L et 18L) permet la maturation gonadique à un taux

similaire chez les trois groupes d'oiseaux, sauf que le passage à l'état de régression est différent (Dawson, 1998).

Chez les Oiseaux, la photo-gonado-stimulation est une action réflexe à point de départ rétinien et dont le centre de contrôle se situe au niveau de l'hypothalamus antérieur. Sa lésion bloque toute réponse sexuelle, même si le système des gonadotrophines (GnRH) reste intact (Sharp et Follett, 1969 ; Davies et Follett, 1975 ; Juss, 1993). Par contre, la stimulation électrique de l'hypothalamus antérieur augmente la sécrétion de la LH, induisant le développement et la maturation testiculaire (Ohta *et al.*, 1984). Enfin, l'horloge biologique se trouve présente (Yasuo *et al.*, 2003). Ces observations indiquent clairement que l'essentiel de la machinerie, dans la mesure du temps photopériodique, se trouve chez les Oiseaux au niveau de l'hypothalamus antérieur (Watanabe *et al.*, 2004).

Les variations d'activité sexuelle sont le résultat de changements dans la production et la sécrétion d'hormones hypothalamiques, appelées gonadotrophines (Dawson *et al.*, 1985 ; Foster *et al.*, 1987) et hypophysaires : la LH (hormone lutéinisante) et la FSH (hormone folliculo-stimulante) (Hahn *et al.*, 1996). Il reste que les différences entre les statuts reproductifs (phase de développement et phase de régression) dépendent de l'amplitude et de la fréquence de sécrétion des GnRH. Comme chez les Mammifères, il a été montré que le système de synthèse et de sécrétion de GnRH contrôle physiologiquement la saison de reproduction des Oiseaux (Dawson, 1998 ; Dawson *et al.*, 2001). Cette dernière influence la sécrétion pulsatile de la LH, conséquence d'une dépendance à l'élévation du taux des stéroïdes (Dawson, 1983, 1994, 1998 ; Dawson *et al.*, 1985a). Par conséquent, ce changement dans la sensibilité aux stéroïdes et à la testostérone est le principal mécanisme responsable de la saisonnalité de la reproduction chez les Oiseaux, en relation avec les changements saisonniers environnementaux.

Chez la caille, il a été montré que la gonadotrophine-inhibitory hormone (GnIH), qui est un do-décapeptide, inhibe directement la synthèse et la sécrétion des GnRH. La médiation de l'action des GnIH est assurée par la protéine G couplée à un récepteur membranaire. Chez

les Vertébrés supérieurs, des études immuno-histologiques ont suggéré l'existence apparente d'un contact entre les terminaisons nerveuses des axones des cellules à GnIH avec les cellules à GnRH. Ceci indique que la régulation de l'activité neuronale des cellules à GnRH est assurée par les cellules à GnIH (Ubika *et al.*, 2008).

2-3-2- Photopériode et saison de reproduction

Bon nombre d'Oiseaux domestiques et sauvages sont confrontés aux changements environnementaux liés surtout à la photopériode. En effet, la traduction de l'information environnementale (le climat, les ressources alimentaires, etc.) en réponses écologiques (saison de reproduction, succès reproducteur, etc.), se réalise en fonction du rôle des photorécepteurs encéphaliques dans la perception et la transduction de l'information lumineuse en signal chimique.

La majorité des Oiseaux et des Mammifères vivant en dehors des régions tropicales, utilisent les changements saisonniers de la photopériode pour situer le début de la saison de reproduction. Cependant, il existe bien des différences, que se soit dans le domaine photoréceptif que neuroendocrinien, entre ces deux classes d'animaux (Dawson *et al.*, 2001 ; Goldman, 2001). Comme la saison de reproduction est asymétrique, celle-ci est bien contrôlée par la phase photoréfractaire (Nicholls *et al.*, 1988b).

La régulation de l'activité sexuelle dépend de la phase photoréfractaire. Il s'agit d'une transition de l'étape active à celle inactive ou *vice versa*. Elle se manifeste d'une manière spontanée après une exposition prolongée aux photopériodes longues (Nicholls *et al.*, 1988a et b). Le degré de la photoréfraction, qu'elle soit absolue ou relative, est proportionnel à la longueur et à l'asymétrie de la saison de reproduction. Cependant, le mécanisme moléculaire de la photoréfraction reste toujours inconnu. La photoréfraction absolue étant associée à une diminution marquée des GnRH-I. Toutefois, au cours de la photoréfraction absolue, il y a une période transitoire durant laquelle les gonades régressent à l'avance de la baisse des niveaux des GnRH-I (Dawson et Sharp, 2007).

Chez certaines espèces, comme la caille japonaise (*Coturnix Coturnix japonica*), la photoréfraction étant relative, la régression gonadique n'est pas spontanée, mais plutôt prédisposée à subir une régression lorsque la photopériode diminue un peu (Follett et Robinson, 1988).

Par contre, chez les Mammifères, le transfert du hamster, d'une photopériode courte à une photopériode longue, induit la maturation gonadique. La photoréfraction chez les Mammifères est une reprise spontanée de la croissance et de la maturation gonadique après une exposition prolongée à des jours courts (Hoffman, 1981 ; Nicholls *et al.*, 1988b).

Bien que le même terme de photoréfraction soit utilisé pour les deux phénomènes, ce processus peut être opposé à celui observé chez les Oiseaux. Chez les Mammifères, la réfraction aux photopériodes courtes peut être l'équivalent de la terminaison de la phase photoréfractaire, et chez les oiseaux aux photopériodes longues. Ces deux phénomènes se réalisent sous des photopériodes courtes et impliquent la réactivation de l'axe de reproduction par le retour de la photosensibilité chez les Oiseaux (Watanabe *et al.*, 2007).

2-3-3- Rôle des hormones thyroïdiennes dans la régulation de la saison de reproduction

Le mécanisme de régulation et de contrôle de la saison de reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères est largement différent. Plusieurs études ont montré que les hormones thyroïdiennes sont essentielles pour la photoinduction gonadique. Elles sont également nécessaires à l'induction de la phase photoréfractaire, régulant ainsi la saison de reproduction. L'effet majeur des hormones thyroïdiennes est de mimer les effets des jours longs. Ils modifient le rythme de sécrétion de la LHRH, ce qui, par conséquent, change la fréquence de libération des hormones hypophysaires et l'activité des gonades.

D'autre part, il a été démontré que la régulation thyroïdienne de la photoréfraction comme celle de la photoinduction, repose sur le caractère modulable des gènes des déiodinases observé chez certains animaux (Ubika *et al.*, 2008). La Dio2 est une enzyme de conversion par déiodination de la prohormone la thyroxine (T₄) en 3,5,3'-triiodothyronine (T₃) bioactive. L'enzyme inactive la Dio3 convertie par déiodination, et la T₄ et la T₃ en métabolites inactives, et également la rT₃ et la rT₂ (Bernal, 2002). De longues photopériodes induisent ces conversions observées des hormones thyroïdiennes (Yamamura *et al.*, 2006). Dans une étude faite chez la caille japonaise il a été montré qu'une photopériode longue induit l'expression du gène de la Dio2 au niveau de l'hypothalamus antérieur et réduit l'expression du gène Dio3 (Watanabe *et al.*, 2004).

Enfin, le transfert d'étourneaux des campagnes eurasiatiques (*Passer montanus*), des jours courts vers des jours longs, induit une expression forte de la Dio2. Cette expression est maintenue lorsque les étourneaux des campagnes eurasiatiques deviennent photoréfractaires, mais diminue légèrement chez la caille japonaise (Yasuo *et al.*, 2005 ; Ubika *et al.*, 2008). Chez les Mammifères, le même résultat a été observé chez le hamster djungarian (*Phodopus sungorus*) (Watanabe *et al.*, 2004). Par contre, ces fortes valeurs ne sont pas maintenues lorsque les animaux sont transférés sous des jours courts. Elles diminuent même sous une photopériode longue et constante.

L'implication des hormones thyroïdiennes a été mise en évidence par d'autres études, où la thyroïdectomie réalisée chez l'étourneau et le moineau, bloque toute réponse photopériodique. Chez ces espèces, la prévention de la photoréfraction par la thyroïdectomie est associée avec le maintien de hauts niveaux de GnRH, comme chez les Oiseaux en état de photosensibilité (Dawson, 1998, Dawson *et al.*, 1985a, 1986 ; Reinert et Wilson, 1996a). Chez le moineau des campagnes américain, la thyroïdectomie réalisée avant une photostimulation longue, empêche la photoréfraction. Ceci indique que la phase photosensible devrait persister d'avantage (Wilson et Reinert, 1993).

Comme la fin de la photoréfraction est due au retour de la sécrétion des GnRH de synthèse, d'autres indices non physiologiques mais environnementaux peuvent également jouer un rôle dans la transition de l'état photoréfractaire à l'état photosensible. On peut noter le cycle annuel de la photopériode, les repères sociaux, les facteurs climatiques, la migration, la disponibilité alimentaire et l'état nutritionnel (Dawson et Sharp, 2007). Ces signaux externes peuvent avoir une incidence sur le moment du déclenchement de la phase photoréfractaire, mais il n'existe pas, à nos jours, de preuves qui peuvent influencer le temps de la fin de la photoréfraction (Dawson et Sharp, 2007).

2-4- Plumage et mue chez les oiseaux

2-4-1- Les plumes

Il existe trois types de plumes chez l'Oiseau adulte:

- Les plumes ou plumes de contour, qui selon leur position, sont appelées rémiges (ailes), rectrices (queue) ou plumes de couverture. Elles comportent toutes un axe rigide, partagé en calamus proximal et un rachis distal. Ce dernier supporte l'étendard ou vexillum, composé de barbes portant deux rangées de barbules. Les barbules proximales d'une barbe s'entrecroisent avec les barbules distales de la barbe voisine, grâce aux barbicelles.
- Les plumules ou plumes du duvet, sont de structure remarquablement uniforme chez tous les Oiseaux : une touffe de barbe s'insérant sur un court calamus. Chaque barbe porte deux rangées de barbules lisses, toujours plus développées vers la base que vers le sommet.
- Les filoplumes, qui sont réduites à un rachis filiforme portant parfois quelques barbes à son extrémité. Elles sont situées à la base des plumes de contour, se formant sur la paroi latérale de leur follicule (Beaumont et Cassier, 1987).

La structure et la localisation des plumes concourent à la réalisation de plusieurs fonctions :

- Des plumes pour voler, assurent l'aérodynamisme ;
- Des plumes pour isoler l'eau ;
- Des plumes pour l'isolation thermique du corps de l'oiseau ;
- Des plumes pour nager ;
- Des plumes décoratives ;
- Permettent aux oiseaux de la même espèce de se reconnaître
- Rôle attractif lors de la parade nuptiale.

Prum and Brush (2003) ont particulièrement étudié l'expression de deux gènes : *Shh* (sonic hedgehog) et *Bmp2* (Bone Morphogenetic Protéin 2) au cours du développement des plumes. Ils ont mis en évidence que les protéines *Shh* et *Bmp2* résultant de l'expression de ces gènes, étaient produites à des taux variés et spécifiques lors de toutes les étapes et dans toutes les ébauches plumaires. L'idée de départ était que les plumes modernes, portés par un Oiseau actuel, reflètent les différents stades de développement. Il faut donc du point de vue moléculaire, que chaque stade puisse correspondre à une étape résultant du stade précédent et dépassée dans le stade suivant.

2-4-2- Cycle de mue

Au cours de sa vie l'Oiseau porte trois types de plumages :

- Le duvet, (duvet néoptile ou plumage du poussin) porté quelques semaines habituellement.
- Le plumage juvénile (ou mue partielle), où les plumes ne diffèrent guère de celles de l'adulte si ce n'est par la taille, la forme, la pigmentation, la structure plus lâche due à un nombre de barbes plus faible. Cette mue ne se fait que chez les jeunes oiseaux de l'année et commence vers la huitième semaine pour se terminer vers la seizième semaine.
- Rarement le plumage adulte (plumage définitif atteint par des mues successives). La mue débute en été, à la mi-juillet pour finir en septembre.

Chez la plupart des Oiseaux, le cycle de mue est divisé en plusieurs stades. Le plumage a une durée de vie limitée due à diverses causes. Les plumes se renouvellent au moins une fois par an, le plus souvent après la saison de reproduction. En règle générale, la mue et la reproduction sont bien dissociées dans le temps, car elles sont toutes deux éprouvantes pour l'organisme de l'oiseau.

Typiquement, une fois que l'oiseau a dépassé le stade juvénile et a établi sa première base de pelage, la mue suit un chemin bien défini:

- La mue prénuptiale qui précède la période de nidification.
- La mue nuptiale, lors des parades.
- La mue postnuptiale (annuelle), après la période de nidification.
- Le plumage de base ou du deuxième hiver.

Ce cycle se répète d'année en année, et au cours de chaque stade, le pic du métabolisme nutritionnel fonctionne correctement pour fournir les protéines et les sels minéraux nécessaires à l'élaboration de la kératine qui forme les plumes (Muguet, 1999).

Malgré l'importance de la mue chez les Oiseaux en général, on sait peu de chose au sujet de son contrôle environnemental et physiologique. La mue et la reproduction sont bien dissociées dans le temps, et les sécrétions hormonales et les conditions de vie jouent aussi un rôle fondamental dans son bon déroulement. Elle fait intervenir l'hormone thyroïdienne, l'hypophyse et le système nerveux, qui agissent pour préparer les Oiseaux, en captivité ou en liberté, à ces états et aux autres activités saisonnières. Ces processus sont sous le contrôle de la photopériode. Une faible intensité lumineuse ou une diminution de la durée du jour après le solstice d'été, diminue le métabolisme qui se traduira par moins d'absorption optimale de nutriments et ainsi le renouvellement et la croissance de nouvelles plumes se trouvent compromis. Les hormones sexuelles influencent la couleur, la forme et la disposition des plumes en croissance. Les besoins en protéines de bonne qualité sont élevés chez l'Oiseau pendant la période de mue : il en faut plus à cette période. En outre, la qualité des plumes dépend de la richesse en acides aminés soufrés (Muguet, 1999).

Chez les étourneaux photoréfractaires, qui ont été déplacés d'une plage horaire de 18L vers 08L pour sept semaines, quatre semaines, deux semaines, un et trois jours, il a été montré qu'il n'y avait pas de lien entre l'augmentation de la photopériode et le moment choisi pour le début de la mue. Il n'y a pas non plus un lien cohérent entre la régression gonadique et le début de la mue, car cette dernière pourrait être déclenchée en absence d'un cycle gonadique (Dawson, 2006).

Il est clair que la sécrétion de la prolactine (PRL) joue un rôle inhibiteur modulateur lors de la phase photoréfractaire. Sa sécrétion coïncide avec la régression gonadique et l'augmentation des taux de T_4 , et la diminution des taux de GnRH. L'augmentation des niveaux de PRL ne devrait pas être le seul facteur mis en jeu dans la régression gonadique observée chez la plupart des Oiseaux, et l'inhibiteur principal de GnRH n'est pas encore bien établi (Dawson et Sharp, 2007). Cependant, il y aurait toujours une association entre le début de la mue et le pic de PRL. Toutefois, le moment de la mue est lié à l'heure de pointe de la PRL et non par l'ampleur du pic. Cette relation entre le pic de PRL et le début de la mue pourrait peut-être expliquer la relation qui existe entre la fin de la saison de reproduction et le début de la mue (Dawson, 2006).

Chapitre 3 : Matériel et méthodes

Chapitre III : Matériel et méthodes

3-1- Matériel biologique : le pigeon domestique

Notre modèle biologique (*Columba livia*) est particulièrement bien connu même si, en raison de croisements continus, il a perdu beaucoup des caractéristiques morphologiques qui définissent son prédécesseur, le pigeon biset.

Chez les Columbides, le corps est rondelet avec une petite tête et des pattes courtes. Les plumes se détachent facilement du corps, permettant probablement à l'oiseau de mieux échapper à ses prédateurs (Dauphin, 1995). Les Columbides se reconnaissent facilement à leurs roucoulements accompagnés du gonflement de la gorge, et à leur démarche caractérisée par un mouvement vertical de la tête. Leur gésier de grande taille permet d'ingérer une grande concentration de gravier nécessaire à broyer les aliments les plus coriaces.

Le pigeon domestique possède une silhouette assez remarquable : corps trapu, ailes étroites et pointues, tête ronde et petite, bec mince et court. En général, son plumage est gris bleuté, plus pâle sur le dos, avec des tons verts et violacés sur les côtés du cou. Le croupion est blanc, les ailes portent deux barres de couleur noire qui se remarquent bien, surtout en vol. Le mâle (de 30 à 36 cm) est environ 6% plus gros que la femelle (29 à 35cm). Le poids moyen est de 524 g (Dunning, 1984). Cependant, Johnston (1992) rapporte un poids de 369 g et 340 g chez les deux sexes respectivement, en saison de reproduction.

Les espèces similaires au pigeon domestique sont :

- D'un point de vue taxonomique : la tourterelle triste (*Zenaida macroura*) de taille similaire, mais de masse plus petite (de 115 à 123 g) que le pigeon. La tourterelle triste a un corps allongé avec une queue effilée.

- D'un point de vue comportemental : le pigeon biset est granivore et a un régime alimentaire similaire au moineau domestique (*Passer domesticus*) et à la tourterelle triste.

3-2- Répartition géographique

En dehors de la période de reproduction, le pigeon domestique forme des rassemblements qui, là où ils existent, sont relativement nombreux. Le pigeon habite les grandes villes et les banlieues. L'hybridation observée chez ces oiseaux est très importante, et il est rare de trouver des spécimens purs en dehors des zones rocheuses ou dans les endroits où les fleuves provoquent une importante coupure. On peut observer les pigeons le long des falaises côtières ou sur des affleurements montagneux qui peuvent atteindre 2000 mètres d'altitude. Les populations de pigeon domestique vivent dans pratiquement toute l'Europe, en péninsule ibérique, sur les côtes de la Méditerranée ainsi que dans les îles où elles forment des colonies nombreuses sur les falaises et dans les endroits rocheux.

3-3- Les Columbides en Algérie

Chez la famille des Columbides, on dénombre 310 espèces distribuées partout dans le monde. En Algérie, parmi les Columbides il existe trois espèces de pigeons et quatre espèces de tourterelles (Tab.1).

Tableau 1 : Espèces de Columbides d'Algérie

Français	Latin	Anglais
Pigeon biset	<i>Columba livia</i>	Common pigeon
Pigeon colombin	<i>Columba Oenas</i>	Stock dove
Pigeon ramier	<i>Columba palimbus</i>	Common wood pigeon
Tourterelle des bois	<i>Streptopelia turtur</i>	European Turtle Dove
Tourterelle maillée	<i>Stigmatopelia senegalensis</i>	Laughing dove
Tourterelle masquée	<i>Oena capensis</i>	Namaqua dove
Tourterelle turque	<i>Streptopelia decaocto</i>	Eurasian collared dove

3-3-1- Élevage

Des pigeons domestiques (*Columba livia*) sans distinction de sexe, ont été capturés entre les mois de février et mars en 2002 et 2003. Les pigeons ont été placés en groupes de 4 individus (n=4) dans des cages en aluminium de dimensions (50 x 54 x 52cm). Ces dernières sont placées dans l'animalerie du département de Biologie, de l'Université Badji Mokhtar d'Annaba. Les pigeons ont été pesés à leur arrivée (le poids varie de 260 à 277g) et placés sous des conditions de laboratoire avec photopériode naturelle, température ambiante (de 19°±1C) pendant un mois, afin de les acclimater aux conditions du laboratoire. Ils reçoivent comme régime alimentaire du blé en grain et de la mie de pain ; l'eau est fournie *ad libitum* et renouvelée quotidiennement. L'entretien des cages, abreuvoirs et mangeoires est assuré quotidiennement.

Le pigeon domestique consomme principalement des graines, des fruits, et parfois des invertébrés (mollusques et escargots). Pierson *et al.* (1976) ont trouvé dans le jabot de pigeons de l'état de Virginie (USA) des débris de plantes, du millet, du gaillet, du raisin, du févier épineux, de l'amarante et des glands. Les oisillons sont nourris d'un lait provenant du tissu épithélial du jabot riche en protéines et lipides (Levi, 1974). A 4 jours, les graines sont

mélangées au lait ; les jeunes à 9 jours et plus, consomment une diète similaire aux adultes. La quantité de nourriture augmente au fur et à mesure que les graines sont ajoutées à la diète.

3-3-2- Protocole expérimental

Les pigeons ont été divisés en 4 groupes expérimentaux, les groupes sont divisés en lots (Tab.2). Sept lots sont traités avec la T₄ exogène et 3 lots avec un antithyroïdien, le Carbimazole. ^{Six}

Tableau 2 : Constitution des lots expérimentaux (n=4).

Photopériode : 16L : 8D ; I : Inoculés ; M : Masquage ; T₄: Thyroxine ; C : Carbimazole

Groupe	Lots	Traitement
1 ^{er} groupe	T1	10 mg/l T ₄
	T2	10 mg/l T ₄ + I
	T3	20 mg/l T ₄
	T4	20 mg/l T ₄ + M
2 ^{ème} groupe	T5	T5 : I
	T6	T6 : M
	T7	T7 : I + M
3 ^{ème} groupe	T8	T8 : 10 mg/l T ₄ + I + M
	T9	T9 : 20 mg/l T ₄ + I + M
4 ^{ème} groupe	C1	C1 : 10 mg/l C + I + M
	C2	C2 : 10 mg/l C + I
	C3	C3 : 10 mg/l C + M

Les pigeons sont élevés selon un programme lumineux de 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité (16L : 08D).

Le Carbimazole utilisé est un antithyroïdien qui bloque la biosynthèse des hormones thyroïdiennes. Le Carbimazole inhibe l'activité de la thyroïdoperoxydase, enzyme empêchant

l'oxydation de l'iode et ainsi inhibant la synthèse de T₄ et de T₃. Il s'agit d'un médicament sous forme de comprimés de 5mg utilisé dans le traitement du goître ou de l'hyperthyroïdie. Les comprimés de Carbimazole sont dissouts dans une solution de NaOH à 0,001Mol/l.

La thyroxine exogène (L-Thyroxine, code 136B52. Sigma Chemical Co., UK) est une poudre blanche dissoute dans une solution de NaOH à 0,001Mol/l, puis complétée avec 1 L d'eau distillée. Toutes les solutions sont à 400ml, renouvelées tous les deux jours. Deux doses on été utilisées :

- **Solution de NaOH à 0,001mol** : 400mg de NaOH dissout dans 1L d'eau distillée.
- **Dose de 10mg/l de C** : deux comprimés de Carbimazole sont dissous dans 10ml/l de NaOH à 0,001Mol, puis on ajoute 1L d'eau distillée.
- **Dose de 10mg/l de T₄** : 100mg de T₄ sont dissous dans 10ml de NaOH à 0,001Mol. On prend 1ml de la solution que l'on complète avec 1L d'eau distillée.
- **Dose de 20mg/l de T₄** : 100mg de T₄ sont dissous dans 5ml de NaOH à 0,001mol. On prend 1ml de la solution puis on complète avec 1L d'eau distillée.

Les pigeons des lots témoins et non traités avec la T₄ exogène ou le Carbimazole reçoivent 400ml d'eau distillée, comme tous les groupes expérimentaux, renouvelée tous les deux jours.

L'inoculation (I) des yeux des oiseaux est une opération délicate réalisée pour détruire les photorécepteurs rétiniens. Elle est effectuée par l'introduction d'une aiguille stérilisée dans la rétine, après avoir au préalable lié les pattes et les ailes des pigeons afin d'éviter tout incident.

L'obscurcissement de la tête des oiseaux est réalisé pour masquer les photorécepteurs crâniens. Elle se fait par un rasage des plumes de la partie frontale du crâne jusqu'en arrière de la tête, puis par étalement de plusieurs couches d'encre de Chine comme matière isolante.

3-3-2-1- Expérimentation I

Durant l'année 2002, nous avons transféré 47 pigeons d'une photopériode longue naturelle à une plage horaire de 16L : 08D. Les pigeons ont été séparés en 3 groupes. Les lots sont traités à la T₄ exogène (10 et 20mg/l), inoculés et/ou masqués, ou inoculés et masqués à la fois (Tab. 2). De plus, un lot témoin (T) commun à tous les lots expérimentaux, ne reçoit que de l'eau distillée (400 ml).

3-3-2-2- Expérimentation II

Durant l'année 2003, ce sont 20 pigeons mâles qui sont transférés d'une photopériode naturelle à une plage horaire de 16L : 08D. Seize pigeons, divisés en 3 lots (C1, C2 et C3) reçoivent du Carbimazole (10mg/l). Les pigeons sont inoculés ou masqués, ou les deux à la fois (Tab. 2).

3-4- Méthodes

3-4-1- Dissection

La technique de dissection des oiseaux est spécifique (Dawson *et al.* 1985a). Après anesthésie locale (Lidocaïne en pommade) faite sur le coté droit de l'Oiseau, entre la dernière paire de côtes et le muscle intercostal, une petite incision d'environ 2cm est pratiquée à l'aide de ciseaux pointus. On introduit une paire d'écarteur et à l'aide d'une pince, on dégage les membranes entourant les gonades. On examine la forme et la taille de la gonade *in situ*, et on calcule le volume testiculaire selon la formule :

$$V (\text{mm}^3) = 4/3 \pi a^2 b$$

a : demi-longueur de la gonade ;

b : la demi-largeur de la gonade.

La 1^{ère} dissection est effectuée pour définir le sexe des pigeons et calculer le volume testiculaire. Il apparaît que sur les 47 pigeons, 43 sont de sexe mâle. La dissection est pratiquée à intervalle de 2 semaines.

3-4-2- Prélèvements sanguins

Les prélèvements sanguins sont réalisés après ponction de la veine alaire, avec une seringue de 2ml. Environ 1,5ml de sang est collecté dans des tubes héparinés. Après centrifugation des tubes à 3000tr/min pendant 20min, le plasma obtenu est aliquoté dans des tubes Ependorff et conservé à -20°C. Les prélèvements sont pratiqués à 0, 4, 6 et 10 semaines expérimentales pour le dosage plasmatique de la T₄ plasmatique.

3-4-3- Score de la mue

Chez les Oiseaux, chaque aile comporte 9 plumes primaires, et la progression de la mue procède d'une façon symétrique sur les 2 ailes. Le calcul du score de nouvelles plumes se fait selon la formule :

$$S = A + B/2$$

A : nombre de plumes primaires du côté gauche ;

B : nombre de plumes primaires du côté droit.

On attribue le nombre de 1 pour chaque nouvelle plume (Dolnik et Gavrilov, 1980). Le calcul du score de la mue se fait en parallèle avec le volume testiculaire, toutes les 2 semaines.

3-4-4- Dosage de la L-T4 plasmatique

Le Test Access Free T₄ utilise une technique immunoenzymatique de chimioluminescence à particules paramagnétiques pour le dosage de la T₄ libre dans le sérum ou le plasma hépariné.

3-4-4-1- Principe

Le Test Access Free T₄ se déroule en 2 étapes:

- L'anticorps (Ac.) monoclonal anti-T₄ couplé à la biotine, l'échantillon, la solution tamponnée de protéines et la phase solide sensible à la streptavidine sont déposés dans la cuvette réactionnelle. Durant la 1^{ère} incubation, l'Ac-anti T₄ couplé à la biotine se fixe sur la phase solide et à la T₄ libre contenue dans l'échantillon. Après incubation, la séparation dans un champ magnétique et le lavage élimine tout produit non lié à la phase solide.
- La solution tamponnée de protéines et le conjugué phosphatase alcaline-T₃ sont ajoutés dans la cuvette réactionnelle. Ce dernier se fixe sur les sites de liaison vacants de l'Ac-anti T₄. Après incubation, la séparation dans un champ magnétique et le lavage élimine les produits non liés à la phase solide.
- Un substrat chimio-luminescent (**Lum-Phos 530**) est ajouté à la cuvette réactionnelle et la lumière générée par la réaction est mesurée à l'aide d'un luminomètre.
- La lumière est inversement proportionnelle à la concentration de T₄ libre présente dans l'échantillon. La quantité d'analyse libre présente dans l'échantillon est déterminée à l'aide d'une courbe de calibration multipoints mise en mémoire.

3-4-4-2- Mode opératoire

- Nature de l'échantillon : plasma hépariné.
- Le contenu des packs réactifs Access Free T₄ [code **33880**] préalablement conservé entre 2 et 10°C, est mélangé en les retournant doucement **plusieurs fois avant de les charger sur l'instrument.**
- Les échantillons sont décongelés.
- 30µl d'échantillon sont utilisés pour chaque dosage en **plus du volume mort de la cupule ou du tube à échantillon.**
- On accède à l'écran « Programmation Test » à partir du **menu principal.**
- Pour chaque échantillon, une position est attribuée sur la porte échantillon et les **informations des échantillons sont entrées.**
- La touche « Run » démarre le traitement et le système **calcule les résultats du Test.**
- Les résultats des échantillons sont convertis en ng/dl. Pour **rendre les résultats en USI (pmol/l), on doit convertir les concentrations en multipliant les ng/dl par le facteur de multiplication 12,87.**
- Les échantillons peuvent être dosés dans un **intervalle analytique défini par la limite inférieure de détection et la valeur de calibration la plus forte (environ 0.15-6.0 ng/dl, ou 1.9-77.2pmol/l).**

3-4-4-3- Résultats

Les résultats des tests sont déterminés automatiquement par le logiciel du système qui **utilise un modèle mathématique courbe logistique pondéré à 4 paramètres (4PLC).** La **quantité d'analyte présente dans l'échantillon est déterminée d'après la production de lumière au moyen des données de calibration en mémoire.**

3-5- Analyse statistique

Les données obtenues ont fait l'objet d'une analyse de la variance à 2 critères (ANOVA) pour la comparaison des moyennes des groupes, suivie par le Test T de Student. De plus, la comparaison avec le lot témoin se fait à l'aide du Test T de Dunnett.

Chapitre 4 : Résultats

Chapitre IV : Résultats

4-1- Volume testiculaire

4-1-1- Groupe 1

Les résultats concernant le volume testiculaire moyen chez les pigeons du groupe 1 sont présentés dans la figure 1.

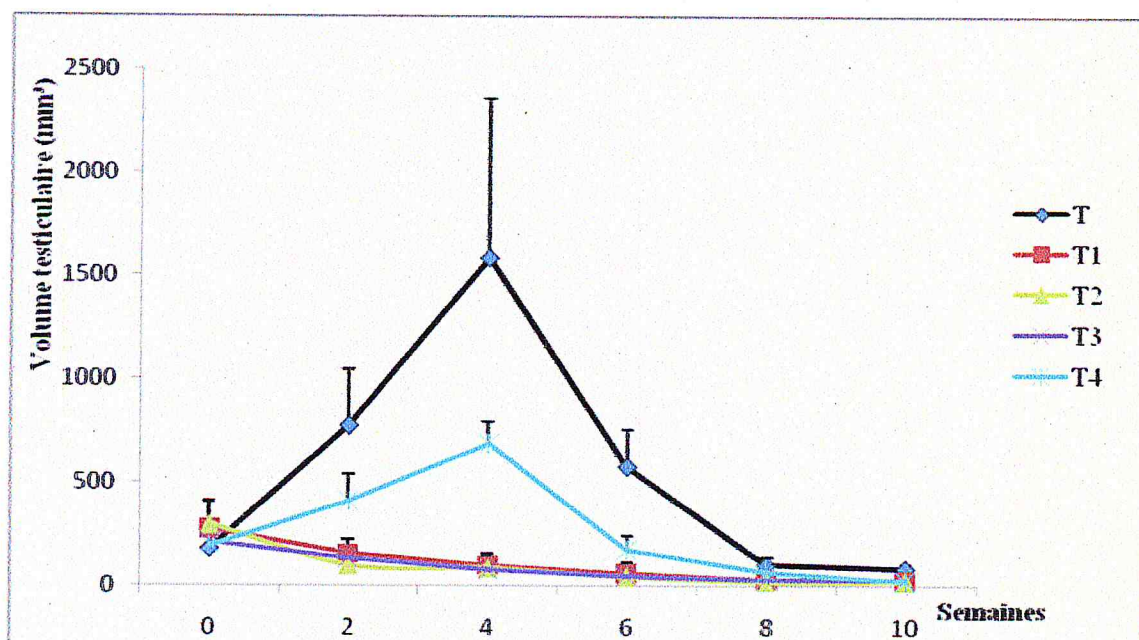


Figure 1 : Volume testiculaire moyen (mm^3) chez les pigeons traités à la T_4 exogène (10 et 20 mg/l), inoculés et/ou à têtes maculées en noir ($X \pm \text{sd}$, $n=4$)

Les variations les plus notables sont observées chez les pigeons des lots témoin (T) et T4, après 4 semaines d'expérimentation, où l'on note une augmentation très significative ($p \leq 0.01$) du volume testiculaire moyen ($1584,4 \pm 780,3 \text{mm}^3$ et $690,5 \pm 180,1 \text{mm}^3$, respectivement). Les gonades régressent par la suite de façon significative jusqu'à la fin de la période expérimentale (10^{ème} semaine).

Chez les 3 autres lots (T1, T2 et T3), l'inhibition de l'activité sexuelle était très marquée, et le volume testiculaire diminue régulièrement entre le début et la fin de l'expérimentation. Cette baisse est significative ($p \leq 0,05$) sauf chez le lot T3 ($p \geq 0,05$).

Enfin, par rapport au lot témoin, des différences très significatives ($p \leq 0,01$) ont été enregistrées pour les lots T1, T2 et T3 à la 2^{ème} semaine expérimentale.

L'analyse statistique a révélé une différence significative entre les lots T et T3, entre les lots T1 et T4, et entre les lots T2 et T3.

4-1-2- Groupe 2

Chez les oiseaux du lot T5, l'augmentation de la taille des gonades (Fig. 2) est hautement significative ($p \leq 0,001$). Il reste que le volume testiculaire moyen est inférieur au lot Témoin. Chez ce même lot, les gonades commencent à régresser à partir de la 4^{ème} semaine expérimentale.

A l'inverse, chez les deux lots T6 et T7, on note une diminution hautement significative ($p \leq 0,001$) du volume testiculaire moyen.

Enfin, une différence significative a été enregistrée entre le lot Témoin et le lot T7, et entre le lot T5 et les lots T6 et T7, sur toute la durée de l'expérimentation.

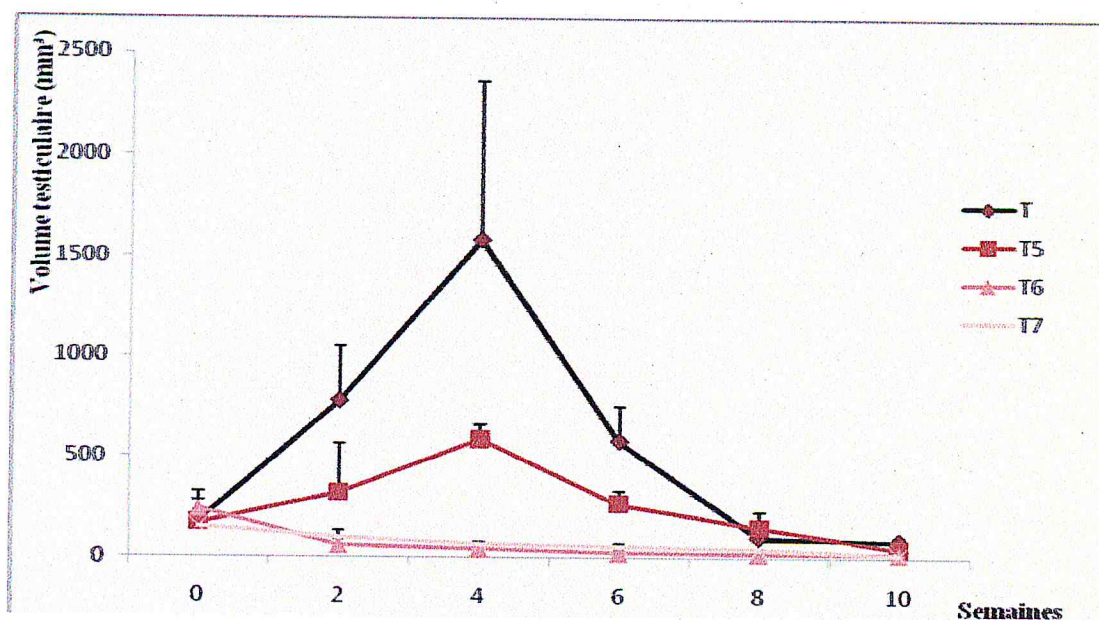


Figure 2 : Volume testiculaire moyen (mm^3) chez les pigeons inoculés et/ou à têtes maculées en noir ($\bar{X} \pm \text{sd}$, $n=4$)

4-1-3- Groupe 3

Les résultats obtenus (Fig. 3) montrent chez les deux lots T8 et T9, une augmentation du volume testiculaire moyen, suivie d'une diminution à la 4^{ème} semaine expérimentale. Ces variations restent cependant non significatives ($p > 0,05$).

En outre, il est à noter une différence significative de la taille des gonades entre le lot Témoin et le lot T8 et entre les lots T8 et T9.

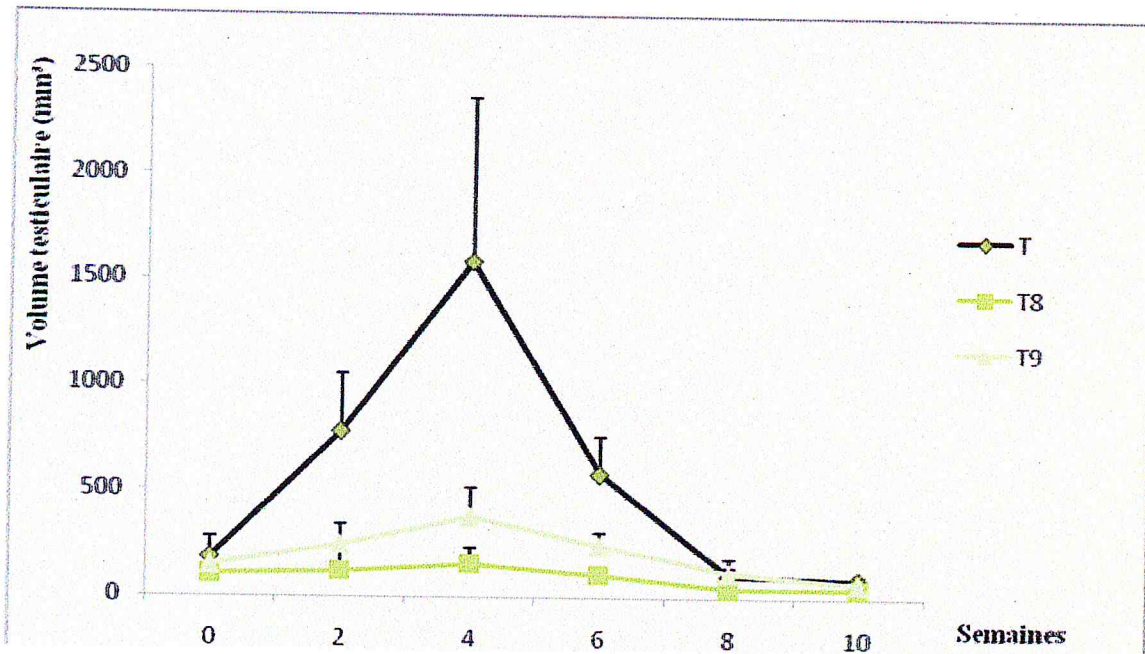


Figure 3 : Volume testiculaire moyen (mm^3) chez les pigeons traités à la T_4 exogène (10 et 20 mg/l), inoculés et/ou à têtes maculées en noir ($X \pm \text{sd}$, $n=4$)

4-1-4- Groupe 4

Les résultats de la mesure du volume testiculaire pour le groupe 4 sont illustrés dans la figure 4.

Chez les pigeons du lot Témoin (T'), les gonades augmentent de taille de manière très hautement significative ($p \leq 0,01$) après 4 semaines expérimentales, avec une valeur de $757,44 \pm 127,67 \text{ mm}^3$. Par la suite, ils régressent de façon significative ($p \leq 0,05$) jusqu'à la fin de la période expérimentale.

Mais les valeurs les plus remarquables concernent les lots C1 ($1166,70 \pm 366,02 \text{ mm}^3$) et C2 ($838,6 \pm 283,70 \text{ mm}^3$), augmentation significative ($p \leq 0,05$) et très hautement significative ($p \leq 0,01$). Puis les gonades entrent en régression ($P < 0,05$) à partir de la 4^{ème} semaine.

Chez les pigeons du lot C3, les gonades se développent de manière continue jusqu'à atteindre un maximum à la 8^{ème} semaine, puis la taille se maintient jusqu'à la fin de la période expérimentale (10^{ème} semaine).

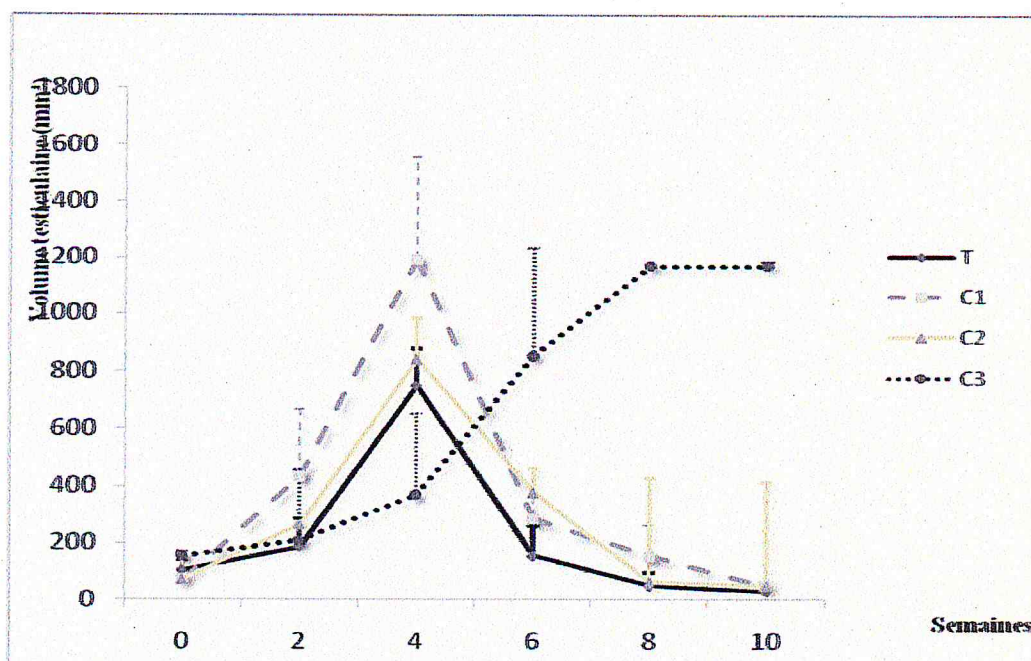
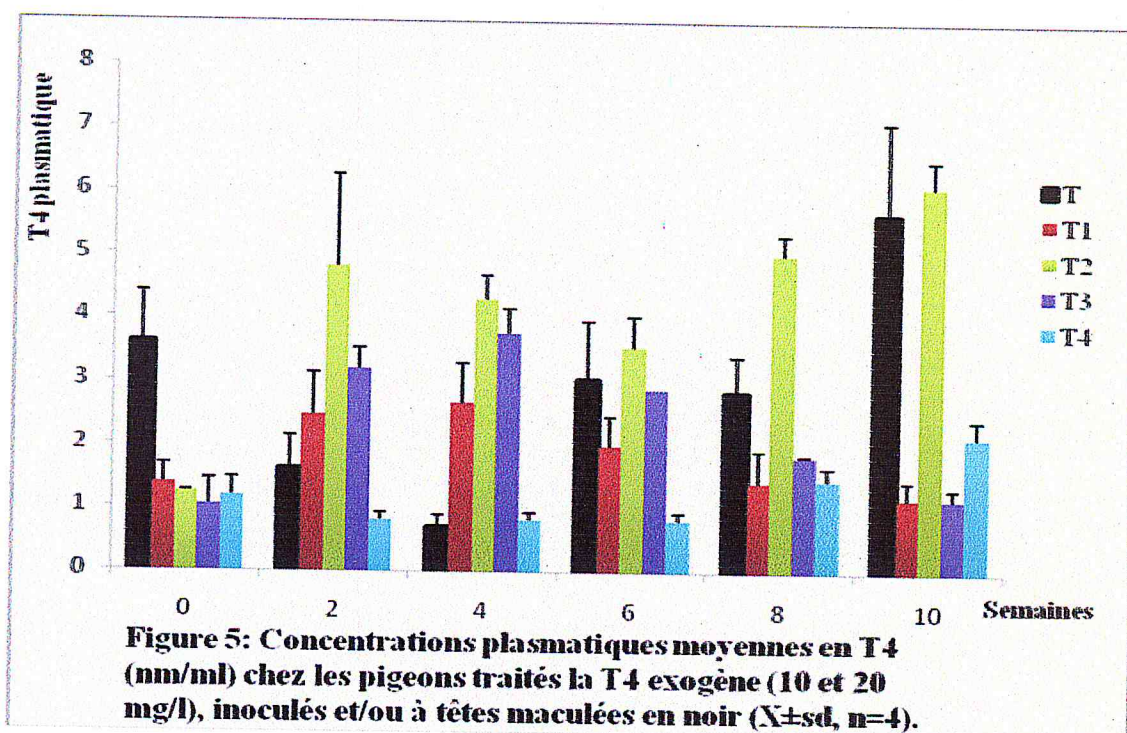


Figure 4 : Volume testiculaire moyen (mm^3) chez les pigeons traités au Carbimazole (10 mg/l), inoculés et/ou à têtes maculées en noir ($\bar{X} \pm \text{sd}$, $n=4$)

4-2- Concentration en T₄ plasmatique (nm/ml)

4-2-1- Groupe 1

Les résultats des concentrations plasmatiques moyennes en T₄ du groupe 1 sont présentés dans la figure 5.



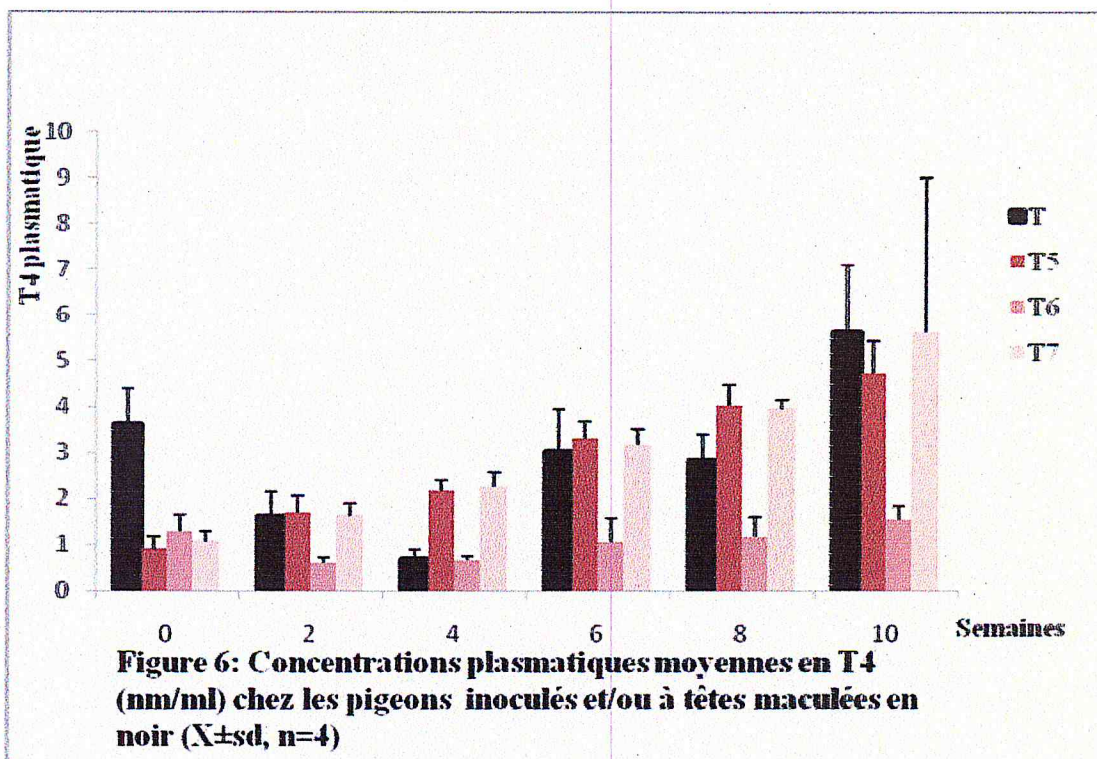
Les données obtenues chez les pigeons Témoins (T), montrent que les concentrations plasmatiques moyennes en T₄ augmentent non significativement ($p \geq 0.05$) à partir de la 6^{ème} semaine expérimentale.

Chez les deux lots T1 et T3, les concentrations plasmatiques moyennes en T₄ augmentent significativement ($p \leq 0.05$) à la 4^{ème} semaine, puis diminuent ($P > 0.05$) jusqu'à la fin de la période expérimentale. D'autre part, les oiseaux des lots T2 et T4, montrent respectivement une augmentation très significative ($p \leq 0.01$) et significative ($P < 0.05$) des concentrations plasmatiques moyennes en T₄.

L'analyse statistique a révélé des différences significatives entre le lot Témoin et les lots T2 et T4, et entre le lot T1 et les lots T2, T3 et T4. Il en est de même entre le lot T2 et les lots T3 et T4.

4-2-2- Groupe 2

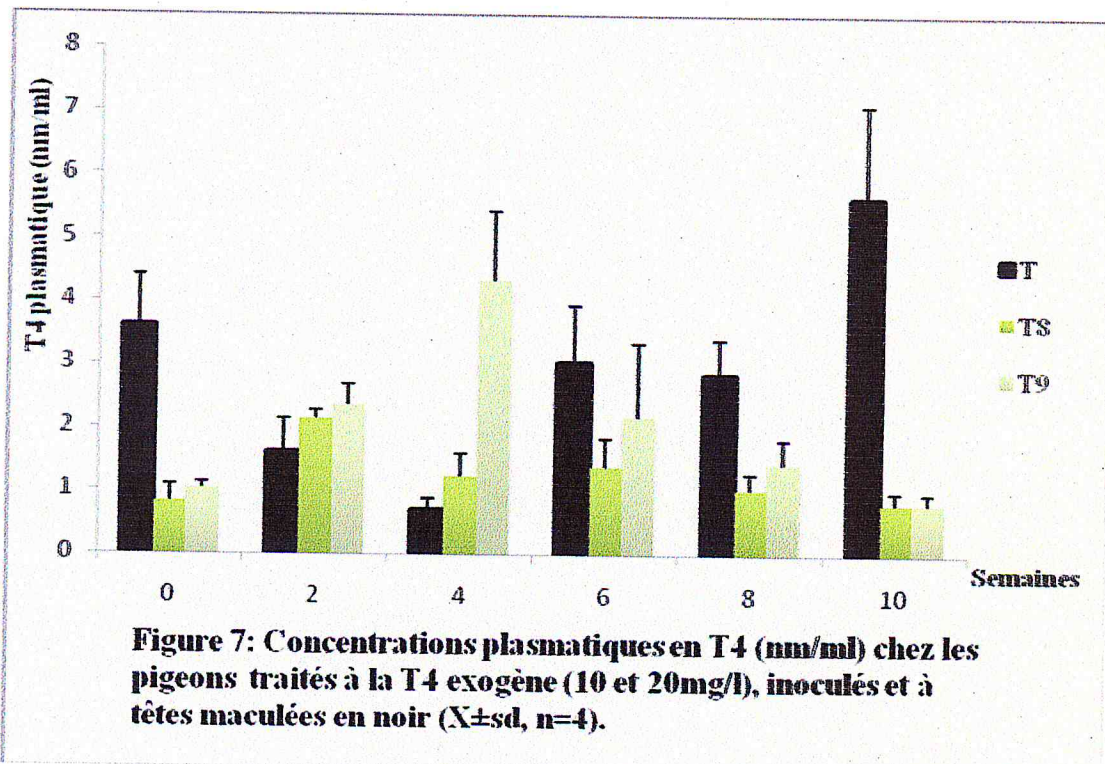
Les résultats des concentrations plasmatiques moyennes en T₄ (nm/ml) du groupe 2 sont présentés dans la figure 6.



L'analyse statistique des données du groupe 2 montre une augmentation hautement significative ($p \leq 0.001$) des concentrations plasmatiques moyennes en T₄ chez les pigeons des lots T5 et T7 et non significative ($P < 0.05$) chez le lot T6. De plus, on note des différences significatives entre les lots Témoin et T6 et entre T5 et T6.

4-2-3- Groupe 3

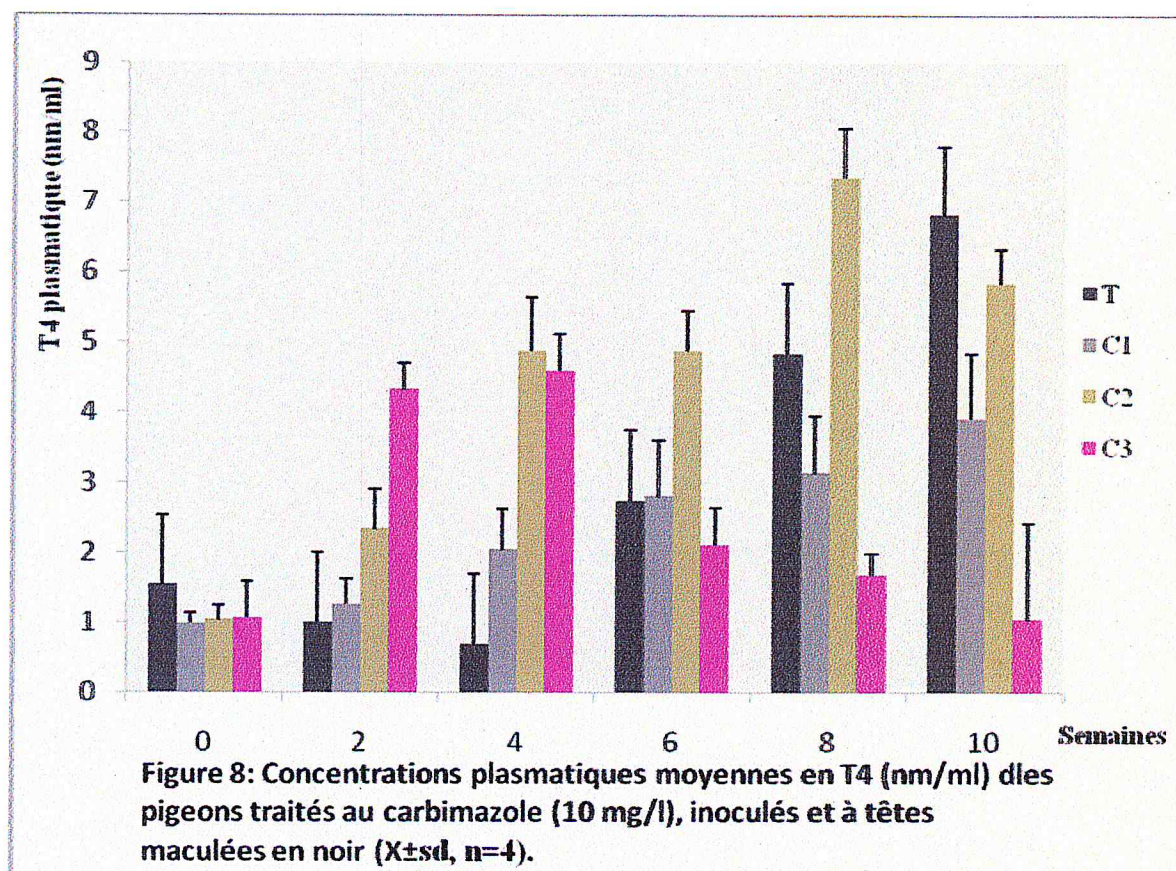
Les résultats des concentrations plasmatiques moyennes en T₄ (nm/ml) du groupe3 sont illustrés dans la figure 7.



Chez les pigeons du lot T8, les résultats obtenus montrent une diminution non significative ($p \geq 0.05$) des concentrations plasmatiques moyennes en T₄ à partir de la 4^{ème} semaine de l'expérimentation. En revanche, chez le lot T9, les concentrations plasmatiques moyennes en T₄ augmentent ($p \leq 0.001$) jusqu'à la 4^{ème} semaine, puis commencent à diminuer régulièrement ($p \geq 0.05$) jusqu'à la 10^{ème} semaine expérimentale.

4-2-4- Groupe 4

Les résultats des concentrations plasmatiques moyennes en T₄ (nm/ml) du groupe 4 sont illustrés dans la figure 8.



Les données obtenues chez ce groupe montrent une augmentation hautement significative ($p \leq 0.001$) des concentrations plasmatiques moyennes en T₄. En outre, l'analyse statistique a révélé une différence significative entre les lots C1 et C3.

4-3- Score de la mue

4-3-1- Groupe 1

Les résultats du score moyen de la mue du groupe 1 sont présentés dans la figure 9.

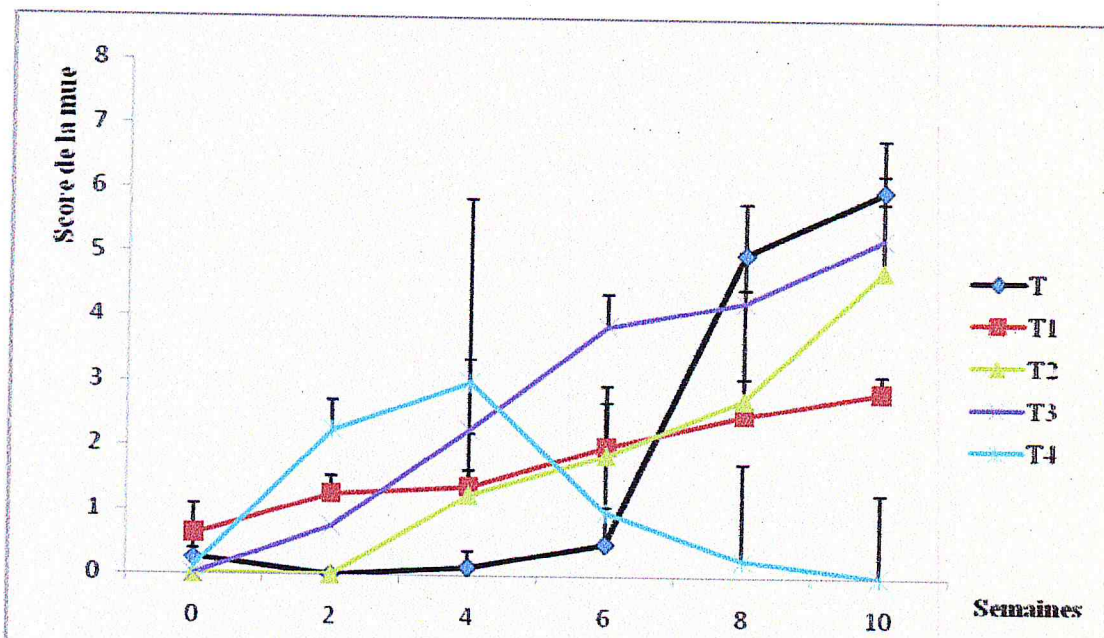


Figure 9 : Score moyen de la mue des pigeons traités à la T4 exogène (10 et 20 mg/l), inoculés et/ou à têtes maculées en noir ($X \pm sd$, $n=4$)

Les données obtenues dans ce groupe ont montré une augmentation hautement significative ($p \leq 0.001$) à partir de la 6^{ème} semaine expérimentale chez tous les lots, sauf le T4 chez qui il baisse à partir de la 4^{ème} semaine.

4-3-2- Groupe 2

Les résultats du score moyen de la mue du groupe 2 sont présentés dans la figure 10.

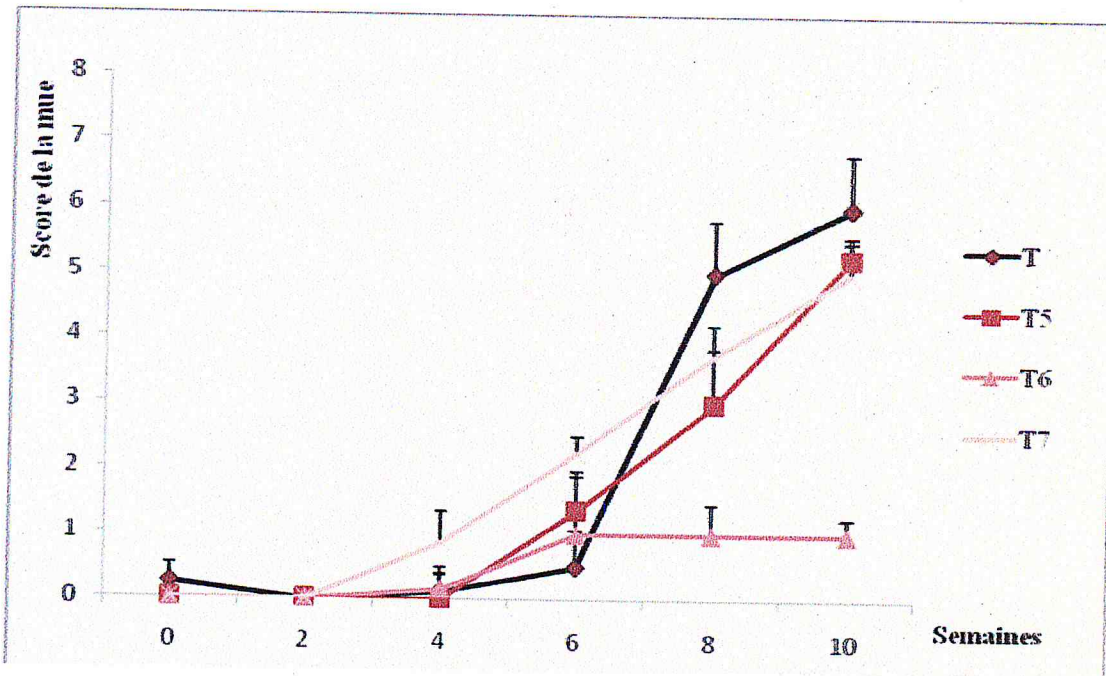


Figure 10 : Score moyen de la mue des pigeons inoculés et à têtes maculées en noir ($\bar{X} \pm sd$, $n=4$)

Chez les deux lots T5 et T7, une augmentation hautement significative du score moyen de la mue ($p \leq 0,001$) a été enregistrée respectivement à la 6^{ème} et à la 8^{ème} semaine. Chez les pigeons du lot T6, le score moyen de la mue augmente non significativement ($p \geq 0,05$) à la 4^{ème} semaine et reste stable jusqu'à la fin de la période expérimentale. Les données obtenues ont montré des différences significatives entre le lot T5 et les lots T6, T7, et entre le lot T6 et T7.

4-3-3- Groupe 3

Les résultats du score moyen de la mue du groupe3 sont illustrés dans la figure 11.

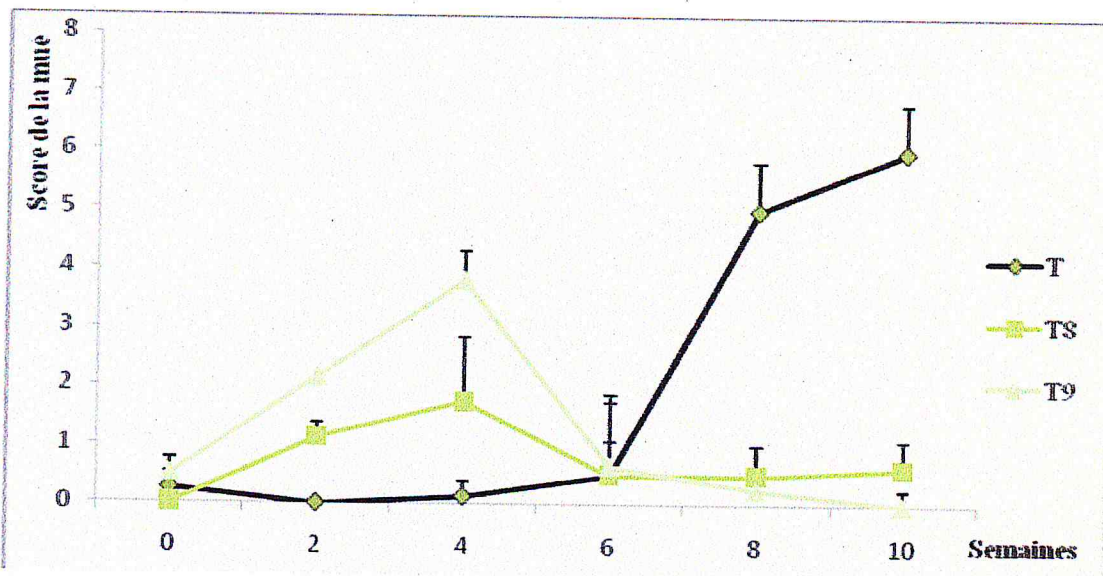


Figure 11 : Score moyen de la mue des pigeons traités à la T4 exogène (10 et 20 mg/l), inoculés et/ou à têtes maculées en noir ($X \pm sd$, $n=4$)

Chez les pigeons des lots T8 et T9, les moyennes respectives de la mue augmentent significativement ($p \leq 0,05$) et très significativement ($p \leq 0,01$) jusqu'à la 4^{ème} semaine, puis diminuent ($p \geq 0,05$) jusqu'à la 10^{ème} semaine expérimentale. Il est à noter que chez les pigeons du lot T, la mue ne semble démarrer qu'à partir de la 6^{ème} semaine et augmente de manière très hautement significative ($p \leq 0,01$) jusqu'à la fin de la période expérimentale.

4-3-4- Groupe 4

Les résultats du score moyen de la mue du groupe4 sont présentés dans la figure12.

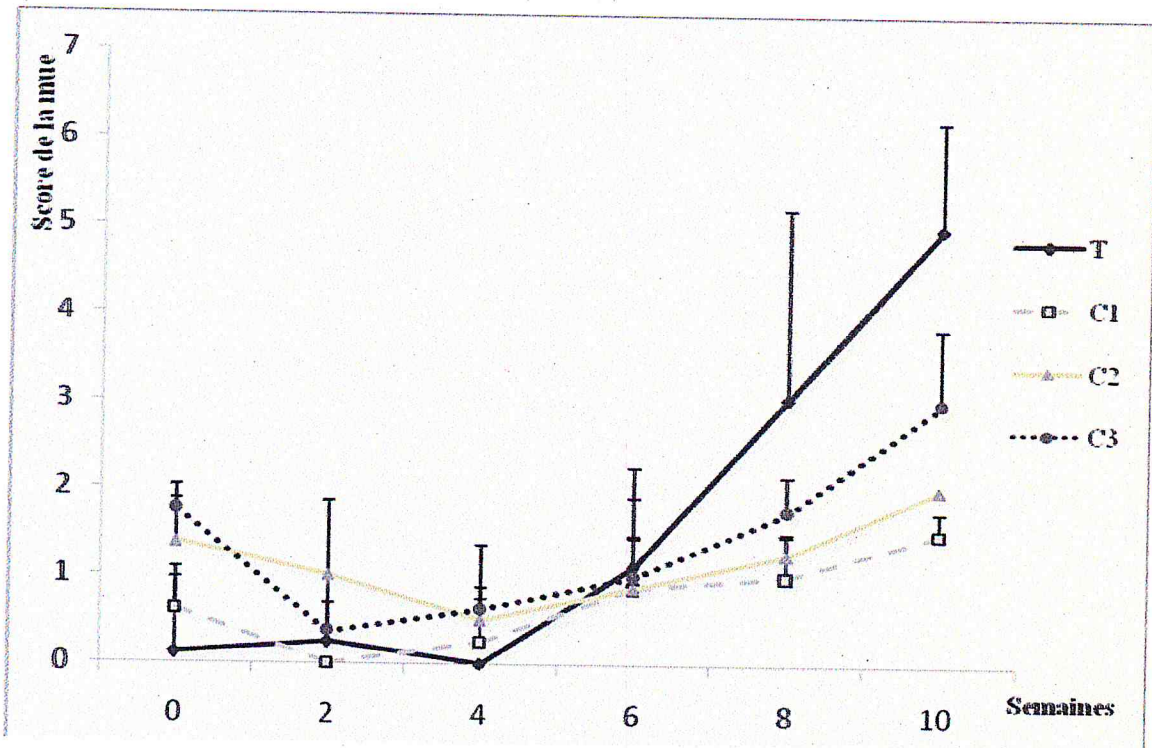


Figure 9 : Score moyen de la mue des pigeons traités au Carbimazole (10 mg/l), inoculés et/ou à têtes maculées en noir ($X \pm sd$, $n=4$)

Les données obtenues dans ce groupe montrent une augmentation significative du score moyen de la mue ($p \leq 0,05$) à la 6^{ème} semaine et très significativement ($p \leq 0,01$).

Discussion

Chapitre V : Discussion

Le cycle annuel des oiseaux est composé d'une séquence d'étapes biologiques : la reproduction, la mue et la migration. La photopériode est le signal environnemental principal utilisé pour le temps de chaque étape. Des indices non photopériodiques comme la température, les précipitations ou la disponibilité des aliments, pourrait potentiellement moduler l'heure exacte du calendrier de reproduction par la modulation de la maturation des gonades et / ou de régression. Cette modulation permet aux individus de faire face de la variabilité à court terme sur l'environnement. Il faut dire que les facteurs extrinsèques peuvent modules les processus physiologiques intrinsèques.

Durant cette étude, nous avons trouvé que l'expression des hormones thyroïdiennes et des photorécepteurs durant la saison de reproduction du pigeon domestique *Columba livia* ne sont pas en total dépendance, dans la mesure où, nous avons mis en route des variantes d'expériences entre l'élément synchroniseur principal qui est la photopériode avec d'autres paramètres qui entrent dans la régulation de l'activité de reproduction. Le caractère saisonnier de la reproduction chez les oiseaux, est en effet une constatation première depuis les travaux qui fut réalisés dans les années 30 (**Benoit et Aron, 1934 ; Backer, 1938a**).

Chez le pigeon domestique, la saison de reproduction dure trois mois dans l'habitat naturel (**Murton et Weestwood, 1997**). Cette période la plus active se situe entre les mois de mai et d'août (**Levesque, 1995**). Cependant, elle se modifie dans le temps en réponse à des photopériodes longues et constantes. Ainsi, sous une plage d'horaire de 16L : 08D, la période d'activité sexuelle du pigeon mâle est de 5 à 6 semaines (**lot T**).

Chez les étourneaux, moineaux, cailles, dindes, canards, tourterelles, perdrix et beaucoup d'autres espèces, la saison de reproduction est sous le contrôle de la photopériode (**Bissonnette, 1931 ; Moris, 1967, 1981 ; Shanawany, 1982 ; Rowland, 1985 ; Creighton,**

1988 ; Nicholls et al., 1988a; Goldsmith et al., 1989 ; Cockrem, 1995 ; Lewis et Perry, 1995 ; Reinert et Wilson, 1993).

Ces données obtenues montrent bien que l'expression du comportement sexuel du pigeon et chez la plupart des oiseaux est fonction de la durée de la lumière du jour. Bien des études ont démontré l'existence d'un rythme circadien de photosensibilité. Elles ont montré également que, les moments d'éclairements au cours d'un nyctémère sont plus important que la durée totale d'éclairement, étant donné que les Oiseaux arrivent à un maximum d'activité (phase photostimulante) puis entrent en période de régression (phase photoréfractaire) (Nicholls *et al.*, 1988a).

Il apparaît maintenant que la régulation de l'activité de reproduction chez les Oiseaux en général comme chez le pigeon, est un peu compliqué vu la survenue de l'état réfractaire. En effet les jours longs ont un double rôle celui de stimuler et d'inhiber la saison de reproduction (Nicholls *et al.*, 1988a). La différence majeure entre les espèces d'Oiseaux est le moment où la saison de reproduction doit cesser. Chez le pigeon domestique, la régression gonadique est fonction de la durée du signal lumineux. Chez les témoins, elle survient après 4 à 6 semaines photo-stimulantes. Sous ces conditions, le pigeon est en phase photo-réfractaire, avec probablement une diminution des taux de GnRH. Ce taux a été mesuré chez quelques espèces d'oiseaux photoréfractaire (étourneaux, fauvette des jardins) et, qui a montré une diminution des GnRH hypothalamiques (Dawson *et al.*, 1985a ; Foster *et al.*, 1987 ; Bluhm *et al.*, 1991).

5-1- Maturité sexuelle chez le pigeon domestique mâle

5-1-1- Information lumineuse et réponse sexuelle

La saison de reproduction influence la fréquence de sécrétion pulsatile de la LH, qui est dépendante de deux mécanismes complémentaires : l'un dépendant des stéroïdes gonadiques alors que l'autre est indépendant de ceux-ci (Pelletier et Ortavant, 1975). Entre la période de repos et d'activité sexuelle, la sécrétion de LH est fortement dépendante des taux de testostérone et d'œstradiol (Hahn *et al.*, 1996 ; Dawson, 1997).

Le rôle de la photopériode, de l'inoculation et de l'obscurcissement du crâne des pigeons mâles ont été mis en évidence par différentes variantes durant cette étude. Ces variantes montrent que la régulation ainsi que la période d'activité sexuelle peuvent être modifiées dans le temps sans changer d'autres paramètres environnementaux.

Ainsi, chez les pigeons témoin (T), les oiseaux poursuivent une phase de croissance et de maturité sexuelle de 4 à 5 semaines puis entrent en phase de régression spontanée jusqu'à la fin de l'expérimentation (10 semaines). Dans une précédente étude sur les pigeons, il a été montré que sous une photopériode courte de 08L : 16D, les gonades ne se développent pas (Lechekhab, 1997).

Par ailleurs, l'inoculation des pigeons (lot T5) montre que les photorécepteurs rétiniens ne sont pas les responsables directs dans la transduction de l'information lumineuse. Car, on a noté une phase stimulante, puis inhibitrice de la réponse sexuelle avec cependant un volume testiculaire moins développé que chez les Oiseaux témoins (lot T). Seul dans le lot T6, on a noté une diminution très significative dans le volume testiculaire au fur des semaines expérimentales. Le déclenchement de l'activité sexuelle chez les Oiseaux inoculés comme d'ailleurs chez les témoins confirme déjà les résultats obtenus chez les étourneaux (Wilson,

1989, 1991). Bien avant, les travaux de **Benoit (1935a, b)** sur le canard Pékin aveuglé, ont donné les mêmes résultats à savoir une réponse sexuelle normale.

Le fait que les Oiseaux du lot T6 n'aient pas répondu à cette stimulation confirme que chez les pigeons domestiques, ce sont les photorécepteurs crâniens qui permettent la perception de la lumière avec allumage principal de l'axe de reproduction. Le synchroniseur lumineux étant absent par masquage des photorécepteurs crâniens, le pigeon, se comporte comme en situation de photopériode courte et ne reprendra son statut qu'après un retour des jours longs. Chez les moineaux domestiques par exemple, l'obscurité temporaire à empêcher la croissance gonadique d'avoir lieu (**Vaugien, 1955**). Chez beaucoup d'autres espèces d'Oiseaux en revanche, cette fonction est moins stricte étant donné que des poules ou des canards maintenus à l'obscurité complète peuvent même présenter des cycles de reproduction (**Sauveur, 1996a**).

Il a été démontré l'existence chez la caille d'un oscillateur individualisé de l'horloge endogène au niveau des yeux (**Konishi et Homma, 1984 ; Underwood et Siopes, 1984 ; Konishi et al., 1985a ; Oishi et Matsumoto, 1985**), ce qui implicitement les impliquerait de près ou de loin dans l'action de l'horloge endogène photopériodique. Cependant, certaines cailles ne répondent pas aux photopériodes courtes, alors que d'autres sont sensibles aux jours courts, même après inoculation. Il reste que ces résultats obtenus chez la caille n'expliquent pas complètement le rôle des yeux comme étant responsable ou non de l'inhibition de la saison de reproduction (**Oishi et Konishi, 1983**).

D'autre part, il a été montré que l'aveuglement de la caille bloque les effets inhibiteurs de la testostérone et celui des jours courts ce qui va induire par la suite une diminution de l'activité sexuelle (**Konishi et al., 1985b**). Ceci a permis de poser l'hypothèse que les effets des jours courts via le mécanisme oculaire, peuvent s'exprimer en présence d'un certain seuil

des stéroïdes. (Konishi *et al.*, 1988). Il a également été démontré une augmentation plus importante des taux de LH chez la caille aveuglés et sous des jours courts, que celle maintenue sous des jours longs. Cela suppose que les yeux fournissent une organisation inhibitrice et indépendante du feed-back négatif des stéroïdes, et que la combinaison des trois éléments (yeux - jours courts - feed-back négatif des stéroïdes) se résume par une inhibition de l'activité gonadique (Konishi *et al.*, 1988).

Notre étude qui a consisté à mesurer le volume testiculaire sous des jours longs pris comme index de la photosensibilité, ne peut à elle seule suffire à impliquer les yeux dans l'action inhibitrice ou diminutrice de la réponse sexuelle des pigeons. Une mesure des taux de LH ou de testostérone aurait pu nous éclairer encore plus sur le bien fondé de cette implication rétinienne.

Il est certain que chez les Mammifères, la mélatonine représente un médiateur de la réponse photopériodique. Seulement cette action n'est pas absolument tranchée chez les Oiseaux dans le sens où une pinealectomie peut entraîner chez certaines espèces d'Oiseaux une non-réponse sexuelle (Sayler et Wolfson, 1968; Cardinali *et al.*, 1971 ; Saxena *et al.*, 1979) ou une perturbation du cycle circannuel testiculaire (Gwinner et Dittami, 1980). Plus intéressant, il a été mis en évidence la synthèse par la rétine de petites quantités de mélatonine (Reppert et Sagar, 1983, Underwood *et al.*, 1984 ; Siopes et Underwood, 1987 ; Foa et Menaker, 1988).

D'autre part, la réponse sexuelle reste stable chez des étourneaux pinealectomisés et aveuglés (Wilson, 1991). Par contre, un traitement exogène avec la mélatonine a faillit imiter chez la caille Japonaise les effets d'une photopériode courte (Kumar *et al.*, 1993). Si on doit comparer ces données avec nos résultats, on peut dire que la transduction du signal lumineux via la rétine, qui doit normalement entraîner une synthèse et une libération de mélatonine

rétinienne, est bloquée en partie par l'inoculation. Cela suppose qu'une diminution de l'intensité lumineuse par inoculation chez les Oiseaux du lot T5 a entraîné une réponse sexuelle moins significative que chez les témoins. Mais en aucune manière la mélatonine est impliquée dans la réponse gonadique des pigeons du lot T6. Car la mélatonine agit sur des organes cibles et n'intervient nullement au niveau des photorécepteurs crâniens.

Il faut savoir que le patrimoine génétique des Oiseaux explique à lui seul l'expression de ce comportement sexuelle en relation avec le cycle annuel de la photopériode. Il est sujet aux variations du facteur biotique, la lumière, considéré comme le synchroniseur principal. C'est pourquoi, l'annulation de la réponse sexuelle (lot T6) est une réponse à un déterminant environnemental, représenté par la lumière, qui n'a pu être mesuré malgré l'existence d'un rythme endogène de reproduction. L'existence d'un tel rythme endogène de reproduction a été désynchronisée chez les oiseaux du lot T7, à la fois inoculés et masqués. La réponse gonadique n'a pas eu lieu, avec notamment une diminution dans le volume testiculaire. Dans cette situation d'incapacité de mesurer les phases claires du nyctémère, fait basculer la réponse des oiseaux vers l'inhibition de l'activité sexuelle, c'est-à-dire comme s'ils étaient sous jours courts.

5-1-2- Paramètres de régulation de la réponse sexuelle

Durant cette étude, l'importance des hormones thyroïdiennes dans le contrôle de la saison de reproduction des pigeons a été démontrée par la possibilité de régulation de l'activité sexuelle et de reproduire les effets des jours longs par défaut des photorécepteurs responsables directes dans la perception de la lumière. Sous des jours longs, le premier rôle attribué à la T_4 chez les Oiseaux, est celui d'antigonadique. Plusieurs auteurs ont montré le rôle de la T_4 au cours du processus reproductif et qu'il est possible d'administrer de la T_4 en

injection ou de l'incorporer dans de l'eau (Woikewitsch, 1940 ; Goldsmith et Nicholls, 1984b ; Follett *et al.*, 1988 ; Dawson, 1989b ; Boulakoud et Goldsmith, 1991 ; Boulakoud *et al.*, 1991 ; Wilson et Reinert, 1993).

L'importance fonctionnelle de la T₄ chez le pigeon domestique prend des circuits différents. Chez les lots T1 et T3, l'administration de la T₄ exogène à des doses de 10 et 20mg/l entraîne une régression testiculaire spontanée de la même façon que le maintien des pigeons sous des jours courts. Le rythme circadien de la reproduction est donc fonction des effets d'autres paramètres que la photopériode. Pour cela, deux paramètres ont été considérés : photorécepteurs – encéphalique, rétiniens - et jours longs.

L'administration de 10mg/l et de 20mg/l de T₄ exogène à des pigeons, soit inoculés soit masqués (lots T2 et T4), produit respectivement un effet « jours courts » et un effet « jours longs ». Par contre, chez les lots T5 et T6, sans traitement exogène avec de la T₄, la réponse est inverse. Ces résultats suggèrent l'existence d'une sensibilité à la thyroxine dans la mesure où des voies photo-neuro-endocriniennes existent bien chez le pigeon domestique. Toutefois, les doses utilisées dans cette étude ne permettent pas d'exclure la possibilité que ces doses, administrées peu de temps avant l'allumage principal et la sécrétion endogène de GnRH, de T₄ et de testostérone, se fondent pour aboutir à ces réponses de la part des pigeons dont les photorécepteurs rétiniens et crâniens sont dans l'incapacité de focaliser pour les premiers, et mesurer la durée de l'éclairement journalier pour les seconds. Ce traitement semble modifier un programme génétique mémorisé en rythme circadien de la saison de reproduction. Il est possible que des voies ou circuits autres que ceux utilisés par le synchroniseur lumineux, miment les jours longs. Néanmoins, les résultats obtenus sont en faveur de l'hypothèse « durée », puisque le traitement produit un effet caractéristique de la durée du traitement et non de doses administrées indépendamment de la durée de la lumière. C'est le cas pour les lots T2 et T4.

Dans le groupe 3, les pigeons des lots T8 et T9, se caractérisent par une réponse gonadique complète, avec une phase d'activité sexuelle suivie par une phase de régression. Cependant, la réponse gonadique est plus significative chez le lot T9 que chez le lot T8, mais non significative par rapport au lot Témoin (T). Il semblerait donc que plus la dose de T₄ est élevée, plus la réponse de l'Oiseau se rapproche de l'état normal dans lequel se trouve le pigeon. Ceci montre que le plus important n'est pas la valeur absolue de la durée photopériodique, car le traitement exogène a perturbé l'ordre établi, mais soit le moment où interviennent les transitions de périodes insensibles et sensibles à la lumière, soit les voies en dehors des circuits transcrâniens et qui peuvent être plusieurs. Car toutes les études faites chez les Oiseaux ont montré et suggéré que les jours longs de printemps jouent un rôle central pour entraîner le rythme endogène de reproduction, et en particulier le début de cette saison. Toutefois, ce rythme devient désynchronisé en l'absence de l'entraîneur principal, la lumière, et le moyen de transmission qui sont les photorécepteurs.

5-1-3- Réponse sexuelle en présence d'un antithyroïdien, le Carbimazole

La présente étude a montré que chez le pigeon du lot C3, et contrairement à tous les autres lots expérimentaux, le développement des gonades se poursuit sans discontinuité jusqu'à la 10^{ème} semaine expérimentale. Par contre, le masquage des photorécepteurs crâniens et le traitement des pigeons avec la même dose de 10mg/l de Carbimazole (lot C2), a entraîné une réponse gonadique classique (phase de développement et de maturation suivie d'une phase de régression testiculaire spontanée). Il faut dire qu'en l'absence du synchroniseur de lumière et en présence du Carbimazole, les Oiseaux se comportent de manière identique à l'état naturel, comme chez les témoins.

Pour les oiseaux du lot C1, la réponse gonadique ressemble à celle du lot Témoin (T') avec les deux phases respectives, mais plus marquée dans le lot C1 que dans le lot T'. L'utilisation d'un antithyroïdien a réduit l'activité de la glande thyroïde seulement, car l'expression du comportement sexuel régulateur n'étant pas réduit complètement, chose observée dans le lot C1.

Le plus remarquable dans le groupe 3 est le lot C3, car, comme le synchroniseur photopériodique et endocrinien est resté allumé, ceci a entraîné un développement continu des gonades. On peut suggérer une neutralisation de l'activité de la glande thyroïde associée à d'autres modifications importantes. Parmi ces modifications on peut mentionner un taux élevé de GnRH, LH-FSH et stéroïdes.

L'utilisation d'un antithyroïdien peut nous rapprocher des effets de la thyroïdectomie, chose étudiée chez plusieurs espèces d'Oiseaux. Cette opération ne prévient pas la maturation des gonades si des oiseaux en phase photostimulante seraient thyroïdectomisés (Woitkewitsch, 1940 ; Thapliyal et Pandha, 1965 ; Weiselthier et Van Tenhoven, 1972 ; Goldsmith et Nicholls, 1984a ; Dawson *et al.*, 1985a ; Lien et Siopes, 1991). Cependant, chez d'autres espèces, la thyroïdectomie peut perturber la maturation sexuelle à différents degrés (Chaturverdi et Thapliyal, 1983 ; Follett et Nicholls, 1984 ; Devi et Lal, 1992 ; Wilson et Reinert, 1993). Chez les moineaux des campagnes américains, la thyroïdectomie réalisée avant la soumission des oiseaux à une photostimulation, empêche que la photoréfraction n'ait lieu. Ceci indique que la phase photosensible devrait persister d'avantage (Wilson et Reinert, 1993). C'est pour cette raison qu'en absence de conditions endogènes reliées au synchroniseur principal, l'expression du comportement reproducteur ne survient pas en face de la T₄. C'est la raison pour laquelle chez le lot C2, la diminution de l'intensité lumineuse par inoculation et en présence du Carbimazole, nous laisse penser à une absence de la sécrétion de GnRH, ce qui a par conséquent, entraîné le développement des

testicules sans discontinuité. Ce résultat se rapproche de celui déjà trouvé chez les moineaux thyroïdectomisés.

5-2- Concentrations en T₄ plasmatique

5-2-1- Dépendance en hormones thyroïdiennes

Le début de la période de reproduction est associé à l'augmentation des taux circulants de GnRH, LH et stéroïdes. La phase de régression gonadique est associée à la diminution de GnRH et à l'augmentation des niveaux de GnIH, d'hormones thyroïdiennes et PRL. Chez les Oiseaux Témoin, nous supposons que le rythme de sécrétion de la T₄ s'établit en fonction de la phase de la réponse sexuelle et via les modifications de la fréquence des décharges pulsatiles de la GnRH et de la GnIH. On a noté une augmentation des concentrations plasmatiques de T₄ à partir de la 4^{ème} semaine expérimentale.

Il est à noter que dans le groupe 3, les états stimulants et réfractaires des lots T5 et T6 à une photopériode constante et longue, se fait à l'intérieur d'un milieu endogène plus au moins déficient en T₄ (lot T5), et augmentent dans le lot T6, après 4 à 5 semaines expérimentales. Ainsi donc, on peut dire que l'inhibition de la réponse sexuelle est fonction de l'absence de la transduction du signal lumineux et que l'axe thyroïdien n'a pas été allumé.

Par contre, chez les pigeons du lot T7, on présume que la diminution de l'intensité lumineuse (inoculation) et l'obscurcissement du crâne des pigeons peuvent être lus physiologiquement comme un jour court, d'où l'inhibition du développement gonadique et l'augmentation significative en phase réfractaire de la sécrétion de T₄. Il faut supposer que cette augmentation des concentrations plasmatiques de T₄ chez le lot T7 par rapport au lot T6, est sans signification physiologique pour l'animal, car l'index de la photosensibilité

représenté par la mesure du volume testiculaire montre bien qu'il n'existe pas de différences significatives entre les deux lots expérimentaux.

Par ailleurs, nous avons noté une augmentation des niveaux plasmatiques moyens de T_4 après 2 semaines chez le lot **T8** et une phase d'augmentation et de diminution chez les Oiseaux du lot **T9**. En présence de quantité exogène de T_4 , la réponse sexuelle des pigeons des lots **T8** et **T9** s'inverse, puisque le moment de l'entrée en phase de régression est inversement proportionnel à la quantité exogène en T_4 plasmatique. On peut dire que les niveaux plasmatiques de la T_4 après 4 semaines expérimentales, sous des conditions extrêmes (16L : 08D + T_4 (10-20mg/l) +I/M) sont à l'inverse des niveaux des pigeons Témoins, et que lorsque la croissance et la maturation testiculaire était au maximum, les niveaux plasmatiques de la T_4 étaient significativement élevés. Ainsi, la programmation des Oiseaux des lots **T8** et **T9** pour la photo-induction gonadique est permise en présence de T_4 et en absence du synchroniseur photopériodique

D'autre part, chez les pigeons du groupe 1, nous avons noté une augmentation des concentrations plasmatiques de T_4 dans les deux lots **T1** et **T3**. Cette augmentation accompagne la réponse sexuelle inhibitrice des pigeons. Chez les pigeons des lots **T2** et **T4**, les concentrations plasmatiques moyennes de T_4 restent à un niveau faible au cours des semaines expérimentales. La sécrétion de T_4 se poursuit pendant plusieurs semaines, en face d'une diminution de l'intensité lumineuse. Pour les pigeons, il est ainsi possible de mimer les effets des jours courts par administration de T_4 exogène si le facteur lumière diminue.

Il est bien clair que chez le pigeon domestique, les circuits de contrôle sont multiples. Il y a similitude du moment et de l'amplitude des réponses gonadiques entre les lots **T4** et **T5** et entre les lots **T2** et **T6**. Parallèlement, les concentrations plasmatiques de T_4 sont presque identiques entre les lots **T4** et **T6** et entre les lots **T2** et **T5**. Ceci prouve que la présence de

quantité para-physiologique de T_4 inverse la réponse gonadique des pigeons. Par conséquent, il y a stimulation testiculaire des Oiseaux du lot **T4**, avec retard d'entrée en phase photoréfractaire. D'autre part, cette même T_4 accélère le passage des pigeons du lot **T2** en phase photoréfractaire avec augmentation des niveaux plasmatiques moyens de T_4 chez les Oiseaux des lots **T2** et **T5**.

5-2-2- Effet du Carbimazole

Chez les pigeons inoculés (lot **C2**), l'administration du Carbimazole à la dose de 10mg/l donne une même réponse sexuelle et endocrinienne que chez les Oiseaux du lot **C1**. Par contre, chez les pigeons du lot **C3**, les concentrations plasmatiques de T_4 diminuent significativement après la 4^{ème} semaine expérimentale. Ce résultat est éloquent, car en présence de l'inhibiteur de la biosynthèse des hormones thyroïdiennes, nous avons noté un développement continu des gonades et des niveaux plasmatiques élevés de T_4 pendant la phase où l'oiseau est programmé photopériodiquement à la croissance gonadique. Nous pouvons suggérer que la présence de stéroïdes permet par feed-back positif une sécrétion de GnRH, entraînant une diminution des concentrations plasmatiques de T_4 après la 4^{ème} semaine expérimentale. Nous pensons également que les concentrations plasmatiques élevées de T_4 sous jours longs ne sont pas nécessaires à l'induction de la phase photoréfractaire, car même en leur présence, les gonades se développent.

L'étude de **Wilson (2001)** a montré chez les moineaux des campagnes, que la T_3 mime l'action de la T_4 mais ne peut prendre sa place dans la programmation des composants saisonniers de la reproduction. Notamment, la photoréfractaire et la mue postnuptiale. Il est en général considéré que la T_3 est moins efficace que la T_4 pour traverser la barrière entre le cerveau et la circulation sanguine générale.

5-3- Score de la mue

5-3-1- Effet de la photopériode et de la T₄ sur la progression de la mue

Comme la saison de reproduction des pigeons ne commence qu'au mois de mai, le taux de mue (avril) est presque nul chez tous les groupes expérimentaux. Nos résultats montrent bien que chez les animaux témoins, la mue commence immédiatement après la régression testiculaire (6^{ème} semaine). Ce moment est certainement déterminé par les photopériodes précédentes et mémorisés dans l'horloge endogène de l'Oiseau. Il est clair que plus la photopériode est longue et plus la mue survient très tôt (**Bissonnette, 1931 ; Burger, 1952 ; Hamner, 1971 ; Storey et Nicholls, 1976 ; Moore *et al.*, 1983 ; Meijer, 1989 ; Dawson, 1991**).

Chez les pigeons non-traités avec la T₄ exogène, comme les oiseaux du lot T7 commencent leur mue avant les autres lots du groupe et même avant les oiseaux Témoin, le taux de mue est presque le même chez les trois lots T, T5 et T7. Cependant, pour le lot T6, le score de la mue est faible, car il s'agit d'une initiation de nouvelles plumes sans accélération du processus. Comme les pigeons ne sont pas programmés pour se retrouver dans cet état, le changement saisonnier brusque dans la perception et la transduction de la lumière, a permis la synchronisation du rythme endogène de reproduction, mais a modifié le moment, le taux et la durée de la mue. Toute la différence dans ce groupe est de comprendre pourquoi la progression et la magnitude de la mue chez le lot T7, sont plus importantes que dans le lot T6.

Sachant que le rythme circadien naturel de la photopériode facilite l'expression de l'état biologique de l'Oiseau, ceci nous amène à considérer que dans ces conditions extrêmes, l'animal se trouve dans un état de stress, nerveux et instinctif en même temps. Ainsi dans le lot T7, l'absence de lumière/intensité lumineuse et d'inhibition de la réponse sexuelle, il y a

un début de mue, qui progresse au cours des semaines. Nous notons aussi que les niveaux plasmatiques moyens de T_4 augmentent de manière hautement significative. Ceci a probablement influencé l'augmentation des taux plasmatiques de PRL et stimulé la progression de la mue.

Dans une série d'expériences, des étourneaux ont été transférés des jours courts (8L) vers 13L ou 18L, et de 13L vers 18L. Il a été constaté que le régime de la régression gonadique coïncide avec un pic de sécrétion de PRL. Ceci dit, il n'y avait pas de lien étroit entre la photopériode et/ou l'augmentation de la photopériode et le moment choisi pour la mue (Dawson, 2006).

D'autre part, chez les pigeons des lots T1 et T3, la mue est immédiate pendant les premières semaines expérimentales. Un effet similaire a été observé chez le lot T4, mais la réduction du score de la mue survient après 4 semaines expérimentales. Ce temps correspond au « timing » du début de la mue chez les pigeons Témoins et que ce taux devient même nul après 10 semaines d'expérimentation.

Par contre, l'initiation de la mue est précoce chez les oiseaux du lot T2 après deux semaines et qui progresse lentement chez les lots T1 et T3.

Cependant, le taux de mue est plus élevé chez les Oiseaux traités avec 20mg/l de T_4 (T3) que ceux traités avec 10mg/l de T_4 (T1). Les concentrations plasmatiques moyennes de T_4 qui accompagnent naturellement la mue, sont plus élevées au milieu des semaines expérimentales pour les deux lots respectivement. Le traitement exogène avec la T_4 (lots T1 et T3), déclenche des informations de jours courts que le pigeon utilise avec l'entrée des gonades en régression, augmentation des taux plasmatiques de T_4 et initiation de nouvelles plumes et sa progression.

Autant la lumière joue un rôle, il en va également de l'intensité/qualité de la lumière, car elle touche le comportement des Oiseaux. Il a été démontré que sous des plages horaires de 11L, 12L, 13L, le pic du métabolisme nutritionnel fonctionne correctement pour fournir les protéines et les sels minéraux nécessaires à l'élaboration de la kératine qui forme les plumes (Muguet, 1999). Il est bien connu que les hormones thyroïdiennes augmentent le métabolisme cellulaire. Une diminution du métabolisme par une absence/diminution de la lumière (photopériode longue) se traduit chez tous les Oiseaux par une diminution de l'absorption nutritionnelle, ce qui décroît apparemment la croissance de nouvelles plumes (Muguet, 1999).

L'administration de la T_4 exogène au moment du transfert des pigeons sous une photopériode longue et constante, est un facteur qui a affecté les composants de la reproduction. Chez les lots T2 et T4, la mue est précoce, mais sa progression est inférieure par rapport aux pigeons des lots T5, T6 et T7. Il est évident qu'il n'y a pas chez le pigeon de relation étroite entre la réponse gonadique et la mue. Cependant, il y aura toujours un lien entre le début de la mue et la sécrétion de PRL, ce qui veut dire que l'initiation de la mue est liée aux premières sécrétions de PRL. En d'autres termes, la manipulation du facteur lumière et le programme génétique, entraînent l'extension des périodes de mue et que par conséquent, la mémoire génétique de l'Oiseau est programmée pour un début de mue en phase photo-réfractaire.

On ne peut pas envisager l'égalité entre tous les pigeons en termes de réponses et attitudes à la photopériode et aux modifications internes et externes qui peuvent surgir, car chez les lots T8 et T9, le taux de mue peut être comparé au lot T4, notamment le lot T8. Les concentrations plasmatiques de T_4 augmentent en début de phase, ce qui a permis une mue précoce dont le taux diminue après 4 semaines expérimentales. De ces résultats, il résulte des

anomalies de comportement comme une diminution de l'activité reproductrice chez ces Oiseaux par rapport au Témoin, ou un mauvais plumage.

5-3-2- Carbimazole et taux de mue

Dans la présente étude, nous avons remarqué chez les Oiseaux des lots C1 et C2 l'initiation de la mue ne débute qu'après 6 semaines expérimentales, malgré des taux plasmatiques moyens élevés de T_4 . Mais il n'est pas aisé de dire pourquoi l'augmentation du taux de mue n'est pas proportionnelle, comme chez les Témoins, bien que la réponse sexuelle soit plus importante chez ces deux lots.

Il est clair qu'une photopériode longue accélère la mue et que la présence de T_4 accélère la sécrétion de la PRL à la base de la mue. La progression lente de la mue (lot C1) montre que les conditions expérimentales sous lesquelles se trouvaient les pigeons ne favorisent pas une excellente mue. On peut même envisager qu'une carence dans l'alimentation par manque de compléments spéciaux s'est traduite par une mue lente et non significative.

Chez les pigeons du lot C3, les résultats montrent une mue au moment où les pigeons sont en activité sexuelle. Sa progression est lente et semble être inhibée par la présence de taux de GnRH et de testostérone, vu que l'activité sexuelle est continue. Il faut savoir que des niveaux élevés en testostérone avant le début de la mue n'affectent pas son initiation (Dawson, 1998).

Conclusion

Conclusion

Le pigeon biset est considéré comme étant un oiseau à potentiel photopériodique élevé durant la saison de reproduction. Pour les pigeons, il existe deux grandes approches pouvant influencer le contrôle de la reproduction : la photopériode qui contrôle le système endocrinien, et l'effet des hormones thyroïdiennes. Les deux n'ont pas les mêmes effets sur la réponse sexuelle des pigeons : un défaut dans la perception de la lumière et une modification du système thyroïdien ont permis de bouleverser de manière totale les comportements reproducteurs saisonniers conditionnés.

Le rôle que les hormones thyroïdiennes peuvent jouer, notamment la T_4 , au cours de la saison de reproduction des Oiseaux, est la régulation du cycle de reproduction en raison de l'asymétrie du cycle annuel de la photopériode. Toutefois, il semble que les circuits de contrôle de la saison de reproduction chez le pigeon dépendent de plusieurs paramètres et combinaisons entre le synchroniseur lumineux, le système endocrinien et des indices non-photopériodiques.

L'approche hormonale ouvre de grandes perspectives en écologie car elle permet de tester expérimentalement certaines hypothèses. En effet, il est possible de manipuler le comportement d'un oiseau en modifiant expérimentalement son taux hormonal, de simuler ainsi des conditions environnementales contrastées et d'en mesurer les conséquences.

L'intérêt de la partie expérimentale est le rôle de la T_4 exogène, sachant que le moteur principal du déclenchement de la saison de reproduction est la lumière. L'activation lumineuse des cellules neuro-sécrétrices des GnRH qui se transforme en information hormonale, permet le développement gonadique. Il est clair que la lumière étant focalisée sur la rétine, les pigeons ayant été inoculés, ont une activité gonadique diminuée, mais non absente. Par contre, lorsque l'obscurcissement du crâne des pigeons a été réalisé, le développement des gonades n'aura pas eu lieu, sauf chez les pigeons traités avec des quantités

exogènes de T_4 qui deviennent sensibles et manifestent un développement testiculaire classique.

Etant donné que chez le pigeon domestique la photopériode n'est pas un facteur dominant dans la détermination des composants du cycle reproducteur, la relation lumière/système endocrinien a pu être modifiée. Ceci veut dire qu'il n'y a pas de lien direct entre la réponse gonadique et la lumière.

D'autre part, les résultats de la deuxième expérimentation montrent que l'utilisation d'un antithyroïdien comme le Carbimazole n'efface pas la réponse sexuelle des pigeons, et que la mue accompagne la phase de régression gonadique.

Enfin, on peut dire que les facteurs photopériodique et endocrinien jouent un rôle primordial dans le déclenchement de la mue, mais aussi que d'autres facteurs l'influencent, notamment la température, l'humidité, l'alimentation et la ponte. Il faut savoir que la mue est une période critique pour les Oiseaux, leurs os sont fragilisés et plus sujets aux fractures, car les réserves de calcium sont utilisées pour l'élaboration des nouvelles plumes.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Ali, A. et Cheng, K. M. (1985).** Early egg production in genetically blind (rc/rc) chickens in comparison with sighted (Rc+/rc) controls. Poult. Sci., Vol.64, p: 789-794.
- Backer, J.R. (1938a).** The evolution of breeding seasons. In "Evolution: Essays on Aspect of Evolutionary Biology." Ed. GR de Beer, London, p: 161-177.
- Bacon, W. L., et Nestor, K. E. (1975).** Reproductive response to intermittent light regimens in *Coturnix coturnix japonica*. Poult. Sci., Vol.54, p: 1918-1926.
- Beaumont, A., et Cassier, P. (1987).** Biologie Animale ; les cordés, anatomie comparée des Vertébrés. Dunod Université, p: 134-138.
- Benoit, A. (1935a).** Rôle des yeux dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le canard. CR. Soc. Bio., Vol.118, p: 669-703.
- Benoit, A. (1935b).** Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez le canard. CR. Soc. Biol., Vol.120, p: 123-139.
- Benoit, A., et Aron, M. (1934).** Le conditionnement hormonal du développement testiculaire chez les oiseaux. Résultats de la thyroïdectomie chez le coq et le canard. C. R. Seances Soc. Biol. Ses. Fil., Vol.116, p: 221-223.
- Bentley, G.E., Goldsmith, A. R., Dawson, A., Glennie, L. M., Talbot, R. T., et Sharp, P. J. (1997).** Photorefractoriness in European starlings (*Sturnus vulgaris*) is not dependent upon the long-day-induced rise in plasma thyroxine. Gen. Comp. Endo., Vol.107 N°3, p: 428-438.
- Bernal, J. (2002).** Action of thyroid hormone in brain. J. Endo. Invest., Vol.25, p: 268-288.

- Billard, R. (1980)** – les possibilités de contrôle de la reproduction chez les poissons par modulation des facteurs de l'environnement et manipulations hormonales. Cahiers du Laboratoire d'Hydrobiologie de Montereau, Vol.10, p: 11-32.
- Bissonnette, T. H. (1931).** Studies on the sexual cycle in birds: IV. Experimental modification of sexual cycle in males of the European starling (*Sturnus vulgaris*) by changing the daily period of illumination and of muscular work. J. Exp. Zool. Vol.58, p: 281-318.
- Bloom, C. K., Schwalb, H., Schwalb, A., Perera, A., Follett, B. K., Goldsmith, A. R., and Gwinner, E. (1991).** Variation in hypothalamic GnRH content, plasma and pituitary LH, and in -vitro testosterone release in a long-distance migratory bird, the Garden Warbler (*Sylvia borin*), under constant photoperiods. J. Endo., Vol.128, p: 339-345.
- Boissin, J et Canguilhem, B. (1998).** Les rythmes du vivant : origine et contrôle des rythmes biologiques, Ed. Nathan/CNRS Editions, Paris, p: 320.
- Boulakoud, M. S., et Goldsmith, A. R. (1991).** Thyroxin treatment induces changes in hypothalamic gonadotrophin-releasing-hormone characteristic of photorefractoriness in European starlings (*Sturnus vulgaris*). Gen. Comp. Endocrinal. Vol.82, p: 78-85.
- Boulakoud, M.S., Ivings, W.E., et Goldsmith, A. R. (1991).** Thyroxin treatment prevents the development of photosensitivity in European starlings (*Sturnus vulgaris*). J. Comp. Physiol., Vol.B161, p: 516-520.
- Bünning, E. (1960).** Circadian rhythms and the time measurement in photoperiodism. In "Biological clocks" Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, XXV, Biological Laboratory, Cold Spring Harbor, L. I., p: 249-256, New York.
- Burger, J. W. (1952).** The effect of photic and psychic stimuli on the reproductive cycle of the male starling (*Sturnus vulgaris*). J. Exp. Zool., Vol.124, p: 227-239.

- Burkhardt, J. (1947).** Transition from anoestrous in the mare and the effects of artificial lighting. J. Agric. Sci. Camb., 37, p: 64-68.
- Burley, N. (1980).** Clutch and clutch size: Alternative and complementary tactics. Amer. Natur., Vol.115, p: 223-246.
- Cardinali, D. P., Cuello, A. E., Tramezzani, J. H., and Rosner, J. M. (1971).** Effects of pinealectomy on the testicular function of adult male duck. Endocrinology, Vol.89, p: 1082-1093.
- Chalet, E. (2004).** Synchronisation des noyaux suprachiasmatique, signaux lumineux. Neurobiologie des Rythmes, CNRS UMR7518, Vol 35 N°5, p: 7-15.
- Chaturverdi, C.M., Thapliyal, J.P. (1983).** Thyroid photoperiod and gonadal regression in the common myna (*Acridotheres tristis*). Gen. Com. Endocrinol., Vol.52 N°2, p: 279-282.
- Cockrem, J. F. (1995).** Timing of seasonal breeding in birds, with particular reference to New- Zealand birds. In "The 25 Annual Conference of the Australian Society for Reproductive Biology, New-Zeeland." Reprod. Fertl. Dev., p: 7-19.
- Creighton, J. A. (1988).** Photoperiodic control of puberty in the redlegged partridge (*Alectoris graeca chukar*). Gen. Comp. Endocrinal., Vol.71, p: 17-28.
- David, N. (1980).** Etat et distribution des oiseaux du Québec méridional. Cahiers d'ornithologie. Victor-Gaboriault3. Club des ornithologues du Québec, Charlesbourg, p: 213.
- Davies, D. T., and Follett, B. K. (1975).** The neuroendocrine control of gonadotrophin release in Japanese quail, the role of the tubular hypothalamus. Proc. R. Soc. Lond B, Vol.191, p: 303-315.

- Dauphin, D. (1995).** Columbides. Dans "les Oiseaux Nicheurs du Québec: Atlas des oiseaux Nicheurs du Québec méridional. (J. Gauthier et Y. Aubry. Ed.), Montréal, p: 142-143.
- Dawson, A. (1983).** Plasma gonadal steroid levels in Wild Starlings (*Sturnus vulgaris*) during the annual cycle and in relation to the stages of breeding. Gen. Com. Endocrinal., Vol.49, p: 286-294.
- Dawson, A. (1989b).** The involvement of thyroxin and daylength in the development of photo refractoriness in European starlings. J. Exp. Zool., Vol.249, p: 68-75.
- Dawson, A. (1991).** Photoperiodic control of testicular regression and moult in male House sparrows (*Passer domesticus*). Ibis, Vol.133, p: 312-316.
- Dawson, A. (1994).** The effect of daylength and testosterone on the initiation and progress of moult in starlings (*Sturnus vulgaris*). Ibis, Vol.136, p: 335-340.
- Dawson, A. (1997).** Plasma-luteinizing hormone and prolactin during circannual rhythms of gonadal maturation and moult in male and female European starlings. J. Biol. Rhythms., Vol.12 N°4, p: 371-377.
- Dawson, A. (1998).** Thyroidectomy of house sparrows (*Passer domesticus*) prevents photo-induced testicular growth but not the increased hypothalamic gonadotrophin-releasing hormone. Gen. Com. Endocrinol., Vol.110 N°2, p: 196-200.
- Dawson, A. (2006).** The control of the moult in birds: associated regression with the onset of secretion of prolactin in starlings. Gen. Comp. Endo., Vol.147 N°3, p: 314-322.
- Dawson, A. (2007).** Seasonality in a temperate zone bird can be entrained by near equatorial photoperiods. Gen. Comp. Endo., Vol.274 N°1610, p: 721-725.

- Dawson, A. (2008).** Control of the annual cycle in birds: endocrine constraints and plasticity in response to ecological variability. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., Vol.363 N°1497, p: 1621-1633.
- Dawson, A., King, V. M., (1994).** Thyroidectomy does not affect the daily or free-running rhythms of plasma melatonin in European starlings. J. Biol. Rhythms., Vol.9 N°2, p: 137-144.
- Dawson, A., et Sharp, P. J. (2007).** Photorefractoriness and photoperiod in birds and no control photoperiodic. Gen. Comp. Endo., Vol.153, p: 378-384.
- Dawson, A., Goldsmith, A. R., et Nicholls, T. J. (1985a) -** GnRH and pituitary and plasma FSH and PRL photostimulation and photorefractoriness in intact and thyroidectomised starlings. J. Endo. Vol.105, p: 71-77.
- Dawson, A., Goldsmith, A. R., and Nicholls, T. J., et Follett, B. K. (1986).** Endocrine changes associated with the termination of photorefractoriness by short daylengths and thyroidectomy in starlings. J. Endo., Vol.110, p: 73-79.
- Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E., et Ball, G. F. (2001).** Photoperiodic control of seasonality in birds. J. Biol. Rhythms, Vol.16, p: 365-380.
- Devi, K. L., et Lal, P. (1992).** Thyroid involvement in photoperiodically induced testicular and body weight cycles of the black headed bunting (*Emberiza melanocephala*). J. Exp. Zool., Vol.264, p: 293-297.
- Dolnik, V., et Gavrilov, N. M. (1980).** Photoperiodic control of the molt cycle in the Chaffing (*Fringilla coelebs*). Auk., Vol.97, p: 50-60.
- Dunlap, J.C. (1999).** Molecular bases for circadian clock. Cell. Vol. 96 N°2, p: 271-90.

- Dunning, J. B., Jr. (1984).** Body weights of 686 species of North American birds. Western Birds Banding Association, Monograph N° 1, p: 34.
- Ebihara, S., and Kawamura, H. (1980).** Central mechanism of circadian rhythms in birds. In "Biological Rhythms in Birds: Neural and Endocrine Aspects" (Y. Tanabe, K. Tanaka, and T. Ookawa, eds.) p: 71-78, Springer, Berlin.
- Farner, D.S., et Wingfield, J.C. (1978).** In "Environmental Endocrinology" (I. Assenmacher and D.S. Farner, Eds.), p: 44, Springer- Verlag, Berlin.
- Foa, A., et Menaker, M. (1988).** Contribution of pineal and retina to the circadian rhythms of circulating melatonin in pigeon. *J. Comp. Physiol.*, Vol.164, p: 25-30.
- Follett, B. K., et Nicholls, T. J. (1984).** Photorefractoriness in Japanese quail: Possible involvement of the thyroid gland. *J. Exp. Zool.*, Vol.232, p: 573-580.
- Follett, B. K., Nicholls, T. J., et Mayers, C. R. (1988).** Thyroxin can mimic photo periodically induced gonadal growth in Japanese quail. *J. Comp. Physiol.*, Vol. B 157, p: 829-835.
- Follett, B. K., Nicholls, T. J., Simpson, S.M., et Ellis, D. H. (1981).** Photoperiodic clocks in birds and mammals: wither Bünning hypothesis. In "photopériodisme et reproduction chez les Vertébrés" (In: R. Ortavant, J. pelletier et J. P. Ravault, Eds.), Colloque de INRA. INRA, Paris, p: 1-18
- Forger, D.B., et Peskin, C.S. (2003).** A detailed predictive model of the mammalian circadian clock. *PNAS* 100, p: 14806-14811.
- Foster, R. G. et Follett, B.K. (1985).** The involvement of a rhodopsin like photo pigment in the photoperiodic response of the Japanese quail. *J. Comp. Physiol.*, Vol.157, p: 519-528.

- Foster, R. G., Plowman, G., Goldsmith, A. R. et Follett, B. K. (1987).** Immunohistochemical demonstration of marked changes in the LHRH system of photosensitive and photorefractory European starlings (*Sturnus vulgaris*). J. Endocrinol., Vol.115, p: 211-220.
- Goldman, B. D. (2001).** Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. J. Biol. Rhythms, Vol.16, p: 365-380.
- Goldsmith, A. R., et Nicholls, T. J. (1984a).** Changes in plasma prolactin in male Starlings during testicular regression under short days compared with those during photorefractoriness. J. Endo., Vol.102, p: 353-356.
- Goldsmith, A. R., et Nicholls, T. J. (1984b).** Recovery of photosensitivity: In photorefractory starlings is not prevented by testosterone treatment. Gen. Com. Endocrinol., Vol.56 N°2, p: 210-217.
- Goldsmith, A. R., Ivings, WE, Pearce-Kelly, A.S, Parry, D.M., Plowman, G., Nicholls, T.J., et Follett, B.K. (1989).** Photoperiodic control of the development of the LHRH neurosecretory system of European starlings (*Sturnus vulgaris*) during puberty and the onset of photorefractoriness. J. Endocrinol., Vol.122 N°1, p: 255-268.
- Gomot, A. (1990).** Photoperiod and temperature in the determination of reproduction of the edible snail (*Helix pomatia*). J. Reprod. Fert., Vol.90, p: 581-585.
- Goodwin, D. (1983).** Behavior. In "Physiology and Behavior of the pigeon" (M. Abs ed.),
- Gwinner, E., et Dittami, J. (1980).** Pinealectomy affects the circannual testicular rhythm in European starlings (*Sturnus vulgaris*). J. Comp. Physiol., Vol.136, p: 345-348.

Gwinner, E et Brandstätter, R. (2001). Complex bird clocks. Philos. Trans. R Soc. Lond. B Biol. Sci., Vol.356 N°1415, p: 1801-1810.

Gwinner, E., Hau, M., et Heigl, S. (1997). Melatonin: generation and modulation of avian circadian rhythms. Brain. Res. Bull., Vol.44 N°4, p: 439-44.

Hahn, T. P., Deviche, P. et Ball, G. F. (1996). Seasonal patterns of LH secretion and hypothalamic GnRH levels in White-winged Cross-bills (*Loxia leucopectra*). Poult. Avian Biol. Rev., Vol.6, p: 327.

Hamner, W. M. (1971). On seeking an alternative to the endogenous reproduction rhythm hypothesis in birds. In "Biochronometry" (M. Menaker ed.), 448-462. Washington, D.C.: National Academy of Science.

Hannibal, J., Ding, J.M., Chen, D., Fahrenkrug, J., Larsen, P.J., Gillette, M.J., et Mikkelsen, J.D. (1997). Pituitary adenylate cyclase-activating peptide (PACAP) in the retinohypothalamic tract: a potential daytime regulator of the biological clock. J. Neurosci., Vol.17, p: 2637-2644.

Hardin, P.E. (1998). Activating inhibitors and inhibiting activators: a day in the life of a fly. Curr. Opin. Neurobiol., Vol. 8 N° 5, p: 642-647.

Hoffman, K. (1981). Photoperiodism in vertebrate. In "Handbook of Behavioral Neuroendocrinology" (J. Aschloff 4th ed.), 449-473, New York: Plenum.

Jacomy, H., et Bosler, O. (1995). Catecholaminergic innervations of the suprachiasmatic nucleus in the rat. Ultrastructural relationships with neurons containing vasoactive intestinal peptide or vasopressin. Cell. Tissue Res., N°280, p: 87-96.

- Jallageas, M., et Assenmacher, I. (1979).** Further evidence for reciprocal interactions between the annual sexual cycle and thyroid cycles in male Pekin ducks. Gen. Comp. Endo., Vol.34, p: 44-51.
- Jonhston, R. F. (1992).** Rock dove. *In* "The Birds in the North America" (A. Poole, P. Stettenheim, and F. Gill, eds).The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and the American Ornithologist's Union, Washington D. C., N°13, p: 16.
- Juss, T. S. (1993).** Neuroendocrine and neural changes associated with the photoperiodic control of reproduction. *In* "Avian Endocrinology" (P. J. Sharp, ed.) Bristol, United Kingdom: Society for Endocrinology, p: 47-60.
- Konishi, H., et Homma, K. (1984).** Persistence of circadian rhythmicity in electroretinogram of quail after optic nerve transaction. J. Interdiscip. Cycle Res., Vol.15, p: 89-96.
- Konishi, H., Ohta, M., et Homma, K. (1985a).** Important role of the eyes controlling the locomotors rhythm in quail. J. Interdiscip. Cycle Res., Vol.16, p: 217-226.
- Konishi, H., Wada, M., et Homma, K. (1985b).** Retinal modulation of the hypothalamic sensitivity to testosterone feed-back in photoperiodism of quail. Gen. Comp. Endo., Vol.59, p: 343-349.
- Konishi, H., Iida, K., Ohta, M., et Takahashi, M. (1988).** A possible role for the eyes in the photoperiodic response of quail. Gen. Comp. Endo., Vol.72, p: 461-466.
- Kumar, V., Juss, T. S., et Follett, B. K. (1993).** Melatonin secretion in quail provides a seasonal calendar but not one used for photoperiodic time-measurement. *In* "Melatonin and the Pineal Gland: from Basic science to Clinical Application" (Y. Touitou, J. Arendt, and P. Pévet, eds.), Elsevier, Amsterdam, p: 163-168,

Lechekhab, Y. (1997) – le rôle de la photopériode et de la thyroxine dans la régulation de la saison de reproduction chez le pigeon domestique (*Columba livia*) thèse magister, Université M. Badji, Annaba., p : 43.

Le Guhenec, M. et Dagusau, J. (1983) – Rôle de la lumière sur la reproduction chez l'escargot Petit gris (*Helix aspersa*) Müller. C. R. Hebdo. Seanc. Acad. Sci., Vol.297, p: 141-144.

Levi, W. M. (1974). The pigeon. Levi Publ. Co., Sumter, S. C., p: 667.

Levesque, H. (1995) – “Pigeon biset”. Dans les oiseaux nicheurs du Québec : atlas des oiseaux du Québec méridional sous la direction de J. Gauthier et Y. Aubry. Association québécoise des faunes, Environnement Canada, Région du Québec, Montréal. p : 570-573.

Lewis, D. P. et Perry, G. C. (1995). Effects of lighting on reproduction in poultry. (In P. Hunton Ed. Poultry production). World Animal Science, Vol.9, p: 359-388. Elsevier, Amsterdam.

Lien, R. J., et Siopes, T. D. (1991). Influence of thyroidectomy on reproductive responses of male domestic turkeys (*Meleagris gallopavo*). Br. Poult. Sci., Vol.32, p: 405-411.

Lucas, A., et Stettenheim, P. (1972). Avian anatomy, Pt. II. U. S. Dept. Agric., Agricultural Handbook, Vol.362, p: 613-622.

Marschall, F. H. A. (1937). On the change over in the estrous cycle in animals after transference across the equator, with further observations on the incidence of the breeding seasons and the factors controlling sexual periodicity. Proc. Roy. Soc. Lond. B., Vol.122, p: 413-428.

Mauléon, P. et Rougeot, J. (1962). Régulation des saisons sexuelles chez des brebis de races différentes au moyen de différents rythmes lumineux. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. Vol.2, p : 209-222.

Meijer, T. (1989). Photoperiodic control of reproduction and molt in the Kestrel (*Falco tinnunculus*). J. Biol. Rhythms, Vol.4, p: 351-364.

Miller, J.D., Morin, L.P., Schwartz, W.J., et Moore, R.Y. (1996). New insights into the mammalian circadian clock. Sleep N°19, p: 641-667.

Millet, B. et Manachère, G. (1983). Introduction à l'étude des rythmes biologiques, (In Vuibert Ed.). Paris, p: 88.

Moore-Ede, R.Y., Czeisler, C.A., et Richardson, G.S. (1983). Circadian time keeping in health and disease. Part I. Basic properties of circadian pacemakers. New Engl. J. Med., N°309, p: 469-476.

Moris, T. R. (1967). Light requirements of the fowl. In "Environmental Control in Poultry" (T. C Carter, ed.), p: 15-39, Oliver and Boyd, Edinburgh.

Moris, T. R. (1981). Using light to manipulate egg size and pattern of lay in pullet flocks. Prog. Maryland Nutr. Conf. Fd. Manuf., p: 95-101.

Morrin, L.P. (1994). The circadian visual system. Brain Res. Rev., Vol.67, p: 102-127.

Muguet, P. R. (1999). Lights and its role in the development of birds. J. NCS., Vol.15 N°5, p: 1-4.

Murton, R. H., et Weestwood, N. J. (1977). "Avian Breeding Cycles" Oxford University Press.

Nicholls, T. J., Follett, B. K., Goldsmith, A. R., et Pearson, A. (1988a). Possible homologies between photorefractoriness in sheep and birds: the effect of thyroidectomy on the length of the ewe's breeding season. Repor. Nutr. Dev., Vol.28, p: 375-380.

Nicholls, T. J., Goldsmith, A. R., et Dawson, A. (1988b). Photorefractoriness in birds and comparison with mammals. Physiol. Rev., Vol.68, p: 133-176.

Nishikawa, Y. (1959). Studies on reproduction in horses. Jap. Racing Ass., Tokyo.

Nubeir, J. F. W., Ceimans, M.A.J.M., et Vos, J.J. (1992) – Artificial lighting in houses: do hens perceive the modulation of fluorescent lamps as flicker? Br. Poult. Sci. Vol.33, p: 123-133.

Oishi, T., et Konishi, T. (1983). Variation in the photoperiodic cloacal response of Japanese quail: Association with testes weight and feather color. Gen. Comp. Endo., Vol.50, p: 1-10.

Oishi, T., et Matsumoto, M. (1985). Circadian mitotic rhythm in the corneal epithelium of Japanese quail: Intraocular initiation of the rhythm. *In* "Circadian Clocks and Zeitgebers" (T. Hiroshige and K. Homma, eds.), p: 45-54. hokkaido Univ. press, Sapporo.

Ohta, M., Wada, M., et Homma, K. (1984). Induction of rapid testicular growth in quail by phasic electrical stimulation of the hypothalamic photosensitive area. J. Com. Physiol. A, Vol.154, p: 583-589.

Okamura, H., Berod, A., Julien, J.F., Geffard, M., Kitahama, K., Mallet, J., et Bobillier, P. (1989). Demonstration of GABAergic cell bodies in the suprachiasmatic nucleus: in situ hybridization of glutamic acid decarboxylase and immunocytochemistry of GAD and GABA. Neurosci. Lett., N°102, p: 131-136.

- Ortavant, R. (1977).** Photoperiodic regulation of reproduction in the sheep. *In: Management of reproduction in Sheep and Goats Symposium, University of Wisconsin, Madison*, p: 58-71.
- Palmer, E., et Driancourt, M.A. (1983).** Some interactions of season of foaling, photoperiod and ovarian activity in the equine. Prod. Sci., Vol.10, p: 197-210.
- Palmer, E., et Guillaume, D. (1992).** Photoperiod's in the equine species- what is a long night? Anim. Repro. Sci., Vol.28, p: 21-30.
- Pelletier, J. et Ortavant, R. (1975).** Photoperiodic control of LH release in the ram: I light-androgens interaction. Acta Endocr. Copenhag, Vol.78, p: 442-450.
- Pierson T. A., Cobb, R. G., et Scanlon, P. F. (1976).** Crop contents of rock doves in Virginia. Wilson Bull., Vol.188, p: 489-490.
- Prum, R., et Brush, A. (2003).** Les plumes. In "Pour la Science", Vol.305, p : 24-32.
- Reinert, B. D., et Wilson, F. E. (1996a).** Thyroid dysfunction and thyroxin-dependent programming of photoinduced ovarian growth in American tree sparrows (*Spizella arborea*). Gen. Comp. Endo., Vol.103, p: 71-81.
- Reppert, S. M., et Sagar, M. (1983).** Characterization of the day-night variation of retinal melatonin content in the chick. Invest. Ophthalmol. Vis. Sci., Vol.24, p: 294.
- Rowan, W. (1925).** Experiments in Bird migration: III. The effect of artificial light, castration and certain extract on the automun movements of the American Crow (*Corvus brachyrhynchis*). Proc. Natl. Acad. Sci., Vol.18 N°11, p: 639-654.
- Rowland, K. W. (1985).** Intermittent lighting for laying fowls: A review Wld Poult. Sci. J., Vol.41, p: 5-19.

Sauveur, B. (1996). Photopériodisme et reproduction des oiseaux domestiques femelles. INRA Prod. Anim., Vol.9 N°1, p: 25-34.

Sauveur, B., et De Carville, H. (1995). Seuil de photosensibilité de la cane de barbarie et maturité sexuelle. (1^{ère} journée de la Recherche Avicole, Angers), ITAVI Paris, p : 286-288.

Sayler, A., et Wolfson, A. (1968). Influence of the pineal gland on gonadal maturation in Japanese quail. Endocrinology, Vol.83, p: 1237-1246.

Saxena, R. N., Malhotra, L., Kant, R., et Baweika, P. K. (1979). Effect of pinealectomy and seasonal changes in pineal antigonadotrophic activity of male Indian weaver bird (*Ploceus philippinus*). Indian J. Exp. Biol., Vol.158, p: 1478-1479.

Shanawany, M. M. (1982). The effect of ephemeral light and dark cycles on the performance of laying hens. A review. Wld Poult. Sci. J., Vol.38, p: 120-126.

Sharp, P. J., et Follett, B. K. (1969). The effect of hypothalamic lesion on gonadotrophin release in Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). Neuroendocrinology, Vol.5, p: 205-213.

Simpson, S. M., et Follett, B. K. (1981). Pineal and hypothalamic pacemakers : Their role in regulating circadian rhythmicity in Japanese quail. J. Comp. Physiol., Vol.144, p: 381-389.

Stankov, B., Cozzi, B., Lucini, V., Fumagalli, P., Scaglione, F., et Fraschini, F. (1991). Characterization and mapping of melatonin receptor in the brain of three mammalian species: Rabbit, Horse and Sheep. Neuroendocrinology, Vol.53, p: 214-221.

Steeves, T.D., King, D.P., Zhao, Y., Sangoram, A.M., et Du, F. (1999). Molecular cloning and characterization of the human clock gene: expression in suprachiasmatic nuclei. Genomics, N°57, p: 189-200.

Storey, C. R., et Nicholls, T. J. (1976). Somme effects of manipulation of daily photoperiod on the rate of onset of a photorefractory state in canaries (*Serinus canarius*). Gen. Comp. Endo., Vol.30, p: 104-208.

Takahashi, J. S., et Menaker, M. (1979). Brain mechanisms in avian circadian systems. In "Biological Rhythms and Their Central Mechanisms" (M. Suda, O. Hayaishi, and N. Hachiro, eds.), p: 95-109, Elsevier, Amsterdam.

Takumi, T., Taguchi, K., Miyake, S., Sakakida, Y., Takashima, N., Matsubara, C., Maebayashi, Y., Okumura, K., Takekida, S., Yamamoto, S., Yagita, K., Yan, L., Young, M.W., et Okamura, H. (1998a). A light independent oscillatory gene mPer3 in mouse SCN and OVLT. Embo. J., N°17, p: 4753-4759.

Takumi, T., Matsubara, C., Shigeyoshi, Y., Taguchi, K., Yagita, K., Maebayashi, Y., Sakakida, Y., Okumura, K., Takashima, N., et Okumura, H. (1998b). A new mammalian period gene predominantly expressed in the suprachiasmatic nucleus. Genes Cells., Vol.3 N°3, p: 167-176.

Tei, H., Okamura, H., Shigeyoshi, Y., Fukuhara, C., et Ozawa. T. (1997). Circadian oscillation of a mammalian homologue of the *Drosophila* period gene. Nature, Vol.389, p: 512-516.

Thapliyal, J.P., et Pandha, S.K. (1965). Thyroid-Gonad Relationship in Spotted Munia, (*Uroloncha Punctulata*). J. Comp. Physiol., B. Vol.163 N°7, p: 563-573.

Thimonier, J. (1996). Photopériode et reproduction. INRA Prod Anim., Vol.9 N°1, p: 3-8.

Touitou, Y. (1998a). Biological clock: mechanism and adaptation. (Excerpta Medica, Elsevier Ed). P: 584.

Touitou, Y. et Haus, E. (1994). In "biology rhythms in clinical and laboratory medicine" (Touitou, Y. and Haus, E. eds), p: 730, Springer-Verlag, Berlin.

Ubika, T., Kim, S., Huang, Y., Reid, J., Jiang, J., Osugi, T., Chowdhury, V. S., Tsutsui, K. et Bentley, E. (2008). Gonadotropin-inhibitory hormone neurons interact directly with gonadotropin-releasing hormone-I and -II neurons in European starling's brain. Endocrinology, Vol.194 N°1, p: 268-278.

Underwood, H. et Siopes, T. (1984). Circadian organization in Japanese quail. J. Exp. Zool., Vol.232, p: 557-566.

Underwood, H., Barrett, R.K., et Siopes, T. (1990). Melatonin does not link the eyes to the rest of the circadian system in quail: a neural pathway is involved. J. Biol. Rhythms, Vol.5 N°4, p: 349-361.

Underwood, H., Steele, C.T., et Ziykovic, B; (2001). Circadian organization and the role of the pineal in birds. Microsc. Res. Tech., Vol.53 N°1, p: 48-62.

Van den Pol, A.N. (1991). The suprachiasmatic nucleus: morphological and cytochemical substrates for cellular interaction. In "suprachiasmatic nucleus: the mind's clock" (Klein, D. C., Moore, R. Y. et al., eds.), Ed 1, p: 17-55. NY Oxford University Press.

Van den Pol, A.N. et Tsujimoto, K.L. (1985). Neurotransmitters of the hypothalamic suprachiasmatic nucleus: immunocytochemical analysis of 25 neural antigens. Neuroscience., N°15, p:1049-1086.

Vaugien, L. (1955). Influence de l'obscurité temporaire sur la durée de la phase réfractaire du cycle sexuel du moineau domestique. Bull. Biol. Fr. Belg., Vol.89, p: 294-309.

- Watanabe, M., Yasuo, S., Watanabe, T., Yamamura, T., Nakao, N., Ebihara, S., et Yoshimura, T. (2004). Photoperiodic regulation of type 2 deiodinase gene in Djungarian hamster: Possible homologies between avian and mammalian photoperiodic regulation of reproduction. Endocrinology, Vol.145, p: 1546-1549.
- Watanabe, T., Yamamura, T., Watanabe, M., Yasuo, S., Nakao, N., Dawson, A., Ebihara, S., et Yoshimura, T. (2007). Hypothalamic expression of thyroid hormone-activating and -inactivating enzyme genes in relation to photorefractoriness in birds and mammals. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol., Vol.292, p: 568-572.
- Weiselthier, A. S., et Van Tenhoven, A. (1972). The effect of thyroidectomy on testicular size and on the photorefractory period in the starling (*Sturnus vulgaris*). J. Exp. Zool., Vol.179, p: 331-338.
- Wilson, F.E. (1989). Extra ocular control of photorefractoriness in American tree sparrows (*Spizella arborea*). Biol. Reprod., Vol.41, p: 111-116.
- Wilson, F.E. (1991). Neither retinal nor pineal photoreceptors mediate photoperiodic control of seasonal reproduction in American tree sparrows (*Spizella arborea*). J. Exp. Zool. Vol., 259, p: 12-17.
- Wilson, F. E. (2001). A test of the hypothesis that is the "seasonality" thyroid hormone in American tree sparrows (*Spizella arborea*): intracerebroventricular infusion of iopanoic acid, an inhibitor of T3 synthesis and degradation. J. Comp. Physiol. B, Vol.171 N°2, p: 113-119.
- Wilson, F. E., et Reinert, D. E. (1993). The thyroid and photoperiodic control of seasonal reproduction in American tree sparrows (*Spizella arborea*). J. Comp. Physiol.
- Woikewitsch, A.A. (1940). Dependence of seasonal periodicity in gonadal changes on the thyroid gland in European starlings. L. Dokl. Acad. Sci., USSR. Vol.27, p: 741-745.

Yamamura, T., Yasuo, S., Hirunagi, K., Ebihara, S., et Yoshimura, T. (2006). T3 implantation mimics photoperiodically reduced encasement of nerve terminals by glial process in the median eminence of Japanese quail. Cell. Tissue Res., Vol.324, p: 175-179.

Yasuo, S., Watanabe, M., Okabayashi, N., Ebihara, S., et Yoshimura, T. (2003). Circadian clock genes and photoperiodism: Comprehensive analysis of clock genes expression in the mediobasal hypothalamus, the suprachiasmatic nucleus and the pineal gland of Japanese quail under various light schedules. Endocrinology, Vol.144, p: 3742-3748.

Yasuo, S., Watanabe, M., Nakao, N., Takagi, T., Follett, B. K., Ebihara, S., et Yoshimura, T. (2005). The reciprocal switching of two thyroid hormone-activating and – inactivating enzyme genes is involved in the photoperiodic gonadal response of Japanese quail. Endocrinology, Vol.146, p: 2551-2554.

Résumés

Résumé

Afin de progresser dans la compréhension du rôle des photorécepteurs crâniens et de la glande thyroïde impliqués dans la régulation de la saison de reproduction des pigeons, nous avons réalisé plusieurs expérimentations. Les oiseaux ont été maintenus sous une plage horaire longue de 16L : 08D, avec masquage des photorécepteurs crâniens et en inoculant les yeux. Dans une première partie, les pigeons ont été traités à des doses de 10 et 20 mg/l de T₄ exogène. Dans une deuxième partie, le traitement exogène était constitué d'un antithyroïdien, le Carbimazole, à raison de 5 et 10 mg/l d'un. Pendant les 10 semaines expérimentales, nous avons évalué la réponse sexuelle, les concentrations plasmatiques de T₄ et la mue. L'ensemble des résultats suggère que chez le pigeon domestique, ce sont les photorécepteurs crâniens qui sont responsables de la perception de l'information lumineuse. Cette dernière induit la réponse sexuelle qui se trouve dépendante des changements des facteurs internes et externes. En présence d'un antithyroïdien, et sans les récepteurs crâniens, les gonades se développent continuellement. Pour les niveaux plasmatiques de T₄, les concentrations augmentent dans tous les lots expérimentaux, sauf le lot C3. Pour le score de la mue, nous avons noté une diminution de la mue à partir de la 4^{ème} semaine expérimentale (Lots T4, T8 et T9). Chez les lots du groupe 4, la mue augmente à partir de la 4^{ème} semaine.

Mots clés : Oiseaux, *Columba livia*, Saison de reproduction, Thyroxine, Photopériode,

Photorécepteurs, Horloge biologique, Photoréfraction.

Summary

To progress in the understanding of the role of photoreceptors in the brain and thyroid gland involved in regulating the breeding season of pigeons, we conducted several experiments, keeping the birds under long days photoperiod (16L: 08D), by hiding brain photoreceptors and by inoculating eyes. Pigeons have been treated at doses of 10 and 20mg / l of exogenous T4 and in a second part, by 5 and 10mg/dl of an anti-thyroidian, the Carbimazole. During the 10 weeks of the experimentation, we assessed sexual response, plasma concentrations of T4 and moulting. The obtained results suggest that brain photoreceptors are responsible for perception of light information. On an other hand, sexual activity is under the dependence of internal and external factors, because in absence of brain photoreceptors (C3), the gonads grow continuously. Levels of T4 plasma concentrations increased in all lots except C3. At least, concerning the score of moult, we noted a decrease of the moult from the 4th week of the experimentation in T4, T8 and T9 groups. In 4th group, the moult increase from the 4th week of the experimental period.

Keywords: Birds, *Columba livia*, Breeding season, Thyroxin, Photoperiod, Photoreceptors, Biological clock, photo refractoriness.

ملخص

لنهم دور مبصرات في الدماغ والغدة الدرقية تشارك في تنظيم موسم التكاثر للحمام ، أجرينا تجارب عدة ، وحفظ الطيور في وقت واحد فتحة طويلة 16L:08D ، يختبئ مبصرات والدماغ ، فحقن العينين .الحمام قد تمت معالجتها بجرعات من 10 و 20 mg / لتر من T_4 الخارجية ، والجزء الثاني (5) ، و 10 mg/dl وضد الغدة الدرقية ، و Carbimazole. خلال 10 أسابيع التجريبية ، قمنا بتقييم استجابة الجنسي ، وتركيزات البلازما من T_4 والرمي .النتائج الشاملة تشير الى ان خلايا مستقبلية للضوء هي من المخ مسؤولة عن إدراك المعلومات الخفيفة .وقال ان النشاط الجنسي هو عرضة للتغيير العوامل الداخلية والخارجية ، لأنه في غياب مبصرات الدماغ (C3) ، والغدد التناسلية تنمو بشكل مستمر بالنسبة لمستويات تركيز T_4 البلازما زادت في جميع ما عدا C3. على درجة من إعادة التشكل ، لاحظنا انخفاضا في التشكل من الأسبوع الرابع من الفترة التجريبية (الأفواج T_4 ، T8 و 9) في الأفواج C1 ، C2 و C3 ، وزيادة تساقط من الأسبوع الرابع.

الكلمات الرئيسية : الطيور ، *Columba livia* ، موسم التكاثر ، هرمون الغدة الدرقية ، مبصرات الضوئية ، الساعة البيولوجية.

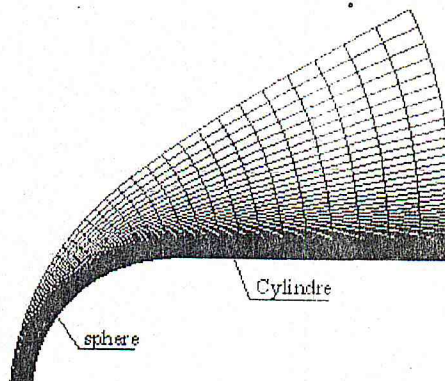
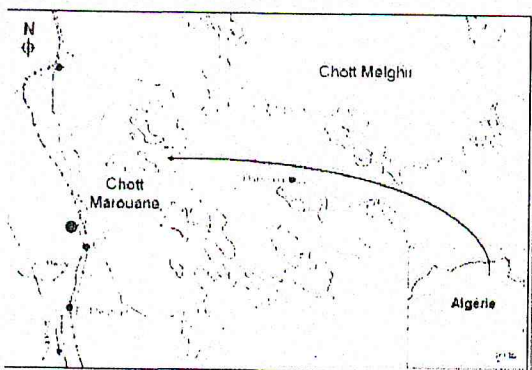
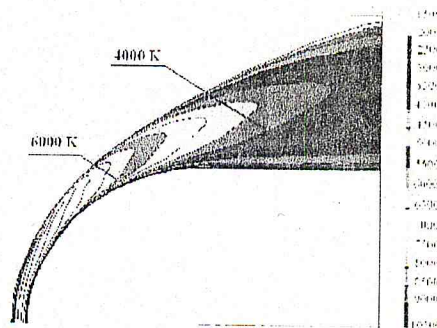
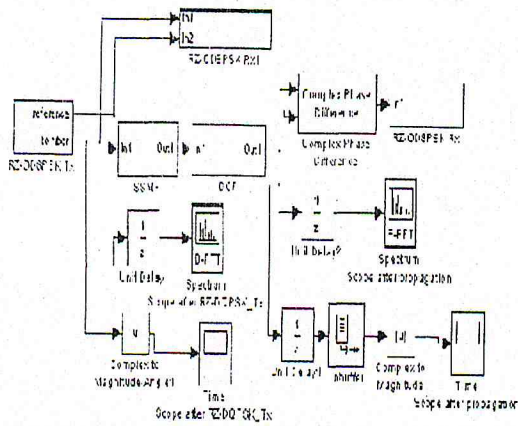
Annexes



Synthèse

Université Badji Mokhtar
Annaba - Algérie

Numéro **21**
2010



Rôle des photorécepteurs céphaliques et de la thyroxine exogène sur l'activité sexuelle chez le pigeon domestique (*Columba livia*)

Yousria Lechekhab¹, Leila Djouini-Brahimi², Amel Chouabia¹, Rédha Djenidi¹
et Mohamed Salah Boulakoud¹

¹⁾ Laboratoire d'Ecophysiologie Animale, ²⁾ Laboratoire d'Endocrinologie Appliquée,
Faculté des Sciences, Département de Biologie, Université Badji Mokhtar, BP 12, Annaba 23000,
Algérie.

Accepté le 24/09/2009

ملخص

من خلال الدراسة تبين إن عند الطيور الحمام الأهلي تمر الغدد الجنسية بفترة نمو ثم اختزال وذلك تحت نظام ضوئي طويل (16:08L) وقد تبين جليا دور المستقبلات الضوئية الدماغية في عملية استقبال وتحويل المؤشر محفز للمحور التكاثري بحيث وبعد قص ريش رأس الطيور من المقدمة إلى مؤخرة الرأس ثم دلالته بمادة الحبر الصيني لمدة 3 مرات لضمان سمك الطبقة العازلة لم يتم ملاحظة أي نمو ونضج للغدد الجنسية في المقابل الطيور التي تم إققاد بصرها هنالك نمو تم اختزال للغدد الجنسية. أما الطيور المعاملة بجرعة 10 و20 ملغ/ل من هرمون التيروكسين الخارجي ومع إققاد بصر الطيور ثمة هنالك نمو غير معنوي للغدد. في الأخير إن معايرة نسبة هرمون التيروكسين في البلازما بين انخفاض النسب خاصة الفوج (20) موازنة بذلك لعملية تبديل الريش.

الكلمات المفتاحية: نظام ضوئي؛ التيروكسين؛ المستقبل الضوئي؛ تكاثر؛ طيور.

Résumé

Chez le pigeon, la photorégulation de la période de reproduction repose sur certains facteurs endocriniens et environnementaux. Le traitement de pigeons domestiques (*c*) consiste à inoculer les yeux, et à obscurcir leurs têtes afin de masquer les photorécepteurs crâniens en maculant la tête en noir avec l'encre de Chine. Les pigeons mâles sont maintenus sous une plage horaire longue de 16L : 08D, et sont traités à des doses de 10 et 20 mg/l de thyroxine (T4) exogène (groupes T10 et T20) ou de 5 et 10 mg/l d'un antithyroïdien, le carbimazole (groupes C5 et C10). Les résultats montrent, chez les pigeons du groupe T10, une involution testiculaire, contrairement au groupe T20 où les testicules se développent, mais à un rythme moins rapide que chez les témoins. Il est à noter que les gonades régressent après 5 semaines d'expérimentation. Chez le groupe C5, le développement des gonades reste continu, alors que chez le groupe C10, les gonades se développent durant 5 semaines, puis entrent en régression spontanée, comme chez les individus du lot témoin. La T4 plasmatique diminue chez le groupe C5 durant la phase photo-réfractaire et augmente chez tous les autres groupes, notamment pendant la phase de photostimulation. Enfin, la mue est significative ($P < 0,05$) chez le témoin (T) et le groupe T20. Il apparaît donc que la mue est accélérée sous une photopériode longue, ce qui confirme que le comportement sexuel du pigeon dépend bien de la longueur du jour. La présence de T4 accélère la sécrétion de la prolactine à la base de la mue.

Mots clés : photopériode; thyroxine; photorécepteurs; reproduction; oiseaux; pigeon.

Abstract

In pigeons (*Columba livia*), as in most passerine species of birds, the photoregulation of the breeding season depends upon endocrine and environmental cues. Inoculated and blackhead birds were treated with 10 and 20mg/l of exogenous thyroxin (T4) while others received carbimazole, an anti-thyroid drug, at 2 doses of 5 and 10mg/l, and that under long photoperiods of 16L:08. The obtained data reveal that animals treated with 10 mg/l of thyroxin did not undergo any gonadal growth, while those which received 20mg/l went through a complete cycle of testicular growth and regression. Yet, those treated with 5mg of carbimazole had an enlarged testes throughout the experimental period, while birds treated with 10mg/l of carbimazole did have an identical profile of testicular growth and regression to that recorded for control birds. Plasma thyroxin concentrations were reduced in individuals treated with carbimazole during photorefractoriness. Finally, moulting score was remarkably higher in birds treated with 20 mg of thyroxin compared to the remaining groups, during the photostimulatory period. Therefore it appears that moulting is accelerated under a long photoperiod, which confirms that the pigeons sexual behavior depends much on the length of day. The

Auteur correspondant: yousria-lachakhab@yahoo.com (Yousria Lechekhab)

presence of T4 accelerates the secretion of prolactin which is responsible of the moult.

Key words: photoperiod; thyroxin; photoreceptor; reproduction; birds; pigeon.

1. INTRODUCTION

La reproduction chez les oiseaux est un processus physiologique marqué par une dépendance aux facteurs de l'environnement avec la mise en place d'un « timing » à travers lequel toutes les espèces entrent en période de reproduction.

La saisonnalité de la reproduction est sous le contrôle de plusieurs facteurs environnementaux appelés ultimes et proximaux [1]. L'équilibre naturel entraîne une sélection d'individus des deux sexes, ce qui permet d'ailleurs de générer des jeunes à des périodes de l'année où l'abondance de la nourriture est maximale [1]. La photopériode, considérée comme étant la variation annuelle de la durée de la phase claire, correspond au facteur principal dans la stimulation de l'activité de reproduction. Il a été démontré que le système de synthèse et de sécrétion de LHRH contrôle physiologiquement la saison de reproduction des oiseaux [2 ; 3]. La saison de reproduction influence la sécrétion pulsatile de la LH conséquente à une élévation du taux d'hormones stéroïdes [4, 5]. Cette sécrétion de LH est notamment accrue en présence de testostérone [2]. La saison sexuelle se caractérise par un développement et une maturation gonadique chez les deux sexes.

Beaucoup d'équipes de recherches dans le monde ont joué un rôle prépondérant dans la compréhension de l'effet d'entraînement par la photopériode de la saison de reproduction chez les oiseaux [4-6].

Les oiseaux sont capables de mesurer la durée de la photopériode soit à partir du nyctémère [7], soit elle repose sur l'existence d'une horloge biologique endogène [8, 9]. Contrairement à ce qui existe chez les mammifères, la perception de l'information lumineuse s'effectue,

chez les oiseaux, beaucoup plus par voie transcrânienne, grâce aux photorécepteurs encéphaliques, que par voie oculaire [10, 11]. En effet, l'horloge biologique a d'abord un fonctionnement propre et un rythme autonome. Chez les oiseaux, les signaux lumineux perçus par la rétine sont interprétés par le noyau supra-chiasmatique de l'hypothalamus [12].

Il a été démontré que chez les Colombiformes, la phase photo-stimulante des gonades dure trois mois sous les conditions naturelles [13], mais peut durer de 5 à 6 semaines si les pigeons sont exposés à des jours longs de 18L: 6D [14]. Cette influence photopériodique n'est plus de mise concernant la phase réfractaire, car, dès le retour des jours courts de l'automne, l'activité gonadique n'est plus photo-régulée et les gonades entrent en phase photo-réfractaire [6]. Cette phase s'accompagne généralement d'une diminution du taux de GnRH et d'une augmentation des concentrations en prolactine et en hormones thyroïdiennes [15]. Chez la caille, la GnIH permet de réguler l'activité de reproduction en modulant la synthèse et la sécrétion des GnRH-I et II [16].

Il est utile de rappeler qu'il existe deux types de photo-réfractions : l'une absolue, l'autre relative. La première est généralement observée chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*) qui, maintenus sous des jours longs, les rendraient par la suite incapables de répondre à d'autres stimuli [17]. Par contre, la deuxième photo-réfraction se rencontre chez la caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*), dont la régression des gonades ne se produit que lorsque les jours sont courts [18].

Le rôle de la glande thyroïde dans la régulation de l'activité de reproduction a été bien établi depuis les années 40 [19]. Il

reste que les effets sont différents selon les espèces. La thyroxine (T₄), une des hormones de la glande thyroïde, permettrait à elle seule le développement et le maintien de la phase photoréfractaire, jusqu'au retour des jours courts de l'automne [17-20].

Notre étude tente de mettre en évidence le rôle de la T₄ chez un modèle biologique étudié au laboratoire, le pigeon domestique ou biset (*Columba livia*) et de s'intéresser à la transduction du signal lumineux par le masquage des photorécepteurs crâniens et l'inoculation des oiseaux, et leur effet sur l'activité de la glande thyroïde, dans un processus de régulation de la saison de reproduction.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1 Animaux

Vingt pigeons domestiques (ou pigeon biset) de sexe mâle, ont été capturés à Annaba durant le mois de février 2003. Les pigeons ont été placés dans des cages au niveau de l'animalerie du Département de biologie. Les cages sont équipées de mangeoires et d'abreuvoirs. La lumière est assurée avec des tubes de Néon. Les oiseaux, qui pesaient à leur arrivée, de 170 à 300 g, ont été placés sous des conditions photopériodiques naturelles et à la température ambiante de 19±1°C pendant 1 mois, afin de les acclimater aux conditions du laboratoire.

Les pigeons reçoivent comme alimentation un mélange de grains de blé et des miettes de pain; l'eau de boisson est fournie *ad libitum*. L'entretien des cages est assuré quotidiennement.

2.2 Protocole

Les oiseaux ont été répartis en 5 groupes expérimentaux de 4 individus chacun (n= 4). L'expérimentation consiste à maintenir les pigeons sous un régime photopériodique long de 16L : 8D (assuré par une minuterie réglée à 16

h d'éclairage et 8 h d'obscurité) et de les traiter à différentes doses de thyroxine (T₄) ou de carbimazole (C). Les traitements ont consisté soit à inoculer les oiseaux, soit à masquer les photorécepteurs crâniens en leur maculant la tête en noir. La T₄ exogène (L-thyroxine, code 136B52, Sigma Chemical Co., UK) en poudre, est dissoute dans une solution de NaOH à 0,001 mol/L, et complétée avec 1 L d'eau distillée (10 et 20 mg/L de T₄ pour les groupes T₁₀ et T₂₀). Le carbimazole (médicament antithyroïdien, présenté sous forme de comprimés de 5 mg, qui bloque la biosynthèse des hormones thyroïdiennes), est dissout dans une solution de NaOH à 0,001 mol/L et complété avec 1 L d'eau distillée (5 et 10 mg/L, pour les groupes C₅ et C₁₀).

Les oiseaux du lot témoin (T) ne reçoivent que de l'eau distillée. Les solutions sont versées dans les abreuvoirs des cages, renouvelées tous les 2 jours et mesurées avant et après chaque administration.

L'inoculation des pigeons des groupes T₁₀ et C₁₀ est réalisée par l'introduction d'une aiguille stérilisée dans la rétine, après avoir au préalable lié les pattes et les ailes des oiseaux afin d'éviter tout incident. D'autre part, le masquage des photorécepteurs encéphaliques a été réalisé pour les groupes T₂₀ et C₅ après un rasage très ras des plumes de la tête, par étalement de plusieurs couches d'encre de Chine comme matière noire isolante.

2.3 Dissection, mue et prélèvement sanguin

2.3.1 Dissection

La technique de dissection des oiseaux est spécifique [5]. Après anesthésie locale faite du côté droit de l'animal, entre la dernière paire de côtes et le muscle intercostal, une petite incision est pratiquée à l'aide de ciseaux pointus. Les

membranes entourant les gonades sont dégagées avec une pince. La forme et la taille des gonades sont examinées *in situ*, et le volume testiculaire est calculé selon la formule (1).

$$V = \frac{4}{3} \pi a^2 b \quad (1)$$

a : ½ longueur (mm),

b : ½ largeur (mm).

Le calcul du volume testiculaire se fait par intervalle de 2 semaines.

2.3.2 Mue

Chez les oiseaux, chaque aile comporte 9 plumes primaires et le renouvellement des plumes coïncide avec la fin de la saison de reproduction. La progression de la mue procède d'une façon symétrique sur les deux ailes. Le calcul du score des nouvelles plumes se fait selon la formule (2).

$$S = A + B/2 \quad (2)$$

A : nombre de plumes primaires du coté gauche ;

B : nombre de plumes primaires du coté droit.

On attribue le score de 1 pour chaque nouvelle plume. Le calcul du score de la mue se fait à 2 semaines d'intervalle.

2.3.3 Prélèvements sanguins

Les prélèvements sanguins sont réalisés après ponction des veines des ailes, avec une collecte d'environ 2 ml de sang dans des tubes héparinés. Après centrifugation à 3000 trs/min pendant 20 mn, le plasma obtenu est congelé à -20°C et utilisé pour le dosage de la T4. Les prélèvements sont réalisés à 0, 4, 6 et 10 semaines de l'expérimentation.

2.4 Dosage hormonal

Le Test Access Free T4 utilise une technique immuno-enzymatique de chimiluminescence à particules paramagnétiques pour le dosage de la T4 libre dans le plasma. Cette technique utilise un anticorps monoclonal anti-T4 couplé à la biotine. L'échantillon, la solution tamponnée de protéines et la phase solide sont déposés dans la cuvette réactionnelle. Après incubation, la séparation dans un champ magnétique et le lavage élimine tout produit non lié à la phase solide. Un substrat chimio-luminescent (Lum- Phos 530) est ajouté à la cuvette réactionnelle et la lumière générée est mesurée à l'aide d'un luminomètre. La lumière est inversement proportionnelle à la concentration de la T4 libre dans l'échantillon.

2.5 Analyse statistique

Les résultats présentés par la moyenne et l'écart type, ont été traités par le logiciel Minitab. Les données ont été analysées par le test de comparaison multiple des moyennes à 2 critères, suivi du test de Newman et Keulls, afin de suivre l'évolution des traitements appliqués au fil des semaines expérimentales et de les comparer au lot témoin.

3. RESULTATS

3.1 Variation du volume testiculaire

Les résultats concernant le volume testiculaire des pigeons soumis à des jours longs (16L : 8D), traités à la T4 exogène et au carbimazole aux différentes doses expérimentées, sont présentés dans la figure 1.

Chez les animaux du groupe témoin (T), une croissance testiculaire significative ($P < 0,05$) a été enregistrée à la 4ème semaine de l'expérimentation, suivie d'une régression spontanée très

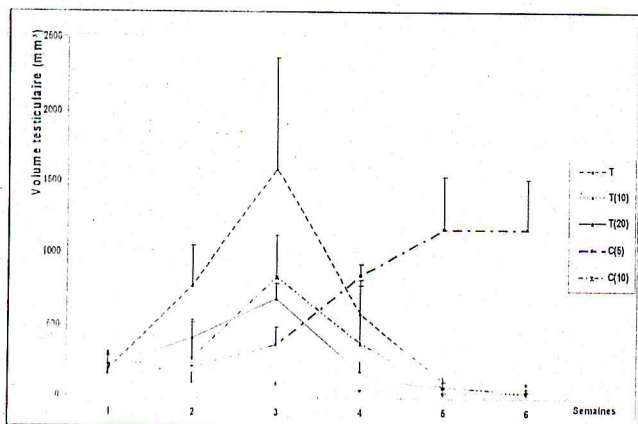


Figure 1. Volume testiculaire moyen.

significative ($P < 0,01$), avec des valeurs moyennes inférieures aux moyennes initiales. Le traitement des pigeons à la T4 exogène chez le groupe T10, entraîne une régression testiculaire hautement significative ($P < 0,01$). Par contre, chez le groupe T20, les gonades se développent de manière non significative ($P > 0,05$) par rapport au lot témoin, malgré le traitement à la T4, puis régressent.

L'analyse des moyennes des 2 groupes C5 et C10 révèle un développement testiculaire continu et significatif ($p < 0,05$) chez le groupe C5 sans passage des gonades en phase de régression, alors que chez le groupe C10 les gonades régressent après 4 à 5 semaines expérimentales. D'autre part, les gonades du groupe C10, qui avaient le même profil que celui des pigeons du groupe témoin, montrent des différences non significatives ($P > 0,05$) tout au long de l'expérimentation, par rapport aux individus du lot témoin.

3.2 Score de la mue

Les résultats du score de la mue des pigeons élevés sous des jours longs (16L : 8D), et traités à la T4 exogène et au Carbimazole aux différentes doses sont présentés dans la figure 2.

On observe une évolution significative ($P < 0,05$) de la mue chez les oiseaux du groupe témoin (T) à partir de la 6ème semaine. Par contre, chez le lot T20, il y a une augmentation hautement significative

($P < 0,001$) du score de la mue, jusqu'à la 6ème semaine d'expérimentation. Chez les pigeons traités au carbimazole, on note le même profil de la progression de la mue que chez le groupe T, les différences n'étant pas significatives ($P > 0,05$) avec un effet dose.

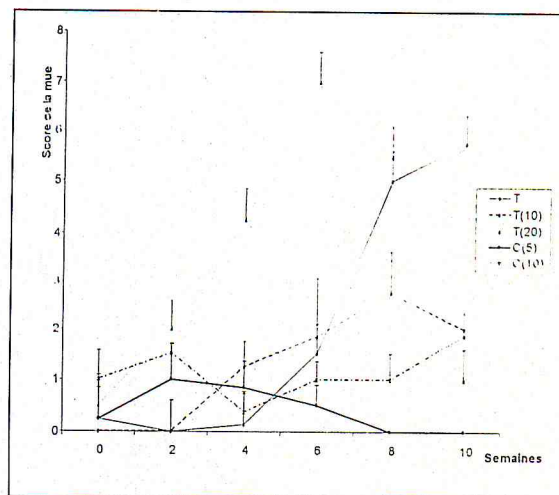


Figure 2. Score de la mue ($X \pm s, n = 4$).

3.3 Concentration en T4 plasmatique

Les résultats du dosage de la concentration en T4 plasmatique chez les pigeons photo-stimulés (16L : 8D) traités à la T4 exogène et au carbimazole sont présentés dans la figure 3.

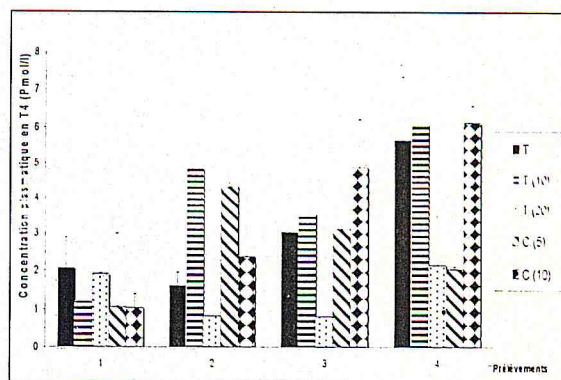


Figure 3. Concentrations plasmatiques en T4 ($m \pm s, n = 4$).

Chez les 3 groupes (T, C5 et C10) les concentrations plasmatiques en T4 augmentent significativement ($P < 0,05$) à partir du 3ème prélèvement. Cependant, on enregistre une diminution significative ($P < 0,05$) des concentrations en T4

plasmatiques chez le groupe T20 au 2ème et 3ème prélèvement. Par contre, chez le groupe T10, les niveaux plasmatiques augmentent significativement ($P < 0,05$) après seulement 2 semaines d'expérimentation. Après la 10ème semaine expérimentale, la réponse thyroïdienne la plus marquée a été enregistrée chez le groupe C5 où les niveaux plasmatiques sont trois fois plus importants que ceux à 0 semaine.

4. DISCUSSION

Durant cette étude, nous avons trouvé que l'expression des hormones thyroïdiennes et des photorécepteurs durant la saison de reproduction du pigeon domestique, *Columba livia*, ne sont pas en totale dépendance. Les résultats obtenus confirment que sous une plage horaire de 16L : 8D, la période d'activité sexuelle du pigeon biset mâle est de 5 à 6 semaines (lot T). Chez les étourneaux (*Sturnus vulgaris*), exposés à une photopériode de 13L : 11D, la réponse gonadique est assez lente et la régression survient tardivement. Par contre, sous une plage horaire plus longue, la phase d'activité sexuelle est plus rapide et ne dure que 5 semaines [10]. Ces données montrent bien que l'expression du comportement sexuel du pigeon et de la plupart des oiseaux, est fonction de la durée de la lumière du jour.

L'importance fonctionnelle de la T4 chez le pigeon domestique prend des circuits différents, et il est admis qu'elle soit inhibitrice de l'activité sexuelle, dans la mesure où l'administration de T4 exogène aux doses de 10 et 20 mg/l aux pigeons maintenus sous des jours longs (18L : 6D) ou sous des jours courts (8L : 16D), s'est traduite par une involution testiculaire spontanée [14]. Les résultats de la présente étude montrent que l'administration de 10 mg/L et de 20 mg/L de T4 exogène à des pigeons inoculés, ou après obscurcissement de la tête (groupes T10, T20), produit respectivement un effet « jours courts » et un effet « jours

longs ». En effet, la réponse gonadique est inhibée chez les oiseaux du groupe T10, mais contrairement au groupe T20, ces résultats suggèrent l'existence d'une sensibilité à la thyroxine et que des voies photo-neuro-endocriniennes existent bien chez le pigeon domestique. Toutefois, les doses administrées ne permettent pas d'exclure la possibilité qu'à ces doses, peu de temps avant l'allumage principal (début de saison) et la sécrétion de LHRH et de la testostérone, se fondent pour aboutir à ces réponses de la part des pigeons. Dans ces conditions extrêmes, les photorécepteurs rétiniens et crâniens sont dans l'incapacité de focaliser pour les premiers et mesurer la durée de l'éclairement journalier pour les seconds. Cet état a été notamment observé chez les canards, les moineaux des campagnes et la caille [20-22]. Par conséquent, cette source primaire de LHRH est suffisante pour permettre aux gonades de se développer, mais reste non significative par rapport au lot témoin. Chez les oiseaux en général, dès que le seuil photopériodique de la photosensibilité (12L : 12D) est dépassé, la sécrétion de LHRH est imminente [23]. D'autre part, il a été démontré que chez la caille castrée ou inoculée, exposée à une photopériode longue, les niveaux de LHRH diminuent sensiblement [24]. Il semblerait que la présence de LHRH et de stéroïdes entraînent des effets inhibiteurs sur les récepteurs à la T4. Chez les mammifères, comme le Hamster sexuellement mature, son inoculation a entraîné une involution testiculaire spontanée, ce qui reviendrait à dire que les photorécepteurs rétiniens ont une part importante dans la perception et la stimulation nerveuse permettant de libérer les hormones de l'axe de reproduction [25].

La présente étude a montré que chez le pigeon biset (groupe C5), le développement des gonades se poursuit sans discontinuité jusqu'à la 10ème semaine expérimentale, contrairement à tous les groupes expérimentaux. Ce type

de développement est aussi retrouvé chez les oiseaux thyroïdectomisés [15]. Pour les pigeons du groupe C10, la réponse gonadique est classique, avec une phase de développement et de maturation suivie d'une phase de régression testiculaire spontanée.

Durant notre étude, l'utilisation d'un antithyroïdien a diminué uniquement l'activité de la glande thyroïde, l'expression du comportement sexuel régulateur n'étant pas réduit complètement, notamment chez le C5.

Le dosage RIA de la T4 indique une augmentation des niveaux plasmatiques chez les groupes T10, C5 et C10, sans que cela soit accompagné par une mue des plumes primaires. Ceci reviendrait certainement à la testostérone qui inhibe la progression de la mue et que les hormones thyroïdiennes inhiberaient à leur tour la sécrétion de LHRH [2]. Il y a aussi lieu d'observer que chez les témoins, l'augmentation des niveaux plasmatiques en T4 durant la phase réfractaire, est contemporaine de l'augmentation du score de la mue, alors que chez le groupe T20, l'apparition de nouvelles plumes lors de la phase photo-stimulante s'accompagne d'une élévation des niveaux de T4. Il est évident qu'il n'y a pas, chez le pigeon biset, de relation étroite entre la réponse gonadique et la mue. Cependant, il y aura toujours un lien entre le début de la mue et la sécrétion de prolactine.

5. CONCLUSION

Les résultats obtenus montrent une action spécifique et mimétique de la T4 aux jours longs, et confirment le caractère peu dominant de la photopériode dans l'action stimulante de la saison de reproduction chez le pigeon domestique. On peut considérer la T4 comme le maillon de la chaîne reproductrice, régulant la saison de reproduction et que par conséquent, l'existence d'un ou de plusieurs circuits de contrôle nerveux et hormonaux, permet aux pigeons de mieux

contrôler leur saison de reproduction. Il est clair qu'une photopériode longue accélère la mue, ce qui lui confère une importance écologique, et que la présence de T4 accélère la sécrétion de la prolactine à la base de la mue.

Références

- [1] J.R. Backer, *The evolution of breeding seasons*, Evolution: Essays on Aspect of Evolutionary Biology, Ed. GR de Beer, London, 1938a, p.161-177.
- [2] A. Dawson, *The effect of day length and testosterone on the initiation and progress of molt in starlings (Sturnus vulgaris)*, Ibis Vol. 136, 1994, p. 335-340.
- [3] A. Dawson, V. M. King, G. E. Bentley, G. F. Ball, *Photoperiodic control of seasonality in birds*, J. Biol. Rhythms, Vol. 16, 2001, p. 365-380.
- [4] A.R. Goldsmith, T.J. Nicholls, G. Plowman, *Introduction of photo refractoriness in thyroidectomised starlings exposed to long but not short daily photoperiods, by a single injection of thyroxin*, J. Endo., 1985a, p. 123-158.
- [5] A. Dawson, B.K. Follett, A.R. Goldsmith, T.J. Nicholls, GnRH, pituitary, plasma FSH and PRL photo stimulation and photo refractoriness in intact and thyroidectomized starlings, J. Endo., Vol. 105, 1985a, p.71-77.
- [6] T.J. Nicholls, A.R. Goldsmith, A. Dawson, *Photorefractoriness in birds and comparison with mammals*, Physiol. Rev., Vol. 68, 1988, p. 133-176.
- [7] P. Berthold, *Endogen Periodik*, Universitatis Verlag, 1974.
- [8] F.H.A. Marshall, *Sexual periodicity and the causes which determine it*, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci., Vol. 226, 1936, p. 423-456.

- [9] G.E. Büning, *Die endogen tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion*, Ber. Dt. Ges., Vol. 54, 1936, p. 590.
- [10] A. Benoit, *Rôle des yeux dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le canard*, CR. Soc. Biol., Vol. 118, 1935, p. 669-703.
- [11] A. Benoit, *Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez le canard*, CR. Soc. Biol., Vol. 120, 1938, p. 123-139.
- [12] S. Ebihara and H. Kawamura, *Central mechanism of circadian rhythms in birds*, Biological Rhythms in Birds: Neural and Endocrine Aspects, Y. Tanabe et al. Eds. Berlin, 1980, p. 71-78.
- [13] R.H. Murton, N.J. Weestwood, *Avian Breeding Cycles* (Oxford University Press), 1977.
- [14] Y. Lechekhab, *Rôle de la Photopériode et de la thyroxine dans la régulation de la reproduction chez le pigeon domestique (Columba livia)*, Thèse de Magister, UBM Annaba, 1997.
- [15] M.S. Boulakoud, A.R. Goldsmith, *Thyroxin treatment induces changes in GnRH characteristic of photo refractoriness in starlings (Sturnus vulgaris)*, Gen. Comp. Endo., Vol. 82, 1991, p. 78-85.
- [16] T. Ubika, S. Kim, Y. Huang, J. Reid, J. Jiang, T. Osugi, V.S. Chowdhury, K. Tsutsui, E. Bentley, *Gonadotropin-inhibitory hormone neurons interact directly with gonadotropin-releasing hormone-I and -II neurons in European starling's brain*, Endocrinology, Vol. 194, Issue 1, 2008, p. 268-278.
- [17] A. Dawson, *The effect of day length and testosterone on the initiation and progress of molt in starlings (Sturnus vulgaris)*, Ibis 136, 1994, p. 335-340.
- [18] B.K. Follett, J.E. Robinson, *Photoperiod and gonadotrophin secretion in birds*, Prog. Reprod. Biol., Vol. 5, 1980, p. 39-61.
- [19] A. A. Voitkevitch, *Dependence of seasonal periodicity in gonadal changes on the thyroid gland in European starlings (Sturnus vulgaris)*, L. Dokl. Acad. Sci., Vol. 27, 1944, p. 741-745.
- [20] A. R. Goldsmith, T.J. Nicholls, *Thyroxin induces photo refractoriness and stimulates prolactin secretion in European starlings (Sturnus vulgaris)*, J. Endo. Vol. 101, 1984, p. 1-3.
- [21] A. Dawson, *Pharmacological doses of T4 stimulates the effects of increased day length, and thyroidectomised decreased day length on the reproductive system of European starlings*, J. Exp. Zool., Vol. 249, 1989, p. 62-67.
- [22] F.E. Wilson, *Neither retinal nor pineal photoreceptors mediate photoperiodic control of seasonal reproduction in American tree sparrows*, J. Exp. Zool., Vol. 259, 1991, p. 12-17.
- [23] P.J. Sharp, A. Dawson, R.W. Lea, *Control of LH and PRL secretion in birds*, Comp. Biochem. Physiol., Vol. 199, 1998, p. 275-282.
- [24] M. Konishi, S. Emlen, R. Ricklefs, J.C. Wingfield, *Contribution on birds studies biology*, Sci., Vol. 246, 1989, p. 465-472.
- [25] R. G. Foster, A. M. Schalken, W.J. Degrip, *A comparison of some photoreceptors characteristics in the pineal and retina in the Djungarian hamster*, J. Comp. Physiol., Vol. A169, 1991, p. 39-49.

Annexe 1 : Moyennes estimées du volume testiculaire du G1

Gr/traitement	PH	T4	I	M	0	Semaines				
						2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	183.34±98.0	756.4±272.60	1584.4±780.30	579.9±174.80	102.4±35.40	86.29±18.54
T1	+	10	-	-	275±137.20	154.00±75.30	97.6±61.80	59.5±26.33	26.41±0.09a	20.31±5.88
T2	+	10	+	-	298.74±18.50	99.3±35.60	86.3±18.54	43.3±5.00	20.53±10.48	20.53±10.48
T3	+	20	-	-	215.2±189.0	134.7±71.80	75.09±78.10	47.79±1.00	26.4±0.90b	26.4±0.90
T4	+	20	-	+	198.5±88.80	411.73±131.0	690.5±180.10	179.0±66.24	65.19±47.5	22.8±14.92

Annexe 2 : Moyennes estimées du volume testiculaire du G2

Gr/traitement	PH	T4	I	M	0	Semaines				
						2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	183.34±98.00	756.4±272.60	1584.4±780.3	579.9±174.8	102.4±35.40	86.29±18.54
T5	+	-	+	-	174.0±59.80	322±24.36	590.5±73.31	269.7±65.91	154.0±75.27	47.68±0.96
T6	+	-	-	+	240.35±90.23	59.5±26.23	44.67±19.00	25.00±10.10	20.85±13.50	20.85±13.5
T7	+	-	+	+	154.0±75.19	102.44±35.92	65.62±13.50	58.35±12.74	46.1±7.18	14.95±3.38

Annexe 3 : Moyennes estimées du volume testiculaire du G3

Gr/traitement	PH	T4	I	M	0	Semaines				
						2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	183.34±98.0	756.4±272.6	1584.4±780.3	579.9±174.8	102.4±35.4	86.29±18.54
T8	+	10	+	+	102.4±35.70	119.0±34.82	154.0±65.19	105.5±40.20	43.1±3.98	40.16±13.45
T9	+	20	+	+	143.43±32.30	243.37±94.8	375.09±141.7	241.95±60.77	115.11±68.33	64.15±18.10

Annexe 4 : Moyennes estimées du volume testiculaire du G4

Gr/traitement	PH	C	I	M	0	Semaines				
						2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	102.4±35.7	183.3±97.96	757.44±127.67	151.95±106.6	47.46±46	21.8±15.60
C1	+	10	+	+	71.1±14.50	431.02±234.7	1166.7±366.02	283.5±171.20	151.95±106.61	47.46±15.45
C2	+	10	+	-	154.00±75.29	205.97±6.66	366.10±142.00	850.47±82.79	1166.7±366.8	1166.7±366.8
C3	+	10	-	+	71.1±14.50	264.9±250.3	838.6±283.70	375.17±384.5	59.87±2.55	44.67±19.00

Annexe 5 : Moyennes estimées de la T4 plasmatique G1

Gr/traitement	PH	T4	I	M	Semaines					
					0	2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	2.07±0.8	1.61±0.8	0.70±0.19	3.03±0.91	3.15±0.55	5.65±1.45
T1	+	10	-	-	1.38±0.3	2.47±0.66	2.66±0.63	2.00±0.45	1.42±0.50	1.17±0.28
T2	+	10	+	-	1.25±0.03	4.80±1.45	4.29±0.38	3.54±0.48	5.00±0.31	6.09±0.42
T3	+	20	-	-	1.05±0.42	3.18±0.34	3.75±0.39	2.88±0.01	1.82±0.03	1.16±0.16
T4	+	20	-	+	1.9±0.29	0.82±0.12	0.81±0.13	0.81±0.13	1.47±0.18	2.14±0.27

Annexe 6 : Moyennes estimées de la T4 plasmatique du G2

Gr/traitement	PH	T4	I	M	Semaines					
					0	2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	3.6±0.8	1.61±0.53	0.70±0.19	3.03±0.91	2.84±0.55	5.65±1.45
T5	+	-	+	-	0.91±0.26	1.70±0.37	2.16±0.23	3.31±0.35	4.02±0.46	4.73±0.71
T6	+	-	-	+	1.28±0.36	0.61±0.12	0.67±0.09	1.05±0.52	1.17±0.41	1.53±0.32
T7	+	-	+	+	1.07±0.22	1.63±0.27	2.26±0.30	3.17±0.33	3.96±0.18	14.95±3.38

Annexe 7 : Moyennes estimées de la T4 plasmatique du G3

Gr/traitement	PH	T4	I	M	0	Semaines				
						2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	3.6±0.8	1.61±0.53	0.70±0.19	3.03±0.91	2.84±0.55	5.65±1.45
T8	+	10	+	+	0.82±0.26	2.40±0.13	1.22±0.36	1.39±0.44	1.03±0.24	0.81±0.17
T9	+	20	+	+	1.02±0.10	2.36±0.32	4.32±1.12	2.17±1.17	1.42±0.40	0.81±0.15

Annexe 8 : Moyennes estimées de la T4 plasmatique du G4

Gr/traitement	PH	C	I	M	0	Semaines				
						2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	1.14±0.56	1.83±0.51	0.7±0.19	2.75±0.61	4.84±0.60	6.81±1.02
C1	+	10	+	+	0.98±0.15	1.26±0.36	2.05±0.58	2.81±0.79	3.14±0.81	3.91±0.94
C2	+	10	+	-	1.05±0.21	4.32±0.57	4.58±0.76	2.11±0.56	1.67±0.72	1.03±0.50
C3	+	10	-	+	1.03±0.54	2.37±0.38	4.88±0.53	4.88±0.53	7.35±0.32	5.84±1.39

Annexe 9 : Moyennes estimées du score de la mue G1

Gr/traitement	PH	T4	I	M	Semaines					
					0	2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	0.25±0.28	0±0.0	0.125±0.25	1.50±0.57	5±0.81	6±0.81
T1	+	10	-	-	0.62±0.47	1.26±0.28	1.37±0.25	2.00±0.70	2.50±0.57	2.87±0.25
T2	+	10	+	-	0.0±0.0	0.0±0.0	1.25±0.95	1.87±1.08	2.75±1.70	4.75±1.50
T3	+	20	-	-	0.0±0.0	0.0±0.0	1.37±1.10	4.70±0.50	6.00±0.81	5.50±0.57
T4	+	20	-	+	0.25±0.28	1.30±0.47	4.20±2.85	7.00±....	7.75±1.50	2.50±1.29

Annexe 10 : Moyennes estimées du score de la mue du G2

Gr/traitement	PH	T4	I	M	Semaines					
					0	2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	0.25±0.28	0±0	0.125±0.25	1.50±0.57	5±0.81	6±0.81
T5	+	-	+	-	0.0±0.0	0.0±0.0	0.25±0.50	1.11±0.60	3.1±0.85	4.25±0.25
T6	+	-	-	+	0.0±0.0	0.0±0.0	0.12±0.25	0.62±0.90	0.37±0.47	0.12±0.25
T7	+	-	+	+	0.0±0.0	0.0±0.0	0.62±0.47	1.87±0.25	3.62±0.47	4.50±0.58

Annexe 11 : Moyennes estimées du score de la mue du G3

Gr/traitement	PH	T4	I	M	0	Semaines				
						2	4	6	8	10
T	+	-	-	-	0.25±0.28	0±0	0.125±0.25	1.50±0.57	5±0.81	6±0.81
T8	+	10	+	+	0.0±0.0	1.12±0.25	2.75±1.10	2.37±1.37	0.75±0.50	0.62±0.47
T9	+	20	+	+	0.25±0.28	0.0±0.0	0.25±0.50	1.50±1.08	0.62±0.25	0.12±0.25

Annexe 12 : Moyennes estimées du score de la mue du G4

Gr/traitement	PH	C	I	M	0	?	Semaines				
							2	4	6	8	
T	+	-	-	-	0.75±....	?	0.25±0.43	0.0±0.0	1.12±1.14	3.05±2.16	5±1.22
C1	+	10	+	+	0.52±0.47	0.0±0.0	0.25±0.50	1.75±1.04	2.62±0.47	4.87±0.25	
C2	+	10	+	-	0.25±0.50	0.125±0.86	0.87±0.85	0.50±0.57	0.12±0.25	0.0±0.0	
C3	+	10	-	+	0.25±0.28	1.75±0.64	0.37±0.25	0.62±0.47	1.00±0.40	1.87±0.85	