

ARTICLE ORIGINAL

**Potentialités reproductrices chez
les jeunes cailles des blés**
Coturnix coturnix coturnix *

par

Catherine GUYOMARC'H, Jean-Charles GUYOMARC'H
et Michel SAINT-JALME **

SUMMARY : Reproductive capacities of young european quails *Coturnix coturnix coturnix*.

We wished to control the reproductive capacities of European quail, a migratory bird, during the first six months of its life. For natural populations, in Europe, this period usually occurs under decreasing daylength and induces inhibition of sexuality. Five groups of European quails, born in August, were reared under a photoperiod which varied from LD 11.20 / 12.40 to LD 15.20 / 8.40, therefore with the same increase in photoperiod, but with the increase starting at different ages : 7, 10, 13, 16 and 24 weeks. Molt, fat deposition, corporal weight and genital development were measured regularly. All the birds showed sexual development whatever their age when daylength was increased. However, the speed of sexual development varied between the different groups of birds. Results can be explained by the temporal coincidence between the experimental photoperiodic lengthening and the different mechanisms which underlie the biological cycle of the species. For example, the fall molt normally occurs when the birds are approximately 12 weeks old. In the two first groups of birds this molt was inhibited by photostimulation and the subsequent reproductive development. On the contrary, it occurred in birds in the third group, so daylength started to increase when birds had started to molt. On the other hand, the endogenous cycle of reproduction may enhance sexual development even under short days and may contribute to the highest state of development in the fifth group.

Key words : reproduction, photoperiod, molt, fat deposition, wintering period, European quail.

* Manuscrit reçu le 4 mai 1990.

** Laboratoire d'Ethologie, CNRS URA 0373, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, 35042 RENNES Cedex, France.

INTRODUCTION

Chez de nombreuses espèces d'oiseaux à reproduction saisonnière, la variation de la longueur du jour semble le facteur proximal le plus important pour initier la reproduction. Des études ont mis en évidence la longueur critique du jour provoquant le développement sexuel : chez la caille japonaise (*Coturnix coturnix japonica*), ce seuil se situe, au printemps, vers 11 h 30 de lumière (FOLLETT & MAUNG, 1978).

Toutefois les autres contraintes du cycle vital telles que la fin de la reproduction, la mue, la migration de retour vers les zones d'hivernage, doivent être réalisées alors que la longueur des jours en été excède encore le seuil critique. La réponse physiologique de l'oiseau à l'information photopériodique va alors se modifier de manière telle que même un jour de 13 ou 14 heures ne stimulera plus les fonctions gonadiques : on dit que l'oiseau devient photoréfractaire. Cet état peut être strictement déterminé, comme chez l'étourneau (*Sturnus vulgaris*) et le corbeau (*Corvus frugilegus*) dont la reproduction cesse avant le solstice d'été. Chez ces espèces, ce même processus pourrait expliquer le non développement des jeunes dans l'année de leur naissance (NICHOLLS, GOLDSMITH & DAWSON, 1988).

La capacité à répondre à l'allongement de la photopériode peut donc varier, chez une espèce donnée, en fonction de la saison.

On sait d'autre part que chez certains oiseaux (Pouillots, Fauvettes, Etourneau) une rythmicité de la reproduction, de la mue, de l'activité migratoire, peut être observée même en conditions de photopériode et de température constantes (GWINNER, 1986). La reproduction peut donc aussi être déterminée par un cycle endogène circannuel (de période voisine mais différente de 12 mois). Dans l'environnement naturel, les fluctuations de la photopériode synchroniseront ce rythme endogène. Ce dernier est aussi connu pour être plus marqué chez les espèces long migrantes (Pouillot fitis *Phylloscopus trochilus*) que celles court migrantes (Pouillot véloce *Phylloscopus collybita*).

Vouloir comprendre le cycle de vie d'un oiseau comme la caille des blés, qui vient nidifier jusqu'au 60° parallèle de latitude nord (DEMENTIEV et GLADKOV, 1967) nécessite donc de connaître les mécanismes de contrôle photopériodique de sa reproduction.

Des précédentes études, nous savons que les jeunes cailles des blés mâles et femelles peuvent se développer sexuellement dans leur premier été pour peu qu'elles soient exposées à une photopériode croissante adéquate (GUYOMARC'H et SAINT-JALME, 1986; SAINT-JALME et GUYOMARC'H, 1989). Nous avons déjà mis en évidence des différences dans le développement sexuel des cailles des blés quand elles sont exposées à plusieurs formes d'évolution saisonnière de la photopériode hivernale. Ainsi la proportion d'oiseaux qui entrent en reproduction très tôt au printemps est d'autant plus élevée que la durée des jours vécus pendant l'hivernage correspond à des latitudes plus méridionales (SAINT-JALME et GUYOMARC'H, 1988).

En France, les bornes extrêmes de la période reproductrice de la caille des blés se situent entre le début du mois de mai et le mois de septembre. Exposées en captivité à l'évolution saisonnière naturelle de la photopériode correspondante (latitude 48° N), les cailles présentent une chute brutale des indices morphométriques et endocrinologiques de leur activité sexuelle au mois d'août (SAINT-JALME, FOLLETT et GUYOMARC'H, 1986), alors que la durée du jour est encore de 14 heures. Cet apparent état photoréfractaire autorise une mue postnuptiale puis la migration, qui débute dans notre pays entre le 25 août et le 5 septembre. Mais quelle est la nature et la rigidité de cette période ? Les potentialités sexuelles de l'oiseau sont-elles bloquées jusqu'au printemps suivant ?

Dans cette expérience nous avons donc testé les capacités de l'espèce à répondre à l'information « jour long » et ceci, plus particulièrement dans une phase de son cycle — début d'hivernage après l'équinoxe d'automne — où elles semblent, dans les conditions naturelles, nulles ou improbables.

Les résultats permettront de déterminer l'importance de la photopériode dans le contrôle de la reproduction et, donc, d'évaluer le rôle possible d'autres facteurs tels que les signaux socio-sexuels, dont le rôle stimulant a déjà été envisagé (GUYOMARC'H et GUYOMARC'H, 1989). L'intérêt d'une telle démarche expérimentale peut être aussi d'appréhender la plasticité des individus, d'où leur capacité à se reproduire dans différents habitats.

MATERIEL ET METHODES

Cette expérience a été menée sur 60 individus de caille des blés, issus de parents capturés au filet dans les zones traditionnelles de reproduction du Sud-Ouest de la France (région de TOULOUSE). Les sujets ont vécu en groupe hétérosexué depuis leur naissance (le 6 août) en photopériode naturelle correspondant à la latitude de Rennes : 48° N, soit décroissante de LD 14.50/9.10 à LD 13.20/10.40 (4 septembre).

A l'âge de 28 jours, les oiseaux sont séparés en cinq groupes expérimentaux installés dans cinq chambres « sourdes » différentes. Dans chaque cas, nous avons panaché de la façon la plus équilibrée possible la répartition mâles/femelles afin que chaque individu reçoive globalement la même quantité d'information homo et/ou hétérosexuée venant de ses proches voisins. Néanmoins, le *sex ratio* de l'effectif global des oeufs incubés n'était pas équilibré (33 femelles et 27 mâles). De plus, nous avons réparti dans les différents groupes les frères/soeurs connus, ce qui conduit à une composition inégale des cinq lots (tableau I).

Tableau I. Composition des différents groupes expérimentaux.

Lot	mâles	femelles	N
A	5	7	12
B	4	8	12
C	6	6	12
D	5	7	12
E	7	5	12
N	27	33	60

Chaque oiseau est bague. Il est élevé dans un compartiment de batterie avec l'eau et la nourriture ad libitum (granulés vitaminés pour cailleteaux et blé).

A partir de l'âge de 28 jours, les oiseaux vont vivre sous un régime photopériodique contrôlé correspondant à une durée de jour normalement vécue par l'espèce dans une de ses zones d'hivernage à la latitude de 30° N (Agadir, Maroc). Un gradateur de lumière assure des crépuscules artificiels réguliers de 15 minutes matin et soir. Inclus dans la photophase calculée, ils déterminent une photopériode LD 11.20/12.40.

Suivant le groupe auquel ils appartiennent, les oiseaux vont être maintenus en jours courts « hivernaux » pendant une période plus ou moins longue (fig. 1). Puis la phase lumineuse de la photopériode va être allongée graduellement. Chaque crépuscule

du matin et du soir sera décalé chaque jour de 12 minutes : en avance pour l'aurore, en retard pour le crépuscule du soir. Dix jours de ce régime lumineux croissant amèneront la photopériode à une valeur LD 15.20/8.40 qui ne variera plus. Le passage des jours courts aux jours longs est contrôlé par un programme sur micro-ordinateur Apple II. Il est identique pour les cinq lots d'oiseaux ; seul variera donc le nombre de jours courts précédemment vécus par les différents groupes avant l'arrivée des jours « printanniers ».

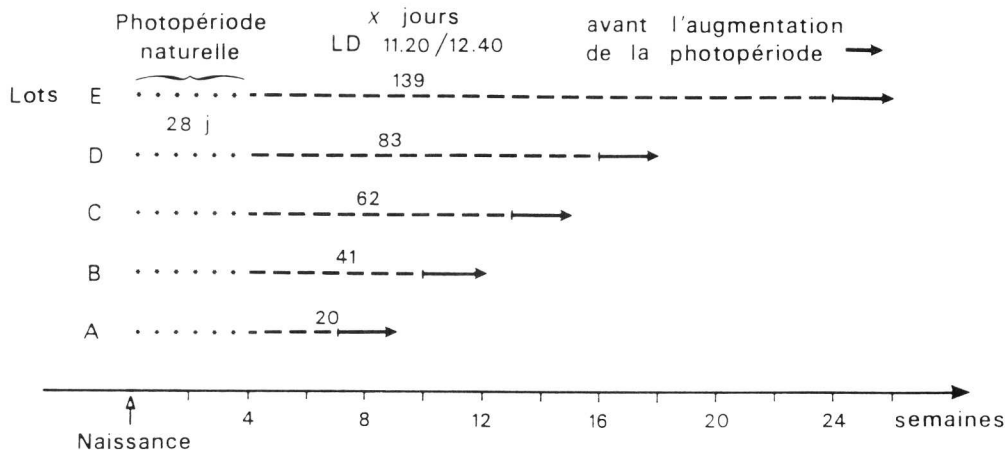


Fig. 1. Protocole expérimental.

Les critères suivants sont mesurés régulièrement chaque semaine :

- **Le cycle de mue.** Au début de la période expérimentale les oiseaux vont bloquer leur mue post-juvénile avant de préparer la migration (quelques rares cailles vont terminer cette mue post-juvénile sous l'influence de la chute de la photophase imposée en 5e semaine). Ils doivent être touchés naturellement par les mues automnale (novembre) et hivernale (contour : janvier-février). Elles seront déterminées par l'importance des plumes tombées chaque semaine.
- **L'accumulation des graisses** a été quantifiée sur des cailles des blés sacrifiées en automne (élevage, chasse). La largeur d'une bande sous cutanée dite « pectorale », facilement mesurable en valeur millimétrique, représente très bien le poids des amas répartis dans la fosse interclaviculaire et le cou, dans l'abdomen, sur les muscles et sous la peau (fig. 2).
- **Le développement sexuel** : la longueur de la fente cloacale et certains caractères qualitatifs concernant le gonflement et la couleur de la lèvres dorsale du cloaque constituent de bons indices du développement sexuel (SACHS, 1969).

Quinze jours après le premier jour croissant, une laparotomie a été effectuée afin de déterminer l'état de l'appareil génital de l'oiseau. Cette opération est réalisée après anesthésie au fluothane. Chez les mâles, la longueur du testicule gauche est mesurée, ainsi que sa largeur pour ceux de plus de 7 mm de long. pour les femelles, le diamètre du plus gros ovocyte est retenu.

- **Le poids corporel** de l'oiseau a été mesuré. On sait que de nombreux facteurs sont susceptibles de le faire évoluer (EVANS, 1969).

Dans le traitement des données, des tests statistiques non paramétriques ont été utilisés (SIEGEL, 1956).

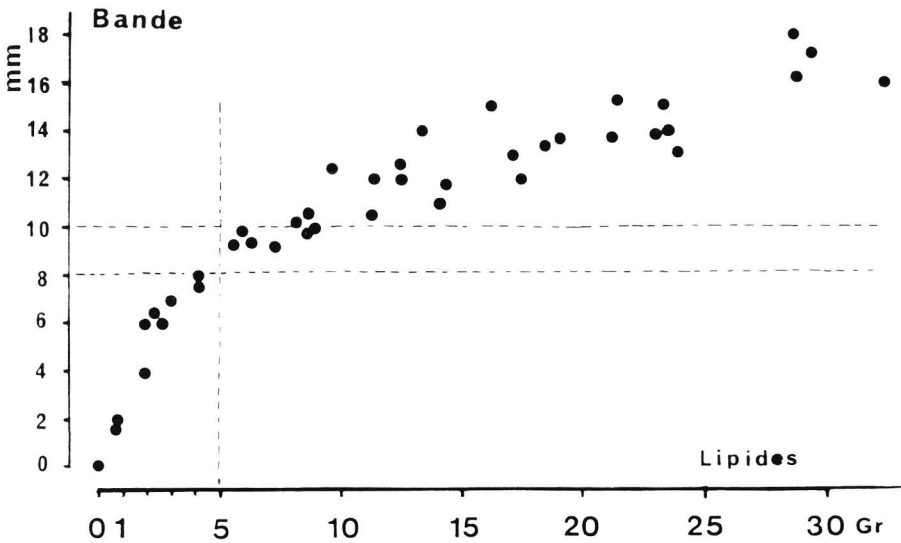


Fig. 2. Poids total des différents dépôts lipidiques corporels en fonction de la largeur de la bande thoracique sous-cutanée.

RESULTATS

1. LA MUE

a. Evolution de référence

Nous savons que la mue d'automne post-migratoire s'inscrit naturellement entre le début de novembre et le début de décembre pour des oiseaux éclos dans la première quinzaine du mois d'août. Après un court répit, la mue de contour hivernale pré-nuptiale peut commencer ensuite dans le courant du mois de janvier. Quelles sont les conséquences de l'allongement anticipé de la photophase sur ces périodes de mues ?

b. Réponse à l'accroissement de la photophase

Sur la **figure 3** nous avons représenté la distribution, en pourcentage d'oiseaux, des dates d'entrée en mue, semaine après semaine. Sur les lignes du tableau on trouvera les contributions respectives des différents lots aux deux épisodes de mue qui apparaissent. Il n'y a plus d'oiseau en mue post-juvénile dès la 8ème semaine après l'éclosion. La mue automnale est supprimée pour les caillies mâles et femelles des lots A et B, photostimulées avant son déclenchement. 72 % des caillies C, D, E sont touchées brièvement dans la période attendue, en dépit du fait que la lumière pourrait avoir inhibé cette manifestation chez les oiseaux tardifs en C et D. Cela veut dire aussi que l'augmentation de lumière n'a pas atteint les caillies dans le même état : une partie d'entre elles était en mue active, mais seulement en C : 8 oiseaux sur 12, et en D : 3 sur 12.

Inversément, on observe à la fin de janvier que ce sont surtout les caillies des lots A et B (mue précédente inhibée) qui contribuent pour l'essentiel à l'épisode de mue de contour hivernale : 9 sur 17, soit plus de 50 % d'entre elles sont concernées (en majorité les mâles).

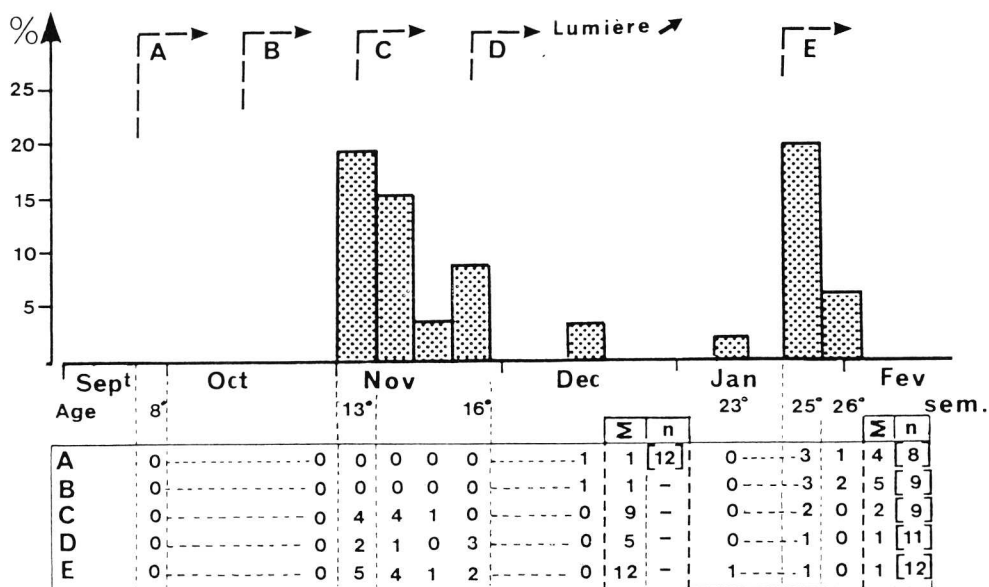


Fig. 3. Distribution de fréquence des entrées en mue automnale et mue hivernale pour les oiseaux des différents lots. Pour chacun d'entre eux la flèche indique le début de l'augmentation de la photopériode.

2. LES LIPIDES

a. Evolution de référence

Nous avons établi comme base de référence l'évolution de la largeur de la bande lipidique qui est liée à la graisse accumulée par les oiseaux des différents groupes avant l'allongement artificiel de la photophase (tableau II).

Tableau II. Evolution de la largeur de la bande lipidique chez les oiseaux de référence en LD 11.20 / 12.40 (avant photostimulation).

Date	23.IX	2.X	10.X	24.X	10.XI	22.XI	5/6.XII	12/13.XII	19.20.XII	5/6.I	22.I
Age (sem)	7	8	9	11	13	15	17	18	19	21	24
mâles n	9	4	9	12	12	12	7	7	7	7	7
m	7,4	9,5	9,5	8,25	6,8	6,8	5,5	7,1	5,6	6	8,1
Ó	1,8	1,7	3,5	3,5	3,9	3,2	4,1	3,6	4,9	4	3,1
α	0,24	0,17	0,36	0,43	0,56	0,47	0,74	0,5	0,87	0,66	0,38
fémmes n	14	7	14	12	12	12	5	5	5	5	5
m	8,2	9,4	10,8	9,4	8,75	7,4	8	8,7	8,1	7,5	8,9
Ó	2,6	3,3	3,5	3,9	2,9	2,4	3,4	2,9	2,9	2,3	2,8
α	0,3	0,35	0,3	0,41	0,34	0,32	0,42	0,33	0,36	0,31	0,31

Au début de l'expérience, les valeurs correspondent bien à celles déjà observées pour des caillies du même âge en début d'accumulation prémigratoire. Il n'y a pas de différence entre les sexes. Les coefficients de variation relativement élevés témoignent du

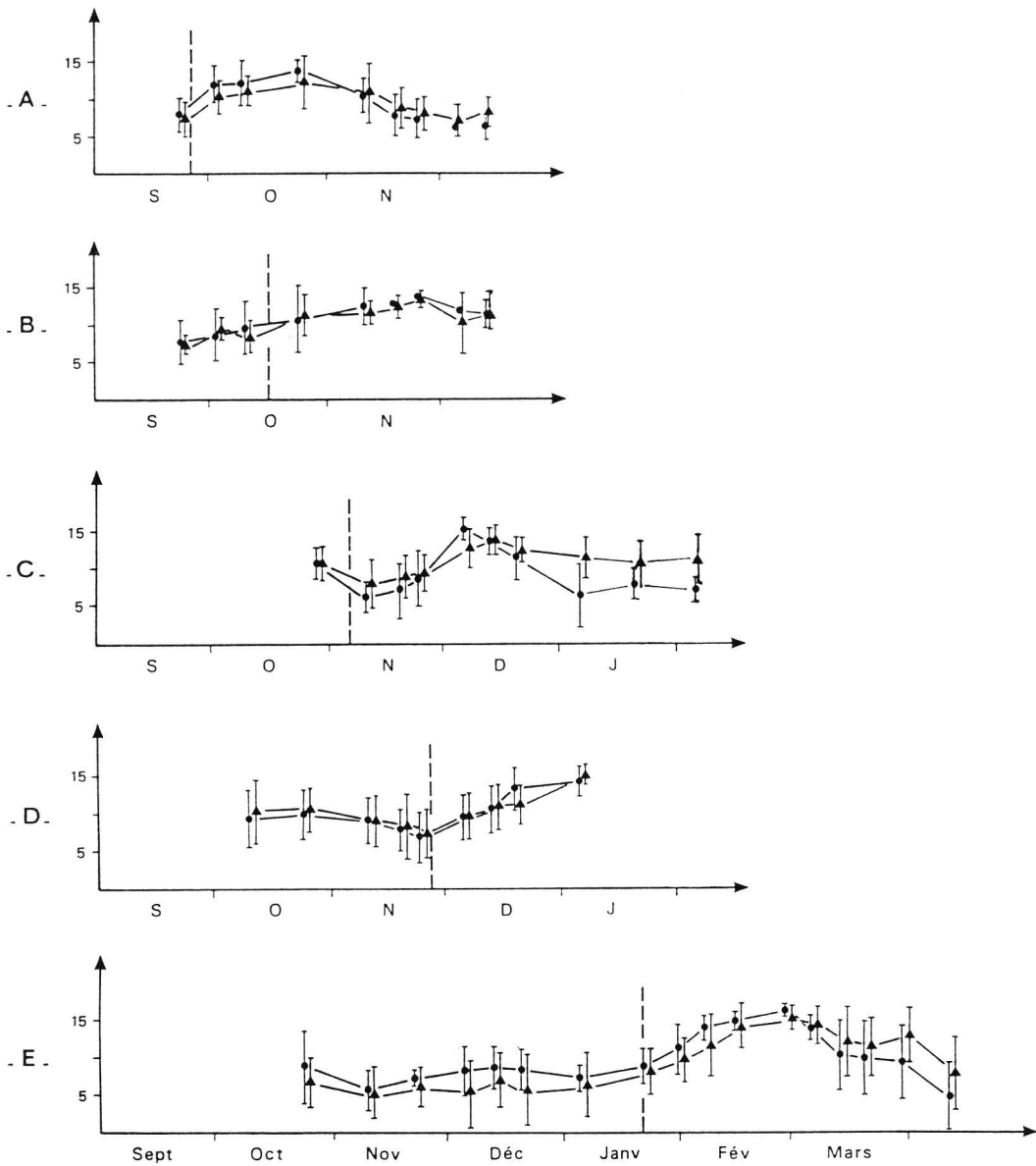


Fig. 4. Evolution de la largeur moyenne de la bande de graisse thoracique en millimètres. Pour chaque lot, le début de l'augmentation expérimentale de la photopériode est indiqué par un tireté.

fait que certains oiseaux ont commencé leur accumulation, d'autres non. On voit s'inscrire ensuite jusqu'à l'âge de 10 semaines l'ensemble de la période d'accumulation qui coïncide (après le 2 octobre) avec la migration automnale. Les lipides restent ensuite à un bas niveau jusqu'au mois de janvier où on observe une tendance faible à l'engraissement.

On peut déjà conclure que les jeunes cailles maintenues en photopériode artificielle constante manifestent malgré tout une variation « saisonnière » sensible de leur état d'engraissement au cours de l'automne et de l'hiver. Comment vont-elles réagir à l'accroissement du jour ?

b. Réponse à l'accroissement de la photophase (fig. 4)

En A, l'augmentation prévisible est forte et supérieure à celle des contrôles (comparaison des femelles A et C le 2 octobre : Mann-Whitney $n_1 = 7, n_2 = 7, U = 6, p < 0,02$, bilatéral). Les effets de la lumière se font sentir encore sur la durée de la phase d'accumulation, qui est prolongée. A l'exclusion d'un mâle migrateur (activité nocturne), elle se poursuit après le 10 octobre alors que la régression est amorcée chez les cailles contrôles (Fischer exact p test : $n_1 = 11, n_2 = 10, 0,05 < p < 0,1$). Elle atteint son niveau moyen le plus élevé : 13.9 mm (soit plus de 15 grammes de graisse) 33 jours après le début de l'allongement. La différence avec les oiseaux contrôles (en moyenne 9 mm, soit moins de 8 grammes de graisse) est à son maximum [Mann-Whitney entre A, $n_1 = 10$, et D + E, $n_2 = 24 ; p < 0,01$, bilateral].

Les conséquences de l'allongement de la lumière sur l'accroissement des lipides sont par la suite d'autant plus nettes qu'il s'agit cette fois d'une accumulation secondaire provoquée, particulièrement en C et D. La valeur moyenne maximum est atteinte 40 jours après le début de l'allongement mais avec un taux de croissance variable : minimum pour B, ce qui est en conformité avec l'engraissement préalable ; maximum pour C, qui arrivait au terme de la régression naturelle quand la durée des jours est augmentée. Les femelles — notamment les futures pondeuses — réagissent, puis régressent plus vite que les mâles dans ce groupe sans que la différence soit significative.

L'allongement expérimental le plus tardif est en retard de quelques jours seulement sur le solstice d'hiver. Il intervient dans une période où les oiseaux paraissent avoir précisément anticipé cette échéance malgré l'environnement stabilisé. Ceci doit expliquer aussi le délai plus court avant la régression : environ 37 jours.

3. DEVELOPPEMENT SEXUEL

a. Longueur de la fente cloacale

Les lots C, D et E nous permettent d'apprécier l'évolution normale du cloaque des cailles accédant à la maturité somatique dans des conditions photopériodiques automnales. On observe dans les deux sexes (tableau III) une décroissance graduelle. Les valeurs minimales sont atteintes dix à onze semaines après l'éclosion, c'est-à-dire juste avant le déclenchement de la mue automnale.

Tableau III. Evolution de la longueur de la fente cloacale, en millimètres, chez les oiseaux de référence, en photopériode LD 11.20 / 12.40 de 5 à 14 semaines après l'éclosion.

Date Age (sem.)	8.IX < 5	18.IX 6	24.IX 7	2.X 8	7.X ≤ 9	14.X 10	20.X ≤ 11	30.X ≥ 12	6.XI 13	14.XI ≥ 14
mâles m	4,0	3,6	3,5	3,4	3,2	3,2	3,1	3,2	3,2	3,1
o	0,5	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,2	0,3
femelles m	4,3	3,8	3,8	3,7	3,5	3,3	3,2	3,4	3,25	3,2
o	0,5	0,6	0,3	0,4	0,5	0,5	0,4	0,4	0,4	0,3

Mâles et femelles : n = 18 puis 12 après le 30.X

Pour tous les oiseaux des lots A, B, C et D, l'allongement de la photopériode induit une augmentation importante de la taille du cloaque, alors que les valeurs stagneront chez les oiseaux non stimulés jusqu'à l'âge de 15 semaines au moins (fig. 5). L'augmentation est retardée d'une semaine pour les caillies « A ».

Pour le lot E, au contraire, la dimension du cloaque s'est accrue très sensiblement plusieurs semaines avant la photostimulation, après que les caillies aient accompli leur mue automnale. Ainsi, deux femelles sur cinq pondent après 21 semaines de jours courts ; et trois mâles sur sept présentent simultanément une poche cloacale turgescente.

b. Développement génital (fig. 6)

Les résultats des laparotomies effectuées 15 jours après le premier jour croissant montrent que les oiseaux des groupes les plus tardivement stimulés présentent un développement sexuel plus avancé que les caillies des premiers groupes. Les femelles des deux derniers lots (D et E) sont significativement plus développées que celles des trois premiers. Chez les mâles, une réponse plus graduelle des lots d'oiseaux à l'allongement des jours ne donne une différence significative qu'entre le premier groupe et les trois derniers.

Il semble donc que plus le nombre de jours courts vécus est important, plus la réponse physiologique de l'oiseau à l'arrivée des jours longs sera accentuée. Mais ce développement sexuel n'est pas uniquement le reflet de la photostimulation, puisque certains individus peuvent mûrir en jours courts.

L'intervalle de temps moyen entre le premier jour d'allongement de la photopériode et l'entrée en ponte chez les femelles des différents groupes (fig. 7) suit les résultats évoqués ci-dessus avec des valeurs les plus faibles pour les caillies des groupes D et E. Sur toutes les femelles expérimentées nous obtenons une corrélation de $r = 0,97$ entre les rangs de développement sexuel des oiseaux classés d'après la taille du plus gros ovocyte et ceux d'entrée en ponte. L'état de l'ovaire au moment de la laparotomie est donc un bon critère de la capacité plus ou moins rapide des femelles à se reproduire. On peut ainsi déduire au bout de combien de jours un ovocyte d'une taille donnée sera pondue. Les résultats de la figure 8 ne sont valables que dans le cadre de notre photopériode expérimentale, avec une durée de jour de 15 h 20, puisque chez la caille japonaise il a été démontré que la vitesse de développement dépendait de la quantité de lumière reçue par 24 h (TANAKA *et al.*, 1965).

On peut remarquer, pour chaque groupe d'oiseaux, une variabilité interindividuelle importante. Celle-ci peut être l'illustration du polymorphisme naturel de l'espèce tel que l'ont décrit SAINT-JALME et GUYOMARC'H (1988) en suivant l'évolution saisonnière d'individus en photopériodes contrôlées. Les comparaisons interlignées renforcent aussi cette hypothèse puisque, par exemple, trois sœurs placées dans trois groupes différents ont chacune présenté une précocité importante (1ère ; 1ère et 2è de leurs groupes) alors que leurs deux frères, dans des lots différents, étaient aussi matures les premiers de leurs lots.

Nous savons aussi que les relations sociales entre proches voisins peuvent moduler la capacité propre de chaque oiseau à se reproduire, que ce soit chez les mâles où un individu est souvent en avance de deux à trois jours sur ses autres congénères de son groupe ou chez les femelles sur les dates d'entrée en ponte [chez la caille japonaise : GUYOMARC'H, C. (1985) ; GUYOMARC'H & GUYOMARC'H (1984)].

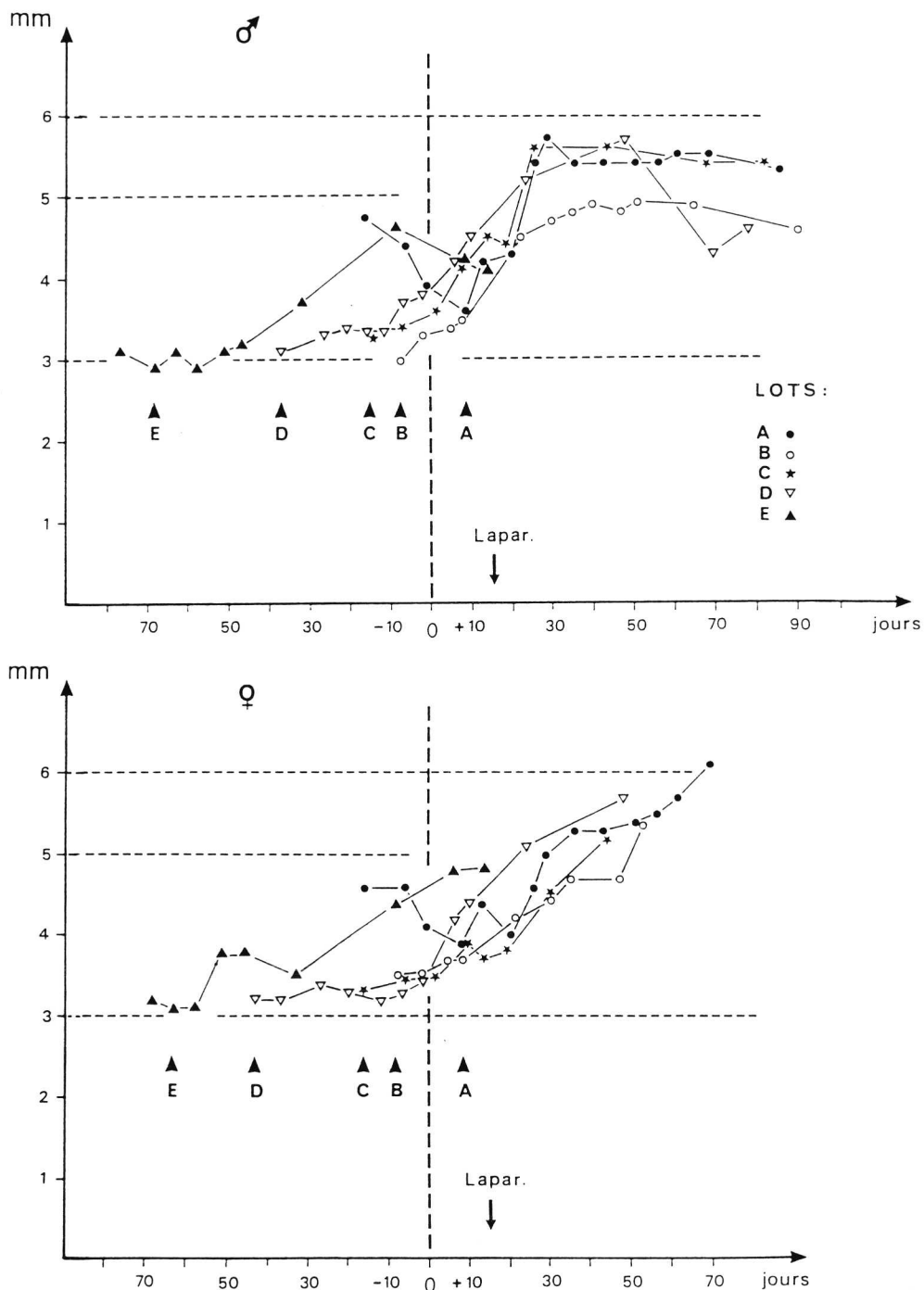


Fig. 5. Evolution de la longueur de la fente cloacale chez les mâles et les femelles des différents lots. Les courbes sont établies par rapport au premier jour d'allongement photopériodique. Les flèches indiquent les valeurs minimales de la mesure chez les oiseaux des différents lots.

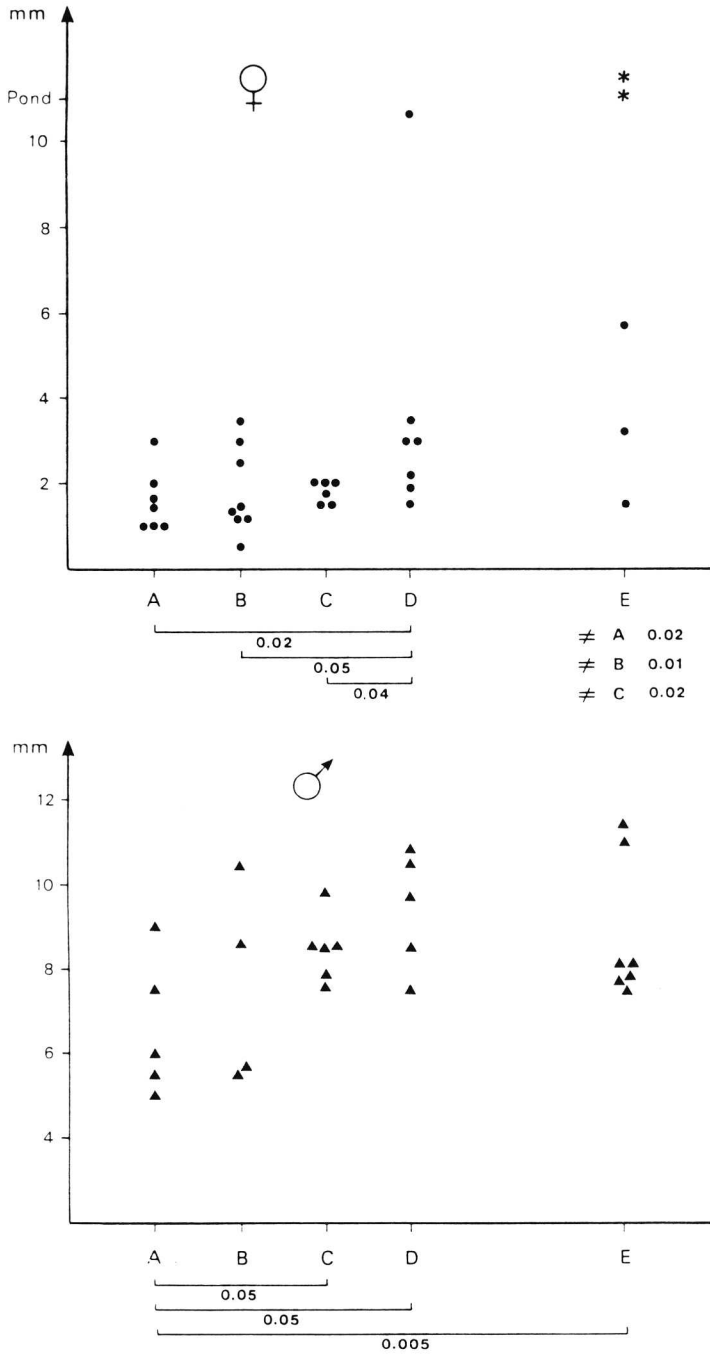


Fig. 6. Développement génital des oiseaux des différents lots. Pour les femelles, diamètre du plus gros ovocyte (les étoiles correspondent aux caillies pondueuses). Pour les mâles, longueur du testicule gauche. Seuil de significativité pour le test U de Mann Whitney.

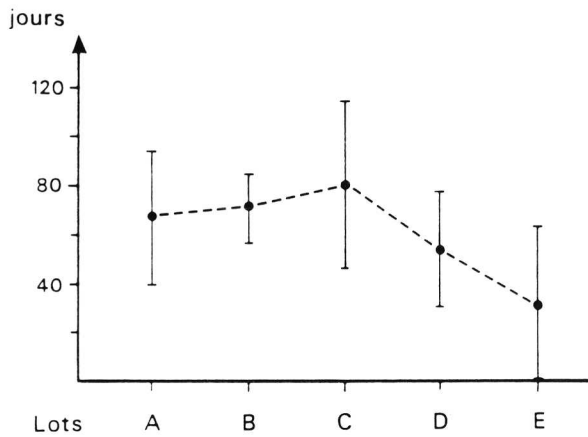


Fig. 7. Pour les femelles des différents lots, intervalle de temps moyen entre le premier jour de photopériode croissante et la ponte du premier oeuf.

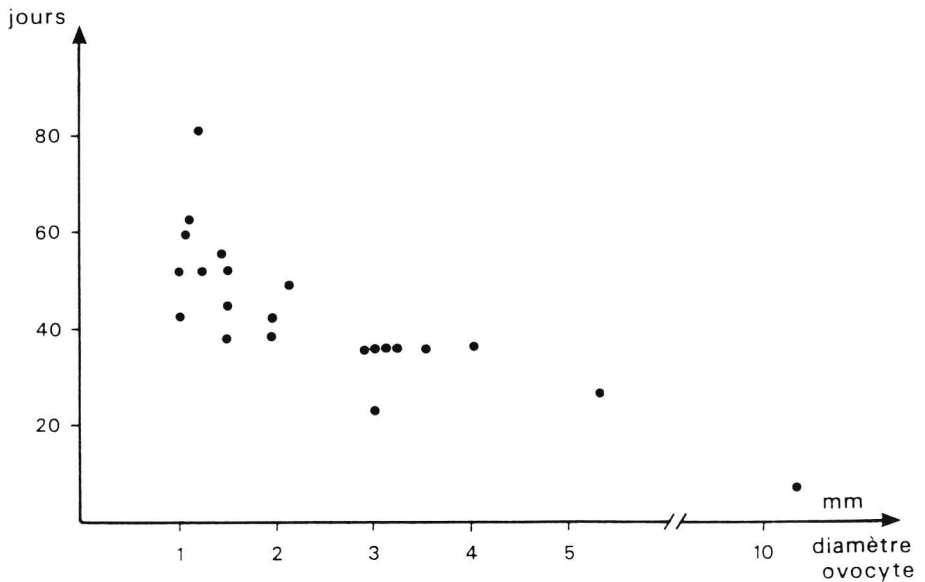


Fig. 8. Nombre de jours (en LD 15.20 / 8.40) nécessaires pour qu'un ovocyte d'une taille donnée se transforme en oeuf pondé.

4. POIDS CORPOREL

a. Evolution de référence

L'inflexion pouvant marquer la fin de la période rapide de croissance des jeunes cailles se situe entre la fin de la sixième semaine et le début de la huitième semaine d'âge, ce qui correspond aux données antérieures (GUYOMARC'H et SAINT-JALME, 1986) et à la fin de la croissance somatique. Mais la croissance pondérale se poursuit plusieurs

semaines encore jusqu'au déclenchement de la mue automnale (début novembre, **tableau IV**). En effet les mâles et les femelles prennent respectivement 2,5 et 4,5 g entre la onzième et la treizième semaine alors que les lipides sont simultanément en régression.

Tableau IV. Evolution du poids corporel, en grammes, chez les oiseaux de référence, en photopériode LD 11.20 / 12.40 (avant photostimulation). La semaine 0 correspond au début de la mue automnale.

Date	14.X	23.X	30.X	6.XI	14.XI	19.XI	24.XI
Semaine	- 3	- 2	- 1	0	+ 1	+ 2	+ 3
mâles m	93,7	96,1	95,7	96,1	93,6	94	93,1
n = 12 Ó	8,3	8,9	8,1	8,5	8,6	7,6	6
femelles m	105,7	107,4	109,3	110,3	104,2	106,1	103,9
n = 12 Ó	11,4	13	13	14	13	13	13

Les cailles des lots D et E prises comme référence montrent que la mue va induire dans les semaines suivantes une perte de 3 (mâles) à 6 g (femelles), qui ne peut plus être imputée aux lipides.

b. Réponse à l'accroissement de la photophase

Si on compare les différences globales de poids entre la veille de la photostimulation et le maximum atteint 30 à 40 j plus tard (**tableau V**), il n'y a pas de différence sensible entre les lots A, B, C et D : gains de 13 à 17 g pour les mâles, de 11 à 23 g pour les femelles. Mais les causes en sont différentes : la croissance y contribue largement pour A et B, alors que ce sont les lipides qui en sont responsables en C et D. La réponse de cailles E est supérieure dans les deux sexes ce qui s'explique par l'évolution naturelle endogène (sexuelle) sur laquelle se greffe la réaction provoquée (lipidique).

Tableau V. Variation maximum du poids corporel, en grammes, observée après photostimulation chez les oiseaux des différents lots.

	Poids moyen minimum avant lumière (g)		Poids moyen maximum après lumière (g)		Gain en grammes	
	mâles	femelles	mâles	femelles	mâles	femelles
A	88,2	95,5	104	107	16	11
B	85,4	101,5	102,5	115,5	17	14
C	99	101,2	112	124	13	23
D	95,5	107,5	109	124,2	13,5	16,5
E	95	104,4	≥ 115	≥ 131	≥ 20	≥ 29

Si l'on s'en tient aux réponses avant laparatomie (soit les 15 premiers jours de lumière croissante) (**fig. 9**), la stimulation photopériodique active une accumulation lipidique déjà commencée « naturellement » en A et B et le gain est accru par les processus de croissance en A. Chez les cailles « C » (et, à un moindre degré en D) la mue automnale en cours retarde la réponse d'accumulation à la lumière : gains et pertes s'équilibrent.

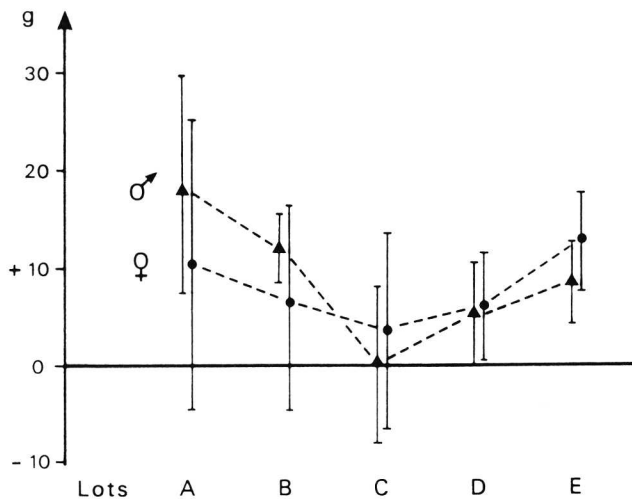


Fig. 9. Moyenne et écart-type de la variation de poids corporel pour les oiseaux des cinq lots au cours des 15 premiers jours d'allongement de la photopériode.

Pour les caillies « E », on retrouve une situation comparable à celle de A et B, mais où la lumière ne vient plus activer la seule accumulation lipidique mais aussi un développement sexuel déjà commencé. Ceci peut expliquer que les gains des femelles (appareil génital plus lourd) dépassent les gains des mâles dans cette période.

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Nous avons mis en expérience de jeunes oiseaux et nous avons voulu tester leur potentialité reproductrice. La séquence prévisible des évènements physiologiques et comportementaux, que nous connaissons par l'étude des cycles de populations naturelles, était la suivante : (1) la fin de la mue post juvénile ; (2) la phase d'accumulation lipidique et la migration d'automne ; (3) la mue automnale et la mue hivernale ; (4) l'accumulation lipidique et développement sexuel de printemps. Quelles sont les répercussions de l'allongement de la photopériode, sur ces différentes étapes ?

La mue post-juvénile

Elle n'est pas affectée par les conditions de l'expérience. Elle est terminée dès la fin de la septième semaine, au moment où va commencer l'accumulation des graisses.

Lipides

Les oiseaux en conditions photopériodiques constantes LD 11.40 - 12.20 qui ne sont donc pas photostimulés, montrent une phase d'accumulation spontanée en octobre centrée sur la neuvième semaine après l'éclosion ; puis une nouvelle tendance à l'engraissement apparaît beaucoup plus tard à la fin du mois de janvier (25ème semaine). L'allongement de la durée du jour provoque partout : soit une exagération de

l'accumulation en cours (lots A, E), soit une accumulation secondaire très forte (lots B, C, D). On peut donc induire expérimentalement chez la caille des blés deux périodes successives de stockage des lipides dans leur premier automne.

Cette accumulation se traduit naturellement par des gains moyens de poids très importants : 11 à 30 g, où les variations interindividuelles et interlots masquent une éventuelle différence entre les sexes.

Cycle de mue et variations pondérales secondaires

La mue automnale des oiseaux en conditions de lumière stabilisée se déclenche la treizième semaine après l'éclosion, ce qui est conforme au cycle saisonnier naturel de cailles écloses au début du mois d'août (SAINT-JALME, 1990). C'est un phénomène qui exige beaucoup d'eau pour métaboliser l'excès de protéines consommées pour la fabrication des plumes (EVANS, 1969). Chez certaines espèces comme le moineau Friquet (PINOWSKI et MYRCHA, 1970) les variations de poids en automne sont moins corrélées aux lipides accumulés qu'à l'eau. Une étude précise des variations pondérales des cailles « témoins », comparées aux indications fournies par la bande thoracique de graisse, révèle que ces oiseaux prennent du poids alors qu'ils sont déjà en période de régression des lipides dans la deuxième quinzaine d'octobre : soit les onzième, douzième et treizième semaines après l'éclosion. Ces gains, qui peuvent être évalués à 5 % au moins du poids du corps, correspondraient donc à une accumulation d'eau qui anticiperait ici le déclenchement de la mue.

Cette mue automnale est complètement inhibée par la photostimulation et le maintien artificiel des cailles dans un état migratoire ou pré-migratoire : lots A et B. Il est remarquable qu'elle n'apparaisse pas non plus à l'issue de la période d'engraissement ainsi amplifiée, ce qui montre que les oiseaux n'ont pas vécu celle-ci comme une accumulation automnale.

Le même phénomène (inhibition) va se produire pour la mue hivernale chez les oiseaux qui subiront plus tardivement l'allongement de la photophase : lots C, D, et E.

Développement sexuel

1. Tous les oiseaux — sauf une femelle qui n'a jamais pondu — ont présenté un développement sexuel, quelle que soit l'époque où est intervenu l'allongement de la photopériode, entre la 7^e et la 24^e semaine d'âge. Cela confirme que l'espèce *Coturnix coturnix* n'est pas photoréfractaire, au moins dans les six premiers mois de la vie. Donc, pour peu que les conditions de l'environnement soient stimulantes, les jeunes pourraient fort bien se développer dans l'année de leur naissance comme l'ont démontré GUYOMARC'H et SAINT-JALME (1986). Pour illustrer cette capacité, relevons que la femelle la plus précoce dans notre expérience a pondu à l'âge de 13 semaines, valeur qui rejoint celles rapportées par HEIM de BALZAC et MAYAUD (1962).
2. Tous les oiseaux se développent mais ils ne le font pas tous à la même vitesse. Plusieurs sources de variabilité interviennent :
 - Une variation interindividuelle à l'intérieur de chaque lot d'oiseaux, expression du polymorphisme naturel de l'espèce (SAINT-JALME *et al.*, 1989) ;
 - une variation entre les groupes expérimentaux. Ainsi, les oiseaux stimulés les plus tardivement sont les plus rapides à se développer sexuellement : par exemple, les femelles vivant un allongement de la photopériode à partir de leur 16^e semaine vont se développer significativement plus vite que des cailles où le passage en jours longs s'effectue à la 7^e, 10^e ou 13^e semaine d'âge.

Cette différence pourrait être le résultat d'un et/ou plusieurs processus physiologiques :

- **Une photosensibilité relative.** Chez la caille japonaise *Coturnix coturnix japonica*, la valeur critique de longueur du jour provoquant le développement sexuel semble varier de 12.30 h au printemps à 15 h en automne, en fonction de la durée des jours précédemment vécus par l'oiseau : vivre des jours longs augmenterait le seuil, des jours courts le diminuerait (ROBINSON & FOLLETT, 1982).

Dans notre expérience, les cailles des derniers groupes, ayant vécu plus de jours courts que celles des premiers lots, seraient stimulées dès les premiers allongements journaliers de 12 minutes. Mais cela n'explique pas pourquoi certains oiseaux ont commencé leur développement sexuel bien avant toute augmentation de la photopériode.

- **Un rythme circannuel de développement.** En dehors de toute variation annuelle de photopériode, certaines espèces peuvent présenter des rythmes endogènes de la reproduction, de la migration, de la mue, de la variation du poids corporel, avec des périodes qui diffèrent de 12 mois (GWINNER, 1986). Ainsi, chez des fauvettes élevées en photopériode constante, la taille du testicule varie suivant une rythmicité de l'ordre de 10 mois. Dans une observation en cours au laboratoire, nous suivons actuellement des cailles des blés en photopériode LD 12/12 depuis leur éclosion. Elles ont toutes présenté un développement sexuel complet dans les six mois suivant leur naissance.

Dans notre expérience, les oiseaux mis en photopériode courte LD 11.20/12.40 se retrouvaient donc en condition photopériodique constante pendant 20 jours pour le premier lot, jusqu'à 139 jours (plus de 4 mois) pour le dernier : les cailles de ce dernier groupe ont pu ainsi commencer leur développement sexuel sous l'influence de leur rythme endogène avant que n'intervienne l'allongement du jour et pondre après avoir vécu 21 semaines de jours uniquement courts.

Enfin l'interférence entre la période de mue qui pourrait être déterminée par un rythme endogène vers la 13e semaine chez les oiseaux en photopériode constante (LD 11.20 - 12.40) et l'allongement expérimental de la photopériode permet d'expliquer les très faibles valeurs des réserves lipidiques des oiseaux du lot C ainsi que le développement minimum des femelles de ce lot.

Dans le cadre de notre étude, la phase de mue semble donc représenter une charnière entre deux périodes possibles de reproduction, pendant lesquelles le développement sexuel peut intervenir pour peu que l'oiseau reçoive des informations stimulantes (photopériode ; informations sociales, etc.). Dans les populations naturelles, les cailles nées en France, en août, ne rencontrent de telles conditions photopériodiques stimulantes qu'au printemps suivant leur naissance. Par contre, celles dont l'éclosion aurait lieu tôt au printemps à des latitudes plus basses seraient physiologiquement aptes à se reproduire quatre à cinq mois plus tard, pour peu que les conditions de l'environnement (photopériode, nourriture, site de nid...) le permettent.

En fonction de la date de naissance des oiseaux, de la latitude où ils éclosent, nous pourrions donc observer une reproduction plus ou moins précoce dans la vie de l'individu, déterminant au niveau de l'espèce une stratégie de reproduction polyphasique, qui semble caractériser la caille des blés.

RESUME

Nous avons voulu tester les capacités reproductrices de la caille des blés, oiseau migrateur, au cours des six premiers mois de sa vie. Pour les populations naturelles, en Europe, cette période correspond à des régimes photopériodiques décroissants et à une inhibition de la sexualité. Cinq groupes de cailles des blés, nées au début d'août ont expérimentalement vécu un allongement identique de la longueur du jour, de 11 h 20 à 15 h 20 mais à des âges différents : 7^e, 10^e, 13^e, 16^e et 24^e semaine d'âge. La mue, l'accumulation lipidique, le poids corporel, la maturation génitale ont été régulièrement contrôlés. Tous les oiseaux ont présenté un développement sexuel quelle que soit la date où intervient la photostimulation. Mais la vitesse de ce dernier varie en fonction des groupes d'oiseaux. Ceci peut être expliqué en fonction de la coïncidence temporelle entre l'allongement photopériodique expérimental et les différents mécanismes qui sous-tendent le cycle biologique de l'espèce : phases de mue, cycle endogène de développement.

Mots clés : reproduction, photopériode, mue, accumulation lipidique, période hivernale, caille des blés.

Remerciements

Cette étude a bénéficié du soutien financier de l'Office National de la Chasse (Convention de Recherche « caille des blés »). L'animalerie expérimentale a été financée par l'Etablissement Public Régional de Bretagne. Nous remercions Monsieur J.P. RICHARD pour la réalisation du contrôle de la photopériode par ordinateur et Madame H. SCHUELKE pour les illustrations et la frappe de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

- DEMENTIEV G.P. & GLADKOV N.A., 1967. — Birds of the Soviet Union. Vol. IV. Moscow Scientific Publishing House, 145-162.
- EVANS P.R., 1969. — Ecological aspect of migration, and premigratory fat deposition in the lesser Redpoll, *Carduelis flammea cabaret*. *Condor*, **71** : 316-330.
- FOLLETT B.K. & MAUNG S.L., 1978. — Rate of testicular maturation, in relation to gonadotrophin and testosterone levels, in quail exposed to various artificial photoperiods and to natural daylengths. *J. Endo.*, **78** : 267-280.
- GUYOMARC'H C., 1985. — Recherches sur l'influence des facteurs sociaux dans la maturation sexuelle de la caille japonaise : *Coturnix coturnix japonica*. Thèse d'Etat, Université de Rennes.
- GUYOMARC'H C. & GUYOMARC'H J.C., 1984. — The influence of social factors on the onset of egg production in japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). *Biol. Behav.*, **9** : 333-342.
- GUYOMARC'H C. & GUYOMARC'H J.C., 1989. — Stimulation of sexual development in female japanese quail by male song : influence of ecoethological variables. *Biol. Behav.*, **14** : 52-65.
- GUYOMARC'H J.C. & SAINT JALME M., 1986. — La reproduction chez la caille des blés (*Coturnix c. coturnix*). II - Croissance et développement sexuel des jeunes. *Gibier Faune Sauvage*, **3** : 281-295.
- GWINNER E., 1986. — *Circannual rhythms*. Springer Verlag, 150 pp.
- HEIM DE BALSAC H. & MAYAUD N., 1962. — *Les oiseaux du Nord-Ouest de l'Afrique*. P. LECHEVALIER Ed., Paris.
- NICHOLLS T.J., GOLDSMITH A.R. & DAWSON A., 1988. — Photorefractoriness in birds and comparison with mammals. *Physio. Reviews*, **68** : 133-176.

- PINOWSKI J. & MYRCHA A., 1970. — Winter fat deposition in the Tree Sparrow (*Passer m. montanus* L.). *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences*, **18** : 457-463.
- ROBINSON J.E. & FOLLETT B.K., 1982. — Photoperiodism in japanese quail : the termination of seasonal breeding by photorefractoriness. *Proc. R. Soc. Lond., B*, **215** : 95-116.
- SACHS B.D., 1969. — Photoperiodic control of reproductive behavior and physiology of the male japanese quail. *Hormone and Behaviour*, **1** : 7-24.
- SAINT JALME M., FOLLETT B.K. & GUYOMARC'H J.C., 1986. — La reproduction chez la caille des blés *Coturnix coturnix coturnix* : I - Evolution saisonnière des performances sexuelles des adultes en captivité. *Gibier Faune Sauvage*, **3** : 261-280.
- SAINT JALME M. & GUYOMARC'H J.C., 1988. — Winter photoperiod and social factors influence on the breeding and migration of the European quail. *J. Interdis. Cycle Research*, **19** : 210.
- SAINT JALME M. & GUYOMARC'H J.C., 1989. — Recent changes in population dynamics of european quail in the western part of its breeding range. XIX th Congress IUGB Trondheim, à paraître.
- SAINT JALME M., 1990. — La reproduction chez la caille des blés. Etudes expérimentales des cycles saisonniers et de la variabilité interindividuelle. Thèse, Université de Rennes I (à paraître).
- SIEGEL S., 1956. — Non parametric statistics for the behavioral sciences. Int. Student ed. Tokyo, Auckland, Düsseldorf, Mc Graw Hill.
- TANAKA K., MATHER F.B., WILSON W.O. & MC FARLAND L.Z., 1965. — Effect of photoperiods on early growth of gonads and on potency of gonadotropins of the anterior pituitary in *Coturnix*. *Poultry Sci.*, **44** : 662-665.