Cycle de reproduction des ovins et rythme saisonnier de l'élevage : un schéma plurimillénaire bouleversé par la recherche agronomique

Marie Balasse[1], Matthieu Keller[2], Adrian Bălăşescu[3], Anne Tresset[1], Philippe Chemineau[2]

[1] UMR 7209 « Archéozoologie, archéobotanique : sociétés, pratiques, environnements », Sorbonne Universités, CNRS-MNHN, Paris

[2] Laboratoire de physiologie de la reproduction et des comportements, UMR INRA / CNRS / Université de Tours / IFCE, Nouzilly

[3] Musée national d'Histoire de la Roumanie, Bucarest

Résumé : Ovins et caprins connaissent au cours de l'année des périodes de fertilité et d'infertilité pesant fortement sur les élevages, avec des conséquences sur l'organisation du travail et la disponibilité des productions. Des recherches visant à contrôler et maîtriser la reproduction des petits ruminants sont développées afin de s'affranchir de ces contraintes saisonnières. Elles portent actuellement sur l'utilisation des signaux socio-sexuels, comme une alternative aux traitements lumineux et hormonaux largement utilisés par les agriculteurs pour induire et synchroniser l'ovulation des femelles, mais présentant des problèmes sanitaires, environnementaux et sociétaux. « L'effet mâle », qui consiste en la réactivation de l'ovulation suite à l'introduction d'un mâle parmi des femelles en repos sexuel, est incontestablement une solution d'avenir intéressante pour la transformation des élevages actuels vers l'utilisation de techniques moins coûteuses, sans incidence sur l'environnement et favorisant le bien-être animal. En poursuivant l'objectif d'extraire l'éleveur de cette contrainte saisonnière, la recherche agronomique révolutionne un schéma millénaire. Plus de 10 500 ans nous séparent des premiers moutons domestiques. Le caractère saisonnier des naissances a pu peser fortement sur les élevages préhistoriques. Précisément, qu'en était-il ? L'archéozoologie est en mesure d'écrire cette histoire : elle utilise la biogéochimie isotopique pour lire dans les dents des animaux une information relative à leur saison de naissance. L'état des connaissances sur les moutons européens du VI^{e} au III^{e} millénaire avant notre ère confirme des naissances saisonnées, survenant sur 3 à 4 mois, plus tardivement aux latitudes élevées (59°N) qu'aux latitudes moyennes (43 à 48°N). La poursuite de cette recherche devrait permettre de renforcer ces schémas globaux contraints par l'environnement, et de préciser une variabilité imputable à des choix techniques. En décrivant cette trajectoire depuis les premiers temps de la domestication, l'archéozoologie replace la recherche agronomique dans une perspective de très longue durée. En outre, elle aidera peut-être à comprendre pourquoi la domestication a atténué mais n'a pas réussi à faire disparaître le saisonnement physiologique de la reproduction chez les ovins domestiques.

1 Introduction : l'histoire d'une rencontre entre agronomes et archéozoologues

L'archéozoologie étudie les relations entre l'homme et l'animal dans les sociétés du passé, à partir des vestiges animaux retrouvés en contextes archéologiques. Elle documente l'histoire de l'élevage, avec la volonté d'accéder à une image concrète de l'organisation socio-économique des systèmes agropastoraux, y compris dans leur dimension temporelle, à l'échelle saisonnière. Les agriculteurs de la Préhistoire étaient, plus qu'aujourd'hui, soumis aux rythmes annuels de l'environnement y compris aux rythmes physiologiques des animaux, notamment à leur cycle de reproduction. Un intérêt particulier est porté actuellement à la saisonnalité des naissances chez les petits ruminants domestiques (ovins, caprins). Ceux-ci ont conservé, jusqu'à aujourd'hui, une reproduction fortement saisonnée, héritée de leurs ancêtres sauvages – ce n'est pas le cas par exemple des bovins domestiques, ni du porc. Pour explorer cette piste en Préhistoire, l'archéozoologie a développé une méthode permettant, par une analyse biogéochimique, de lire dans les dents de moutons archéologiques une information relative à leur saison de naissance.

Cette démarche a mené naturellement à faire appel à des agronomes, avec pour objectif double, d'une part, de constituer des référentiels actuels à partir de dents d'animaux élevés en conditions contrôlées, et, d'autre part, de comprendre les mécanismes physiologiques sous-jacents au rythme saisonnier de la reproduction du mouton, afin de mieux démêler les contraintes et le degré de souplesse envisageable avec des solutions à la portée de l'élevage traditionnel.

C'est lors d'une toute première rencontre qu'agronomes spécialistes de la physiologie de la reproduction animale et archéozoologues spécialistes des pratiques d'élevage ont réalisé qu'ils travaillaient très précisément sur un objet commun. Car le cycle annuel de périodes de fertilité et infertilité chez les petits ruminants pèse aujourd'hui encore fortement sur l'élevage, avec des enjeux pour l'organisation du travail et pour l'adaptation à la demande des distributeurs et des consommateurs. Pour les agronomes, il s'agit donc de faire tomber la contrainte. Pour l'archéozoologie, il s'agit de reconstituer le poids de cette contrainte dans les systèmes d'élevage du passé : ce faisant, elle introduit une dimension temporelle profonde à un questionnement éminemment actuel.

Cinquante ans déjà de recherche en physiologie animale, et la voie vers une alternative, l'« effet mâle », exploitant la piste des signaux socio-sexuels pour une maîtrise efficace de la reproduction des petits ruminants par des solutions durables ; un bouleversement dans l'histoire de dix millénaires d'un élevage ovin rythmé par le cycle saisonnier des naissances et de la lactation – mais dans quelle mesure l'était-il exactement ?

Dans un premier temps, ce chapitre énumère les enjeux socio-économiques de la recherche agronomique actuelle sur le contrôle de la reproduction des petits ruminants. Après un rappel des mécanismes physiologiques régissant le cycle de reproduction, il décrit ensuite les solutions proposées par les traitements lumineux et hormonaux, avant de développer l'alternative innovante de l'utilisation des signaux socio-sexuels. Dans un second temps, la problématique est transférée aux systèmes d'élevage pré-

historiques. Après un rappel du chemin méthodologique parcouru, nous présentons une synthèse des données sur la saisonnalité et la saison de naissance du mouton en Europe sur des sites du VI^{e} au III^{e} millénaires avant notre ère.

2 Variations saisonnières au sein des systèmes de productions animales

Les variations saisonnières dans la disponibilité des produits d'origine animale pour la consommation humaine sont une conséquence directe des cycles physiologiques de reproduction des espèces. Chez les populations domestiques, elles sont héritées de l'histoire évolutive et adaptative des populations sauvages dont elles sont issues et de l'interaction que celles-ci ont entretenues avec leur environnement naturel [1, 2]. Malgré le fait que les processus de domestication réduisent la dépendance vis-à-vis des contraintes du milieu naturel, la disponibilité de la plupart des produits animaux utilisés par l'homme reste toujours sous une forte influence saisonnière [3].

Ainsi, sous les latitudes tempérées, la plupart des produits animaux présentent des variations saisonnières qualitatives et quantitatives. À titre d'exemple, chez la vache, les taux de protéines et de lipides du lait sont faibles au printemps et en été mais élevés à l'automne et en hiver [4]. Sur le plan quantitatif, le nombre d'agneaux ou de chevreaux produits varie de manière importante au cours de l'année. La production de lait, qui est directement liée aux naissances, est également très variable en fonction de la saison. Ces variations sont très marquées chez les petits ruminants. Ainsi, en France, les quantités annuelles de lait de brebis collectées, passent de près de 40 millions de litres en avril à moins de 5 millions de litres en septembre [5] (figure 1).

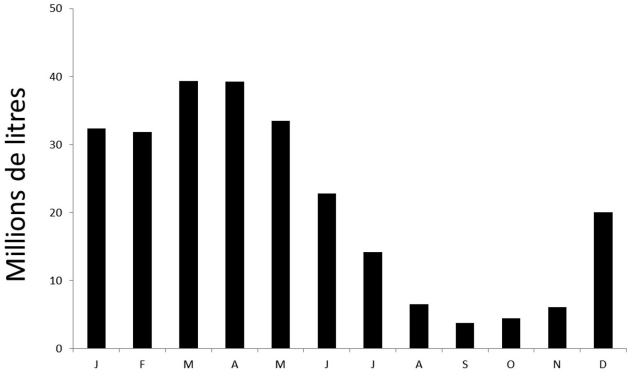


Figure 1 – Variations annuelles dans la collecte de lait de brebis en France au cours de l'année 2014 (en millions de litres). Source [5].

Ces variations induisent également des fluctuations dans les prix payés aux producteurs et dans la capacité des industries agroalimentaires à utiliser ces produits. À titre d'illustration, il existe des fluctuations de plus de 50 % des prix qui sont payés aux producteurs de lait de chèvre au cours de l'année [3].

D'un point de vue économique, il existe une tendance partagée par les distributeurs et les consommateurs pour l'obtention de produits de qualité et de disponibilité constante au cours de l'année. Cette demande est en partie renforcée par un éloignement de plus en plus prononcé des citoyens vis-à-vis des réalités et des contraintes de l'agriculture et de l'environnement naturel. En réponse, les industries agroalimentaires s'adaptent au plan technique pour remédier à ces variations et proposer des produits animaux stables aux consommateurs, mais ceci s'effectue au prix d'investissement technologiques coûteux et d'une pression importante sur les producteurs (*cf.* section 3).

Néanmoins, un nombre significatif de variations quantitatives et qualitatives demeurent, dues à des contraintes physiologiques, environnementales ou de système d'élevage. Ainsi, en production laitière, ces variations sont souvent causées par des ajustements prédéterminés de la période de lactation par les producteurs. Ces ajustements ont un impact sur la qualité du lait puisque les producteurs planifient la période de reproduction des animaux de sorte que les naissances, et donc la période de production laitière, soient synchronisées avec la période où les disponibilités fourragères pour l'alimentation des animaux sont optimales. Chez les bovins, où il n'existe pas d'arrêt saisonnier des ovulations et où, par conséquent, les fécondations sont possibles tout au long de l'année, c'est la décision de l'éleveur plus que l'existence d'une période de repos physiologique et sexuel qui détermine la période de reproduction. À l'inverse, chez une majorité des espèces saisonnières et notamment chez les ovins et les caprins, l'induction d'une ovulation en contre-saison est nécessaire si le producteur souhaite mettre en reproduction les animaux en dehors de la période de reproduction naturelle (*cf.* section 2).

Ainsi, la disponibilité saisonnière des productions animales est le résultat de l'imbrication de différents facteurs liant les choix de l'éleveur aux régulations physiologiques de la période reproductrice des animaux et à leur adaptation aux variations de leur environnement, mais également aux conditions liées à l'organisation économique des filières de productions et des consommateurs. Aujourd'hui, de nombreuses recherches visant à contrôler et maîtriser la reproduction sont développées chez les espèces photopériodiques d'intérêt agronomiques afin de s'affranchir de ces contraintes saisonnières. Avant d'exposer la teneur de ces démarches et les dernières orientations innovantes, nous rappelons brièvement dans ce qui suit l'état des connaissances sur la physiologie de la reproduction chez la chèvre et le mouton.

3 Physiologie de la reproduction chez les petits ruminants

3.1 Axe gonadotrope, saisonnalité de la reproduction et contrôle photopériodique

Chez les mammifères, la fonction de reproduction est organisée autour d'un axe de régulation appelé axe gonadotrope ou axe hypothalamo-hypophyso-gonadique de par les trois étages (hypothalamique, hypophysaire et gonadique) autour desquels il s'organise (figure 2A). Le niveau cérébral est situé au niveau hypothalamique et contient les neurones à kisspeptine et à GnRH (Gonadotropin Releasing Hormone ou gonadolibérine – figure 2B et 2C) ; celles-ci jouent un rôle clé dans le contrôle de la fonction de reproduction. Les neurones à GnRH, sous le contrôle des neurones à kisspeptine,

libèrent, de manière pulsatile, la GnRH dans le sang porte hypophysaire (qui relie l'hypothalamus à l'hypophyse). Ainsi la GnRH stimule, au niveau hypophysaire, les cellules gonadotropes qui sécrètent à leur tour deux hormones que sont les gonadotropines FSH (Follicle Stimulating Hormone) et LH (Luteininsing Hormone). Ces hormones stimulent enfin les gonades soit mâle (testicules), soit femelle (ovaires) qui produisent les gamètes (spermatozoïdes et ovules) mais également les hormones gonadiques, notamment les stéroïdes sexuels (oestradiol, progestérone, testostérone) qui atteignent la circulation sanguine générale. Ces stéroïdes sont capables d'exercer en retour des rétro-contrôles sur les sécrétions de kisspeptine et de GnRH au niveau cérébral.

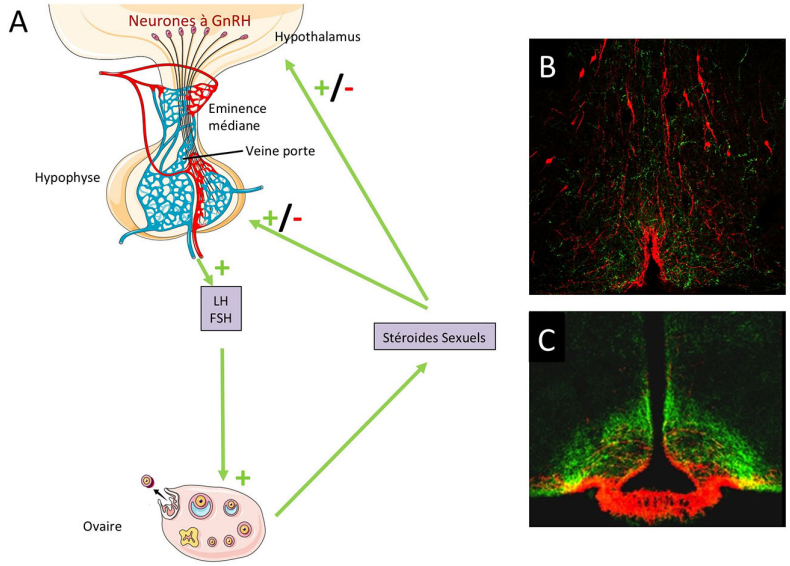


Figure 2 – A. Fonctionnement de l'axe gonadotrope femelle. Les neurones à GnRH (2B et 2C en rouge) libèrent la GnRH au niveau de la veine porte, permettant au GnRH d'induire la libération de LH et FSH par les cellules gonadotropes hypophysaires. Ces deux hormones agissent sur l'ovaire en induisant la production des hormones stéroïdes sexuelles et l'ovulation. Les stéroïdes sexuels exercent également un rétrocontrôle au niveau central. Figure réalisée grâce à Servier Medical Art.

Chez la femelle, le fonctionnement cyclique de cet axe permet d'induire de manière régulière l'ovulation à chaque cycle ovarien ; cette ovulation est accompagnée de comportements sexuels spécifiques de réceptivité au mâle pendant une courte période temporelle.

Sous des latitudes tempérées et subtropicales, le fonctionnement de l'axe gonadotrope présente une saisonnalité de son activité, c'est-à-dire que chez les ovins comme les caprins, les femelles présentent au cours de l'année une alternance entre une phase d'activité sexuelle (période où la femelle présente des cycles ovulatoires conduisant à des ovulations régulières, accompagnées d'un comportement de réceptivité sexuelle ou œstrus), et une phase de repos sexuel, ou anœstrus, où l'axe gonadotrope est quiescent et où quasiment aucune ovulation ou comportement d'œstrus ne se produisent

(figure 3). De plus, la période d'activité sexuelle est ajustée à la durée de la gestation. Ainsi, chez les petits ruminants de l'hémisphère nord et sous des latitudes tempérées, la saison d'activité sexuelle chez la femelle, débute à la fin de l'été et dure jusqu'à la fin de l'hiver ; la parturition se déroule donc au printemps, plus propice pour que la descendance dispose des conditions optimales sur le plan alimentaire ou climatique.

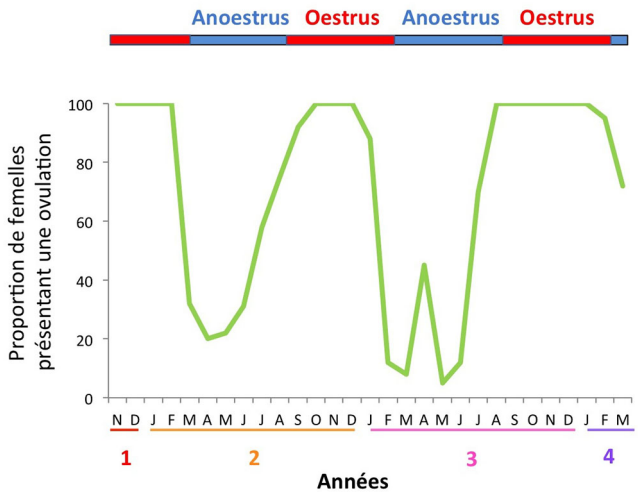


FIGURE 3 – Saisonnalité de la reproduction chez la brebis Île-de-France. Au cours de l'année, les femelles présentent une saison sexuelle ou œstrus où elles ont des cycles ovulatoires entre août et février. Lorsque les jours rallongent, elles entrent en période de repos sexuel ou anœstrus où l'ovaire est au repos. Adapté d'après [6].

Chez les mâles, l'activité sexuelle connaît également des variations saisonnières. En effet, même si l'activité spermatogénétique et le comportement sexuel ne s'arrêtent pas complètement pendant la saison d'anœstrus, les mâles produisent environ cinq fois moins de spermatozoïdes par jour (bélier : [7]), ces derniers présentent des défauts majeurs réduisant leur fertilité (bélier : [8]) et le comportement sexuel baisse de manière très importante [9]. Ainsi, chez le bélier Soay, une race très primitive du nord de l'Écosse, la taille testiculaire (qui reflète l'activité spermatogénétique), la concentration plasmatique en FSH et en testostérone, ainsi que les comportements sexuels et d'agressivité, atteignent leur maximum entre août et décembre, saison du «rut» dans cette race [10].

La saison sexuelle est toujours située à la même période d'une année à l'autre, même s'il existe une variabilité intra-espèce et/ou intra-race dans ces dates, permettant ainsi un ajustement précis aux fluctuations environnementales. Cet ajustement est dû à des mécanismes physiologiques sous-jacents, en partie sous contrôle génétique, qui permettent aux animaux de « fixer » leur saison sexuelle dans l'année et d'exprimer leur activité au bon moment, synchrone entre les sexes et selon les facteurs extérieurs de l'environnement. Plus généralement, la durée du jour ou « photopériode », qui entraîne le rythme « circannuel » (de périodicité annuelle) de la reproduction, exerce ses effets *via* deux mécanismes différents mais complémentaires : (1) en synchronisant

les saisons sexuelles des individus d'une même espèce entre eux ; et (2) en ajustant les périodes de développement gonadique avec les conditions externes de l'environnement.

3.2 Mécanismes physiologiques et neuroendocriniens

Ce rythme circannuel, endogène aux animaux, génère des alternances de périodes d'activité et d'inactivité sexuelles au cours de l'année. Cette alternance peut être observée quand les animaux sont maintenus sous des régimes photopériodiques constants (jours courts constants par exemple) pendant une durée assez longue (plusieurs années [11]). Les mécanismes physiologiques sous-jacents de ce système circannuel restent néanmoins largement méconnus. Quelques informations ont été obtenues chez le mouton [12] où l'essentiel du mécanisme réside dans le système nerveux central et met en jeu la capacité à faire alterner une inhibition et une stimulation des neurones à GnRH.

De manière complémentaire, l'hormone thyroïdienne T4 doit être présente à concentration faible dans le plasma sanguin pour qu'il y ait expression du rythme endogène [13]. Chez la brebis, ce rythme endogène est contrôlé par des signaux photopériodiques précis, fournis par les changements externes de la photopériode [14].

Chez les mammifères, contrairement à d'autres espèces, le signal photopériodique est perçu uniquement par la rétine qui transmet, par voie synaptique, le signal photopériodique à la glande pinéale, petite glande au centre du cerveau. Celle-ci transforme le signal lumineux en un signal chimique via la synthèse et la sécrétion de mélatonine [15]. Cette hormone est synthétisée uniquement pendant la nuit et est délivrée au système nerveux central via le liquide cérébrospinal et aux tissus périphériques via la circulation générale. Pour contrôler l'activité de reproduction chez le mouton, la mélatonine agit sur différentes structures où elle se lie à des récepteurs spécifiques puis stimule, environ 45 jours après le début de l'exposition photopériodique, l'activité pulsatile du couple GnRH-LH, lequel, à son tour, pilote l'activité gonadique puis comportementale.

4 Contrôle et maîtrise de la reproduction chez les petits ruminants

Le contrôle de la reproduction chez les petits ruminants, à savoir le choix *a priori* du temps et du mode de fécondation, est intéressant pour plusieurs raisons [3, 16]. Il permet d'abord le choix, pour l'agriculteur, du moment de la mise-bas et des productions associées dans l'année qui peut ainsi coïncider avec les conditions alimentaires et/ou de marché qui sont les plus favorables. Il permet également de synchroniser le calendrier des naissances, ce qui conduit à une organisation simplifiée de son travail par un contrôle plus facile de la parturition, et la formation de lots plus uniformes d'animaux pour l'alimentation ou pour la vente. Enfin, il est avant tout un outil qui fournit une très forte accélération du rythme du progrès génétique, en particulier en association avec l'insémination artificielle (IA) qui permet la détection et la diffusion des meilleurs gènes mâles dans tous les troupeaux. Ainsi, les travaux relatifs à cette maîtrise sont répartis en trois grandes catégories.

4.1 Contrôle de la reproduction par les traitements hormonaux exogènes

Dans les pays industrialisés et dans les systèmes d'élevage intensif, notamment en Europe, ce contrôle a fait l'objet de nombreuses recherches après la découverte des rôles essentiels des hormones stéroïdes, en particulier de la progestérone (P4), et des gonadotropines (LH, FSH et l'eCG également appelée PMSG). Ces recherches ont abouti à la mise au point de traitements hormonaux pour l'induction et la synchronisation de l'ovulation et de l'oestrus qui sont encore actuellement largement utilisés par les agriculteurs. Dans les pays industrialisés, les coûts de ces traitements sont bien pris en charge par la valeur élevée de la production laitière et les progrès génétiques rapides rendus possibles par l'insémination artificielle (IA) souvent associée à cette synchronisation.

Ainsi, sur la base de ces observations, les traitements « hormonaux » ont été développés dans les années 1960-70 en utilisant des analogues artificiels de P4 déposés sur une éponge vaginale, laissée en place pendant une dizaine de jours, puis enlevée en même temps que l'injection de l'eCG. Ces traitements, suivie par une IA à un temps prédéterminé permettent d'atteindre une fertilité (taux de mise bas) supérieure à 60 % chez les moutons et les chèvres. Des centaines de milliers de traitements sont utilisés chaque année, notamment dans une grande majorité des souches laitières (Alpine et Saanen chèvres, moutons Lacaune).

Malgré le succès avéré de cette méthode, l'utilisation actuelle des traitements hormonaux ne va pas sans poser un certain nombre de problèmes sanitaires, environnementaux et sociétaux. Tout d'abord, l'injection d'hormones exogènes à des doses souvent supra-physiologiques soulève un certain nombre de questions sur les potentiels résidus au sein des produits destinés à la consommation humaine (lait, viande...) mais également sur la santé des animaux eux-mêmes et sur leur bien-être. En effet, certaines de ces hormones (cas de l'eCG par exemple) étant d'origine animale, il existe un risque sanitaire associé non nul, et ce d'autant plus que ces hormones sont administrées par voie intramusculaire. De plus, les animaux présentent également une immunisation progressive contre l'injection d'eCG (développement d'anticorps anti-eCG) qui est de nature protéique. Ceci fait que les animaux ne répondent plus au traitement au-delà de 3 injections. Cette limitation induit un raccourcissement de la carrière des animaux qui pose un problème économique certain. Par ailleurs, ces hormones exogènes, une fois métabolisées, finissent par se retrouver au sein de l'environnement, et notamment des milieux aquatiques. Certaines de ces hormones (notamment les hormones stéroïdes) peuvent être assez rémanentes et avoir une action du type « perturbateur endocrinien » sur la faune sauvage mais également sur l'homme. Pour ces raisons, ces pratiques posent de plus en plus de problèmes au niveau de leur acceptation à la fois par le législateur, mais surtout par la société et les consommateurs. Enfin, sur le plan économique, l'utilisation des traitements hormonaux représente un coût non négligeable ainsi qu'une certaine technicité qui font qu'ils ne sont utilisables qu'au sein de systèmes d'élevage des pays développés avec une forte valeur ajoutée de la production par femelle.

4.2 Les traitements lumineux

Une alternative aux traitements hormonaux est l'utilisation de traitements lumineux puisque l'activité de l'axe reproducteur est, chez les petits ruminants, sous le contrôle direct de la photopériode. Ainsi, en jouant sur l'exposition photopériodique des animaux, il est possible de stimuler leur activité sexuelle tout au long de l'année. Chez les espèces dites « de jours courts » (JC ; c'est-à-dire celles qui sont sexuellement actives pendant les JC), comme les brebis et les chèvres, les JC sont stimulateurs et les jours longs (JL) inhibiteurs de l'activité sexuelle. Ainsi, en soumettant des animaux à des photopériodes appropriées, il est possible de contrôler la saisonnalité de la reproduction. Cette propriété est utilisée dans les traitements lumineux appliqués en ferme ou dans les centres producteurs de semence destinée à l'insémination artificielle.

Dans les centres de production de semence pour l'IA des chèvres et des brebis, désormais équipés de bâtiments fermés étanches à la lumière, des régimes photopériodiques « accélérés » faisant alterner en permanence un mois de JL avec un mois de JC permettent le maintien d'une production de semence élevée des boucs et béliers, sans variation saisonnière de qualité de la semence. Actuellement, tous les boucs du schéma national d'amélioration génétique français (plus de 70 boucs par an) sont traités avec une alternance rapide JL-JC, ce qui permet une augmentation importante de la production de doses pour l'IA par bouc et par an (+ 40 % environ ; [17]). Lorsqu'il n'existe pas une nécessité de production continue de semence au cours de l'année, les mâles, élevés en bergerie ouverte, sont soumis à 2-3 mois de JL (de décembre à février) suivis soit par un retour en photopériode naturelle, soit par un traitement avec des implants sous-cutanés de mélatonine pour mimer des JC. Ce traitement JL-JC stimule la production de semence en quantité et en qualité suffisantes pendant 2-3 mois, mimant ainsi la saison sexuelle normale [18].

Dans les exploitations caprines (toujours en chèvreries ouvertes), les mâles et les femelles sont soumis au deuxième type de traitement utilisé dans les centres de production de semence pour l'IA (« JL » - « JC »). Ce traitement est toujours associé à un « effet mâle » (c'est-à-dire l'introduction de boucs, traités de la même manière, entre 35 et 75 jours après le début des « JC » et laissés 45 jours avec les chèvres), de façon à induire des ovulations et le comportement d'œstrus associé. Dans de telles conditions, les niveaux de fertilité à contre-saison et la prolificité des femelles peuvent être maintenus à un haut niveau ($>$ 75 % de taux de mises bas avec environ 2 chevreaux par mise bas ; [19]).

Cependant, les traitements lumineux présentent également un certain nombre d'inconvénients, à commencer par une latence d'action qui ne se manifeste qu'à long terme : plusieurs semaines de traitement sont nécessaires avant de voir un effet. De plus, leur mise en œuvre n'est pas toujours aisée dans des structures d'élevage standard (difficulté d'exposer un grand nombre d'animaux à un traitement photopériodique strict sans contamination lumineuse exogène...).

4.3 L'effet mâle, une alternative aux traitements hormonaux

Par contraste, l'effet mâle, qui correspond à la réactivation de l'axe reproducteur suite à l'introduction d'un mâle dans un troupeau de femelles en anœstrus (ou en « contre-

saison ») permet d'éviter l'ensemble de ces problèmes. Il est par ailleurs actuellement l'unique procédé permettant la reproduction des petits ruminants (chèvre et brebis) en contre-saison en agriculture biologique.

L'effet mâle est mentionné dans la littérature scientifique dès le XIX^{e}, puis au cours du XX^{e} siècle [20, 21, 22]. À l'instar de ce qui est observé chez les cervidés en conditions naturelles, il permet la synchronisation efficace des œstrus et de l'ovulation par la réintroduction d'un mâle sexuellement actif dans un groupe de femelles. Ce mécanisme est particulièrement intéressant, car il ne nécessite qu'une simple manipulation des animaux d'un lot à l'autre, sans l'utilisation d'hormones. Longtemps considérée comme la « synchronisation des pauvres », il est particulièrement adapté pour les élevages de chèvres et de moutons dans les pays en développement qui sont généralement détenus par des petits agriculteurs aux ressources financières limitées. Néanmoins, la pression croissante des préoccupations environnementales en France et plus largement dans les pays industrialisés a récemment réorienté un certain nombre d'actions de recherches vers la nécessité de mettre au point des techniques plus durables et moins invasives (n'utilisant notamment pas de stéroïdes exogènes). Ainsi, l'utilisation de l'effet mâle apparaît actuellement une stratégie de choix pour un contrôle durable de la reproduction des petits ruminants, permettant par ailleurs de fournir une meilleure image des filières d'élevage.

Dans ce cadre, un certain nombre de travaux ont montré l'importance de l'activité sexuelle mâle pour l'induction d'une réponse efficace chez la femelle. En effet, lors de la période d'anœstrus chez la femelle, le mâle connaît également une période de plus faible activité sexuelle. Dans ce cadre, il a été montré que l'utilisation de mâles dont le comportement sexuel a été au préalable stimulé par un traitement photopériodique adapté, induit une réponse très efficace chez les femelles. Le traitement photopériodique classiquement utilisé chez les mâles consiste à exposer ceux-ci à 2,5 mois de jours longs (soit 16h de lumière / 8h d'obscurité par jour) entre le 1er novembre et la mi-janvier. À cette date, les animaux sont ensuite exposés aux variations naturelles de la photopériode, qui à cette époque de l'année, est de durée plus courte (environ 9h de jour / 15h d'obscurité par jour) même si cette durée va croissante. Cette différence relative de photopériode (16h de jour *vs* 9h) induit une activation de l'axe gonadotrope chez le mâle qui se traduit au bout de 6 à 8 semaines (soit à la mi-mars, à un moment où les femelles sont en anoestrus), par une élévation du volume testiculaire, de la sécrétion de testostérone, du comportement sexuel et de l'odeur des mâles [23].

Lorsque ces mâles sexuellement actifs sont introduits auprès de femelles en anœstrus, ils induisent de manière spectaculaire la reprise de l'ovulation ($>$ 90 % chez les mâles actifs *vs* 10 à 20 % en utilisant des mâles non traités et donc inactifs). Ce fort taux ovulatoire conduit à des taux de gestation importants (60-70 %) c'est-à-dire des performances tout à fait satisfaisantes pour le développement de son utilisation en élevage, et ce sous des latitudes tempérées comme subtropicales [24, 25].

L'efficacité avec laquelle les mâles stimulés activent la fonction de reproduction femelle peut également être mise en évidence au niveau physiologique par le fait que l'introduction d'un mâle sexuellement actif induit une reprise plus soutenue de la libération de la LH par rapport à un groupe de femelles où l'on introduit un mâle ne recevant

pas de traitement photopériodique et donc n'exprimant pas un comportement sexuel actif ou par rapport à un groupe de femelles isolées. De même, au niveau neurobiologique, l'introduction d'un mâle sexuellement actif induit une activation cellulaire plus importante au sein des populations cérébrales hypothalamiques contrôlant la réponse à l'effet mâle [26, 27].

L'action de ces mâles sexuellement actifs est si efficace pour la réactivation de l'axe gonadotrope, que la femelle peut n'être stimulée que sur une courte période journalière sans perte d'efficacité dans la réponse à l'effet mâle. En effet, alors qu'il a longtemps été considéré que le contact mâle / femelle devait être permanent pour obtenir l'ovulation, l'utilisation de mâles sexuellement actifs a permis de démontrer qu'un contact journalier même limité à 15 minutes reste efficace [28, 29, 30]. Ce résultat permet de proposer de nouveaux schémas d'utilisation de l'effet mâle en élevage où le nombre limité de mâles généralement présents restreint l'utilisation de l'effet mâle à un nombre limité de femelles. En effet, il devient possible d'utiliser les mêmes mâles pour stimuler différents groupes de femelles ou des groupes avec un sex-ratio mâles / femelles plus faible. Ainsi, il a été montré que l'utilisation de mâles pour stimuler trois groupes successifs de femelles pendant 4h/jour donnait des résultats identiques à la stimulation d'un seul groupe de femelles pendant 4h par un nombre équivalent de mâles [31]. De manière remarquable, aucune perte de fertilité liée à un épuisement physique ou spermatogénétique des mâles n'est observée malgré le nombre très important de femelles à stimuler (trois mâles pour stimuler et saillir 80 femelles ; [31]).

Enfin, il a été montré au moins chez les caprins que ces mâles sexuellement actifs sont si efficaces pour stimuler l'axe gonadotrope des femelles, que la présence continue des mâles auprès des femelles empêche la survenue de l'anœstrus saisonnier [32]. Cet effet, mis en évidence tout d'abord chez les caprins, est également vérifiable chez les ovins [33]. Ces résultats spectaculaires démontrent l'efficacité des signaux socio-sexuels pour le contrôle de la fonction de reproduction et l'intérêt de l'étude et de la compréhension des bases comportementales, physiologiques et neuroendocriniennes des interactions entre les sexes afin de proposer des méthodes plus durables de contrôle de la fonction de reproduction au sein des systèmes d'élevage. Dans ce cadre, l'effet mâle, bien qu'utilisé depuis de nombreuses années, est incontestablement une solution d'avenir intéressante pour la transformation des élevages actuels vers l'utilisation de techniques respectant les trois piliers de la durabilité : il est moins coûteux que les traitements hormonaux classiques, il n'a aucune incidence sur l'environnement, il favorise le bien-être animal.

⋆

La recherche agronomique de ces cinquante dernières années, poursuivant l'objectif d'extraire l'éleveur de la contrainte de la reproduction saisonnée chez les ovins et caprins, révolutionne ce faisant un schéma plurimillénaire d'élevages très fortement rythmés par ce cycle saisonnier. Des tentatives plus anciennes de manipulation ont été citées, au moins dès le XIX^{e} siècle pour l'effet mâle par exemple, mais cette contrainte n'a-t-elle pas existé bien plus anciennement, dans des termes similaires voire encore

plus marqués ? Le caractère saisonnier du cycle reproductif des ovins et des caprins est hérité de l'ancêtre sauvage. Qu'en était-il en Préhistoire ? En Europe, plus de 10 500 ans de manipulation par l'homme séparent les races ovines domestiques actuelles de leurs ancêtres sauvages, plus de dix millénaires au cours desquels des redistributions de populations, la conduite de l'élevage (alimentation, gestion démographique) et plus récemment l'adaptation aux lois des marchés ont pesé sur l'héritage de l'ancêtre sauvage [34]. Aujourd'hui les capacités reproductives des ovins et caprins présentent des différences selon les races, dont certaines ont une histoire (récente ?) régionale [34, 6]. Alors est-il possible d'écrire cette histoire depuis le début de la domestication ? Dans quelle mesure les traits observés chez les races ovines actuelles reflètent-ils la situation qui prévalait chez les premiers cheptels domestiques ?

5 Retour quelques millénaires plus tôt, en Préhistoire

Les moutons européens (*Ovis aries*) sont issus de lignées proches-orientales. L'archéozoologie et la génétique des populations ont démontré que l'ancêtre sauvage du mouton, *Ovis orientalis* – absent d'Europe, fut initialement domestiqué dans le sud-est de l'Anatolie, où un processus de contrôle croissant de l'homme sur les ovins a entraîné des modifications morphologiques de leur squelette dès 8500 avant notre ère [35]. Dès les premiers temps de sa domestication, le mouton a été élevé pour sa viande et son lait [36, 37], tandis que l'exploitation des toisons ne s'est développée que quelques millénaires plus tard, à la transition entre le Néolithique et l'âge du Bronze [38].

Les lignées domestiques du mouton ont été introduites en Europe depuis les Balkans au début du VII^{e} millénaire av. n.è. De là, elles ont diffusé le long des côtes nord méditerranéennes d'une part, suivant le couloir danubien d'autre part, pour atteindre les côtes nord-occidentales d'Europe vers 5000 av. n.è. Les moutons ont été introduits dans les îles britanniques au début du IV^{e} millénaire av. n.è. et sont attestés dans l'archipel des Orcades, en Écosse, vers 3600 av. n.è. [39]. Au cours de cette diffusion vers l'ouest et vers le nord, les moutons ont été acclimatés à différents environnements et paysages, le long d'un vaste gradient latitudinal. De fortes contraintes environnementales ont dû peser sur l'élevage européen néolithique, dont certaines ont pu influencer le cycle reproductif des animaux domestiques, en particulier du mouton.

Tout comme dans les élevages actuels, la période et la durée des naissances ont constitué des paramètres clefs des systèmes d'élevages anciens. Si les enjeux économiques étaient différents en terme de marché, les contraintes à l'échelle du système d'élevage étaient au moins tout aussi fortes, en terme d'organisation des tâches, eu égard à l'attention soutenue que nécessite la période des naissances, en termes de disponibilité des produits animaux, les naissances initiant la disponibilité du lait, et enfin en terme de stratégie résidentielle, chez des sociétés qui ont pu continuer de pratiquer une mobilité, cause potentielle de mortalité chez les plus jeunes.

Malgré l'absence de preuve archéologique directe, les archéozoologues ont longtemps considéré qu'en Europe préhistorique les naissances des animaux domestiques étaient fortement saisonnées. Cette hypothèse de travail est en effet la plus probable en ce qui concerne le mouton. Aussi l'objet de la recherche actuelle n'est pas tant de confirmer

une reproduction saisonnée que de définir plus précisément à quel moment de l'année et sur combien de temps avaient lieu les naissances. Une meilleure définition de ces paramètres, y compris dans leur variabilité aux échelles régionales et interrégionales, devrait permettre une compréhension acccrue des rythmes saisonniers des premiers systèmes d'élevages européens et des contraintes socio-économiques associées, voire de mettre en évidence des choix techniques - qui sont aussi des choix culturels, des sociétés du passé.

Pour accéder directement à cette information, une approche interdisciplinaire a été développée. À la rencontre entre la biogéochimie et l'archéozoologie, elle met en œuvre des analyses isotopiques sur les restes dentaires archéologiques. Les dents se conservent particulièrement bien et sont souvent abondantes dans les contextes archéologiques. Elles sont constituées d'éléments incorporés via l'alimentation, dont les compositions isotopiques renseignent sur l'environnement et le climat : en ce sens elles constituent de précieux enregistrements de la paléoécologie [40]. Elles livrent un enregistrement isotopique reflétant l'histoire individuelle et sont utilisées pour l'étude des pratiques d'élevage, notamment pour l'étude de l'alimentation et la mobilité des troupeaux [41], et particulièrement, pour la définition de la saison de naissance.

6 Déterminer la saison de naissance des moutons préhistoriques

6.1 L'analyse des isotopes stables de l'oxygène dans l'émail dentaire

Pour déterminer la saison de naissance, l'analyse porte sur l'oxygène de l'émail dentaire. La composition isotopique en oxygène (c'est-à-dire la teneur relative des deux isotopes stables ^{18}O et ^{16}O, exprimée par le $\delta^{18}O$) de la fraction minérale du squelette (la bioapatite) est liée à celle de l'eau corporelle, qui résulte du bilan entre l'eau de l'alimentation et l'eau perdue par excrétion et par transpiration. Chez les grands herbivores d'Europe tempérée, les valeurs du $\delta^{18}O$ de la bioapatite du squelette sont fortement corrélées à celles des précipitations locales [42, 43]. À son tour, le $\delta^{18}O$ des précipitations est affecté par des facteurs climatiques et géographiques, parmi lesquels, essentiellement la température ambiante et ses variations à l'échelle saisonnière. Sous les latitudes moyennes et hautes d'Europe, les valeurs les plus élevées du $\delta^{18}O$ des précipitations sont observées à la saison la plus chaude, les plus basses à la saison la plus froide [44].

Durant sa formation, la dent enregistre, puis conserve, un enregistrement chronologique de l'histoire isotopique individuelle. Cet enregistrement peut être reconstruit par un échantillonnage sérié des tissus dentaires suivant l'axe de croissance de la dent (figure 4). En particulier, les séquences de $\delta^{18}O$ mesurées dans l'émail des dents des herbivores montrent des variations cycliques reflétant les tendances saisonnières [45, 46] (figure 5a).

6.2 Décrire la distribution annuelle des naissances

Parce que le calendrier de la croissance dentaire est fixe au sein d'une espèce, deux individus nés à la même saison enregistrent la même séquence du cycle saisonnier

dans une dent donnée. Décrire la variabilité interindividuelle dans la séquence de $\delta^{18}O$ mesurée dans une dent revient ainsi à décrire la saisonnalité des naissances [45, 46] (figure 5b). Une approche systématique de ce principe a été mise en œuvre pour la reconstitution de la saisonnalité des naissances dans les troupeaux sauvages et domestiques du passé, afin de contribuer à l'histoire des stratégies de chasse et l'élevage [47-52]. Parmi les premières applications à des dents de moutons archéologiques, celle conduite sur le site de Kasteelberg (province du Cap, Afrique du Sud, I^{er} millénaire av. n.è.) sous un climat de type méditerranéen, a démontré une distribution bimodale des naissances du mouton, en accord avec les descriptions des observateurs européens du XVII^{e} siècle mentionnant deux agnelages par an pour les moutons indigènes [47].



Figure 4 – Échantillonnage séquentiel de l'émail dentaire sur le lobe médian d'une troisième molaire inférieure de mouton du site chalcolithique de Borduşani-*Popină* (Roumanie).

Dans ces premières études, la saisonnalité des naissances était estimée par la variabilité interindividuelle dans la localisation de l'optimum du $\delta^{18}O$ sur la couronne de la deuxième ou troisième molaire (figure 5b). Cette variabilité, exprimée en terme de distance sur la couronne dentaire, mais qui ne pouvait pas être traduite en terme de temps, permettait une appréciation qualitative à semi-quantitative de la saisonnalité des naissances : un groupe d'individus montrant des séquences de $\delta^{18}O$ en phase étaient tous nés sur une période courte du cycle annuel (pas nécessairement la même année) ; des séquences opposées révélaient des naissances séparées de six mois ; entre ces deux cas extrêmes, la distribution des séquences pouvaient décrire des périodes de naissance restreintes ou étendues.

Quand la procédure fut appliquée à un référentiel de molaires de moutons actuels de saison de naissance connues, il fut démontré que les séquences de $\delta^{18}O$ pouvaient être modélisées par une équation dérivée d'une fonction cosinus [53]. La modélisation des séquences permet désormais non seulement de décrire objectivement les données et notamment la position des valeurs optimales de $\delta^{18}O$, mais également de calculer la période du cycle, c'est-à-dire la distance sur laquelle la séquence couvre une année, et ainsi de lier à la distance le temps (figure 6). Le plus important est que la période du cycle, définie individuellement, peut être utilisée pour normaliser la position (distance à la jonction émail / racine) de l'optimum sur la couronne dentaire, afin d'éliminer le facteur de variabilité interindividuelle dans la taille de la dent. Suivant

cette procédure, la variabilité interindividuelle dans la saison de naissance peut être véritablement quantifiée.

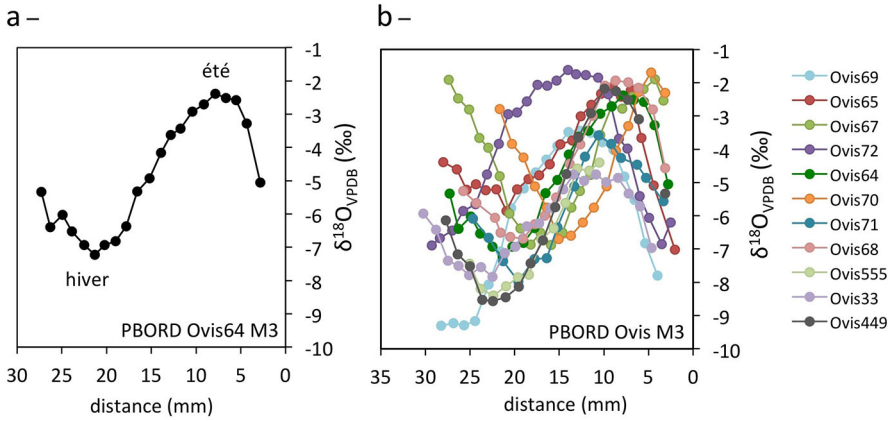


FIGURE 5 – L'analyse séquentielle du δ^{18}O de l'émail permet une reconstitution du cycle saisonnier (a). La variabilité interindividuelle dans le positionnement des séquences sur la couronne (distance à la limite émail / racine) est une expression de la variabilité dans la saison des naissances (b). Exemple des moutons du site chalcolithique de Borduşani-*Popină* (Roumanie).

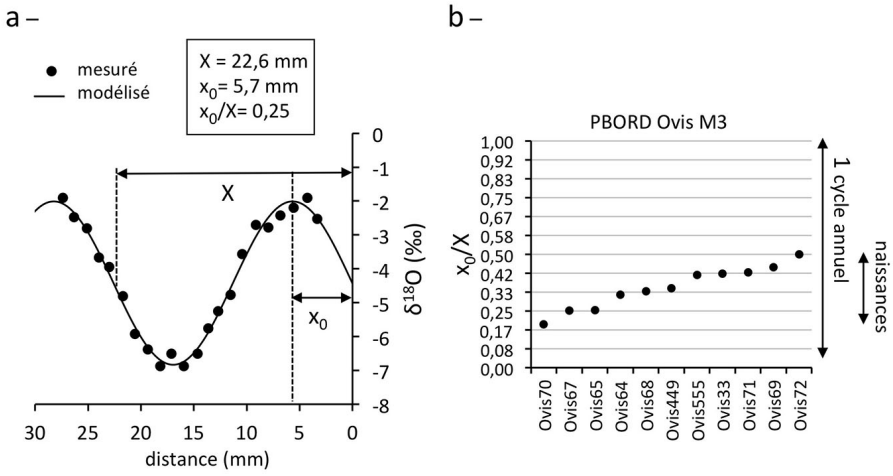


FIGURE 6 – Modélisation des séquences de δ^{18}O mesurées dans les dents (a), et quantification de la variabilité interindividuelle dans la saison de naissance après normalisation du positionnement de l'optimum du cycle (x_0) par la période du cycle (X). Exemple des moutons du site chalcolithique de Borduşani-*Popină* (Roumanie).

6.3 Déterminer la saison des naissances à l'aide de référentiels actuels

Les tentatives pour déterminer la saison de naissance en rapportant directement les séquences de δ^{18}O mesurées dans les dents au calendrier de croissance dentaire [50] posent un problème méthodologique. De longue date, des études histologiques ont

montré que l'émail est minéralisé suivant un processus progressif et discontinu, entraînant un délai dans la minéralisation du tissu par rapport au calendrier initial de formation de la dent, lorsqu'a lieu la minéralisation primaire [54]. Les conséquences pour le calendrier de l'enregistrement du signal isotopique ont été démontrées notamment chez le mouton [55, 51, 53]. Pour l'heure, la saison de naissance est déterminée par comparaison avec des référentiels actuels : des séquences mesurées sur des dents de moutons dont la saison de naissance est connue. Ceux-ci comprennent, pour la deuxième molaire, le référentiel de Carmejane (Haute-Provence ; [51]) pour des naissances de fin d'hiver et de fin d'été ; le référentiel de Rousay (Orcades ; [53]) pour des naissances de milieu de printemps (figure 7).

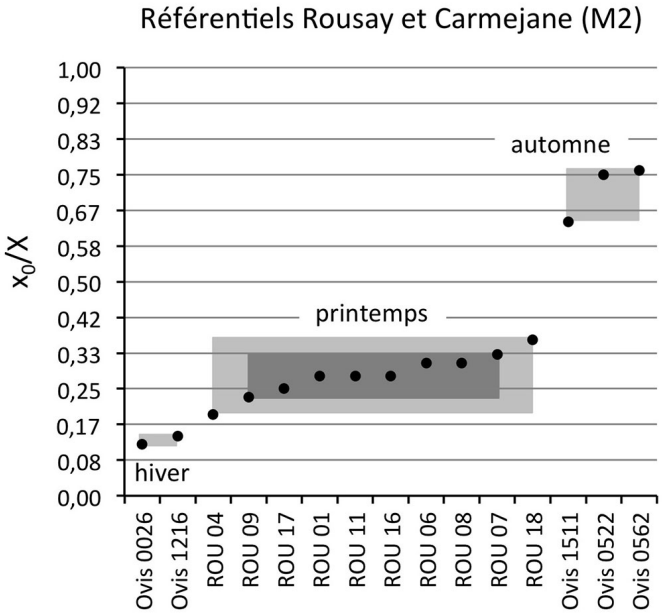


FIGURE 7 – Les séquences de $\delta^{18}O$ mesurées sur les deuxièmes molaires (M2) de moutons actuels de Rousay (Orcades ; l'intervalle gris foncé inclut un écart type autour de la moyenne des dix individus) et de Carmejane (Provence), constituent des valeurs de référence avec lesquelles comparer les résultats obtenus sur les spécimens archéologiques (données [51, 53]).

6.4 Limites méthodologiques

Des limitations à ce protocole analytique doivent être gardées à l'esprit, certaines liés à la nature de l'enregistrement archéologique, d'autres à la méthodologie mise en œuvre.

1. Excepté en de rares occasions, l'assemblage archéozoologique résulte de décennies voire de siècles d'activités et constitue un palimpseste de troupeaux. Par ailleurs, suivant le contexte archéologique (lieu cérémoniel *vs* habitat, par exemple) et les stratégies économiques et sociales (acquisition d'animaux par

échange) certains des restes présents sur le site peuvent être d'origine exogène. Ces différentes causes peuvent exacerber la variabilité interindividuelle.

2. L'analyse est le plus souvent conduite sur la deuxième (M2) ou la troisième molaire (M3), appartenant à des individus ayant survécus à leur première année [56]. Par conséquent, l'estimation de la distribution des naissances n'inclut pas les mortalités néonatale et infantile. Ceci peut réduire artificiellement la durée de la période des naissances, si la mortalité s'applique essentiellement aux naissances précoces ou tardives.
3. La procédure de normalisation par la période du cycle annuel élimine la variabilité interindividuelle dans la taille de la dent ; elle n'élimine pas la variabilité interindividuelle dans le calendrier de développement dentaire. Or celle-ci pourrait être significative sur la M3 (55, 51). En dépit de cela, la M3 est préférée à la M2 lorsque l'analyse doit porter sur des dents isolées plutôt que des dents extraites de rangées dentaires. Sur les dents isolées, l'identification de la M3 est aisée, tandis la distinction morphologique entre les M2 et M1 est problématique.
4. La détermination de la saison de naissance par la comparaison avec les référentiels actuels suppose un calendrier de développement dentaire similaire chez les races actuelles et les troupeaux anciens. Ce prérequis n'est pas vérifié.

En dépit de ces limitations, cette nouvelle approche interdisciplinaire offre une possibilité insoupçonnée encore il y a quelques années d'accéder à la dimension saisonnière des élevages préhistoriques et ainsi d'aborder les systèmes techniques et l'organisation socio-économique de ces sociétés agropastorales de façon très concrète. Nous présentons dans ce qui suit une synthèse des résultats obtenus sur six sites archéologiques d'Europe datés du VI^{e} au III^{e} millénaires av. n.è. Plusieurs millénaires les séparent déjà des premiers temps de la domestication au Proche Orient. Des recherches similaires ont été récemment initiées ou sont en cours sur des sites archéologiques proches-orientaux plus anciens (voir notamment [52]). Cette petite synthèse européenne, bien que composée d'un corpus encore réduit, n'est pas loin de constituer un état des lieux des recherches actuelles ; cependant des corpus encore inédits viendront très prochainement l'enrichir et la forte dynamique d'étude dans cette voie, poursuivant également toujours la réflexion méthodologique, promet un avenir riche d'enseignement.

7 État des lieux dans les élevages préhistoriques d'Europe (VI^{e}-III^{e} millénaires av. n.è.)

7.1 Corpus d'étude

Le corpus d'étude comprend pour le moment essentiellement des sites localisés en Europe du Sud-Est d'une part (nous présentons des résultats obtenus en Roumanie mais des données existent en Hongrie et sont en cours d'acquisition en Bulgarie et en Serbie) et en Europe Nord Atlantique d'autre part, incluant le Bassin parisien et la Grande-Bretagne – l'archipel des Orcades (figure 8). Les deux groupes incluent les systèmes d'élevage les plus anciens pour la région considérée (tournant du VI^{e} millénaire en Roumanie, début IV^{e} dans les Orcades) et des sites leur succédant de

plusieurs siècles voire du millénaire suivant. Le contraste latitudinal entre les sites des Orcades et ceux de Roumanie (59 à 60°N *vs* 43 à 45°N) offre également un cadre comparatif intéressant, étant donné le rôle décisif de la photopériode dans le calage du cycle de fertilité de la brebis (voir à ce sujet 1.1).

Les sites de Roumanie comptent l'établissement du Néolithique ancien de Măgura, le village chalcolithique de Cheia et le village-tell chalcolithique de Borduşani-*Popină*. Măgura-*Boldul lui Moş Ivănuş* (6000-5800 av. n.è.), dans la plaine d'inondation de la rivière Teleorman, est un habitat de la culture Starčevo-Criş I affiliée au plus ancien Néolithique des Balkans. L'élevage y a joué un rôle majeur dans l'économie de subsistance. Les caprinés (essentiellement du mouton), qui dominaient en nombre les bovins et le porc, ont été exploités pour leur viande et pour leur lait [57]. Cheia (5215-4855 av. n.è.) est un petit village du plateau de Dobroudja, entre la Mer noire et le Danube. Il fut occupé périodiquement par des communautés de culture Hamangia au tout début du Chalcolithique. Bien que la chasse ait porté sur une grande diversité de taxons sauvages, l'essentiel de la viande consommée était d'origine domestique. Les caprinés (essentiellement du mouton), qui dans l'assemblage archéologique figurent en seconde position derrière les bovins en nombre de restes, ont fourni notamment de la viande tendre [58]. Borduşani-*Popină* (4490-4263 av. n.è.) est un village-tell chalcolitique localisé sur une île du Danube. L'occupation principale est de culture Gumelniţa phase A2. Elle est le fait d'une communauté agropastorale qui a très largement exploité les ressources fluviales et cynégétiques environnantes. L'élevage y tenait un rôle important, et les caprinés (essentiellement le mouton) ont livré moins de restes que le porc et les bovins. Les profils de mortalités témoignent d'un abattage ciblé sur les jeunes moutons, qui auraient fourni de la viande tendre [59].

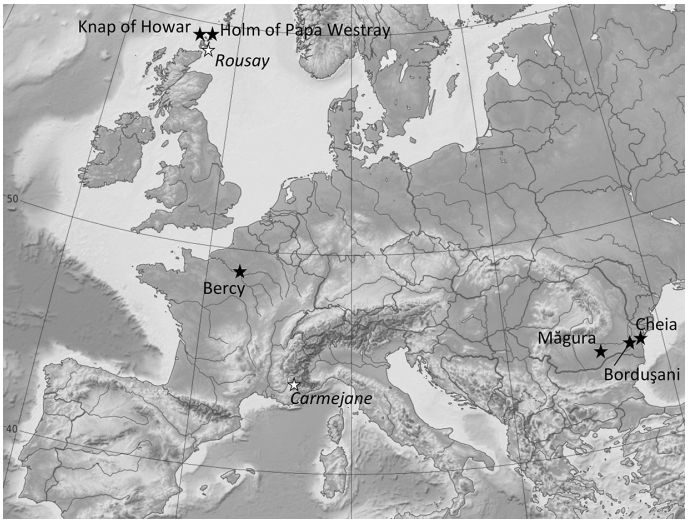


Figure 8 – Localisation des référentiels actuels de Rousay et Carmejane, et des sites archéologiques cités dans le texte.

Dans les Orcades, Knap of Howar (3700-2800 av. n.è.) constitue le plus ancien témoignage de la présence de communautés agropastorales dans l'archipel écossais. Cette petite ferme, localisée sur l'île de Papa Westray, inclut deux maisons de pierres sèches flanquées de fosses dépotoirs ayant livré des déchets domestiques datant de l'occupation de la ferme [60]. Ceux-ci comptaient notamment des restes osseux prédominés par les bovins et le mouton, ce dernier ayant été exploité essentiellement pour sa viande. Toujours dans les Orcades, la tombe mégalithique de Holm of Papa Westray, localisée sur un îlot périphérique de Papa Westray, abritait les squelettes de huit à neuf humains, inhumés en deux phases durant le IV^{e} millénaire puis au tout début du III^{e} millénaire av. n.è. [61-63]. La tombe a également livré des milliers d'ossements de moutons incluant essentiellement de très jeunes individus. Ces restes de moutons se sont accumulés plus tard, durant la première moitié du III^{e} millénaire (2880-2490 av. n.è.). Le monument est sans doute resté ouvert pour un temps et aura servi d'abri à une population de moutons laissés en libre pâture sur l'îlot [64].

Un assemblage additionnel provient du site de Bercy (c. 3900 av. n.è.) sur les rives d'un paléochenal de la Seine (Paris). Le village fut occupé principalement au Néolithique moyen par des communautés de la culture du Chasséen septentrional [65, 66]. Outre la céréaliculture et la chasse, les villageois de Bercy ont pratiqué un élevage largement dominé par les bovins, mais au sein duquel le mouton avait aussi sa place. Ce dernier a fourni essentiellement de la viande mature [67].

7.2 Des agnelages saisonnés, plus tardifs aux latitudes élevées

Bien qu'encore réduits par leur nombre, ces corpus livrent une première image permettant de nourrir à la fois la réflexion historique (archéologique) et méthodologique. La plupart des études ont été menées sur des M3 (figure 9), dont la détermination morphologique ne pose pas de problème même sur une dent isolée de la rangée dentaire ; lorsque l'assemblage comptait suffisamment de rangées dentaires préservées, le choix a pu porter sur la M2 (figure 10) lorsqu'elle était plus abondante que la M3. Cette dernière présente l'intérêt de pouvoir être comparée aux référentiels actuels.

Sur ces sites européens datés des VI^{e} au III^{e} millénaires av. n.è., les naissances des moutons étaient saisonnées. La durée de la période des naissances avoisinait 3 à 4 mois, bien que ce chiffre puisse être surestimé par la variabilité interindividuelle dans le calendrier de formation des dents. On met parfois en évidence un individu né en dehors de la période principale des naissances (par exemple, Ovis 14 à Cheia : figures 9 et 10) : ces individus désaisonnés ont pu naître d'un petit nombre de brebis dont l'horloge biologique était décalée par rapport au reste du troupeau. Ce phénomène est observé, à l'heure actuelle, chez certaines races ovines où la totalité des brebis ne sont pas en arrêt simultané d'ovulation [73].

Un agnelage étalé globalement sur une durée maximale de trois à quatre mois, pourrait donc représenter une période plus longue que celle observée aujourd'hui chez le mouflon européen (un descendant du mouton domestique néolithique, échappé au contrôle de l'homme ; mais en l'état, le plus proche représentant vivant des premières lignées européennes domestiques), chez lequel les naissances s'étalent sur deux mois [34, 52] ; plus longue également que celle mesurée sur des moutons du milieu du VIII^{e} millé-

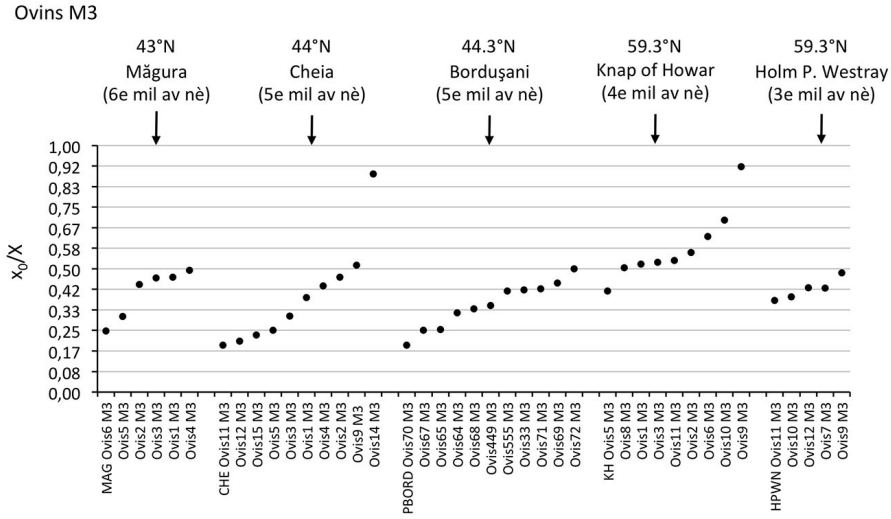


FIGURE 9 – Distribution des naissances du mouton à Măgura (MAG, [68]), Cheia (CHE, modifié d'après [69]), Borduşani-*Popină* (PBORD, [70] et inédit), Knap of Howar (KH, [71, 72]) et Holm of Papa Westray (HPWN, [72]). Sur l'axe des ordonnées, chaque graduation représente une durée d'un mois.

naire av. n.è. au Proche-Orient [52], inférieure à trois mois ; plus courte en revanche que chez la plupart des races ovines actuelles améliorées. Cette tendance s'accorderait avec l'idée suivante laquelle la domestication a conduit à l'allongement de la période d'activité sexuelle chez le mouton domestique, par une initiation plus précoce que celle-ci par rapport au mouflon [52].

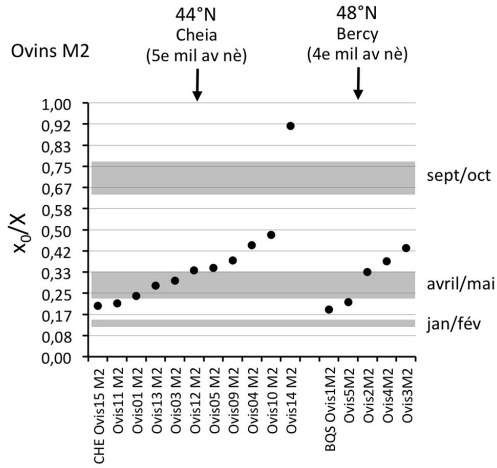


FIGURE 10 – Distribution des naissances du mouton sur les sites archéologiques de Cheia (CHE, [69]) et Bercy (BQS, [74]). Les données, acquises sur la deuxième molaire (M2), sont comparées aux valeurs de référence des moutons de Rousay et de Carmejane (figure 7).

Sur la figure 9, les sites archéologiques ont été ordonnés par latitude. Les données suggèrent des naissances plus tardives sur les sites des Orcades de latitudes élevées (Knap of Howar et Holm of Papa Westray localisés à 59°N) en comparaison à celles de sites de latitudes plus basses (Măgura, Cheia et Borduşani-*Popină*, entre 43 et 45°N), avec un décalage de plusieurs mois sur l'initiation des naissances. La saison de naissance peut être estimée par comparaison avec les référentiels actuels. Sur les sites de Cheia et de Bercy, les moutons analysés sont nés sur une période s'étalant entre la fin de l'hiver et le début de l'été, avec l'occurrence d'une naissance désaisonnée à la fin de l'automne à Cheia (figure 7). Sur le site de Cheia qui a livré des restes dentaires d'une préservation exceptionnelle, l'analyse a été dupliquée sur les M2 et M3. Cet assemblage peut être utilisé temporairement pour recaler indirectement les résultats obtenus sur le corpus des M3, en attendant la construction des premiers référentiels actuels sur les M3. Ainsi il est possible d'estimer que comme à Cheia, les moutons de Măgura et de Borduşani-*Popină* sont nés dès la fin de l'hiver tandis que les moutons des Orcades avaient des naissances déférées à la fin du printemps.

Ce schéma correspond à ce qui est observé actuellement, avec des agnelages plus tardifs aux latitudes élevées où la période du cycle photopériodique est réduite, diminuant d'autant la période de fertilité du mouton [34]. De fait, si dans le cas général en Europe tempérée les brebis débutent leur saison de reproduction en septembre pour des naissances arrivant dès février, les brebis implantées aujourd'hui dans les Orcades ne donnent pas naissance avant avril-mai ; des dates similairement tardives sont observées sur l'archipel voisin de St-Kilda, au nord-ouest de l'Écosse et avec des conditions climatiques similaires, où la lutte du mouton Soay débute en novembre pour donner des naissances en avril [75]. Les données du IV^{e} millénaire av. n.è. suggèrent que l'adaptation du cycle de reproduction des brebis aux conditions photopériodiques d'Europe Nord Atlantique a pu se faire rapidement (rappelons que Knap of Howar constitue la plus ancienne attestation de la présence du mouton dans l'archipel), à moins que la distribution des naissances observée chez les individus matures ne reflète que la fenêtre temporelle dans laquelle les jeunes avaient la plus forte chance de survie, dans un contexte environnemental où de fortes contraintes climatiques hivernales (exposition aux vents, précipitations, raréfaction de la végétation) auraient pu peser sur la mortalité néonatale [76]. Cependant, si le schéma observé à Holm of Papa Westray pourrait traduire l'élimination des naissances plus précoces du corpus final, un schéma tout autre est attesté à Knap of Howar, avec l'occurrence de naissances plus tardives, suggérant un décalage des naissances plutôt qu'une perte des individus nés précocement (figure 9). Au delà de la portée historique, s'ils venaient à être confirmés, ces premiers résultats en accord avec la physiologie animale, contribueraient en outre à asseoir méthodologiquement l'approche analytique.

8 Conclusion

Sur le corpus considéré, l'archéozoologie confirme le modèle attendu d'une forte saisonnalité des naissances pour le mouton européen entre les VI^{e} et III^{e} millénaires avant notre ère, tout en le précisant. Si cet élan pouvait être poursuivi par la multiplication des cas d'étude, il devrait pouvoir être possible un jour de déceler, à l'intérieur de schémas globaux dont les facteurs limitant seraient environnementaux et climatiques

(le principal facteur extérieur de la variation demeurant la photopériode et donc la latitude), une variabilité imputable à des choix techniques. Ces choix pourront être compris au regard d'autres données archéologiques et zootechniques relatives, notamment, aux stratégies résidentielles (car le calendrier des naissances pèse parfois sur celui de la mobilité des communautés pastorales [77]), aux parcours saisonniers, liés à la disponibilité des pâturages, et enfin à l'orientation des productions, en particulier l'éventualité d'une exploitation laitière. L'aptitude au désaisonnement, aujourd'hui caractéristique, notamment, de certaines races ovines du pourtour méditerranéen, est également une piste à laquelle consacrer une attention particulière. La présence d'individus désaisonnés, isolés dans un premier temps, a-t-elle pu attirer l'attention et faire l'objet d'un intérêt particulier pour aboutir à la création, par sélection, de lignées moins saisonnées donnant également des naissances à contre-saison ?

Écrire l'histoire de la saisonnalité des naissances chez les petits ruminants domestiques et comprendre la contrainte qu'elle a pu représenter au cours des millénaires qui nous séparent aujourd'hui des tous premiers troupeaux, voire peut-être un jour décrire les solutions zootechniques qui ont pu être apportées, ne pèsera pas dans la gestion des enjeux socio-économiques actuels de l'élevage autrement qu'en replaçant la recherche agronomique dans la perspective du chemin parcouru sur une très longue durée.

Cependant, ce regard croisé entre la recherche agronomique et la recherche archéozoologique, enseigne deux choses. La première est que réintroduire la préoccupation de la durabilité dans les enjeux socio-économiques actuels aboutit parfois à remettre au goût du jour des procédés « anciens » ; c'est le cas de l'« effet mâle », pratiqué au moins depuis le XIX^{e} siècle en France, même s'il nécessite aujourd'hui des adaptations pour répondre aux normes d'efficacité économiques. De là, on ne peut s'empêcher de penser que l'utilisation de procédés basés sur la manipulation des signaux socio-sexuels était peut-être à la portée de l'éleveur préhistorique. Que ce dernier, qui dès les premiers temps de la domestication conserva dans son troupeau plus de femelles que de mâles, comme un moyen de diminuer l'agressivité mais aussi de contrôler la reproduction [78], ait pu également exercer ce contrôle en séparant les mâles des femelles, et induire alors non intentionnellement un effet mâle au moment de leur réintroduction est une hypothèse possible. A-t-il mesuré les conséquences de ce geste, et a-t-il pu par la suite utiliser le procédé intentionnellement ? Aujourd'hui il est impossible de le dire.

La seconde chose est que ce long chemin parcouru souligne encore la conservation du trait de saisonnement physiologique du cycle de reproduction chez les petits ruminants domestiques, que la domestication a peut-être atténué mais n'aura pas réussi à faire disparaître, contrairement à ce qui est observé chez les bovins et suinés domestiques. La recherche archéozoologique, en décrivant cette trajectoire depuis les premiers temps de la domestication, aidera peut-être un jour à comprendre les raisons de cette spécificité.

Remerciements

L'analyse de la saisonnalité des naissances du mouton des sites archéologiques a été réalisée dans le cadre du programme de recherche SIANHE (« Stable Isotope Investigation on the Adaptations of Neolithic Husbandry to the Diverse Climatic and

Environmental Settings of Europe » [ERC-SG agreement 202881, dir. Marie Balasse]). Nous remercions Joël Ughetto et Denis Fiorillo pour leur assistance technique.

Références

[1] R. Ortavant, J. Pelletier, J. P. Ravault, J. Thimonier, P. Volland-Nail, Photoperiod : main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. Oxford Reviews in Reproductive Biology. 7, 305-345, 1985.

[2] F. H. Bronson, Mammalian reproductive biology. University of Chicago Press Ltd, Chicago & London, 1989.

[3] P. Chemineau, B. Malpaux, J. P. Brillard, A. Fostier A, Seasonality of reproduction and production in farm fishes, birds and mammals. Animal. 3, 419-432, 2007.

[4] J. B. Coulon, Y. Chilliard, B. Rémond, Effets du stade physiologique et de la saison sur la composition chimique du lait de vache et des caractéristiques technologiques. Productions Animales. 4, 219-228, 1991.

[5] Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, Secrétariat Général, Service de la Statistique et de la Prospective. Agreste Conjoncture. 01/12, 2015.

[6] J. Thimonier, P. Mauléon, Variations saisonnières du comportement d'oestrus et des activités ovarienne et hypophysaire chez les ovins. Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique. 9 (2), 233-250, 1969.

[7] J. L. Dacheux, C. Pisselet, M. R. Blanc, M. T. Hochereau-de-Reviers, M. Courot , Seasonal variations in rete testis fluid secretion and sperm production in different breeds of ram. Journal of Reproduction and Fertility. 61, 2, 363-371, 1981.

[8] G. Colas, Variations saisonnières de la qualité du sperme chez le bélier Ile-de-France. Reproduction, Nutrition, Développement. 21, 399-407, 1981.

[9] J. A. Delgadillo, B. Leboeuf, P. Chemineau, Decrease in the seasonality of sexual behavior and sperm production in bucks by exposure to short photoperiodic cycles. Theriogenology. 36, 5, 755-770, 1991.

[10] G. A. Lincoln, Seasonal variation in the episodic secretion of luteinizing hormone and testosterone in the ram. Journal of Endocrinology. 69 (2), 213-226, 1976.

[11] B. Malpaux, "Seasonal regulation of reproduction in mammals" dans Knobil & Neill's physiology of reproduction 3rd Ed., ed. J. D. Neill, Elsevier, p. 2231-2281, 2006.

[12] M. N. Lehman, L. M. Coolen, R. L. Goodman, C. Viguié C., H. J. Billings, F. J. Karsch, Seasonal plasticity in the brain : the use of large animal models for neuroanatomical research. Reprod Supplement. 59, 149-65, 2002.

[13] H. J. Billings, C. Viguié, F. J. Karsch, R. L. Goodman, J. M. Connors, G. M. Anderson, Temporal requirements of thyroid hormones for seasonal changes in LH secretion. Endocrinology. 143, 7, 2618-2625, 2002.

[14] G. K. Barell, L. A. Thrun, M. E. Brown, C. Viguié, F. J. Karsch, Importance of photoperiodic signal quality to entrainment of the circannual reproductive rythm of the ewe. Biology of Reproduction. 63, 3, 769-774, 2000.

[15] B. Malpaux, C. Viguié, D. C. Skinner, J. C. Thiery, J. Pelletier, P. Chemineau, Seasonal breeding in sheep : Mechanism of action of melatonin. Animal Reproduction Science. 42, 1-4, 109-117, 1996.

[16] P. Chemineau, D. Guillaume, M. Migaud, J. C. Thiéry, M. T . Pellicer-Rubio, B. Malpaux, Seasonality of reproduction in mammals : intimate regulatory mechanisms and practical implications. Reproduction in Domestic Animals Supplement. 2, 40-47, 2008

[17] J. A. Delgadillo, B. Leboeuf, P. Chemineau, Maintenance of sperm production in bucks during a third year of short photoperiodic cycles. Reproduction, Nutrition, Développement. 33 (6), 609-617, 1993.

[18] B. Malpaux, F. Maurice-Mandon, A. Daveau, P. Chemineau, Utilisation de la lumière et de la mélatonine pour la maîtrise de la reproduction des ovins et des caprins. 2e Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, 13-14 décembre 1995, Paris, p. 379-386, 1995.

[19] P. Chemineau, G. Baril, B. Leboeuf, M.C. Maurel, Y. Cognié,. Recent advances in the control of goat reproduction. 6th International Conference on Goats, 6-11 mai 1996, Beijing, Chine, 2, 776-784, 1996.

[20] L. Girard, Moyens employés avec succès, par M. Morel de Vindé, Membre de la Société d'Agriculture de Seine et Oise, pour obtenir, dans le temps le plus court possible, la fécondation du plus grand nombre

des brebis portières d'un troupeau. Ephémérides de la Société d'Agriculture du Département de l'Indre pour l'An 1813, Séance du 5 Septembre, VIII Cahier, Châteauroux, Département de l'Indre. VII, 66-68, 1813.

[21] E. J. Underwood, F. L. Shier, N. Davenport, Studies in sheep husbandry in Western Australia. V. The breeding season in Merino crossbred and British Breed ewes in the agricultural districts. Journal of Agriculture (Western Australia) II. Series 2, 135–143, 1944.

[22] M. Shelton, The influence of the presence of the male on initiation of oestrus cycling and ovulation in Angora does. Journal of Animal Sciences. 19, 368–375, 1960.

[23] J. A. Delgadillo, J. A. Flores, F. G. Véliz, H. F. Hernández, G. Duarte, J. Vielma, P. Poindron, P. Chemineau, B. Malpaux, Induction of sexual activity in lactating anovulatory female goats using male goats treated only with artificially long days. Journal of Animal Sciences. 80, 11, 2780-2786, 2002.

[24] F. G. Véliz, S. Moreno, G. Duarte, J. Vielma, P. Chemineau, P. Poindron, B. Malpaux, J. A. Delgadillo , Male effect in seasonally anovulatory lactating goats depends on the presence of sexually active bucks, but not estrous females. Animal Reproduction Sciences. 72, 3-4, 197-207, 2002.

[25] M. Chasles, D. Chesneau, C. Moussu, J. A. Delgadillo, P. Chemineau, M. Keller, Sexually active bucks are efficient to stimulate female ovulatory activity during the anestrus season also under temperate latitudes. Animal Reproduction Science. 168, 86-89, 2016.

[26] J. A. De Bond, Q. Li, R. P. Millar, I. J. Clarke, J. T. Smith, Kisspeptin signaling is required for the luteinizing hormone response in anestrous ewes following the introduction of males. PLoS One. 8, 2, e57972, 2013

[27] M. Bedos, W. Portillo, J. P. Dubois, G. Duarte, J. A. Flores, P. Chemineau, M. Keller, R. G. Paredes, J. A. Delgadillo, A high level of male sexual activity is necessary for the activation of the medial preoptic area and the arcuate nucleus during the 'male effect' in anestrous goats. Physiology & Behavior. 165, 173-178, 2016.

[28] M. Bedos, J.A. Flores, G. Fitz-Rodriguez, M. Keller, B. Malpaux, P. Poindron, J.A. Delgadillo, Four hours of daily contact with sexually active males is sufficient to induce fertile ovulation in anestrous goats. Hormones & Behavior. 58, 3, 473-477, 2010.

[29] M. Bedos, G. Duarte, J.A. Flores, G. fitz-Rodriguez, H. Hernandez, J. Vielma, P. Poindron, P. Chemineau, M. Keller, J.A. Delgadillo, One hour of daily contact with sexually active males is sufficient to induce fertile ovulation in anestrous goats. Domestic Animal Endocrinology, 48, 93-99, 2014.

[30] S. Ramirez, M. Bedos M., M. Chasles, H. Hernandez, J. A. Flores, J. Vielma, G. Duarte, S. M. Retana-Marquez, M. Keller, P. Chemineau, J. A. Delgadillo, Fifteen minutes of daily contact with sexually active male induces ovulation, but delays it's timing in seasonally anestrous goats. Theriogenology, sous presse.

[31] M. Bedos, H. Velazquez, G. Fitz-Rodriguez, J. A. Flores, H. Hernandez, G. Duarte, I. D. Fernandez, M. Munoz-Gutierrez, S. Retana-Marquez, M. Keller, J. A. Delgadillo, Sexually active bucks are able to stimulate three successive groups of females per day with a 4-hour period of contact. Physiology & Behavior. 106, 2, 259-263, 2012.

[32] J. A. Delgadillo, J. A. Flores, H. Hernandez, M. Keller, P. Poindron, G. Fitz-Rodriguez, G. Duarte, J. Vielma, I. G. Fernandez, P. Chemineau, Sexually active males prevent the display of seasonal anestrus in female goats. Hormones & Behavior. 69, 3, 8-15, 2015.

[33] A. Abecia, P. Chemineau, J. A. Flores, M. Keller, G. Duarte, F. Forcada, J. A. Delgadillo, Permanent contact with sexually active rams extends oestrous activity of ewes in spring. Theriogenology. 84, 9, 1549-1555, 2015.

[34] E. S. E. Hafez, Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. Journal of Agricultural Science. 42, 189-231, 1952.

[35] J.-D. Vigne, M. Balasse, L. Gourichon, D. Helmer, J. Lesur, M. Mashkour, M. Tresset, E. Vila, Etats des connaissances archéozoologiques sur les débuts de l'élevage du mouton dans l'ancien monde. Ethnozootechnie. 91, 11-19, 2012.

[36] D. Helmer, L. Gourichon, E. Vila, The development of the exploitation of products from Capra and Ovis (meat, milk and fleece) from the PPNB to the Early Bronze in the northern Near East (8700 to 2000 BC cal.). Anthropozoologica. 42 (2), 41-69, 2007.

[37] J.-D. Vigne, D. Helmer, Was milk a "secondary product" in the Old World Neolithisation process ? Its role in the domestication of cattle, sheep and goats. Anthropozoologica. 42 (2), 9-40, 2007.

[38] M. L. Ryder, The interaction between biological and technological change during the development of different fleece types in sheep. Anthropozoologica. 16, 131-140, 1992.

[39] A. Tresset, J.-D. Vigne, Last hunter-gatherers and first farmers of Europe. C.R. Biologies. 334, 182-189, 2011.

[40] P. Koch, Isotopic reconstruction of past continental environments. Annual Review of Earth and Planetary Sciences. 26, 573-613, 1998.

[41] M. Balasse, « Isotopic studies of husbandry » dans Encyclopedia of Global Archaeology, ed. C. Smith, Springer, New-York. p. 4120-4128, 2014.

[42] L. S. Land, E. L. Lundelius, S. Valastro, Isotopic ecology of deer bones. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 32, 143–51, 1980.

[43] D. D'Angela, A. Longinelli, Oxygen isotopes in living mammal's bone phosphate : further results. Chemical Geology : Isotope Geoscience section. 86, 75-82, 1990.

[44] K. Rozanski, L. Araguas-Araguas, R. Gonfiantini, « Isotopic patterns in modern global precipitation » dans Climate Change in Continental Isotope Records, eds. P. K. Stwart, K. C. Lohmann, J. McKenzie, S. Savin, American Geophysical Union, Washington, p. 1–36, 1993.

[45] J. D. Bryant, P. N. Froelich, W. J. Showers, B. J. Genna, Biologic and climatic signals in the oxygen isotopic composition of Eocene–Oligocene equid enamel phosphate. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 126, 75–90, 1996.

[46] H. C. Fricke, J. R O'Neil, Inter- and intra-tooth variation in the oxygen isotope composition of mammalian tooth enamel phosphate : implications for palaeoclimatological and palaeobiological research. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 126, 91-99, 1996.

[47] M. Balasse, A. B. Smith, S. H. Ambrose, S. R. Leigh, Determining sheep birth seasonality by analysis of tooth enamel oxygen isotope ratios : the Late Stone Age site of Kasteelberg (South Africa). Journal of Archaeological Science. 30, 205-215, 2003.

[48] M. Balasse, A. Tresset, Environmental constraints on reproductive activity of domestic sheep and cattle : what latitude for the herder ? Anthropozoologica. 42(2), 71–88, 2007.

[49] K. Britton, V. Grimes, J. Dau, M. P. Richards, Reconstructing faunal migrations using intra-tooth sampling and strontium and oxygen isotope analyses : a case study of modern caribou (*Rangifer tarandus granti*). Journal of Archaeological Science. 36, 1163–72, 2009.

[50] E. Henton, W. Meier-Augenstein, H. F. Kemp, The use of oxygen isotopes in sheep molars to investigate past herding practices at the Neolithic settlement of Catalhöyük, central Anatolia. Archaeometry. 52, 429–49, 2010.

[51] E. Blaise, M. Balasse, Seasonality and season of birth of modern and late Neolithic sheep from south-eastern France using tooth enamel δ^{18}O analysis. Journal of Archaeological Science. 38, 3085-3093, 2011.

[52] C. Tornero, M. Balasse, M. Molist, M. Sana, Seasonal reproductive patterns of early domestic sheep at Tell Halula (PPNB, Middle Euphrates Valley) : Evidence from sequential oxygen isotope analyses of tooth enamel. Journal of Archaeological Science : Reports. 6, 810-818. 2016.

[53] M. Balasse, G. Obein, J. Ughetto-Monfrin, I. Mainland, Investigating seasonality and season of birth in past herds : a reference set of sheep enamel stable oxygen isotope ratios. Archaeometry. 54 (2), 349-368, 2012.

[54] S. Suga, Progressive mineralization pattern of developing enamel during the maturation stage. Journal of Dental Research. 61, 1532–1542, 1982.

[55] A. Zazzo, M. Balasse, B. H. Passey, A. P. Moloney, F. J. Monahan, O. Schmidt, The isotope record of short- and long-term dietary changes in sheep tooth enamel : implications for quantitative reconstruction of paleodiets. Geochimica et Cosmochimica Acta. 74, 3571-3586, 2010.

[56] M. M. Weinreb, D. M. D. Sharav, Tooth development in sheep. American Journal of Veterinary Research. 25(107), 891–908, 1964.

[57] A. Bălăşescu, Arheozoologia neo-eneoliticului de pe Valea Teleormanului, Muzeul Naţional de Istorie a României, Colecţia Muzeului Naţional, Seria Cercetări Puridisciplinare, XIV, Editura Mega, Cluj Napoca. 216 pages, 2014.

[58] A. Bălăşescu, Consideratii cu privire la exploatarea mamiferelor în asezarea Hamangia III de la Cheia. Pontica. XLI, 49-55, 2008.

[59] S. Bréhard, A. Bălăşescu, What's behind the tell phenomenon ? An archaeozoological approach of Eneolithic sites in Romania. Journal of Archaeological Science. 39, 3167-3183, 2012.

[60] A. Ritchie, Excavation of a Neolithic farmstead at Knap of Howar, Papa Westray, Orkney. Proceedings of the Society of Antiquaries of Scotland. 113, 40-121, 1983.

[61] P. Ashmore, « Dating the Neolithic in Orkney » dans Neolithic Orkney in its European context, ed. A. Ritchie, McDonald Institute for Archaeological Research, Cambridge. p. 299-308, 2000.

[62] P. Ashmore, « Radiocarbon dates » dans On the fringe of Neolithic Europe. Excavation of a chambered cairn on the Holm of Papa Westray, Orkney, ed. A. Ritchie, Society of Antiquaries of Scotland, Edinburgh. p. 59-66, 2009.

[63] A. Ritchie, On the fringe of Neolithic Europe. Excavations of a chambered cairn on the Holm of Papa Westray, Orkney, Society of Antiquaries of Scotland, Edinburgh, 152 pages, 2009.

[64] A. Tresset, « French connections II : of cows and men » dans Neolithic settlement in Ireland and western Britain, eds. I. Armit, E. Murphy, E. L. Nelis, D. D. A. Simpson, Oxbow Books, Oxford. p.18-30, 2003.

[65] P. Marquis, Le site néolithique de Bercy (Paris XII^{e}). Bulletin de la Société préhistorique française. 88, 239, 1991.

[66] Y. Lanchon, P. Marquis, A. Roblin-Jouve, Le Premier Village de Paris, il y a 6000 ans. Les Découvertes Archéologiques de Bercy. Paris-Musées, Paris, 2000.

[67] A. Tresset, Le rôle des relations homme/animal dans l'évolution économique et culturelle des sociétés des V-IV^{e} millénaires en Bassin parisien, Thèse de doctorat, Université Paris 1, Paris,1996.

[68] M. Balasse, A. Bălăşescu, A. Janzen, J. Ughetto-Monfrin, P. Mirea, R. Andreescu, Early herding at Magura-Boldul lui Mos Ivanus (early sixth millennium BC, Romania) : environments and seasonality from stable isotope analysis. European Journal of Archaeology. 16(2), 221-246, 2013.

[69] C. Tornero, A. Bălăşescu, J. Ughetto-Monfrin, V. Voinea, M. Balasse, Seasonality and season of birth in early Eneolithic sheep from Cheia (Romania) : methodological advances and implications for animal economy. Journal of Archaeological Science. 40, 4039-4055, 2013.

[70] M. Balasse, A. Bălăşescu, C. Tornero, D. Frémondeau, R. Hovsepyan, R. Gillis, D. Popovici, Investigating the scale of herding in Chalcolithic pastoral communities settled by the Danube river in the 5th millennium BC : a case study at Borduşani-Popină and Hârşova-tell (Romania). Quaternary International. http ://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.07.030. sous presse.

[71] M. Balasse, A. Tresset, S. H. Ambrose, First evidence for seaweed winter foddering in the Neolithic of Scotland. Journal of Zoology. 270, 170-176, 2006.

[72] M. Balasse, A. Tresset, « A key to the adaptation of Neolithic husbandry in the Orkneys : contribution of seaweed to the sheep diet at the Holm of Papa Westray, revealed through stable isotope analysis (δ^{13}C and δ^{18}O) of teeth » dans On the fringe of Neolithic Europe. Excavation of a chambered cairn on the Holm of Papa Westray, Orkney, ed. A. Ritchie, Society of Antiquaries of Scotland, Edinburgh. p. 74-82, 2009.

[73] J. Thimonier, Y. Cognié, N. Lassoued, G. Khaldi, L'effet mâle chez les ovins : une technique actuelle de maîtrise de la reproduction. INRA Productions animales. 13 (4), 223-231, 2000.

[74] M. Balasse, L. Boury, J. Ughetto-Monfrin, A. Tresset, Stable isotope insights (δ^{18}O, δ^{13}C) into cattle and sheep husbandry at Bercy (Paris, France, IVth millennium BC) : birth seasonality and winter leaf foddering. Environmental Archaeology. 17(1), 29-44, 2012.

[75] D.-R. Blackbourn, Le mouton de Soay et son environnement sur l'île de Hirta (archipel de St Kilda, Ecosse). Journal d'Agriculture traditionnelle et de Botanique Appliquée, nouvelle série. 37 (1), 89-118, 1995.

[76] F. McCormick, « Calf slaughter as a response to marginality », dans Life on the edge : human settlements and marginality, eds. C. M. Mills, G. Coles, Oxbow Monograph, Oxford. 10, 49-51, 1998.

[77] J.-P. Digard, Techniques des nomades Baxtyâri d'Iran, Editions de la Maison des Sciences de l'Homme, Paris, 1981.

[78] J.-D. Vigne, Les débuts de l'élevage, Editions Le Pommier, Paris, 2004.