

« L'effet mâle » chez les ovins et caprins : une technique qui nous vient du Néolithique ?

Philippe CHEMINEAU⁽¹⁾, Marie BALASSE⁽²⁾, Eléa GUTIERREZ⁽²⁾, Matthieu KELLER⁽¹⁾

(1) INRAE, CNRS, Université de Tours, UMR Physiologie de la Reproduction et des Comportements,
Centre INRAE Centre-Val-de-Loire, 37380 Nouzilly
philippe.chemineau@inrae.fr

(2) MNHN, CNRS, UMR Bioarchéologie, Interactions, Sociétés, Environnements
57 rue Cuvier, 75005 Paris

Résumé : Chez les petits ruminants, la remise en présence d'un mâle sexuellement actif avec des femelles pendant le repos sexuel printanier entraîne une reprise des ovulations sous 48 heures. C'est « l'effet mâle ». Cette technique est utilisée actuellement par les éleveurs mais ce n'est qu'au début du XXe siècle qu'elle a été identifiée et ses mécanismes décryptés. Les analyses archéozoologiques suggèrent que ces mise-bas d'automne étaient assez fréquentes dans les troupeaux ovins méditerranéens, depuis le Néolithique. Mais était-ce le résultat d'une volonté délibérée de l'éleveur ou bien de la combinaison d'une aptitude au désaisonnement des populations ovines utilisées et d'un cadre bioclimatique favorable ? La nécessité d'une séparation préalable des mâles et de leur réintroduction pour aboutir à une proportion élevée de mise-bas d'automne dans le troupeau suggère que, dans les sites néolithiques étudiés, ce mode de conduite a pu résulter d'une volonté délibérée de l'éleveur.

Mots-clés : reproduction ; brebis ; chèvre ; saisonnement.

The “male effect” in sheep and goats: a technique that dates back to the Neolithic period? Abstract: In small ruminants, the introduction of a sexually active male among females during the spring sexual rest period leads to a resumption of ovulation within 48 hours. This is the “male effect”. This technique is currently used by farmers, but it was not until the beginning of the 20th century that it was identified and its mechanisms deciphered. Zooarchaeological analyses suggest that these autumn births were quite frequent in Mediterranean flocks since the Neolithic period. But was it the result of a deliberate intention on the part of the farmer or of a combination of an ability of the sheep populations used to reproduce out of season and a favourable bioclimatic framework? The need for prior separation of the males and their reintroduction to achieve a high proportion of autumn lambing in the flock suggests that, in the Neolithic sites studied, this mode of management could be the result of a deliberate will on the part of the farmer.

Keywords: reproduction; ewe; goat; seasonality.

Introduction

Chez de nombreuses espèces de mammifères sauvages, la synchronisation des naissances sur une période assez courte dans l'année résulte généralement d'un contrôle par les facteurs de l'environnement dont le principal est la modification de la durée quotidienne d'éclairement, ou photopériode (Ortavant *et al.* 1985). Chez les petits ruminants et les cervidés, par exemple, la photopériode agit sur les deux sexes en modulant fortement l'activité sexuelle, provoquant un arrêt quasi complet de la spermatogenèse et de la libido chez les mâles et des ovulations et oestrus (ou chaleurs, période du cycle pendant laquelle la femelle accepte la monte et la saillie par le mâle) chez les femelles, au printemps et en été. C'est la période dite « d'anoestrus » saisonnier.

Les ovins et caprins domestiques de nos élevages actuels ont conservé ce fort saisonnement de leur

activité sexuelle sous les latitudes tempérées et subtropicales, conduisant à une forte saisonnalité des naissances induite par ces périodes de repos reproductifs illustrés sur la Figure 1 par la fréquence des ovulations chez plusieurs races ovines et caprines. Ce fort saisonnement des naissances chez ces deux espèces est une des contraintes technico-économiques les plus importantes des élevages actuellement car il entraîne des variations de disponibilité et de prix de la viande et du lait au cours de l'année (Chemineau *et al.* 2009). S'il existe actuellement des techniques très efficaces d'induction de chaleurs et d'ovulation à contre-saison, celles-ci font appel à des hormones de synthèse ou d'extraction dont l'avenir n'est pas assuré et qui ne correspondent pas à l'image de « naturalité » voulue par ces filières de production (Pellicer-Rubio *et al.* 2019).

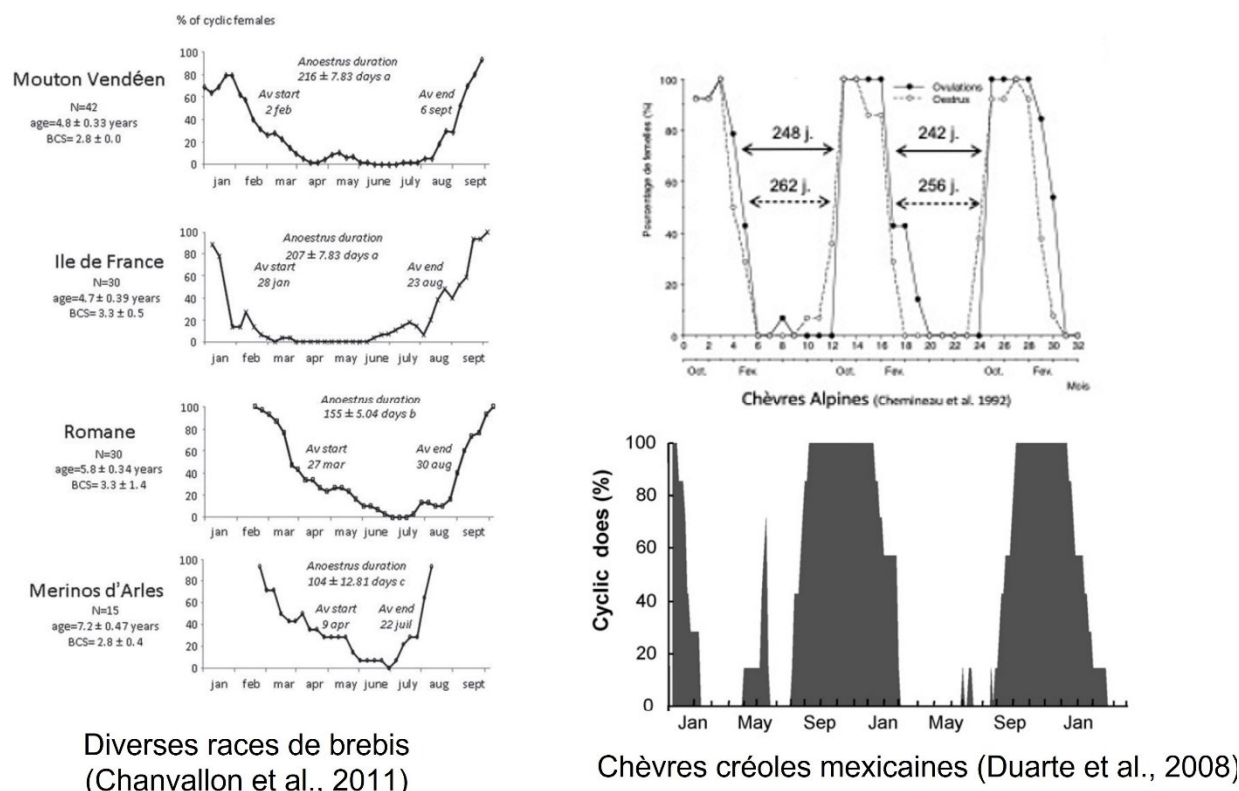


Figure 1. Variations saisonnières de la fréquence des ovulations chez quatre races de brebis (à gauche) et deux races de chèvres (à droite) en France et au Nord du Mexique. D'après Chanvallon *et al.* 2011, Chemineau *et al.* 1992 et Duarte *et al.* 2008.

Chez les petits ruminants, la remise en présence d'un mâle sexuellement actif avec des femelles au printemps, pendant leur période de repos sexuel saisonnier, entraîne une reprise synchrone des ovulations sous 48 heures. C'est « l'effet mâle » (Chemineau *et al.* 2024). Il est efficace chez les ovins et caprins des zones tempérées et

subtropicales qui manifestent une saison de reproduction marquée. Il permet d'obtenir des mise-bas d'automne, à « contre-saison », qui ont un certain nombre d'avantages techniques et économiques. Mais à quand remonte l'utilisation de cette technique ? C'est à cette question que des recherches actuelles tentent de répondre.

Mécanismes sous-jacents

Cette section s'appuie notamment sur Chemineau *et al.* (2017, 2024), auxquels le lecteur pourra se référer pour de plus amples détails. La mise en contact de femelles anovulatoires avec un mâle sexuellement actif entraîne une réponse immédiate de l'axe gonadotrope qui libère, dans les minutes qui suivent le contact, l'hormone hypophysaire LH (*Luteinizing Hormone* ou hormone lutéinisante).

Cette libération, si le contact avec le mâle est maintenu, enclenche les mécanismes conduisant à une ovulation synchrone des femelles dans les 48 heures après la stimulation (Figure 2). C'est donc un mécanisme assez puissant qui, lorsqu'il est réussi, induit des ovulations chez les femelles de la totalité du troupeau alors qu'elles étaient dans une situation de repos sexuel saisonnier.

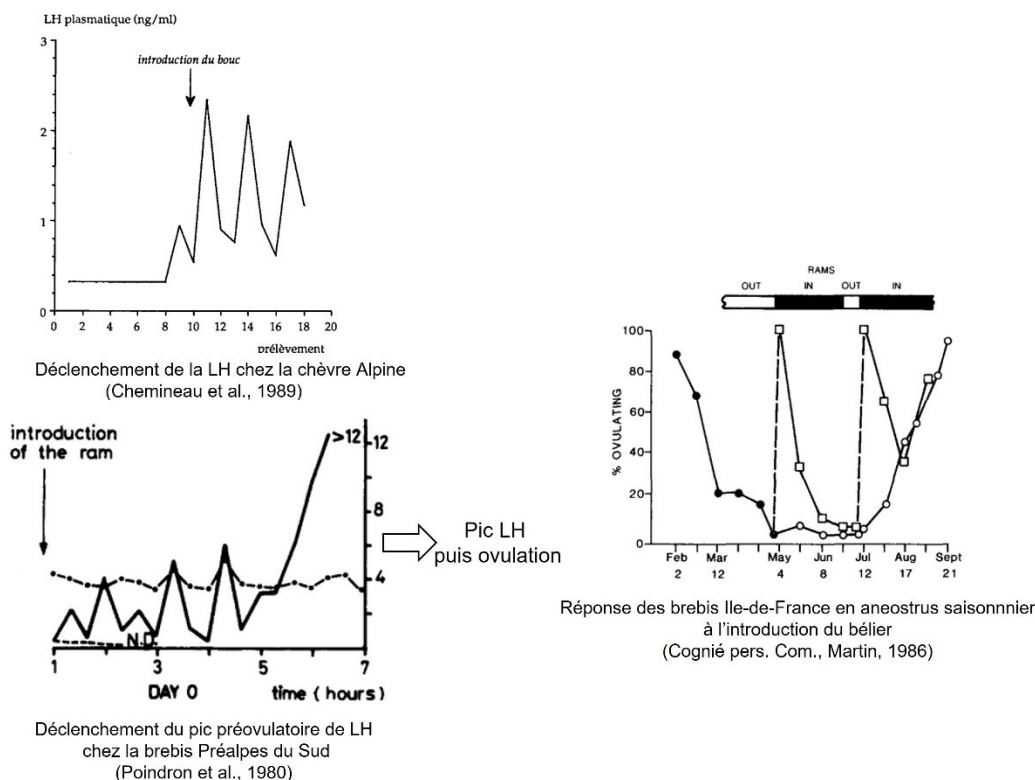


Figure 2. Mécanismes sous-jacents de la réponse des femelles à l'effet mâle. Réponse immédiate de la LH chez la chèvre Alpine (en haut à gauche ; d'après Chemineau 1989), déclenchement du pic pré-ovulatoire de LH chez la brebis (en bas à gauche ; d'après Poindron *et al.* 1980) et pourcentage d'ovulations induites chez la brebis (à droite ; d'après Cognié dans Martin *et al.* 1986).

L'olfaction est le sens privilégié de perception de la présence du mâle par les femelles et on observe une augmentation immédiate de LH plasmatique après mise en contact avec la laine de bélier et/ou du poil de bouc, mais il semble bien que les autres sens (stimulation acoustique, somato-sensorielle...) participent à l'élaboration d'une réponse ovulatoire et oestrienne complète. Une fois la première ovulation effectuée, deux types de réponse physiologique sont possibles : les femelles qui font un cycle ovulatoire de durée normale (18 jours chez la brebis, 21 jours chez la chèvre) et celles qui font un cycle ovulatoire de courte durée (5-6 jours dans les deux espèces), avant de faire une nouvelle ovulation si elles ne retombent pas en anoestrus saisonnier (Figure 2).

Si la réponse ovulatoire est identique entre les deux espèces, elle diffère quant au comportement d'oestrus puisque la brebis ne vient en oestrus qu'après un cycle de durée normale. Au contraire, les deux tiers des chèvres sont en chaleurs à la première ovulation et toutes le sont à la seconde qui suit le cycle court.

Ces différences de durée de cycle et d'expression du comportement d'oestrus conduisent à une

répartition temporelle différente entre les deux espèces, seul caractère visible de l'extérieur par l'éleveur ou le mâle : les chèvres sont en chaleurs, en moyenne, 2-3 et 8-9 jours après l'introduction des boucs, alors que les brebis le sont 17 et 23 jours après l'introduction des béliers (Figure 3).

Chez les deux espèces, l'intensité du comportement sexuel du mâle est un facteur clé de réussite de l'effet mâle, ce qui a conduit à proposer sur le terrain des traitements photopériodiques hivernaux appliqués aux mâles seuls pour aboutir à une libido élevée en fin d'hiver-printemps, en pleine contre saison, période souhaitée pour les fécondations et des mise-bas d'automne. Dans les races ovines et caprines des latitudes septentrionales où l'anoestrus saisonnier est très marqué (c'est-à-dire très « profond ») l'effet mâle ne fonctionne pas aussi bien que plus au Sud, sans doute du fait à la fois de la quasi absence d'activité de la folliculogénèse ovarienne terminale chez la femelle que de la très faible libido des mâles. Il faut noter que ce mécanisme est universel, il est retrouvé dans toutes les races de chèvres et de brebis chez lesquelles il a été étudié, avec les mêmes caractéristiques temporelles.

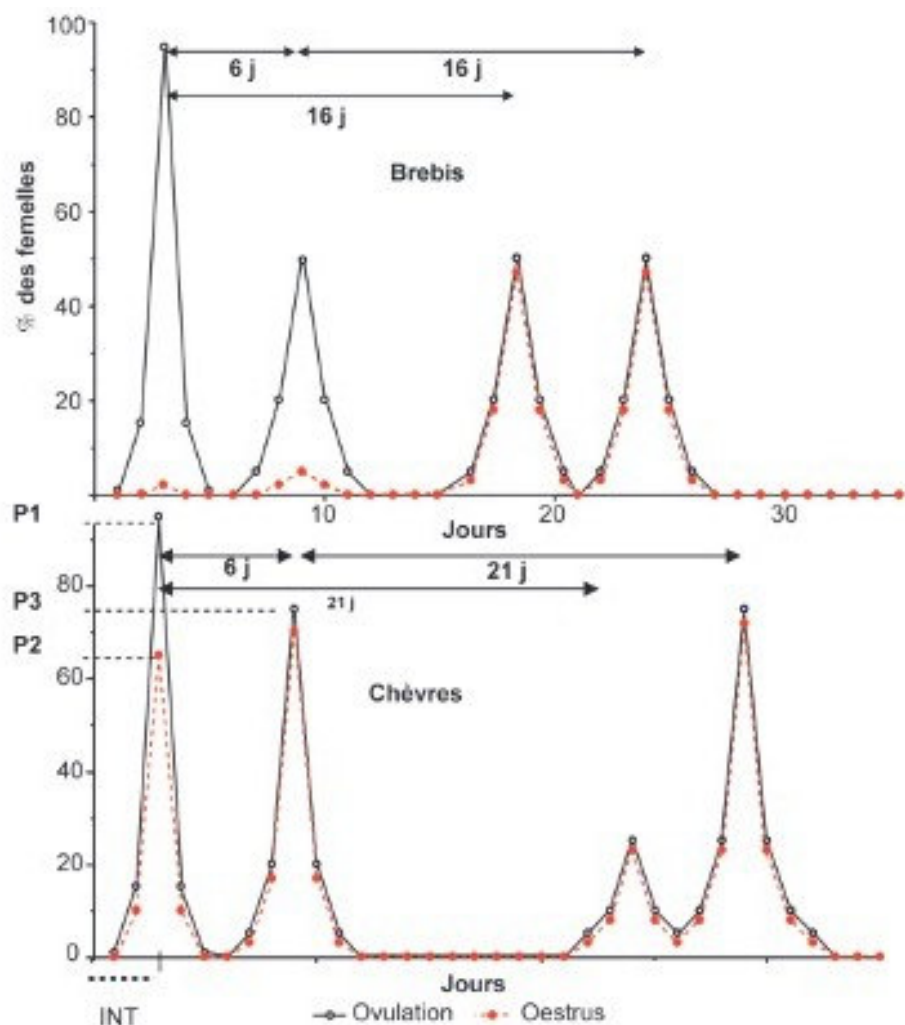


Figure 3. Représentation schématique de la réponse ovulatoire (courbe noire) et oestrale (courbe rouge) des brebis et des chèvres à l'effet mâle (d'après Chemineau *et al.* 2017). Chez la chèvre, les pourcentages (P1, P2, P3) et INT traduisent l'intensité de la réponse à l'effet mâle. Ainsi P1 traduit la proportion de chèvres répondant immédiatement à un effet bouc, la proportion P2 désigne celles qui répondent en manifestant un comportement d'oestrus, alors que P3 est la proportion de chèvres qui répondent par un cycle court et INT l'intervalle qui sépare l'introduction du mâle de la première ovulation.

Comment a-t-on identifié ce mécanisme ?

Dans la période récente, ce qui a attiré la curiosité des scientifiques a été une répartition non uniforme des mise-bas dans le temps. En soustrayant la durée de gestation, caractère assez peu variable, pour estimer la date de fécondation et en reprenant la figure de répartition des fécondations après l'introduction des béliers, Underwood *et al.* (1944) ont, parmi les premiers, suggéré que cette dernière était responsable d'une répartition non régulière dans le temps des saillies fécondantes. En repositionnant les fécondations calculées d'après

les dates de mise-bas lors de cinq campagnes de reproduction (1939 à 1943), ces auteurs ont calculé que les pics de fécondations devaient se situer de 18 à 22 jours après l'introduction des béliers. Shelton (1960) chez la chèvre a fait la même observation avec des pics de fécondation situés plus précocement que chez la brebis ; les différences entre espèces résultant des observations décrites ci-dessus sur les oestrus et les ovulations (Figure 4).

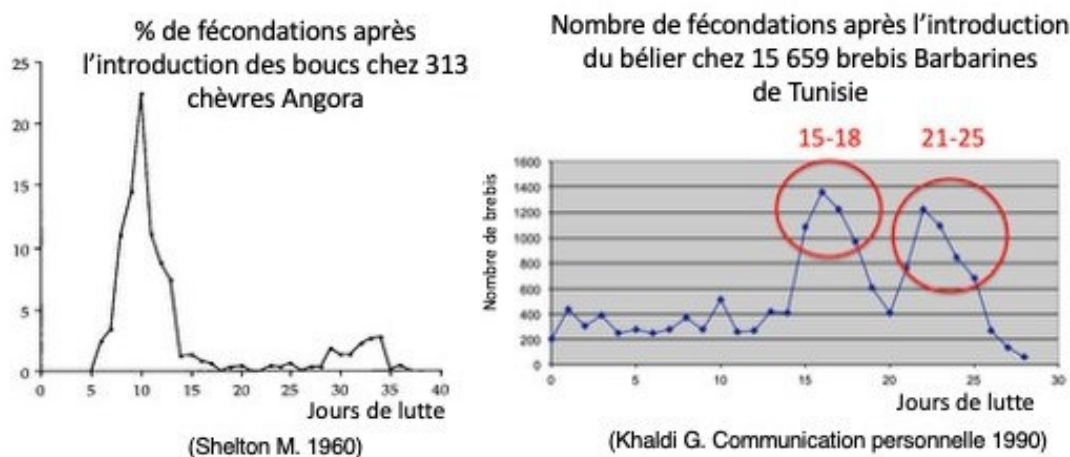


Figure 4. Répartition anormale des fécondations (d’après les dates de mise-bas) chez la chèvre Angora (à gauche, Shelton, 1960) et chez la brebis Barbarine à queue grasse (Khalidi G., 1990, comm. pers.).

En Tunisie, sur de très gros effectifs et toujours d’après les dates de mise-bas, Khalidi (G. Khalidi, comm. pers.) observe deux pics de fécondations de printemps de la brebis Barbarine à queue grasse, 15-18 et 21-25 jours après l’introduction des béliers (Figure 4). Il est à noter que, dans cette population, il existe un petit pourcentage de brebis spontanément cycliques au printemps qui explique le « bruit de fond » observé entre J0 et J15. Dans cette race, de nombreux travaux sur l’effet bélier ont été réalisés et appliqués à grande échelle en ferme, montrant son efficacité.

En remontant encore un peu en arrière à la fin du premier Empire français, c’est L. Girard (1813) qui rapporte lors d’une réunion de la Société d’Agriculture du Département de l’Indre « Les moyens employés avec succès par Mr Morel, de

Vindé pour obtenir, dans le temps le plus court possible, la fécondation du plus grand nombre de brebis portières d’un troupeau ». Dans sa communication, il indique explicitement que « la présence des béliers hâtait le retour des chaleurs des brebis [...] rendant les femelles plus aptes à la fécondation... ».

Une exploration de textes plus anciens, remontant jusqu’au I^{er} siècle avant J.C., sur les périodes d’agnelage (ce qui n’est pas tout à fait la même chose que l’effet bélier) a été engagée mais, appuyée sur les déclarations textuelles. En l’absence de chiffres précis concernant les dates de mise-bas, il est assez difficile de dresser un tableau fiable de leur répartition au cours de l’année (Carrère et Forest, 2009).

Au Néolithique, comment savoir si l’effet mâle était utilisé ?

Quels dispositifs méthodologiques ?

Ne disposant évidemment pas d’enregistrements des dates de mise-bas des brebis conduites par les éleveurs du Néolithique, nous avons tenté de répondre à cette question en combinant des approches archéologiques et des expérimentations réalisées sur les brebis actuelles.

L’approche archéologique s’appuie sur la mesure des rapports isotopiques de l’oxygène dans l’émail des dents (molaires 2 et 3) qui permet, à partir de la restitution du cycle saisonnier enregistré lors de la croissance dentaire, et en s’appuyant sur un référentiel actuel, de prédire la saison de naissance

et de quantifier la durée de la période des mise-bas des ovins dont les restes ont été retrouvés en contexte archéologique (Figure 5). Le référentiel initialement construit sur des races saisonnées avec des mise-bas d’hiver et de printemps (Balasse *et al.*, 2012) a été par la suite étendu à des races agnelant à l’automne et en particulier la Mérinos d’Arles et la Lacaune (Figure 6). La même démarche a été parallèlement appliquée sur des molaires de moutons de sites néolithiques d’Europe et notamment sur la marge septentrionale du bassin méditerranéen (Figure 7).

(1) Analyse séquentielle du $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail - Variabilité interindividuelle (2) Modélisation et normalisation

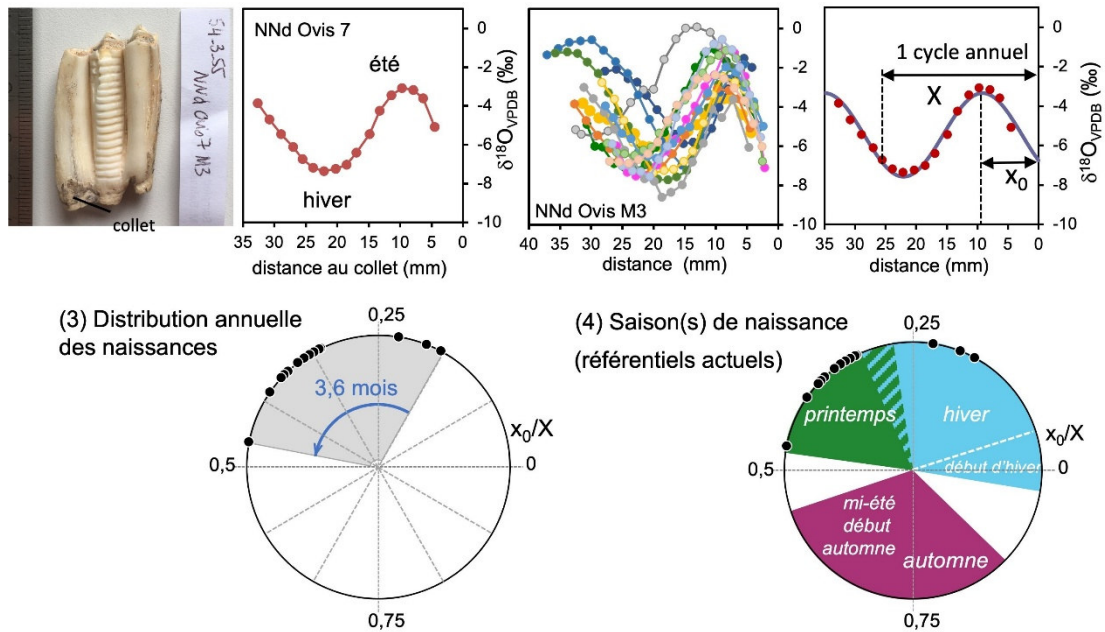


Figure 5. Les différentes étapes méthodologiques de l'estimation de la saison de naissances des ovins, à partir de l'exemple de Nova Nadezhda (Bulgarie, VI^e millénaire avant J.C. ; Balasse *et al.*, 2020). Référentiels actuels : Blaise et Balasse (2011) ; Balasse *et al.* (2012, 2020, 2024) ; Tornero *et al.* (2018) ; Fabre *et al.* (2023).

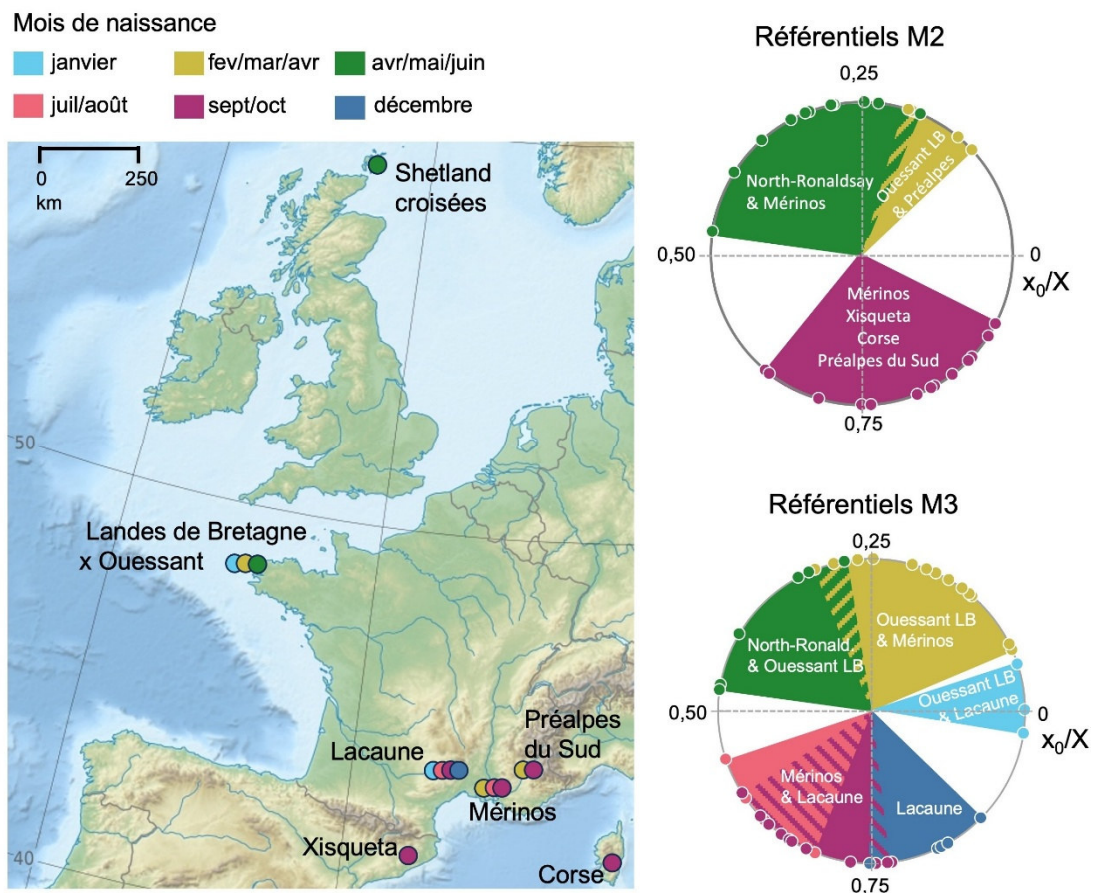


Figure 6. Localisation des troupeaux constituant les référentiels de détermination de la saison de naissance des ovins, et extension desdits référentiels aux mises bas d'automne (d'après Balasse *et al.* 2024). Fonds de carte de l'Europe par Alexrk2 via Wikimedia Commons, licence CC-BY-SA.

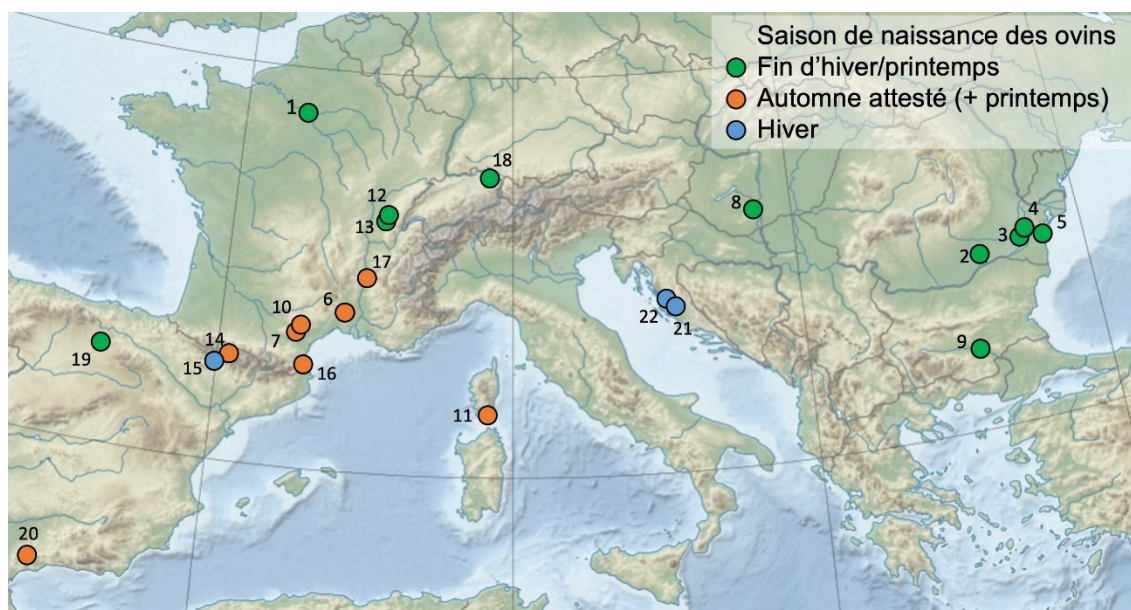


Figure 7. Sites archéologiques ayant livré des données de saison de naissances des ovins (dates calibrées av J.C.) : 1- Bercy, c. 3900 ; 2- Măgura, 6200-5700 ; 3- Borduşani, 4490-4263 ; 4- Hârşova, 4340-4035 ; 5- Cheia, 5215-4855 ; 6- Le Taï, 5270-4990 ; 7- Gazel, 5350-5200 ; 8- Alsónyék, 5800-5505 ; 9- Nova Nadezhda, 6000-5600 ; 10- Auriac, 3986-3799 ; 11- Montlaur, 4100-3600 ; 12- Chalain 19, XXXIIe-XXXe siècles ; 13- Clairvaux XIV, XXXIXe siècle ; 14- Els Trocs, 5300-2900 ; 15- Chaves, 5600-4900 ; 16- Montou, 4240-3950 ; 17- Daurelle, 3950-3530 ; 18- Arbon-Bleiche 3, 3384-3370 ; 19- El Mirador, seconde moitié VIe-Ve mil ; 20- Cueva de El Toro, fin du VIe millénaire ; 21- Tinj, 1^{re} moitié du VIe millénaire ; 22- Crno Vrilo, première moitié du VIe millénaire (synthèse pour les sites continentaux dans Balasse *et al.*, 2020 ; pour les sites méditerranéens : Tornero *et al.*, 2020 ; Fabre *et al.*, 2021, 2023 ; Martin *et al.*, 2021 ; Sierra *et al.* 2021, 2023, 2024 ; Tejedor-Rodriguez *et al.*, 2021 ; Gutierrez *et al.*, soumis ; Balasse *et al.*, inédit). Fonds de carte de l'Europe par Alexrk2 via Wikimedia Commons, licence CC-BY-SA.

L'approche expérimentale sur des animaux actuels a été conduite sur des brebis Lacaune au sein du domaine expérimental Inrae de La Fage (Aveyron). L'objectif était double : quantifier la proportion relative de brebis ovulant spontanément au printemps chez cette race réputée pour sa bonne capacité au désaisonnement ; quantifier l'efficacité d'un effet mâle en termes d'ovulation, lorsque les

mâles introduits n'ont pas été stimulés sexuellement – une condition qui était très probablement celle des élevages néolithiques. Sur ces animaux vivants, c'est la progestérone plasmatique sanguine qui a été utilisée pour déterminer le statut ovulatoire (cyclique ou non cyclique) en absence et/ou en présence des béliers (Balasse *et al.*, 2024).

Y avait-il des naissances d'automne ?

L'analyse de plus d'une vingtaine de sites archéologiques datés du VIe au IVe millénaires avant J.C. montre que les mise-bas de fin d'hiver ou de printemps (correspondant donc à des fécondations d'automne-hiver) prédominaient sur les sites d'Europe continentale (Figure 7). Dans ces contextes, la très grande majorité des naissances se situe au printemps et on ne détecte que quelques ovins nés à l'automne (Figure 8A). Ces naissances d'automne isolées témoignent de l'occurrence, dans ces troupeaux, de rares brebis désaisonnées, mais également de la présence des mâles parmi les femelles en dehors de la période de reproduction principale. Ces agneaux nés hors-saison sont

parvenus à l'âge adulte puisqu'ils ont pu terminer la croissance de leur deuxième molaire ou de leur troisième molaire ; ils ont pu faire l'objet d'une attention particulière durant leurs premiers mois d'existence pour assurer leur survie au-delà de l'hiver. On remarque un schéma différent sur la côte dalmate où deux sites de la première moitié du VIe millénaire avant J.C., soit le Néolithique le plus ancien de la région, ont livré des naissances de début d'hiver pour les ovins (Figure 7 sites 21 et 22 et Figure 8B) possiblement le signe d'une période de reproduction plus étendue c'est-à-dire démarrant plus tôt durant l'été pour ces troupeaux méditerranéens, combinée à des conditions

climatiques favorables (hiver doux ; Sierra *et al.*, 2023). On retrouve par ailleurs ces naissances d'hiver quelques siècles plus tard dans la vallée de l'Ebro sur un effectif plus petit (Sierra *et al.*, 2021 ; Chaves, site 15 sur la Figure 7).

Au contraire, sur la marge nord-occidentale du bassin méditerranéen, dans le sud-ouest de la

France, sur la côte sud et au Nord-Est de l'Espagne ainsi qu'en Corse, la distribution des naissances s'étale sur une période bien plus longue de l'année, incluant également l'automne et le début d'hiver. Sur certains de ces sites, ces naissances « hors saison » sont majoritaires ou presque, autant qu'on puisse en juger sur des assemblages qui restent de taille restreinte (≤ 18 ovins). (Figure 8C et D).

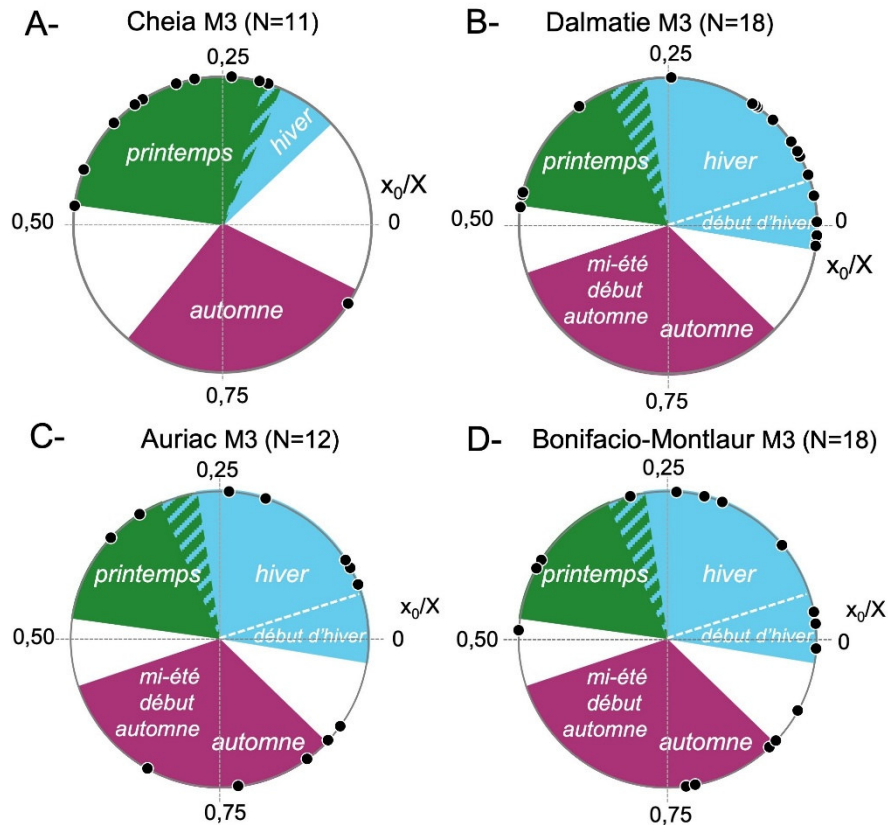


Figure 8. Quelques exemples de distributions des naissances des ovins en contexte archéologique : en Roumanie à Cheia (site 5 sur la Figure 6 ; données Tornero *et al.* 2013) ; en Dalmatie sur les sites de Tinj et Crno Vrilo (sites 21 et 22 ; Sierra *et al.*, 2023) ; à Auriac (Carcassonne, site 10 ; Fabre *et al.* 2021) et à Bonifacio (Corse, site 11 ; Fabre *et al.* 2023).

Est-il possible d'avoir des naissances d'automne si on laisse les béliers en permanence dans le troupeau ?

Dans une conduite de troupeau « classique » sans séparation des deux sexes à un moment donné dans l'année et pour des races possédant de bonnes aptitudes au désaisonnement, comme la Lacaune ou la Mérinos, quelle est la répartition potentielle des saisons de mise bas au cours de l'année ? Nous n'avons pas de réponse à cette question mais la mesure de l'activité ovulatoire spontanée au printemps chez des brebis maintenues en permanence avec des béliers ou en l'absence de bélier permet de connaître le potentiel de fécondabilité de celles-ci au printemps. Chez la

brebis Lacaune, en l'absence de mâle, le pourcentage de brebis spontanément cycliques au printemps est faible (environ 20 %), que les brebis soient ou non en lactation (Figure 9). La présence permanente du bélier depuis l'hiver précédent augmente ce pourcentage jusqu'à 40 %. Notre analyse est donc que, dans ces conditions et compte tenu de la présence au printemps d'ovulations dites « silencieuses » (*i.e.* sans oestrus ; Thimonier et Mauléon 1969), donc non fertiles, la fertilité ne doit guère dépasser 30 % du troupeau.

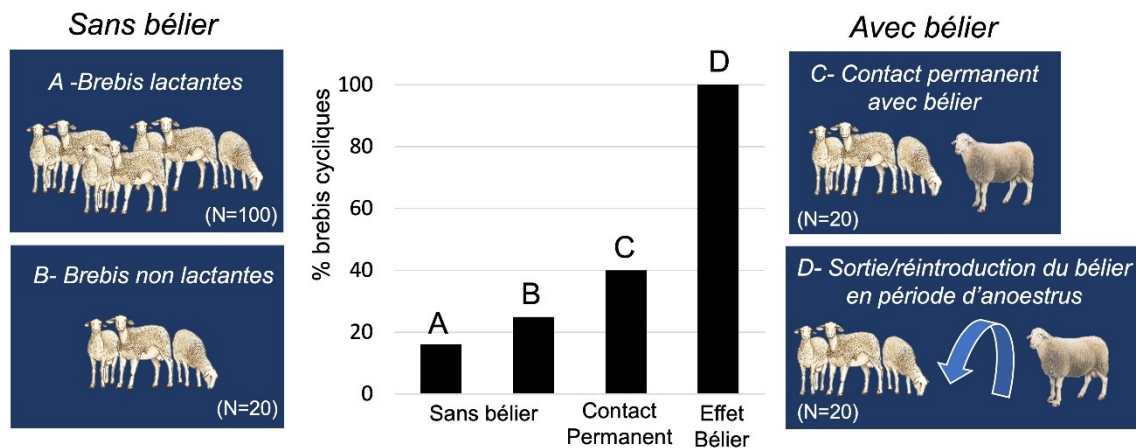


Figure 9. Activité ovulatoire de brebis Lacaune placées dans différentes conditions expérimentales (d'après Balasse *et al.* 2024).

Que se passe-t-il si on sépare les béliers pendant l'été et on les réintroduit au printemps suivant ?

En revanche, toujours chez les brebis Lacaune dans des conditions expérimentales, la séparation des béliers et des brebis pendant l'été puis leur réintroduction au printemps suivant provoque, par le mécanisme d'effet bélier décrit ci-dessus, même en l'absence de stimulation photopériodique artificielle des béliers, une reprise synchrone des

ovulations chez toutes les brebis du troupeau (Figure 9). Dans ces conditions, il est possible d'espérer avoir une fertilité très élevée à la lutte de printemps et, par conséquent, la quasi-totalité des brebis du troupeau réalisent une mise-bas d'automne.

Discussion et conclusion

La pleine réussite de l'effet bélier, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, résulte à la fois d'une manipulation, généralement volontaire, des lots d'animaux par l'éleveur, mais également par l'aptitude génétique de la race ovine utilisée à répondre à un effet bélier. C'est le cas des populations méditerranéennes actuelles où il est très souvent réalisé une lutte de printemps avec des résultats de fertilité dépassant généralement les 60 % de mise-bas.

Par conséquent, dans les échantillons issus des sites archéologiques du Néolithique, on peut penser que si la proportion de naissances d'automne dans un « troupeau » est élevée, par exemple supérieure à 50%, alors, probablement, ce résultat pourrait être issu de deux manipulations volontaires successives faites par l'éleveur. La première est la séparation des béliers d'avec les femelles l'été précédent car si cette séparation n'est pas faite, alors les mise-bas auront lieu au printemps suite aux fécondations automnales de saison, et, sous l'addition de l'anoestrus saisonnier et de l'anoestrus de lactation, la fécondation ne pourra pas avoir lieu au printemps. La seconde est, évidemment, la

réintroduction des mâles au printemps, provoquant alors, peut-être à l'insu de l'éleveur, un effet bélier entraînant une fertilité élevée. On pourrait cependant penser que, à l'instar des chercheurs modernes cités au début de cet article (Underwood *et al.* 1944 ; Girard, 1813), les bergers du Néolithique ont pu remarquer l'anormale distribution des naissances ou même des chaleurs après l'introduction des mâles et mettre en œuvre cette innovation de manière tout à fait consciente.

On remarque qu'au Néolithique, les naissances d'automne-début d'hiver sont toujours associées à des naissances de printemps. C'est le cas encore dans la plupart des élevages contemporains de Méditerranée septentrionale (Mason, 1967). Aujourd'hui comme anciennement, la division en deux lots permet un rattrapage si une brebis s'est retrouvée non gestante en fin de période de reproduction ou a avorté, et elle entraîne par ailleurs l'étalement de la production laitière, qui peut présenter un avantage en termes de stabilité des ressources, mais aussi un investissement sur la durée dans les tâches relatives à la traite. Même s'il faut sans doute continuer à accumuler patiemment

les données d'analyse des rapports isotopiques de l'oxygène dans l'émail des dents issues de différents sites du Néolithique pour pouvoir faire des comparaisons statistiques entre saisons de mise-bas, l'observation que plusieurs élevages de la même zone (Sud de la France, Corse, Nord-Est et Sud de l'Espagne) montrent une proportion

élevée de naissances d'automne est intéressante. Cela veut-il dire que ces élevages partageaient et échangeaient à la fois des populations ovines particulièrement aptes à des fécondations de printemps et la technique de maîtrise de la reproduction par effet bélier leur permettant ces performances ?

Références

- Balasse M., Chemineau P., Parisot S., Fiorillo D., Keller M. (2024) Experimental data from Lacaune and Merino sheep provide new methodological and theoretical grounds to investigate autumn lambing in past husbandries. *Journal of Archaeological Method and Theory* 31, 75-92. <https://doi.org/10.1007/s10816-022-09600-7>
- Balasse M., Obein G., Ughetto-Monfrin J., Mainland I. (2012) Investigating seasonality and season of birth in past herds: a reference set of sheep enamel stable oxygen isotope ratios. *Archaeometry* 54, 349-368. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4754.2011.00624.x>
- Balasse M., Renault-Fabregon L., Gandois H., Fiorillo D., Gorczyk J., Bacvarov K., Ivanova M. (2020) Neolithic sheep birth distribution: Results from Nova Nadezhda (sixth millennium BC, Bulgaria) and a reassessment of European data with a new modern reference set including upper and lower molars. *Journal of Archaeological Science* 118, 105-139. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2020.105139>
- Blaise E., Balasse M. (2011) Seasonality and season of birth of modern and late Neolithic sheep from south-eastern France using tooth enamel $\delta^{18}\text{O}$ analysis. *Journal of Archaeological Science*, 38, 3085-3093. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.07.007>
- Carrère I., Forest V. (2009) Et si le Néolithique s'arrêtait dans les années 1950 ? Réflexions et références sur les relations animal-homme dans les sociétés rurales. Dans : Collectif, 2009. De Méditerranée et d'ailleurs... Mélanges offerts à Jean Guilaïne. Archives d'Ecologie Préhistorique, Toulouse, 853, 173-190.
- Chanvallon A., Sagot L., Pottier E., Debus N., Francois D., Fassier T., Scaramuzzi R.J., Fabre-Nys C. (2011). New insights into the influence of breed and time of the year on the response of ewes to the 'ram effect'. *animal* 5, 10, 1594-1604. <https://doi.org/10.1017/S1751731111000668>
- Chemineau P. (1989) L'effet bouc : mode d'action et efficacité pour stimuler la reproduction des chèvres en anoestrus. *Inra Productions Animales* 2, 97-104. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.1989.2.2.4404>
- Chemineau P., Abecia J.A., Delgadillo J.A. (2024) Maîtrise de la reproduction saisonnière par l'effet mâle à court terme chez les petits ruminants. *Encyclopédie de l'AAF*, Fiche Questions sur ...n°03.05.Q05. <https://www.academie-agriculture.fr/publications/encyclopedia/questions-sur/0305q05-maitrise-de-la-reproduction-saisonniere-par-leffet>
- Chemineau P., Daveau A., Maurice F., Delgadillo J.A. (1992) Seasonality of oestrus and ovulation is not deeply modified by submitting Alpine goats to a tropical photoperiod. *Small Ruminant Research* 8, 299-312.
- Chemineau P., Khaldi G., Lassoued N., Cognié Y., Thimonier J., Poindron P., Malpoux B., Delgadillo J.A. (2017) Des apports originaux sur « l'effet mâle », une technique agro-écologique de maîtrise de la reproduction des brebis et des chèvres, fruits d'une longue collaboration scientifique entre la Tunisie, le Mexique et la France. *Inra Productions Animales* 30, 427-438. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2017.30.5.2273>
- Chemineau P., Malpoux B., Brillard J.P., Fostier A. (2009) Saisonnalité de la reproduction et de la production chez les poissons, oiseaux et mammifères d'élevage. *Inra Productions Animales* 22, 77-90.
- Duarte G., Flores J.A., Malpoux B., Delgadillo J.A. (2008) Reproductive seasonality in female goats adapted to a subtropical environment persists independently of food availability. *Domestic Animal Endocrinology* 35, 362-370. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2008.07.005>
- Fabre M., Bréhard S., Hanot P., Fiorillo D., Vaquer J., Balasse M. (2021). Nouvel éclairage sur les systèmes d'élevage ovins du Chasséen. Reproduction, alimentation et productions animales à Auriac, Carcassonne (Aude, France). In : *Biodiversities, environments and societies since Prehistory: new markers and integrated approaches*. 41^{es} rencontres internationales d'archéologie et d'histoire – Nice Côte d'Azur (E. Nicoud, M. Balasse, Desclaux E., Théry-Parisot I., eds). Editions APDCA, 101-112.
- Fabre M., Forest V., Ranché C., Fiorillo D., Casabianca F., Vigne J.-D., Balasse M. (2023) Milk and meat exploitation, autumn lambing and use of forest resources in Neolithic Corsican sheep farming systems (fifth to third millennia cal BC). *Journal of Archaeological Science: Reports* 50, 104037. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2023.104037>
- Girard L. (1813) 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.
- Gutierrez E., Balasse M., Bréhard S., Caro J., Fiorillo D. (soumis) Calendrier pastoral et intégration dans le paysage de l'élevage ovin Montbolo de Montou, d'après l'analyse isotopique des dents de mouton. *Bulletin de la Société préhistorique française*.

- Martin G.B., Oldham C.M., Cognie Y., Pearce D.T. (1986) The physiological-responses of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. *Livestock Production Science* 15, 219-247. [https://doi.org/10.1016/0301-6226\(86\)90031-X](https://doi.org/10.1016/0301-6226(86)90031-X)
- Martín P., Tornero C., Salazar-García D. C., Vergès, J. M. (2021) Early sheep herd management in the inland of the Iberian Peninsula : Results of the incremental isotopic analyses of dental remains from El Mirador cave (Sierra de Atapuerca, Spain). *Archaeological and Anthropological Sciences* 13, 1–18.
- Mason I.L (1967) *Sheep breeds of the Mediterranean*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, 215 p.
- Ortavant R., Pelletier J., Ravault J.P., Thimonier J., Volland-Nail P. (1985) Photoperiod : main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm animals. *Oxford Review of Reproductive Biology* 7, 305-345.
- Pellicer-Rubio M.T., Boissard K., Grizeli J., Vince S., Fréret S., Fatet A., López-Sebastian A. (2019) Vers une maîtrise de la reproduction sans hormones chez les petits ruminants. *INRAE Productions Animales* 32, 51–66. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2019.32.1.2436>
- Poindron P., Cognié Y., Gayerie F., Orgeur P., Oldham C.M., Ravault J.P. (1980) Changes in gonadotrophin and prolactin levels in isolated (seasonally or lactationally) anovular ewes with ovulation caused by the introduction of rams. *Physiology and Behaviour* 25, 227-236.
- Shelton M. (1960) Influence of the presence of a male goat on the initiation of estrous cycling and ovulation of angora does. *Journal of Animal Science* 19, 368-375. DOI : 10.2527/jas1960.192368x
- Sierra A., Balasse M., Radović S., Orton D., Fiorillo D., Presslee, S. (2023) Early Dalmatian farmers specialized in sheep husbandry. *Scientific Reports* 13, 10355.
- Sierra A., Balasse M., Rivals F., Fiorillo D., Utrilla P., Saña M. (2021) Sheep husbandry in the early Neolithic of the Pyrenees: new data on feeding and reproduction in the cave of Chaves. *Journal of Archaeological Science Reports* 37, 102935. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.102935>
- Sierra A., Navarrete V., Alcántara R., Camalich M.D., Martín-Socas D., Fiorillo D., et al. (2024) Shepherding the past: High-resolution data on Neolithic Southern Iberian livestock management at Cueva de El Toro (Antequera, Málaga). *PLoS ONE* 19: e0299786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0299786>
- Tejedor-Rodríguez C., Moreno-García M., Tornero C., Hoffmann A., García-Martínez de Lagrán Í., Arcusa-Magallón H., et al. (2021) Investigating Neolithic caprine husbandry in the Central Pyrenees: Insights from a multi-proxy study at Els Trocs cave (Bisaurri, Spain). *PLoS ONE* 16: e0244139. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0244139>
- Thimonier J., Mauléon P. (1969) Variations saisonnières du comportement d'oestrus et des activités ovarienne et hypophysaire chez les ovins. *Annales de Biologie animale Biochimie, Biophysique* 9, 233-250
- Tornero C., Aguilera M., Ferrio J.P., Arcusa H., Moreno-Garcia M., Garcia-Reig S., Rojo Guerra M. (2018) Vertical sheep mobility along the altitudinal gradient through stable isotope analyses in tooth molar bioapatite, meteoric water and pastures: A reference from the Ebro valley to the Central Pyrenees. *Quaternary International* 484, 94-106. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.11.042>
- Tornero C., Bălăşescu A., Ughetto-Monfrin J., Voinea V., Balasse M. (2013) 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. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2013.05.013>
- Tornero C., Balasse M., Bréhard S., Carrère I., Fiorillo D., Guilaine J., Vigne J.-D., Manen C. (2020) Early evidence of sheep lambing de-seasoning in the Western Mediterranean in the sixth millennium BCE. *Scientific Reports* 10:12798. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69576-w>
- Underwood E.J., Shier El., Davenport N. (1944) Studies in Sheep husbandry in Western Australia. V The breeding season of Merino crossbred and British Breed ewes in the Agricultural districts., *Journal of the Department of Agriculture of Western Australia* 11, 135-143.

