

# Fotoperiod i melatonina w rozrodzie ssaków: gryzonie, króliki, koty

Andrzej Max

z Katedry Chorób Małych Zwierząt z Kliniką Wydziału Medycyny Weterynaryjnej w Warszawie

Procesy fizjologiczne w mniejszym lub większym stopniu podlegają sterowaniu fazami czasu, który warunkuje wpływ czynników zewnętrznych, podlegających okresowym zmianom. Wyróżnia się zatem różne rytmy biologiczne (dobowe, miesięczne, sezonowe, roczne) regulujące rozmaite czynności życiowe, w tym rozród, na bazie struktur umiejscowionych w ośrodkowym układzie nerwowym, zwanych zegarem biologicznym (1). W naturze zachowanie gatunku jest możliwe, jeżeli procesy rozrodcze przebiegają w taki sposób, aby odchów potomstwa odbywał się w korzystnych warunkach środowiskowych, zarówno pod względem klimatycznym, jak i żywieniowym. W związku z różną długością ciąży poszczególne gatunki zwierząt przejawiają aktywność płciową w odpowiednich porach roku, zwanych sezonem rozrodczym. W procesie udomowienia zwierząt i selekcji hodowlanej niektóre gatunki lub rasy zwierząt utraciły całkowicie bądź częściowo sezonowość rozrodczą, podczas gdy inne ją zachowały. Zwierzęta sezonowe reagują na zachodzące w środowisku zmiany wzbudzeniem lub wyciszeniem aktywności gonad. Głównym czynnikiem środowiskowym odpowiedzialnym za te zmiany jest długość dnia świetlnego – fotoperiod. W zależności od aktywizującego lub hamującego wpływu tego czynnika rozróżnia się gatunki zwierząt dnia długiego (czynne płciowo wiosną i latem) lub dnia krótkiego (czynne

płciowo późnym latem i jesienią). Część roku poza sezonem rozrodczym wiąże się z zanikiem cyklu rujowego u samic, dlatego też jest nazywana okresem spokoju płciowego (*anoestrus*). W tym czasie również u samców tych gatunków zwierząt obserwuje się w mniejszym lub większym stopniu spadek zdolności rozrodczych. Mediatorem pośredniczącym w przekazywaniu sygnałów świetlnych jest melatonina, hormon wydzielany przez szyszynkę, a będący pochodną tryptofanu i serotoniny. Nasilone wydzielanie melatoniny odbywa się w porze nocnej, podczas gdy w czasie dnia spada. Im dłuższa zatem jest noc, tym więcej melatoniny wydziela szyszynka, natomiast podczas długiego dnia dobowe wydzielanie hormonu się zmniejsza. Działanie chronobiologiczne melatoniny polega na oddziaływaniu na narządy docelowe zależnie od pory roku, związanej z długością fotoperiodu. Osobliwością biologiczną jest to, że o ile u pewnych gatunków kręgowców hormon szyszynki blokuje oś podwzgórzowo-przysadkowo-gonadową, powodując ustanie czynności rozrodczych, to u innych ją stymuluje, co przejawia się aktywnością płciową.

Melatonina produkowana przez szyszynkę jest doprowadzana drogą krwi do mózgu, gdzie pośredniczy w sterowaniu czynnościami rozrodczymi w zależności od długości dnia świetlnego. Ponadto jest ona obecna w płynie mózgowo-rdzeniowym, do którego przedostaje się

## The role of photoperiod and melatonin in rodents, rabbits and cats reproduction

Max A., Department of Small Animal Diseases with Clinic, Faculty of Veterinary Medicine, Warsaw University of Life Sciences – SGGW

This review aims at the presentation of some important aspects influencing mammalian reproduction. Environment appears to play a crucial role in the regulation of reproductive functions in different animal species. Response to the day-length, or photoperiod, is one of mechanisms influencing gonadal activity in seasonally breeding species. The pineal gland synthesizes and secretes melatonin, a hormone that communicates information about photoperiod to the brain. In various species artificial light programs or administration of exogenous melatonin can stimulate or suppress hypothalamic-pituitary-gonadal axis on a species-dependent way. This article presents the data focusing on possible influence of photoperiod and melatonin on reproductive cycle in rodents, rabbits and cats.

**Keywords:** photoperiod, melatonin, reproduction, rodents, rabbit, cat.

prawdopodobnie bezpośrednio z szyszynki przez tylny uchyłek trzeciej komory mózgu znajdujący się w sąsiedztwie gruczołu (2). Jak wspomniano wcześniej, wpływ melatoniny na rozród jest odmienny u poszczególnych gatunków. W tym artykule przedstawione są informacje dotyczące działania hormonu u różnych gatunków zwierząt i możliwości wykorzystania go w sterowaniu reprodukcją.

### Gryzonie

Zwierzęta laboratoryjne, zwłaszcza gryzonie, są wykorzystywane do badań nad wpływem długości dnia za pośrednictwem melatoniny na procesy fizjologiczne. Wnioski

z tych badań mogą służyć bezpośrednio hodowli tych gatunków zwierząt, ale przede wszystkim dostarczają wiedzy na temat mechanizmów działania hormonu w celu zastosowań u innych gatunków zwierząt i na ludzi. Różnice gatunkowe wskazują na złożoność tych zjawisk oraz trudności interpretacyjne.

Szczur wędrowny (*Rattus norvegicus*), szeroko rozpowszechniony na wszystkich kontynentach jako gatunek synantropijny, nie ma wyraźnego sezonu rozrodczego i może się rozmnażać przez cały rok, chętniej jednak w ciepłych porach roku. Samice przejawiają cykl rujowy o całkowitej długości ok. 5 dni, przy czym sama ruja trwa niewiele ponad dobę. Niektóre gatunki, rasy lub szczepy reagują na bodźce zewnętrzne. Krótki dzień świetlny skutkuje u nich czasowym wstrzymaniem czynności rozrodczych (3, 4). Także inne czynniki środowiskowe, takie jak bardzo wysokie lub bardzo niskie temperatury mogą ograniczać zdolność rozrodczą. Wyhodowano też wiele ras szczurów laboratoryjnych, które są niewrażliwe na bodźce świetlne (nonphotoresponsive).

U samic szczurów codzienne podawanie melatoniny w iniekcjach w czasie 9–11 godz. od początku sztucznego fotoperiodu spowodowało opóźnienie dojrzewania płciowego i zaburzenia w przebiegu pierwszego cyklu rujowego. Sugeruje to, że także endogenna melatonina może mieć wpływ na zaburzenia dojrzewania (5). Z kolei podawanie melatoniny samicom w średnim wieku spowodowało opóźnienie reprodukcyjnego starzenia się, co przejawiało się zwiększoną aktywnością jajników w porównaniu do zwierząt grupy kontrolnej (6). Badania wykonane u samców szczurów wykazały, że melatonina jako silny antyoksydant ma korzystny wpływ na spermatogenezę wcześniej upośledzoną przez eksperymentalne niedokrwienie (7).

U chomika syryjskiego, inaczej złotego (*Mesocricetus auratus*), występuje sezonowość rozrodu, który jest stymulowany przez długi dzień (wiosna, wczesne lato), z rują co 3–6 dni, hamowany zaś podczas krótkiego dnia. Owulacje są indukowane długością dnia świetlnego przekraczającą 12,5 godziny. Podczas sezonu rozrodczego samice mogą rodzić mioty w odstępach około miesięcznych. Podobnie chomik syberyjski, zwany też dzungarskim (*Phodopus sungorus*), w warunkach naturalnych jest zwierzęciem sezonowym, z nasileniem czynności rozrodczych w okresie długiego dnia, co czyni ten gatunek przydatnym do badań nad procesami sterowanymi fotoperiodem. Z badań przeprowadzonych u chomików syberyjskich wynika, że jednym z czynników pośredniczących w sezonowych wpływach fotoperiodu może być leptyna (8).

Umieszczenie samców chomików syberyjskich od urodzenia w warunkach dnia krótkiego spowodowało opóźnienie dojrzewania płciowego o około 20 tygodni (9). Podobny skutek (zahamowanie rozwoju jąder) wystąpił po wprowadzeniu młodym, 15-dniowym samcom podskórnych implantów zawierających 1 mg melatoniny (10). Z kolei po długiej (kilka tygodni – kilka miesięcy) ekspozycji na krótki dzień samców chomika syberyjskiego dochodziło do oporności (refrakcji) na melatoninę, co przejawiało się odbudowaniem się jąder po ich uprzedniej regresji spowodowanej melatoniną (11). Wyjaśnia to mechanizm uczulenia ośrodków regulacji sezonowością rozrodu na wydłużanie się dnia następujące w naturze po okresie dni krótkich. Odwrotne zjawisko, czyli przełamania refrakcji, zachodzi po długotrwałej ekspozycji na długi dzień (9). Natomiast badania przeprowadzone u samic wykazały, że sztuczny krótki dzień powoduje spowolnienie procesów reprodukcyjnego starzenia się, utrzymując dłużej ich płodność (12). Ten efekt spowalniający reprodukcyjne starzenie się jest silniej wyrażony u samic podanych warunkom dnia krótkiego po dojrzałości, niż przed nią (13).

U chomika europejskiego (*Cricetus cricetus*) sezon rozrodczy trwa mniej więcej od kwietnia do sierpnia. Pod koniec września rozpoczyna się okres zimowania (hibernacji) trwający do wiosny. Procesy te zależą od wpływów czynników środowiskowych (14). Należące do rodziny chomikowatych nowiki wykazują różnice w sezonowości. W szczególności np. nowik arizoński (*Neotoma devia*) rozmnaża się przez cały rok, podczas gdy nowik florydzki (*Neotoma floridana*) wykazuje sezonowość – w zakresie od stycznia do września, aczkolwiek w pewnych rejonach może się rozmnażać całorocznie. Należący także do chomikowatych myszak leśny (*Peromyscus maniculatus*) może się rozmnażać przez cały rok, ale w większości obszarów, które zamieszkuje (Ameryka Północna) odbywa się to od marca do października. Badania przeprowadzone u samców tego gatunku pozwoliły na wytypowanie dwóch fenotypów, a mianowicie wrażliwych i niewrażliwych na melatoninę, co wyrażało się zróżnicowaną odpowiedzią jąder na egzogeny hormon. Na tej podstawie autorzy wnioskuje o istnieniu pozaszyszynkowego mechanizmu regulacyjnego (15).

Mysz domowa (*Mus musculus*), podobnie jak szczur wędrowny jest gatunkiem synantropijnym, całorocznie poliestrlnym, z rują co 4–5 dni. Hodowlaną odmianą tego gatunku jest mysz laboratoryjna o tych samych cechach reprodukcyjnych. Eksperyment przeprowadzony u samców myszy domowej wykazał brak wyraźnego wpływu szyszynki na rozmnażanie, co

wykazano na poziomie spermatogenezy i zdolności rozrodczych (16). Stwierdzono także, że wiele szczepów myszy laboratoryjnych cechuje się deficytem melatoniny w wyniku mutacji genów kodujących enzymy odpowiedzialne za syntezę tego hormonu w szyszynce. Egzogenna melatonina wykazuje u takich osobników działanie antygonadowe, co wyrażało się mniejszą masą jąder (17). Z kolei mysz zarosłowa (*Apodemus sylvaticus*) jest zwierzęciem sezonowym, rozmnażającym się od wiosny do jesieni, z nasileniem w lipcu-sierpniu. Podobnie mysz leśna, zwana też wielkooką (*Apodemus flavicollis*), ma sezon godowy od lutego do października i może dać w sezonie od 2 do 4 miotów.

Popularny gryzoń, jakim jest świnka morska (*Cavia porcellus*), zachowuje zdolność rozrodczą przez cały rok, z nasileniem wiosną, natomiast dziko żyjące gatunki świnek w różnym stopniu wykazują sezonowość rozrodu ze stymulacją długiego dnia (18). Długi fotoperiod wpływa też korzystnie na dojrzewanie płciowe, przyspieszając je (19).

## Króliki

Dziki królik europejski (*Oryctolagus cuniculus*), dawniej zaliczany do gryzoni, a obecnie należący do rzędu zajęczaków i rodziny zajęcowańców, jest gatunkiem ściśle zależnym od sezonu. Rozmnaża się od końca zimy do wczesnego lata, czyli w okresie najdłuższego dnia świetlnego. Okres rozrodczy może się wydłużać, bądź skracać, w zależności od temperatury środowiska i dostępności paszy. Natomiast króliki domowe (*Oryctolagus cuniculus f. domesticus*), będące udomowioną odmianą królika europejskiego, są zdolne do wydania potomstwa przez cały rok. Częsta aktywność płciowa występuje naprzemiennie z okresami obniżonej płodności (<http://www.admani.com/Rabbit/Rabbit%20Reproduction.htm>). W hodowli królików okresy największej produktywności mogą się różnić w zależności od stref klimatycznych. Można uzyskiwać poprawę wskaźników reprodukcyjnych przez stosowanie programów świetlnych. Godziny oświetlenia symulujące dzień są oznaczane literą L, ciemność zaś literą D. Wykazano skuteczność stosowania sztucznego oświetlenia, otrzymując najlepsze wyniki rozrodu w schemacie 14L:10D oraz 16L:8D, co wyrażało się odsetkiem zapłodnień wynoszącym 70–90 oraz średnią liczebnością miotu 6,2–7,2. Poprawie ulegały także parametry nasienia królików. Stwierdzono ponadto korzystny wpływ podawania melatoniny (doustnie 1 mg/kg m.c. dziennie) przez dwa tygodnie przed ekspozycją na naturalne światło w wymiarze 11L (20). Eksperymentalnie wykazano, że wyniki

reprodukcyjnie są uzależnione od rodzaju światła zastosowanego wobec zwierząt. Lepsze wskaźniki uzyskano przy zastosowaniu światła sztucznego czerwonego i fluorescencyjnego w porównaniu do światła naturalnego. Co ciekawe, było to związane z wyższym stężeniem melatoniny we krwi przy programie ze światłem sztucznym, niż naturalnym, które fizjologicznie powoduje spadek wydzielania tego hormonu (21).

## Koty

Kot domowy (*Felis catus*) należy do zwierząt sezonowo poliestralnych. Samice przejawiają aktywność rozrodczą w warunkach długiego dnia, natomiast późna jesień i zima są okresem spokoju płciowego. W badaniach przeprowadzonych w naturalnych warunkach zaobserwowano 2–12 (średnio  $5,80 \pm 0,2$ ) cykli rujowych w sezonie (22). Utrzymywanie zwierząt w warunkach hodowlanych/domowych może zmieniać tę sezonowość lub prowadzić do jej zaniku w związku z oddziaływaniem sztucznych czynników środowiskowych, zwłaszcza oświetlenia. Wykazano u kotów zależność stężeń melatoniny i prolaktyny od fotoperiodu. Stężenia melatoniny wzrastały wraz ze skracaniem się dnia świetlnego (23). Przeprowadzono też obserwacje nad wpływem sztucznego programu świetlnego na aktywność płciową kotek. Po ok. 45 dniach programu 24L u wszystkich kotek nastąpił wzrost stężenia  $17\beta$  estradiolu wraz z dwukrotnym wzrostem liczby dużych przedowulacyjnych pęcherzyków w porównaniu do poprzedniego 50-dniowego okresu 14L. Ponadto w okresie 24L zmniejszyła się częstotliwość rui do jednej w miesiącu w porównaniu do dwóch w miesiącu podczas programu 14L. Z kolei w grupie, której po okresie 14L wprowadzono program 8L doszło do natychmiastowego wstrzymania aktywności jajników. Stężenie prolaktyny było istotnie niższe podczas rui i okresu międzyrujowego (*interoestrus*), a także stężenie melatoniny było niższe w fazie *interoestrus* w programie 24L niż 14L. Natomiast stężenie prolaktyny w programie 8L było istotnie wyższe niż w 14L i 24L. Stwierdzono ponadto, że ciągły program 24L stymuluje, zaś 8L hamuje folikulogenezę (24).

Także egzogenna melatonina powoduje u tych zwierząt zmiany w czynnościach rozrodczych. U kotów domowych podawano melatoninę dożylnie, w dawce 5 mg, co drugi dzień, w warunkach długiego (24L:0D) lub krótkiego (8L:16D) dnia świetlnego. W programie długiego dnia melatonina hamowała rozwój pęcherzyków jajnikowych podczas 60-dniowego okresu. Jednak melatonina nie blokowała percepcji bodźców świetlnych, co

przejawiło się wzrostem stężenia estrogenów produkowanych przez pęcherzyki jajnikowe zaraz po zaprzestaniu podawania hormonu (w porównaniu do 45-dniowego okresu niezbędnego do zadziałania bodźca świetlnego w warunkach normalnych). Z kolei podawanie melatoniny w warunkach 8L:16D zaowocowało u 3/4 zwierząt normalną aktywnością płciową wraz z normalnym wzrostem pęcherzyków począwszy od 70. dnia programu. W drugim doświadczeniu podanie 5 mg melatoniny w 2. dniu wzrostu pęcherzyków spowodowało zahamowanie syntezy estrogenów. W trzecim doświadczeniu zaobserwowano tendencję do zmniejszonego wyrzutu LH po pokryciu, do którego doprowadzono w trzecim dniu rui. Egzogenna melatonina spowodowała też wydłużenie okresu refrakcji (nietolerancji płciowej) po kopulacji (25). Efekt hamowania aktywności jajników ze spadkiem stężenia estrogenów w kale obserwowano po doustnym stosowaniu melatoniny w dawce 30 mg dziennie. Natomiast 30-dniowe jej podawanie nie zablokowało odpowiedzi jajników na indukcję przez eCG/hCG, ani też liczby i jakości zarodków (26). Podjęto próbę hamowania rui u kotek za pomocą melatoniny podawanej w postaci podskórnej 18 mg implantu w warunkach 14L:10D. Ruja nie występowała przez kilka miesięcy, a długość tego okresu była uzależniona od fazy cyklu, w której podano implant. Był on mianowicie dwukrotnie dłuższy po podaniu w okresie międzyrujowym, niż podczas rui. Płodność została zachowana; 75% kotek traktowanych melatoniną pokryto skutecznie po usunięciu implantów (27). Inny eksperyment przeprowadzono w podobnych warunkach u kotek, którym podawano melatoninę w jednorazowym implancie podskórnym lub doustnie w dawce dziennej 4 mg/zwierzę, rozpoczynając po zakończeniu bezowulacyjnej rui i kontynuując do wystąpienia kolejnej. Egzogenny hormon spowodował istotne wydłużenie okresu międzyrujowego, którego długość wyniosła ponad dwa miesiące w porównaniu do niespełna trzech tygodni w grupie kontrolnej. Nie zanotowano natomiast wpływu podawanej melatoniny na dojrzewanie płciowe (28).

U samców także obserwuje się adekwatne do sezonu okresowe zmiany w jakości nasienia, nie są one jednak bardzo znaczne (29). U kocurów wprowadzenie implantu z melatoniną (18 mg) spowodowało stopniowe pogorszenie parametrów nasienia do ok. 120 dni, nie doszło jednak do całkowitego wstrzymania spermatogenezy (30). Także długotrwałe (półtoraroczne) działanie długiego fotoperiodu powoduje powstanie oporności (niewrażliwości) na działanie stymulujące,

co prowadzi do obniżenia produkcji nasienia. Proces ten jest odwracalny, a powrót do stanu wyjściowego uzyskano po wprowadzeniu zwierząt w warunki dnia krótkiego (31).

W kolejnym artykule zostanie przedstawiony wpływ omówionych czynników na wybrane procesy zachodzące u koni, owiec i ludzi.

## Piśmiennictwo

1. Skrzypczak W.F.: Szyszynka, melatonina a rytmy biologiczne. *Med. Weter.* 1998, **54**, 586–589.
2. Tricoire H., Moller M., Chemineau P., Malpoux B.: Origin of cerebrospinal fluid melatonin and possible function in the integration of photoperiod. *Reprod. Suppl.* 2003, **61**, 311–321.
3. Francisco N.R., Raymond C.M., Heideman P.D.: Short photoperiod inhibition of growth in body mass and reproduction in ACI, BUF, and PVG inbred rats. *Reproduction* 2004, **128**, 857–862.
4. Muteka S.P., Chimimba C.T., Bennett N.C.: Reproductive seasonality in the Tete veld rat (*Aethomys ineptus*) (Rodentia: Muridae) from Southern Africa. *J. Zool.* 2006, **270**, 314–322.
5. Rivest R.W., Lang U., Aubert M.L., Sizonenko P.C.: Daily administration of melatonin delays rat vaginal opening and disrupts the first estrous cycles: evidence that these effects are synchronized by the onset of light. *Endocrinology* 1985, **116**, 779–787.
6. Fernández B.E., Díaz E., Fernández C., Núñez P., Díaz B.: Ovarian aging: melatonin regulation of the cytometric and endocrine evolutive pattern. *Curr. Aging Sci.* 2013, **6**, 1–7.
7. Koksai M., Oğuz E., Baba F., Eren M.A., Ciftci H., Demir M.E., Kurcer Z., Take G., Aral F., Ocak A.R., Aksoy N., Ulas T.: Effects of melatonin on testis histology, oxidative stress and spermatogenesis after experimental testis ischemia-reperfusion in rats. *Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci.* 2012, **16**, 582–588.
8. Rousseau K., Atcha Z., Cagampang F.R., Le Rouzic P., Stirland J.A., Ivanov T.R., Ebling F.J., Klingenspor M., Loudon A.S.: Photoperiodic regulation of leptin resistance in the seasonally breeding Siberian hamster (*Phodopus sangerus*). *Endocrinology* 2002, **143**, 3083–3095.
9. Kauffman A.S., Freeman D.A., Zucker I.: Termination of neuroendocrine refractoriness to melatonin in Siberian hamsters (*Phodopus sangerus*). *J. Neuroendocrinology* 2003, **15**, 191–196.
10. Gunduz B., Stetson M.H.: Effects of photoperiod, pinealectomy, and melatonin implants on testicular development in juvenile Siberian hamsters (*Phodopus sangerus*). *Biol. Reprod.* 1994, **51**, 1181–1187.
11. Prendergast B.J., Flynn A.K., Zucker I.: Triggering of neuroendocrine refractoriness to short-day patterns of melatonin in Siberian hamsters. *J. Neuroendocrinology* 2000, **12**, 303–310.
12. Place N.J., Tuthill C.R., Schoomer E.E., Tramontin A.D., Zucker I.: Short day lengths delay reproductive aging. *Biol. Reprod.* 2004, **71**, 987–992.
13. Place N.J., Cruickshank J.: Short photoperiod initiated during adulthood sustains reproductive function in older female siberian hamsters more effectively than short photoperiod initiated before puberty. *Biol. Reprod.* 2010, **82**, 778–782.
14. Hufnagl S., Franceschini-Zink C., Milesi E.: Seasonal constraints and reproductive performance in female Common hamsters (*Cricetus cricetus*). *Mamm. Biol.* 2011, **76**, 124–128.
15. Blank J.L., Freeman D.A.: Differential reproductive response to short photoperiod in deer mice: role of melatonin. *J. Comp. Physiol. A.* 1991, **169**, 501–506.
16. Constantine J.E.: The effects of photoperiod and melatonin injections on the reproductive system of pinealectomized male mice *Mus musculus*, ICR strain. *Master's Theses. University of Richmond*, 1981.
17. Kasahara T., Abe K., Mekada K., Yoshiki A., Kato T.: Genetic variation of melatonin productivity in laboratory mice under domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 2010, **107**, 6412–6417.
18. Rood J.P., Weir B.J.: Reproduction in female wild guinea pigs. *J. Reprod. Fertil.* 1970, **2**, 393–409.
19. Trillmich E., Mueller B., Kaiser S., Krause J.: Puberty in female cavia (*Cavia aperea*) is affected by photoperiod and social conditions. *Physiol. Behav.* 2009, **96**, 476–480.

20. Mousa-Balabel T.M., Mohamed R.A.: Effect of different photoperiods and melatonin treatment on rabbit reproductive performance. *Vet. Q.* 2011, **31**, 165–171.
21. Kalaba Z.M., Abdel-Khalek A.E.: Reproductive performance of rabbit does and productivity of their kits in response to colour of light. *Asian J. Anim. Vet. Advan.* 2011, **6**, 814–822.
22. Tsutsui T., Nakagawa K., Hirano T., Nagakubo K., Shinomiya M., Yamamoto K., Hori T.: Breeding season in female cats acclimated under a natural photoperiod and interval until puberty. *J. Vet. Med. Sci.* 2004, **66**, 1129–1132.
23. Leyva H., Addiego L., Stabenfeldt G.: The effect of different photoperiods on plasma concentrations of melatonin, prolactin, and cortisol in the domestic cat. *Endocrinology* 1984, **115**, 1729–1736.
24. Leyva H., Madley T., Stabenfeldt G.H.: Effect of light manipulation on ovarian activity and melatonin and prolactin secretion in the domestic cat. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 1989, **39**, 125–133.
25. Leyva H., Madley T., Stabenfeldt G.H.: Effect of melatonin on photoperiod responses, ovarian secretion of oestrogen, and coital responses in the domestic cat. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 1989, **39**, 135–142.
26. Graham L.H., Swanson W.F., Wildt D.E., Brown J.L.: Influence of oral melatonin on natural and gonadotropin-induced ovarian function in the domestic cat. *Theriogenology* 2004, **61**, 1061–1076.
27. Gimenez F., Stornelli M.C., Tittarelli C.M., Savignone C.A., Dorna I.V., de la Sota R.L., Stornelli M.A.: Suppression of estrus in cats with melatonin implants. *Theriogenology* 2009, **72**, 493–499.
28. Faya M., Carranza A., Priotto M., Graiff D., Zurbriggen G., Diaz J.D., Gobello C.: Long-term melatonin treatment prolongs interestrus, but does not delay puberty, in domestic cats. *Theriogenology* 2011, **75**, 1750–1754.
29. Nuñez-Favre R., Bonauro M.C., Tittarelli C.M., Mansilla-Hermann D., de la Sota R.L., Stornelli M.A.: Effect of natural photoperiod on epididymal sperm quality and testosterone serum concentration in domestic cat (*Felis silvestris catus*). *Reprod. Domest. Anim.* 2012, **47**, Suppl 6, 232–234.
30. Nuñez Favre R., Bonauro M.C., Praderio R., Stornelli M.C., de la Sota R.L., Stornelli M.A.: Effect of melatonin implants on spermatogenesis in the domestic cat (*Felis silvestris catus*). *Theriogenology* 2014, 8–2. doi: 10.1016/j.theriogenology.2014.06.013. [Epub ahead of print]
31. Nuñez Favre R., Bonauro M.C., Tittarelli C.M., Stornelli M.C., de la Sota R.L., Stornelli M.A.: Effect of refractoriness to long photoperiod on sperm production and quality in tomcats. *Reprod. Domest. Anim.* 2012, **47**, Suppl 6, 235–237.

---

Dr hab. Andrzej Max, prof. nadzw.,  
e-mail: andrzej\_max@sggw.pl