Institutional Repository - Research Portal
Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche
researchportal.unamur.be
University of Namur

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES

L'effet Bélier

Collignon, Jean-Luc

Award date:
1984

Awarding institution:
Universite de Namur

Link to publication

General rights
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy
If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Download date: 02. May. 2026

1984

FACULTÉS UNIVERSITAIRES N.D.DE LA PAIX
NAMUR
FACULTÉ DES SCIENCES

"L'EFFET BELIER"

Mémoire présenté pour l'obtention du grade
de Licencié en Sciences
biologiques
par

COLLIGNON JEAN - LUC

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à Monsieur R. PAQUAY , mon promoteur, pour m'avoir permis de réaliser ce travail et pour l'attention et les conseils judicieux qu'il m'a prodigués.

Je voudrais remercier plus particulièrement Monsieur J.L. BISTER pour son aide, son efficacité et sa constante disponibilité au cours de cette année.

Que tous les membres du personnel du département de Physiologie Animale soient remerciés pour l'accueil qu'ils m'ont réservé et leur sympathique assistance.

Je n'oublierai pas les membres du personnel du département de Biologie Quantitative qui m'ont si aimablement aidé.

Je remercie Mademoiselle C. COLLIGNON , ma soeur, qui a apporté le plus grand soin dans la dactylographie de ce travail.

J'exprime toute ma gratitude à mes amis et amies qui m'ont épaulé durant ce travail, en particulier à JACQUES E.
ROSSILLON A. et D.
CHRISTIAENS J.L.
COLLIGNON E.

Enfin, j'exprime ma reconnaissance à mes parents M^{r} et M^{me} COLLIGNON - MISSON qui, plus discrètement, m'ont secondé au cours de mes études et m'ont apporté tant l'aide matérielle que morale et affective, nécessaire à la réalisation de ce travail.

Merci à tous

TABLE DES MATIERES

CHAPITRE I

Introduction 1

A- La saison de reproduction 2

Introduction 2

1- Facteurs influençant la saison sexuelle de la brebis 2

1.1. chez la brebis adulte 2

1.1.1. variations selon la race 2

1.1.2. action de la photopériode 3

1.2. chez les agnelles 6

2- Modifications de la saison de reproduction 7

B- Description des différentes étapes de l'activité sexuelle 9

1- Sécrétion des hormones impliquées dans le cycle oestral 9

1.1. hormones hypothalamiques 9

1.2. hormones hypophysaires 11

1.2.1. FSH 11

1.2.2. LH 13

1.2.3. PRL 14

1.3. hormones ovariennes et utérines 15

1.3.1 oestrogènes 15

1.3.2. progestagènes 16

1.3.3. inhibine 16

1.3.4. prostaglandines 17

2- La brebis en cycle 18

Introduction 18

2.1. description des processus morphologiques 19

2.1.1. dans l'ovaire 19

2.1.1.1. folliculogenèse 19

2.1.1.2. ovulation 21

2.1.1.3. la phase lutéale 22

2.1.2. au niveau de l'oviducte 23

2.1.3. l'utérus 24

2.2. contrôle endocrinien du cycle 27

2.2.1. phase folliculaire 27

2.2.2. ovulation et comportement d'oestrus 30

2.2.3. phase lutéale 31

3- La brebis en anoestrus 32

3.1. description des différents types d'anoestrus 33

3.1.1. anoestrus prépubertaire 33

3.1.2. anoestrus de lactation 34

3.1.3. anoestrus saisonnier 34

3.2. sécrétions hormonales au cours de l'anoestrus saisonnier 36

3.2.1. concentrations hormonales dans le plasma 36

3.2.2. concentrations hormonales dans l'hypophyse 36

4- L'instauration et l'arrêt des cycles 38

4.1. le premier cycle 38

4.2. le dernier cycle 39

4.3. mécanismes responsables de l'instauration et de l'arrêt des cycles 40

5- L'effet bélier 42

5.1. influence des relations sociales sur la vie sexuelle, chez les mammifères 42

5.2. la présence du bélier comme un facteur influençant l'activité sexuelle de la brebis 43

5.2.1. lors de l'oestrus et de l'ovulation 43

5.2.2. à l'apparition de la puberté 44

5.2.3. influence sur la saison sexuelle 45

5.3. analyse détaillée de l'"effet bélier" 46

5.3.1. les impératifs 46

5.3.2. les voies d'action 49

5.3.3. description des premiers cycles 50

5.3.4. modifications hormonales 51

5.3.5. mécanismes 53

CHAPITRE II : Recherches expérimentales 57

A- But des recherches 57

B- Matériel et méthode 57

1- Les animaux expérimentaux 57

2- Plan expérimental 58

3- Conditions expérimentales 59

4- Techniques expérimentales 60

4.1. prises de sang 60

4.2. la technique d'endoscopie 61

4.3. le dosage radioimmunologique 63

4.3.1. Principe 63

4.3.2. dosages des gonadotropines 65

a) historique 65

b) description 65

c) caractéristiques 74

4.3.3. dosage de la progestérone 75

4.4. test de cyclicité 78

C- Résultats expérimentaux 79

1- Test de cyclicité 79

2- Description de la transition anoestrus-oestrus, suite à l'introduction d'un bélier 80

2.1. le début de la saison sexuelle 80

2.1.1. apparition des manifestations de comportement sexuel 80

2.1.2. résultat des endoscopies 83

2.1.3. précision des dates d'ovulation 84

2.1.4. les premiers cycles 92

2.2. sécrétions hormonales en fin d'anoestrus 106

2.2.1. profils hormonaux 106

2.2.2. concentrations sanguines en progestérone 106

2.3. modifications de la sécrétion de LH suite à l'introduction du bélier 111

2.3.1. la pulsatilité de la LH 111

2.3.2. analyse de la première décharge de LH consécutive à l'introduction du bélier 118

2.4. analyse hormonale des premiers cycles 126

2.4.1. analyse des profils hormonaux 126

2.4.1.1. le premier cycle long 126

2.4.1.2. les cycles courts 129

2.4.1.3. le cycle intermédiaire de la brebis 239 131

2.4.2. analyse des taux hormonaux 132

2.4.2.1. le premier cycle long 132

2.4.2.2. les cycles courts 136

2.4.2.3. le cycle de 13 jours 139

D- Discussion 141

1- Le début de la saison sexuelle induite par "effet bélier" 141

2- Sécrétions hormonales en fin d'anoestrus saisonnier et au cours des premiers cycles induits par "effet bélier" 144

3- L'effet bélier et la pulsatilité de la sécrétion de LH 151

4- Mécanismes responsables de l'induction de la saison sexuelle ainsi que de l'apparition de cycles courts et d'ovulations silencieuses 153

Résumé et conclusion 157

Bibliographie 160

CHAPITRE I

INTRODUCTION

L'amélioration de la productivité et de la rentabilité des animaux domestiques a toujours préoccupé l'homme. Il en va de même pour le cheptel ovin. Cela explique l'importance accordée à la compréhension des mécanismes de la reproduction en vue de son amélioration (influence de la nourriture, du stress, de la présence du mâle, ...) notamment pour sa modification (synchronisation des cycles, induction des cycles en anoestrus...).

La brebis est un animal à polyoestrus saisonnier, c'est-à-dire qu'elle peut se trouver successivement dans trois états physiologiques différents : gestation, anoestrus ou cyclicité.

En conditions naturelles, la durée et la localisation dans l'année de la période de reproduction, ou période de cyclicité, sont propres à chaque race de brebis. Ainsi, notre matériel d'étude, la brebis Texel, connaît l'anoestrus de janvier à août, tandis que son activité cyclique ovarienne s'étend de septembre à la fin décembre.

Toutefois, ces limites temporelles peuvent varier selon les individus, leur âge et leur environnement. Dans ce travail, nous étudierons l'influence d'un facteur de l'environnement particulièrement important sur l'activité sexuelle de la brebis : la présence ou l'absence de bélier.
Parmi les interactions possibles entre celui-ci et les brebis, notre attention sera portée plus spécialement sur ce qu'on dénomme "l'effet bélier" et qui consiste en l'induction de cycles chez une brebis en anoestrus par l'introduction du mâle.

tableau 1 : Durée de la Saison de reproduction (Craplet et Thibier,P163,1977)

RACE	Nbre de cycles	Nbre de jours
BLACKFACE	6.9	139
WELSH MOUNTAIN	7.0	133 | 7
BORDER LEICESTER	7.2	131 18
ROMNEY MARSH	9.7	171
SUFFOLK	10.2	189
WELSH X DORSET HORN	10.4	179
DORSET HORN	12.4	223

A.LA SAISON DE REPRODUCTION

Introduction

La saison de reproduction chez la brebis est caractérisée par son activité ovarienne cyclique ainsi que par son comportement d'oestrus, sauf en début et en fin de saison où on observe des ovulations "silencieuses" , c'est-à-dire des ovulations non-accompagnées de comportement sexuel.

Cette saison, de durée variable, se situe le plus souvent en automne (centrée autour du solstice d'hiver).

1. Facteurs influençant la saison sexuelle de la brebis

1.1. Chez la brebis adulte

Chez la brebis adulte, les facteurs prépondérants sont la race, l'individu et son environnement.

Parmi les facteurs environnementaux , les principaux sont sans doute la photopériode et la présence ou l'absence de bélier. Ce dernier, faisant l'objet de ce mémoire, sera développé plus amplement dans la suite.

1.1.1. Variation selon la race

La durée de la saison de reproduction de la brebis est très variable suivant les races comme le montrent les chiffres de Hafez cités par Craplet et Thibier (1980a,tableau 1).

On remarque que les races rustiques ou nordiques ou d'altitude élevée (type Black face) ont une courte saison de reproduction allant d'octobre à février, tandis que les races améliorées ou méridionales ou de plaine (type Dorset Horn) ont une longue période de reproduction s'étendant de juillet à avril.

TABLEAU 2 : L'époque des agnelages (Service de Petit Elevage du Ministère de l'Agriculture, 1883), chez la brebis Texel, (en % des agnelages).

	% des agnelages
OCTOBRE	0
NOVEMBRE	0
DECEMBRE	0
JANVIER 1°quinz.	X
2°quinz.	X
FEVRIER 1°quinz.	3
2°quinz.	13
MARS 1°quinz.	42
2°quinz.	33
AVRIL 1°quinz.	7
2°quinz.	2
MAI	0

Ainsi, certaines races comme la Mérino ou les races dérivées(Ile-de-France) ont une saison sexuelle qui dure presque toute l'année, avec des agnelages soit au printemps, soit en automne.

Ces différences peuvent être expliquées par l'action de la sélection naturelle qui ne conserve que les animaux dont le génotype est tel que les agneaux naissent en période favorable. En climat rigoureux, cette seule saison est le printemps : les agneaux nés trop tôt ne résisteraient pas au froid et ceux nés trop tard, n'étant pas assez âgés, succomberaient à la rigueur de l'hivernage suivant.

Par contre, en climat plus clément, les agnelages sont plus étendus et la saison de reproduction beaucoup plus longue.

Ces différences génétiques peuvent être utilisées par les éleveurs pour introduire le caractère "longue saison de reproduction" chez des races améliorées.

Une étude réalisée en Wallonie par le Service du Petit Elevage du ministère de l'agriculture (1983) montre que la fréquence des agnelages chez la brebis Texel se trouve à son maximum au mois de mars (tableau 2), ce qui est en accord avec les données fournies par l'ITOVIC (figure 1). Pochet (1981) , étudiant les taux de progestérone, observe une entrée en cycle massive des adultes et antenaises entre le 18 et le 15 septembre. Ces entrées en cycle sont remarquablement groupées (figure 2).

La brebis Texel est donc une race à saison de reproduction relativement courte et à anoestrus profond. Elle est, de ce fait, difficile à désaisonner.

1.1.2. Action de la photopériode

Le facteur essentiel déterminant la saison sexuelle de la brebis est la photopériode, c'est-à-dire la longueur du jour par rapport à la longueur de la nuit en conditions naturelles. L'entrée en cycle se fait parallèlement à une diminution de la photopériode, tandis que le passage en anoestrus a lieu en photopériode croissante (figure 3).

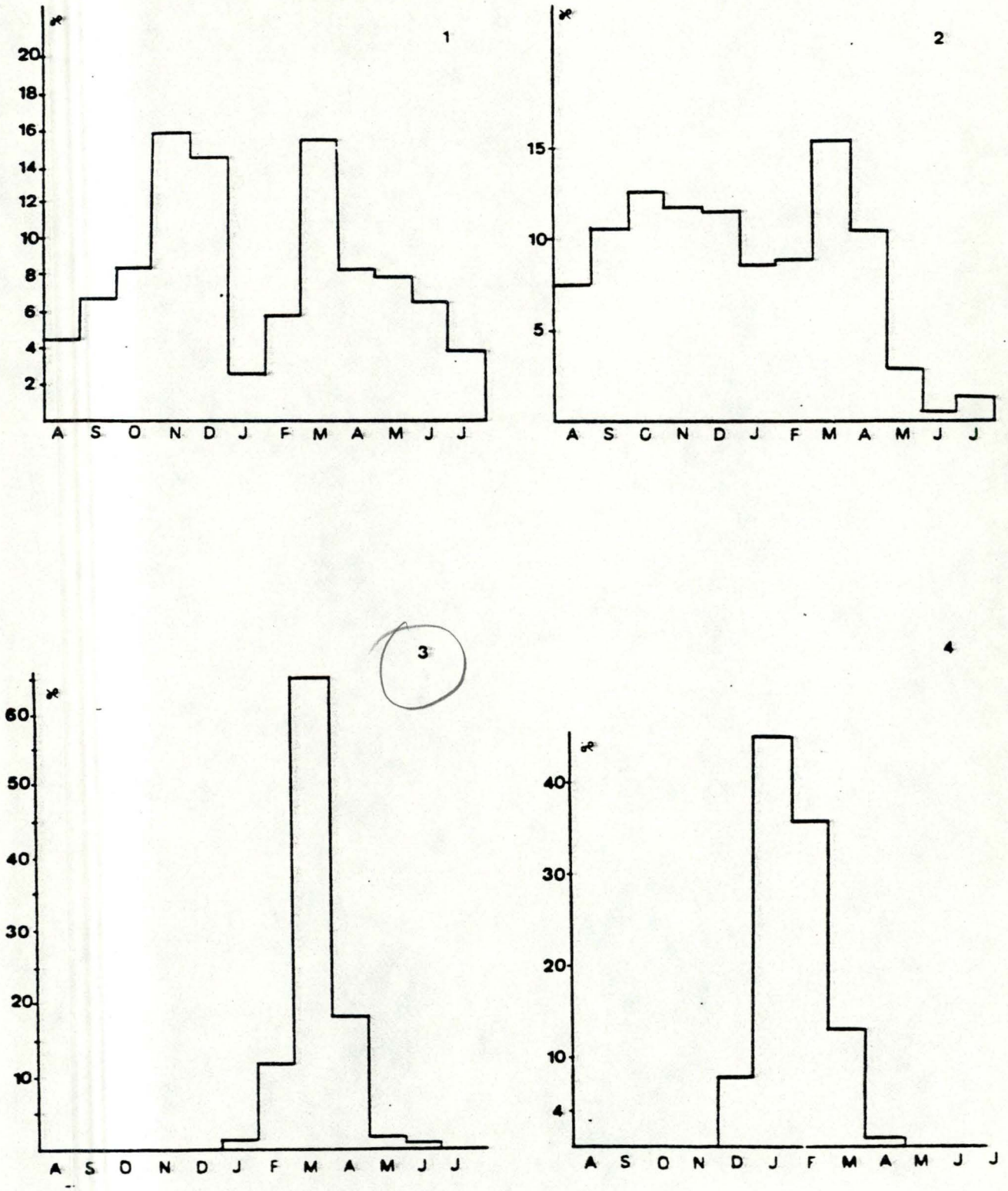


Fig. 1 - Fréquence relative en % des agnelages de différentes races de moutons au cours de l'année
(1 = Bizet, 2 = Causses du Lot, 3 = Texel, 4 = Dorset Horn)
Selon l'I.T.O.V.I.C.

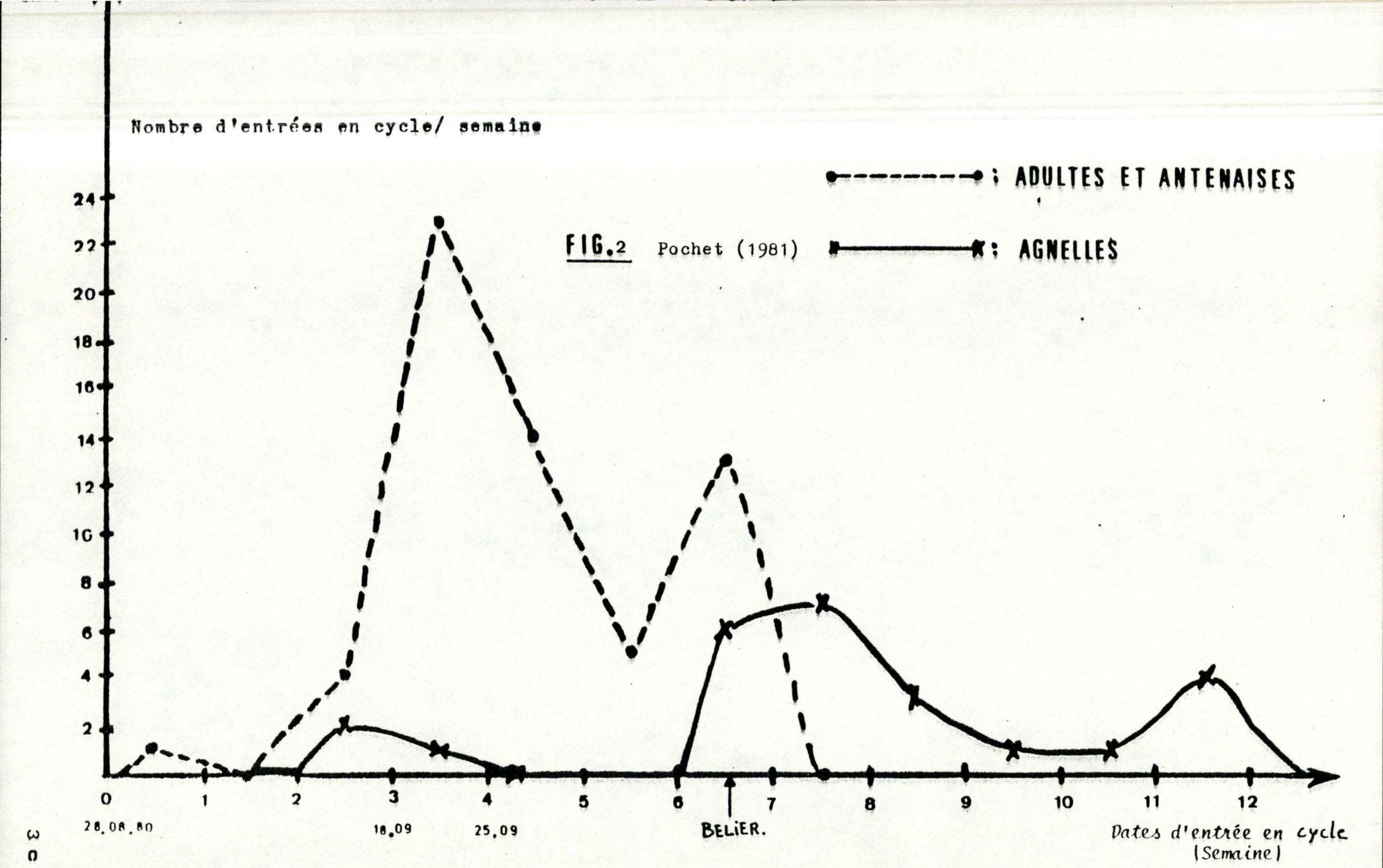


FIG.2 Pochet (1981)

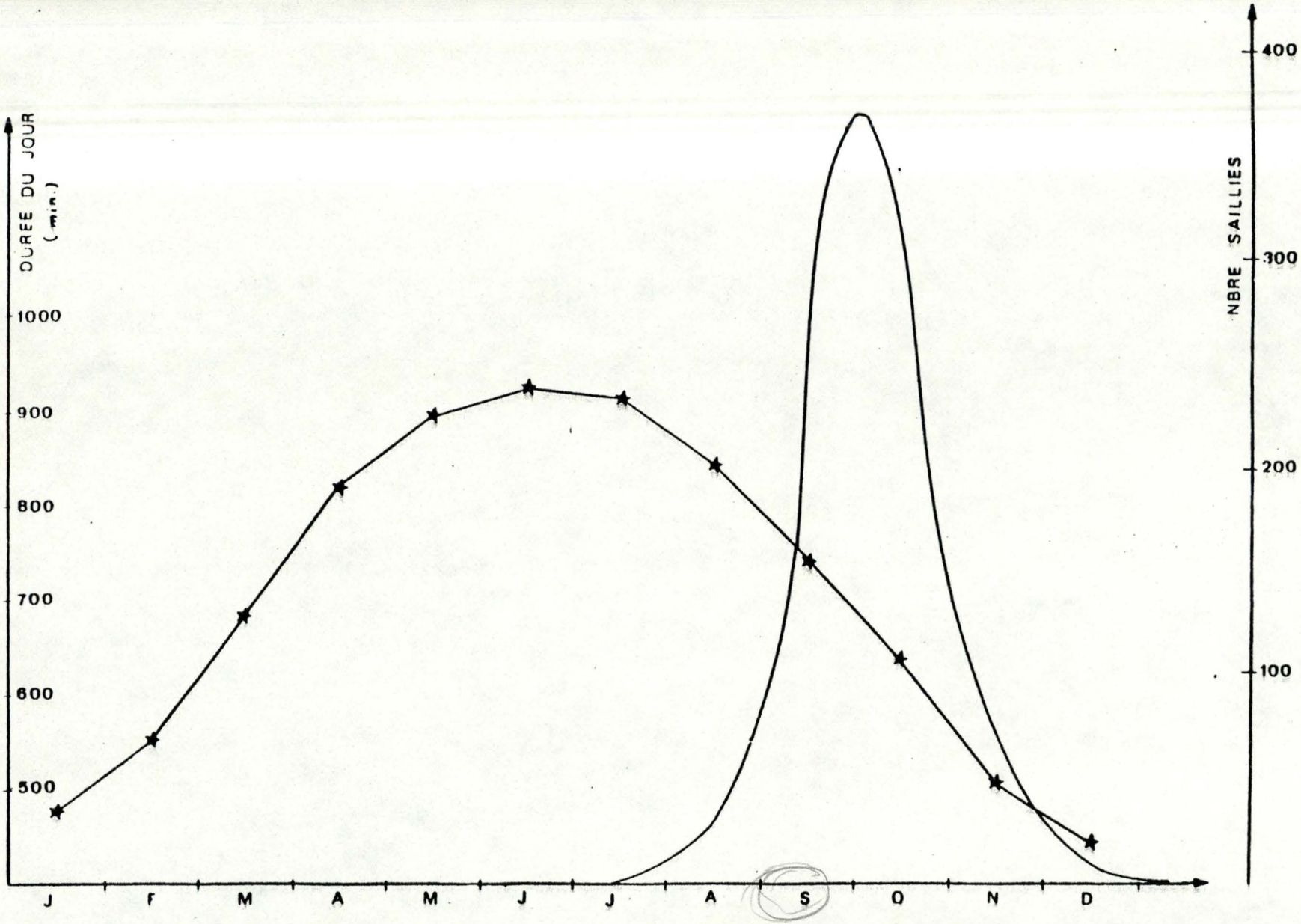


Fig.3 - durée du jour (moyennes mensuelles) au cours de l'année (★) et saison de reproduction estimée par le nombre de saillies observées par périodes de 10 jours pendant trois ans. Bister (1980)

Comprenant l'importance de ce facteur, de nombreux chercheurs ont entrepris des expérimentations en vue de comprendre et de maîtriser ce mécanisme de contrôle (Syke et Cole, 1944; Yeates, 1949; Bister, 1980; ...). Ils ont ainsi tenté par des traitements photopériodiques adéquats :

- d'induire l'activité sexuelle pendant l'anoestrus naturel;
- de stopper l'activité sexuelle normale;
- de faire réapparaître les cycles le plus tôt possible chez les brebis en lactation;
- de prolonger les cycles en vue d'une lutte de récupération pour les brebis restées infécondées.

Le succès de ces traitements est tributaire notamment de l'individu, de la race, du traitement photopériodique et du traitement préexpérimental. Ainsi, on observe que tous les traitements ne se révèlent pas efficaces pour réaliser une induction ou une cessation de cycles, que l'aptitude au désaisonnement (c'est-à-dire la modification de la saison sexuelle naturelle) varie selon les races, et que les possibilités de réponse à ces traitements sont dépendantes de l'âge et de la date du précédent agnelage.

Un mécanisme photopériodique nécessite les conditions suivantes :

- l'animal doit percevoir la lumière;
- l'animal doit disposer d'un système lui permettant d'évaluer la longueur du jour et d'en détecter les fluctuations au cours de l'année;
- l'information doit être transmise au système hypothalamique qui la traduira en modifiant le fonctionnement de l'axe hypothalamus-hypophyse-gonade.

La section du nerf optique n'ayant pas un impact considérable sur la saison sexuelle du mouton (Clegg et al., 1964), on peut supposer l'existence d'autres photorécepteurs présents dans le cerveau, la lumière pouvant en effet y parvenir.

Cependant, pour certains auteurs, l'action de la photopériode requiert la participation des récepteurs rétiniens (KARSCH et al.,1981) chez le mouton, ainsi que chez les animaux se reproduisant en jours longs (Herbert et al., 1978; Hoffmann, 1981).

Selon Bünning (1960), les cycles lumineux pourraient synchroniser un rythme endogène circadien. Peut-être l'hypothalamus intervient-il dans ce système circadien; des lésions du noyau supra-chiasmatique permettent en effet, de maintenir une reproduction toute l'année chez le hamster (Morin et al., 1977; Rusak, 1977) : l'animal semble incapable de distinguer les différences de la longueur des jours successifs. L'épiphyse, pour sa production de mélatonine, interviendrait au niveau du couplage entre cet oscillateur endogène et les territoires hypothalamiques intervenant dans le contrôle de la secrétion des gonadotropines (Turek et Campbell, 1979). La synthèse et la libération de la mélatonine étant régulées par la photopériode (Ozaki et al., 1976) tout comme celle de la prolactine, ces deux molécules pourraient constituer de bons agents dans le déterminisme du caractère saisonnier de la reproduction (Pelletier, 1973; Rollag et Niswender, 1976; Thorpe et Herbert, 1976; Munro et al., 1980). D'autres résultats indiquent que l'épiphyse agirait grâce à la mélatonine, mais aussi grâce à d'autres indoles et même des peptides (arginine, vasotocine) qui seraient nettement plus efficaces que la mélatonine.

1.2. Chez les agnelles

L'entrée en cycle chez les agnelles et les individus plus âgés n'obéiraient pas aux mêmes facteurs : les facteurs externes (photopériode) joueraient un rôle prépondérant chez les adultes, alors que les facteurs internes (poids, âge) auraient une importance toute particulière chez les agnelles (Pochet, 1981).

L'âge agirait à deux niveaux chez les agnelles : celui permettant un développement corporel et une maturation de l'organisme suffisants pour autoriser la puberté et celui du moment de la naissance dans l'année : les individus nés plus tard dans l'année atteignent proportionnellement plus vite la puberté. La vitesse de maturation de l'organisme serait donc supérieure chez les agnelles (Pochet, 1981) et pourrait être, au moins partiellement, controlée par les conditions externes dont peut-être la photopériode.

Le poids interviendrait également comme facteur déterminant la date d'entrée en cycle chez les agnelles, mais non par sa valeur à ce moment : la puberté ne serait donc pas la conséquence de l'acquisition d'un poids précis.
"Le premier oestrus d'une agnelle n'apparaît pas pour un âge fixé, un poids corporel précis ou un moment unique dans l'année, mais le signal de la puberté serait une interaction complexe de ces facteurs et du moment de la naissance." (Dyrmundsson, 1973).
La théorie proposant un poids ou une composition corporelle unique semble donc trop exclusive dans le cas de l'agnelle.

	SAISON SEXUELLE			CONTRE SAISON		
	type d'éponge	durée de la pose	dose PMSG	type d'éponge	durée de la pose	Dose PMSG
ADULTES	éponge 40 mg CHRONO-GEST grise	14 jours	700 UI (le jour du retrait) suivant le poids de l'animal	éponge 30 mg CHRONO-GEST grise	12 jours	750 à 1000 UI (2 jours avant le retrait de l'éponge)
AGNELLES	éponge 40 mg CHRONO-GEST blanche	14 jours	300 à 550 UI	éponge 40 mg CHRONO-GEST blanche	14 jours	300 à 600 UI
BUT	augmente la prolificité en favorisant le nombre d'ovulations			augmente la fertilité et la prolificité en fonction de la dose de PMSG		

TABLEAU 3 : Traitement éponge + PMSG

2. Modification de la saison de reproduction

Le désaisonnement des brebis ou modification de la saison sexuelle est maintenant aisément réalisable. Les techniques employées sont le traitement photopériodique qui a été explicité antérieurement, l'application de l'"effet bélier" dont il sera question dans un autre chapitre, et les traitements hormonaux.

Parmi ces derniers, les plus couramment appliqués sont les traitements à la PGF2α, au GnRH, aux progestagènes (oraux, sous-cutanés ou intravaginaux). Mais la technique qui connaît le plus grand développement malgré sa mise au point toute récente est la pose d'éponges intravaginales suivies, à leur retrait d'une injection de PMSG (Pregnant mares serum gonadotropine). Elle doit son succès à sa souplesse d'adaptation aux objectifs les plus divers.

Le choix du type d'éponge est fixé par l'âge des femelles et par la date : la durée du séjour et la dose de progestagènes étant plus importantes en saison sexuelle que pendant l'anoestrus. (tableau 3)

Le choix de la dose du PMSG dépend de l'objectif poursuivi et des caractéristiques de reproduction de la race et du troupeau. Les trois fonctions essentielles du PMSG sont de provoquer l'ovulation chez les brebis en anoestrus, ou bien synchroniser les chaleurs et ovulations, et d'augmenter si on le désire le taux d'ovulations. Les brebis sont saillies une première fois 48 heures après le retrait des éponges et l'injection de PMSG, puis une seconde fois 12 heures plus tard.

Les objectifs d'utilisation de telles techniques sont, selon les cas, un moyen d'amélioration et d'organisation de la production, un outil pour l'amélioration génétique ou, le plus souvent, une combinaison de ces trois objectifs.

L'accroissement de la productivité peut être obtenue par une augmentation de la fréquence des agnelages (3 agnelages en 2 ans) , par une augmentation de la prolificité en période normale de lutte (emploi des éponges et de la PMSG en automne) et chez les brebis désaisonnées, et par la mise en reproduction des agnelles à 7-9 mois, ce qui permet un agnelage supplémentaire dans la vie de la brebis et donc augmente la productivité du troupeau.

L'organisation de la production autorise le choix des périodes de mises-bas en fonction des demandes du marché, l'organisation générale du travail dans une exploitation et la constitution de lots de brebis physiologiquement homogènes (même stade de gestation) pour utiliser au mieux les aliments disponibles.

L'amélioration génétique est facilitée par la pratique de l'insémination artificielle qui, elle-même, est rendue plus aisée par la synchronisation des chaleurs sur des lots importants de brebis.

Les objectifs et intérêts de telles techniques sont donc divers : lutte à contre-saison, groupage des agnelages, augmentation de la productivité, organisation du travail ... et utilisation de l'insémination artificielle.

On comprend dès lors aisément l'importance des recherches visant à développer des techniques et des applications permettant la synchronisation des chaleurs et le désaisonnement des brebis.

B. DESCRIPTION DES DIFFERENTES ETAPES DE L'ACTIVITE SEXUELLE

Nos principales sources bibliographiques utilisées pour cette partie du travail sont puisées chez Bister (1980), Jacques (1983), Pochet (1981), Ronveau (1983-1984) ainsi que Paquay et Bister (1983-1984) .

1. Secrétion des hormones impliquées dans le cycle oestral

1.1. Hormones hypothalamiques

Le rôle principal de l'hypothalamus dans le domaine de la reproduction est la secrétion de GnRH (gonadotropine releasing hormone) sous forme de brèves décharges dont le rythme détermine la cyclicité sexuelle de la brebis; si la fréquence diminue ou augmente, on observe des modifications dans le cours du déroulement des cycles ou leur disparition.

Ce peptide provoque la libération de LH et de FSH à partir des cellules hypophysaires. Il n'existerait donc qu'un seul facteur hypothalamique pour les deux hormones hypophysaires. Cependant, certains auteurs considèrent qu'il pourrait s'agir de deux entités différentes, FSH-RH et LH-RH, les deux gonadotropines sont en effet caractérisées par un mode de secrétion différent, sauf le jour de l'ovulation. (BISTER, 1980)

Certains chercheurs pensent que le rythme de secrétion de GnRH augmenterait à la fin de la phase folliculaire sous l'effet d'une élévation du taux d'oestradiol plasmatique et d'une diminution de l'inhibition exercée par la progestérone, ce qui provoquerait le pic préovulatoire. (Kesner et Convey, 1982; Kesner et al, 1981; Moss et Nett, 1980)

Pour d'autres, aucune modification du rythme de secrétion n'est nécessaire pour que se produisent les importantes décharges préovulatoires de LH et FSH : Knobill (1981) observe qu'une injection pulsatile de LH-RH toutes les heures dans la veine porte hypothalamo-hypophysaire reproduit le cycle normal chez une guenon en anoestrus.

Deux régions distinctes de l'hypothalamus de la femelle pubère synthétisent la GnRH. Le noyau ventromédian abritant le centre tonique et assurant une secrétion basale de GnRH, constitue le site d'action des feed-back négatifs réalisés par les stéroïdes ovariens dans le contrôle de l'émission des gonadotropines. Le centre cyclique, site d'action du feed-back positif, se situe au niveau des noyaux suprachiasmatique et préoptique et constitue le centre intervenant dans les processus d'ovulation.

L'activité secrétrice des deux centres est régie par des médiateurs dopaminergiques et noradrénergiques. Diverses substances hormonales (stéroïdes, mélatonine, PRL ...) exercent un contrôle de ces centres. Des neurones conduisant des stimulations sensorielles (informations auditives, visuelles, olfactives et vraisemblablement aussi tactiles) aboutissent également aux centres hypothalamiques.
Ce dernier mécanisme de contrôle est très probablement responsable des modifications de l'activité sexuelle de la brebis induites par "l'effet bélier".

1.2. Hormones hypophysaires

L'hypophyse est une petite glande située sous l'hypothalamus et reliée à celui-ci par l'éminence médiane qui abrite le système porte hypothalamo-hypophysaire. Les neurones hypothalamiques secrétant la GnRH se déchargent dans le flux sanguin. L'hormone est ainsi véhiculée jusqu'à l'adénohypophyse. La secrétion des hormones LH et FSH est assurée par les cellules gonadotropes de l'adénohypophyse sous l'action du GnRH. L'émission de ces hormones est modulée par la présence des stéroïdes ovariens : un rapport de concentration oestrogènes/progestérone, variable au cours du cycle, permet une libération contrôlée des facteurs gonadotropes.

1.2.1. FSH

Les taux sanguins de FSH sont très variables selon les auteurs notamment en raison du degré de purification des standards hormonaux employés pour les dosages. Bister (1980) observe, chez la brebis Texel des taux moyens variant entre 30 et 200 ng/ml. Des taux atteignant 150 ng/ml et même jusqu'à 700 ng/ml chez certains animaux, peuvent être enregistrés au jour 0. Bindon et al. (1976), Blanc et Poirier (1979) et Cahill (1979) observent des taux plus bas : le niveau de FSH fluctue lentement entre 4 et 10 ng/ml pendant le cycle, sauf au jour 0 et + 1 ou + 2 où il peut atteindre 17 ng/ml.

La rythmicité de la secrétion de FSH au cours des cycles et en anoestrus a été mise en évidence par Bister (1980) : les calculs d'autocorrélation permettent d'observer une évolution sinusoïdale de cette hormone. La période de cette secrétion est de 5 à 6 jours, ce qui partage le cycle en trois vagues à peu près identiques.

Ce profil est semblable à celui relevé par Miller et al. (1981) qui montrent l'existence de vagues de périodicité variable par une analyse de régression sinusoïdale. Cette rythmicité serait à mettre en relation avec les vagues de croissance folliculaires observées au cours du cycle : grâce à ses propriétés stimulatrices, chaque vague de secrétion entraînerait avec elle une vague de croissance de tous les follicules qui ont commencé à se développer.

Le profil de la secrétion de FSH en période préovulatoire présente un aspect très particulier : Bister et Paquay (1983) observent une diminution du taux de FSH 48 heures avant l'oestrus, puis une élévation accompagnant le pic préovulatoire de LH. Ce pic préovulatoire, d'une douzaine d'heures, est suivi d'une nouvelle hausse, postovulatoire, s'étalant sur 24 à 36 heures. Ce profil hormonal est en accord avec les observations de Baird et al. (1981a) et Miller et al. (1982). L'inhibition momentanée suivie du "rebound" (2° pic de FSH) serait à attribuer à une libération massive d'inhibine lors de la rupture du follicule (Jacques, 1983). Hoak et Schwartz (1980), travaillant sur le hamster, montrent que le 2° pic est nécessaire et suffisant pour le recrutement folliculaire en oestrus. Ces résultats ne sont probablement pas généralisables au mouton qui contrairement au hamster présente plusieurs vagues de croissance folliculaire. Néanmoins, Cahill et Dufour (1979) montrent une relation entre le taux maximum du pic postovulatoire et le nombre de follicules arrivant à maturité 14 jours plus tard.

1.2.2. LH

La secrétion de LH revêt 2 aspects différents au cours du cycle : l'émission tonique ou continue et l'émission cyclique responsable de la décharge ovulatoire.

L'émission tonique se présente sous forme de "pulses" dus à la libération massive et simultanée d'hormone gonadotrope sous l'effet d'un pulse de GnRH. Ces pulses n'entrainent pas de changement morphologique au niveau de l'ovaire. L'intensité de ces pulses peut atteindre jusqu'à 10 fois le niveau de base et leur fréquence de décharge est d'environ 2 heures. Ils sont de durées variables et séparés par des périodes de secrétions faibles et constantes : le taux basal.

Les valeurs plasmatiques varient fortement d'un auteur à l'autre en fonction des standards utilisés. Bister (1980) décrit un taux plasmatique de l'ordre de 1 à 4 ng/ml pour la secrétion tonique chez la brebis Texel.

L'émission cyclique est caractérisée par une décharge éphémère, d'une durée de 8 à 20 heures, mais d'intensité atteignant jusqu'à 100 fois le niveau de base moyen. Ce pic préovulatoire de LH serait constitué par la sommation de pulses de plus en plus rapprochés. La décharge de LH est accompagnée de changements morphologiques importants tels que la rupture du follicule (Brinkley, 1981).

Ce profil hormonal est décrit par les chercheurs qui se sont intéressés à cette secrétion.

Les taux observés sont variables en fonction des individus, mais également selon la fréquence des prises de sang. Ils seraient de l'ordre de 200 ng/ml chez la brebis Texel.

Certains travaux montrent une hausse du taux de LH au cours des 48 heures précédant le pic préovulatoire (Baird et Neilly, 1981b). Pour d'autres auteurs, ce serait un phénomène individuel (Bister, 1980).

Selon Mc Natty et al. (1981a), le taux de secrétion de LH précédant le pic préovulatoire est un déterminant important de la fonction du corps jaune chez la brebis. L'élévation du taux basal et de la fréquence des pulses de LH, en phase préovulatoire, provoque une hausse du taux d'oestradiol et marque le début de la décharge ovulatoire de LH.

Une secrétion tonique adéquate et un pic ovulatoire suffisant sont nécessaires pour promouvoir la maturation folliculaire et un corps jaune fonctionnel (Mc Natty et al., 1981a).

1.2.3. PRL

L'évolution des taux plasmatiques de la PRL est parallèle à celle de la longueur du jour : la concentration varie de 200 à 300 ng/ml en juillet, tandis qu'elle n'atteint pas 20 ng/ml en décembre. Pour Legan et Karsch (1979), cette hormone serait responsable de l'établissement et de l'arrêt des cycles. Land et al. (1980) ont étudié les effets de la prolactine en administrant de la bromocriptine à des brebis en anoestrus. Tout en diminuant les concentrations de prolactine, cette drogue ne rétablit pas les feed-back observés en saison sexuelle. Il est peu probable que la bromocriptine, seule, permette la reprise des cycles.

Le taux de PRL présente également une variation au cours du cycle : il augmente après le déclenchement de l'oestrus, accompagné de la hausse des gonadotropines, et chute 24 heures après le pic préovulatoire de LH. Mc Natty et al. (1981b) observent une baisse rapide du niveau de PRL dans le fluide antral au jour 0 simultanément avec le taux d'oestradiol. La signification de cette baisse de PRL reste inconnue.

1.3. Hormones ovariennes et utérines

1.3.1. Oestrogènes

Ces stéroïdes sont synthétisés à partir des androgènes : les cellules de la thèque interne du follicule, sous l'action de la LH tonique, assurent la production d'androgènes à partir du cholestérol. Les cellules de la granulosa, sous l'action de la FSH tonique, réalisent l'aromatisation de ces androgènes : il y a donc complémentarité de ces deux assises de cellules dans le follicule pour la synthèse des oestrogènes.

Le plus important des oestrogènes secrétés par l'ovaire chez la brebis est l'oestradiol 17 B ou folliculine qui est le plus actif.

Selon les observations relevées par un certain nombre d'auteurs (Hauger et al., 1977; Legan et Karsch, 1979; Terqui et al., 1973; Niswender et al., 1974), la secrétion des oestrogènes se fait sous forme d'ondes avec 3 maxima de concentration plasmatique au cours d'un cycle : les maxima sont en rapport avec la croissance folliculaire. Cahill (1979) signale une corrélation entre le niveau de concentration de FSH aux jours 4 et 13 et l'amplitude de la montée d'oestradiol en prooestrus, il ne fait cependant pas de relation avec les vagues de croissance folliculaire.

L'élévation au jour 15 se poursuit pour atteindre des valeurs de 25 ng/ml pendant le pic préovulatoire précédant de peu celui de LH. Mc Natty et al. (1981b) rapportent des concentrations supérieures à 200 ng/ml dans le fluide antral le jour de l'ovulation . Les cellules de la granulosa et de l'ovocyte sont exposées à un pic de plus de 500ng/ml en moins de 24 heures. Les valeurs au cours du cycle varient de 10 à 1000 ng/ml et sont plus élevées dans les gros follicules.

1.3.2. Progestagènes

Ces stéroïdes sont synthétisés par les cellules lutéales à partir du cholestérol. Le plus important est la progestérone. D'abord très faible (inférieure à 0.4 ng/ml) pendant la période périovulatoire, la concentration plasmatique de progestérone augmente progressivement dès le jour + 2 pour atteindre un plafond entre le 9° et le 12° jour.
Le taux diminue ensuite brutalement à partir du 14° jour et atteint son niveau basal au jour - 1 (Bister, 1980).

Les taux plasmatiques enregistrés sont variables selon les races et les chercheurs. Bister (1980) obtient chez la brebis Texel des valeurs inférieures à 0.4 ng/ml en période périovulatoire et des maxima de l'ordre de 3 ng/ml en phase lutéale.
Mc Natty et al. (1981b) relèvent des valeurs de l'ordre de 100 ng/ml dans le fluide antral au cours du cycle. La concentration s'élève à 700 ng/ml dans le follicule préovulatoire et peut atteindre 2000ng/ml s'il s'agit d'un nouveau corps jaune.

Le taux de progestérone circulant est un reflet direct du taux d'ovulation (Cahill et al., 1981). La chute de la progestéronémie est la conséquence de la lutéolyse.

1.3.3. Inhibine (INH)

La plupart des auteurs considèrent actuellement que l'ovaire comme le testicule contient l'inhibine (Blanc, 1980).
Une activité "inhibin-like" a été trouvée dans le liquide folliculaire de la vache (de Jong et Shape, 1976; Welschem et Hermans, 1977) , de la truie (Welschen et Hermans, 1977; Lorenzen et al., 1978) et de la femme (Chari et al., 1979; Lefêvre et al., 1981)

Les cellules de la granulosa seraient responsables de cette élaboration (Eriksen et Hsueh, 1978). Il s'agit d'une substance non stéroïdienne de nature protéique, inactivée par la chaleur et les enzymes protéolytiques.

Selon les méthodes de purification employées, on arrive à une diversité déconcertante de poids moléculaires.

L'inhibine agirait à plusieurs niveaux du contrôle endocrinien de la reproduction.

Un site d'action hypophysaire a été démontré (Franchimont et al., 1978-1979-1980; Baker et al., 1976; Eddie et al., 1979).

Un site d'action hypothalamique aurait été mis en évidence (Demoulin et al., 1980; Lumphin et al. 1981) mais il serait controversé (Jener et al., 1982).

Un site d'action existerait également au niveau des gonades.

L'activité "inhibin-like" des gros follicules serait inférieure à celle des petits follicules (Welschen et Hermans, 1977; Lorenzen et al., 1978; Jacques, 1983).

1.3.4. Prostaglandines

Les prostaglandines sont des acides gras insaturés, synthétisés dans la plupart des tissus (notamment dans l'ovaire et dans l'utérus) et très nombreux dans l'organisme animal.

Les PGE, dont le noyau pentagonal porte un groupe cétone et un hydroxyle, et les PGF, dont le groupe cétone est réduit en alcool, interviennent dans le contrôle de l'activité sexuelle.

La PGE2 est libérée abondamment en prooestrus et en métoestrus; la PGF2α en fin de dioestrus et en oestrus.

La PGE2 sécrétée par le follicule concourt à la maturation de ce dernier : son action vasodilatatrice favorise la secrétion du fluide folliculaire.

La PGF2α produite en grandes quantités par les follicules sous action oestrogénique contribue à l'ovulation par l'activation de la transformation du plasminogène en plasmine. Cependant, Beers et Strickland pensent que cette stimulation serait due non pas à la PGF2α mais aux prostaglandines A, B et E.

La PGF2α provoque une fragilisation des membranes des lysosomes qui amène leur décharge et amplifie les contractions ovariennes assumant ainsi un rôle très important dans le processus d'ovulation.

La PGE2 collabore à la formation du corps jaune et à son maintien; la PGF2α secrétée par l'utérus en fin de cycle serait responsable de la lutéolyse.

2. La brebis en cycle

Introduction

Lors des cycles sexuels, on observe des modifications profondes et complexes dont l'ovaire est l'élément régulateur ; son fonctionnement est étroitement lié à l'environnement hormonal (secrétions hypothalamo-hypophysaires, utérines,...), à l'intervention du système nerveux et à l'interaction des facteurs externes.

On peut y schématiser le cycle comme suit : la croissance des follicules se poursuit jusqu'à maturation; il y a alors rupture des follicules et libération de l'ovule; les follicules rompus se transforment en corps jaune secrétant de la progestérone.

Enfin, sous l'action lutéolytique de l'utérus, le corps jaune régresse et permet la maturation de nouveaux follicules. Ces modifications reviennent à intervalles périodiques et se produisent toujours dans le même sens.

Elles affectent tout le système génital : hypothalamus, hypophyse, ovaires et utérus interagissent par différents mécanismes rétroactifs. Ces variations cycliques se répercutent aussi au niveau des glandes mammaires, du métabolisme général et même des secrétions hormonales qui ne sont pas directement liées à la reproduction.

2.1. Description des processus morphologiques

2.1.1. Dans l'ovaire

Bien que l'évolution au cours du cycle soit une suite ininterrompue d'évènements, il est courant et plus aisé pour la description morphologique et endocrinienne de distinguer plusieurs phases, à savoir : la folliculogenèse, l'ovulation et la phase lutéale.

2.1.1.1. Folliculogenèse

Tous les follicules primordiaux (caractérisés par une seule couche de cellules aplaties autour de l'ovocyte) sont en place bien avant la naissance.

Ces follicules vont entamer le processus de maturation caractérisé par un accroissement de la taille et une complexité de la structure.

Ce processus se ferait par vagues successives, c'est-à-dire que quelques follicules amorcent simultanément leur développement.

Jacques (1983) relève trois vagues de croissance folliculaire, de durée variable, égales en moyenne à 3 jours pour la première, 5 jours pour la seconde et 6 jours pour la dernière (chez la brebis Texel).

Bister, Jacques et Paquay (1984) relèvent chez la brebis Texel trois vagues de croissance folliculaire d'une durée de l'ordre de 5 jours.

On distingue plusieurs stades dans la maturation folliculaire :

- follicule primaire : les cellules aplaties du follicule primordial se transforment en cellules cubiques qui forment la granulosa.
- follicule secondaire : les cellules de la granulosa se multiplient et se disposent en plusieurs couches tandis que les cellules du stroma se différencient et s'organisent pour former les thèques interne et externe. La thèque interne, surtout cellulaire, est responsable de la synthèse oestrogénique de l'ovaire, tandis que la seconde, surtout fibreuse, assure un rôle de protection.
- follicule cavitaire : il y a apparition et confluence de lacunes cellulaires (corps de Call et Exner) en une cavité centrale ou antrum. Ces lacunes contiennent la liquor folliculi issue des secrétions des cellules granuleuses.
- follicule mûr ou de de Graaf : outre sa grande taille (il fait saillie à la surface de l'ovaire) , il se caractérise par un ovocyte entouré de la corona radiata (couronne de cellules granuleuses), refoulé en périphérie et soutenu par le cumulus oophorus (filet de cellules fixées au reste de la granulosa). Ce follicule,prêt à ovuler, migre à la périphérie de l'ovaire.

2.1.1.2. Ovulation

L'ovulation consiste en l'expulsion de l'ovule. La séquence chronologique des processus qui concourent à l'ovulation est établie comme suit :

- dissociation complète du cumulus oophorus (destruction des tight junctions) et libération de l'ovocyte dans l'antrum. On observe un mouvement du matériel chromosomique;
- dissociation partielle des cellules de la granulosa. Cette dissociation est complète juste avant l'ovulation à hauteur de l'apex folliculaire où a lieu la déchirure;
- apparition d'oedèmes au niveau des thèques;
- destruction du réseau externe de fibres collagènes par enrichissement du liquide folliculaire en collagénases (Espey et Rondell,1968) issues de la thèque interne (Lipner, 1973).

De plus, les cellules de la granulosa synthétisent l'activateur de la transformation du plasminogène en plasmine qui stimule la synthèse de procollagénase. La plasmine influencerait également la motilité cellulaire et aurait, de ce fait, un rôle lors du remaniement cellulaire accompagnant la formation du corps jaune. Toutes ces modifications altèrent la solidité de la paroi du follicule. La rupture de celui-ci s'expliquerait de plus par la libération du contenu des lysosomes de l'épithélium ovarien coiffant le follicule.

Ces lysosomes augmentent en effet en taille et en nombre peu avant l'ovulation. Il y aurait interaction de type inducteur entre le follicule et l'épithélium : les modifications cytologiques de ce dernier, précédant sa lyse, n'apparaissent que quand il est déformé par le follicule préovulatoire.

Dès lors, il ne reste qu'un mince réseau cellulaire à l'apex du follicule qui cèdera aux contractions ovariennes croissantes déclenchées par la PGF2α . Le système neuromusculaire du follicule présent au sein de la thèque externe et absent à l'apex, n'intervient que quand la rupture est réalisée et aide à la seule expulsion de l'ovocyte et de sa corona radiata.
La pression mécanique due au développement du follicule pourrait intervenir pour une faible part dans le processus d'ovulation.

2.1.1.3. La phase lutéale

Le corps jaune s'édifie à partir de la granulosa et de la thèque interne qui forment respectivement les cellules lutéales et les cellules paralutéales.
Peu avant l'ovulation, la membrane basale séparant la granulosa et la thèque interne se fragmente et une vascularisation intense envahit la granulosa qui, amenant avec elle des cellules de la thèque, commence à occuper la place de l'ex-antrum.
Le résultat de cette évolution est une glande endocrine richement vascularisée, les cellules de la granulosa se différenciant afin d'assumer la secrétion de la progestérone.
Les cellules lutéales synthétisent la progestérone par une voie métabolique pouvant se résumer comme suit : cholestérol- prégnélone-progestérone. La synthèse de progestérone dépend donc de la disponibilité en cholestérol (prélèvement à partir du sang, stockage sous forme d'ester, néosynthèse à partir de l'acétate).
Ce corps jaune disparaît (lutéolyse) au jour 13-14 si la brebis n'est pas fécondée, permettant ainsi une nouvelle maturation folliculaire menant à une ovulation.

La lutéolyse peut être divisée en lutéolyse fonctionnelle et lutéolyse structurelle. La première agit sur la sécrétion de progestérone en l'inhibant (modifications cytologiques) et la seconde consiste en l'envahissement de l'ex-glande par le tissu conjonctif (modification histologique).

2.1.2. Au niveau de l'oviducte

L'oviducte présente également une évolution cyclique. On lui distingue 3 zones fonctionnelles : le pavillon, l'ampoule et l'isthme.

Au niveau du pavillon, on observe un épithélium à cils longs (ou fimbriaes) qui se développent en oestrus. Le pavillon est attiré par l'ovule émis et est capable de récupérer celui-ci même s'il est émis par l'autre ovaire.

Une fois récupéré, l'ovule descend l'oviducte et s'arrête au niveau de l'ampoule : c'est là que se fait la fécondation.

L'épithélium de l'ampoule est hypertrophié en prooestrus (élaboration de produits nutritifs) et de type secrétoire en oestrus. Les sécrétions ont pour but la nutrition de l'oeuf fécondé.

L'arrêt au niveau de l'ampoule est justifié par l'activité de la musculeuse : celle-ci présente des contractions péristaltiques en oestrus, uniquement dans la partie proximale; la partie distale ne présente des contractions qu'en métoestrus.

L'épithélium de l'oviducte présente une ciliature disposée en bandes longitudinales. Ces bandes aident à la remontée des spermatozoïdes et à la descente de l'ovule.

Au niveau de l'isthme existe un renforcement musculaire assumant un rôle de protection contre les éléments pathogènes.
Cet isthme doit s'ouvrir deux fois par cycle : en oestrus pour permettre le passage des spermatozoïdes et 2-3 jours plus tard pour autoriser la descente de l'ovule vers l'utérus.

2.1.3. L'utérus

On distingue 2 zones dans l'utérus qui présentent toutes 2 des modifications au cours du cycle : le col et l'utérus proprement dit.
L'épithélium de l'utérus ou endomètre présente une évolution cyclique qui peut être décrite comme suit :

- en prooestrus et en oestrus, on observe une hypertrophie et une hyperplasie cellulaire sous l'influence des oestrogènes;
- en métoestrus et en dioestrus, il y a sécrétion du contenu cellulaire permettant la nutrition, avant l'implantation de l'embryon (l'oeuf ne possède pas de réserve) ;
- s'il n'y a pas de gestation, il y a régression de l'endomètre en fin de dioestrus.

La musculeuse ou myomètre possède 2 pace-makers. Le premier, situé près de l'oviducte, provoque des contractions dans le sens oviducte-vagin, tandis que le second, près de l'utérus, initie des contractions dans le sens vagin-oviducte.
La force de contraction est différente, le premier étant supérieur au deuxième.

Les stimulations se font également à des moments différents : en oestrus, le second pace-maker permet la remontée des spermatozoïdes (les spermatozoïdes morts progressent aussi rapidement que les vivants) ; le premier entre en action pour la menstruation.

Des spermatozoïdes morts, déposés à l'entrée de l'utérus atteignent le sommet des cornes en 4 heures pendant l'oestrus alors que, pendant le dioestrus, il n'y a qu'une faible remontée (Dauzier, cité par Craplet et Thibier, 1980). Ceci confirme le rôle joué par l'utérus dans cette remontée. Les spermatozoïdes progressent vers l'oviducte par leurs propres mouvements, mais surtout grâce aux contractions péristaltiques de l'utérus.

Les contractions de l'utérus apparaissent lorsque s'installe la prédominance des oestrogènes. Ceux-ci pourraient agir en favorisant la synthèse de la PGF2α et de l'ocytocine.

En phase lutéale, la progestérone, en inhibant la libération et l'action de ces 2 hormones, provoque une immobilité du myomètre indispensable à l'implantation et au maintien de l'oeuf fécondé.

Le col de l'utérus subit, au moment de l'oestrus, des modifications dépendant de la nature de l'accouplement.

Si le dépôt est vaginal, il se produit sous l'effet des oestrogènes, une nette augmentation du débit sanguin et la sécrétion abondante d'une substance visqueuse (la glaire cervicale).

Le col est en plus animé de contractions péristaltiques dans le sens vagin-utérus qui propulsent le sperme vers l'utérus.

De plus, les sécrétions du col forment, sur les parois, des sortes de canaux qui se déplacent dans le sens vagin-utérus. Elles récupèrent les spermatozoïdes, surtout ceux qui sont vivants et qui, grâce à leur mobilité, peuvent gagner ces canaux et évitent leur destruction par les macrophages présents dans la paroi. De cette manière, un "nettoyage" du sperme se produit.

De plus, le long du chemin parcouru dans le col utérin par les sécrétions, se trouvent des sortes de cryptes qui peuvent stocker temporairement les spermatozoïdes et en assurer une libération successive.

Ainsi, on observe chez de gros animaux que 24 à 48 heures après le dépôt du sperme, des spermatozoïdes parviennent encore à l'oviducte. Ce processus a pour but d'augmenter les chances de fécondation tout en diminuant le nombre d'accouplements indispensables à une bonne fécondation.

Ces évènements permettent de prolonger fortement la survie des spermatozoïdes. C'est au niveau du col que les spermatozoïdes survivent le plus longtemps (48 heures) ; la résorption est totale après 48 heures et quant à la durée du pouvoir fécondant des spermatozoïdes du bélier dans le tractus génital de la brebis en rut, elle est environ de 30 heures (Craplet et Thibier, 1980).

En phase lutéale, par contre, la P provoque un relâchement musculaire du col utérin et l'émission de substances muqueuses hostiles à la survie des spermatozoïdes.

Dauzier et Witenbenger (cités par Craplet et Thibier, 1980) remarquent que les spermatozoïdes émis dans le vagin ne progressent que très peu dans les voies génitales de la brebis et qu'ils ont une durée de survie relativement courte (16 h.) pendant le dioestrus et surtout en anoestrus.

Seule une infime proportion de la quantité de spermatozoïdes émis dans le vagin atteint le pavillon : la marge de sécurité nécessaire à la réalisation de la fécondation est donc faible, ce qui explique l'importance des facteurs assurant la remontée.

2.2. Contrôle endocrinien du cycle (Raquay et Bister, 1983 - 1984)

2.2.1. Phase folliculaire

La croissance et la maturation folliculaire exigent un environnement hormonal approprié.

Au moment de l'ovulation, il y a émission de l'ovule et formation du corps jaune. D'autre part, il y a sécrétion importante de LH, FSH et PRL : la PRL augmente le nombre de récepteurs à la LH; la LH active le corps jaune; le pic postovulatoire de FSH agit directement sur les follicules.

Il y a donc au niveau de l'ovaire une sécrétion croissante de P4 par le corps jaune et, sous l'effet de l'émission par vagues de FSH, des follicules primordiaux entrent par vagues en maturation. Ce début de maturation permet l'émission par vagues d'oestrogènes par les cellules folliculaires et les hormones assurent un feed-back négatif du système reproducteur en synergie avec la progestérone. Au niveau de l'utérus, la P4 favorise le développement de l'endomètre et le sensibilise aux sécrétions d'oestradiol.

Suite à l'inhibition exercée par l'oestradiol et la progestérone, le niveau de FSH revient à un niveau assez faible. Cela provoque l'atrésie des follicules, donc une diminution de la sécrétion d'E2 et la levée d'inhibition du centre de sécrétion tonique d'émission de GnRH.

L'inhibition étant levée, la FSH augmente à nouveau, provoquant la maturation d'une nouvelle vague folliculaire. Les follicules secrètent de plus en plus d'oestradiol qui, en synergie avec la progestérone, va inhiber la sécrétion de FSH et provoquer l'atrésie des follicules en développement. L'utérus, sensibilisé par la P4, est activé par cette hausse d'E2 et se met à secréter la PGF2α .
Celle-ci provoque la lutéolyse du corps jaune et donc la chute du taux de progestérone.

La baisse de sécrétion d'oestradiol due à l'atrésie des follicules permet l'augmentation de l'émission tonique de FSH et la troisième vague de maturation folliculaire. Suite à la disparition de la progestérone, cette nouvelle vague de croissance folliculaire n'est pas freinée. Dès lors, le taux d'E2 augmente à nouveau et le feed-back négatif s'inverse pour les concentrations importantes en oestradiol. Le feed-back, devenu positif, stimule le centre cyclique d'émission de GnRH : ce centre est en effet efficacement inhibé par la progestérone, mais contrairement au centre tonique, il est stimulé par les oestrogènes.
Cette modification dans les mécanismes de contrôles hormonaux provoque les pics préovulatoires de LH et FSH menant à l'ovulation.

Deux questions restent cependant posées :

- la nature des mécanismes régulant le nombre de follicules par vague ;
- la nature du mécanisme contrôlant la croissance de ces follicules.

La FSH et la LH ne joueraient qu'un rôle modulateur et ne constitueraient pas le signal déclenchant la vague folliculaire : les follicules primordiaux montrent des vagues de développement chez une brebis hypophysectomisée, mais le nombre de follicules par vague est plus petit que chez les animaux témoins.

Le signal déclencheur serait intraovarien : les follicules ayant commencé leur développement exerceraient une action inhibitrice sur l'amorce d'une nouvelle vague folliculaire (Peters et al., 1973).

Au stade préovulatoire, la régulation du nombre de follicules pouvant arriver au stade de forme antrale est à nouveau d'origine intra-ovarienne : si on prélève le plus gros follicule peu avant l'ovulation supposée, il n'est pas remplacé pendant les 6 jours suivant l'extraction ; les follicules plus petits semblent incapables de poursuivre leur évolution. Peut-être ont-ils subi une inhibition de la part du follicule soustrait (Goodman et al., 1977) ?

Les gonadotropines sont cependant nécessaires pour l'acquisition de la forme antrale : l'hypophysectomie détermine une absence de follicules à antrum alors qu'on décèle une forte population de follicules primordiaux, primaires ou secondaires.

De ces données, il faut donc retenir que les sécrétions toniques de LH (sous forme de pulses) et de FSH (sous forme de vagues) se révèlent suffisantes moyennant des signaux ovariens, pour assurer une phase folliculaire. Ainsi peuvent s'expliquer les vagues de croissance folliculaires observées pendant l'anoestrus.

La croissance du follicule est menée à terme grâce aux particularités membranaires de ses différents types cellulaires. Les cellules de la granulosa possèdent des récepteurs à FSH qui sont présents dès le début de la croissance folliculaire et dont le nombre par cellule reste constant. Elles acquièrent progressivement des récepteurs à LH au cours de la croissance du follicule ainsi que, la possibilité de fixation de la LH. Les cellules de la thèque interne possèdent également des récepteurs à LH.

2.2.2. Ovulation et comportement d'oestrus

Les chercheurs ont précisé les causes hormonales des modifications induites au cours de l'ovulation :

- la décharge préovulatoire des gonadotropines provoque la dissociation des cellules du cumulus oophorus et de la granulosa;
- les stéroïdes ovariens seraient responsables de l'apparition d'oedèmes au sein des thèques;
- la PGE stimulerait la production de plasmine; la PGF2α assume un rôle très important dans le processus d'ovulation : elle provoque une fragilisation des membranes des lysosomes qui amène leur décharge, et amplifie les contractions ovariennes;
- la P provenant des premières cellules lutéinisées par la décharge ovulante, stimule l'activité collagénase. En empêchant la sécrétion de ces premières cellules lutéales, on inhibe l'ovulation.

La décharge ovulante des gonadotropines provoque, outre les modifications morphologiques directes, une augmentation de la sécrétion des prostaglandines (Strickland et Beers, 1976) au sein du follicule et une modification dans la synthèse des stéroïdes (la synthèse des oestrogènes diminuant au profit de celle de progestérone).

Parallèlement à la dissociation des cellules du cumulus oophorus, on remarque la poursuite de la méiose de l'ovocyte. Celle-ci serait permise par la faculté qu'a l'O.M.I. (ovocyte maturation inhibitor), une cybernine ovarienne, d'atteindre l'ovocyte par les jonctions cellulaires.

L'intervalle généralement admis entre le pic ovulatoire de LH et l'ovulation est de 23-24 heures chez la brebis (Cumming et al., 1973).

On observe parallèlement au processus d'ovulation, un comportement d'oestrus qui débute entre 7 et 24 heures, selon les races, avant le pic de LH (Mauléon et Dauzier, 1965). L'oestrus dure environ 48 heures, mais est variable selon la race, l'individu et l'environnement (présence du bélier). Ce comportement nécessite une imprégnation des centres nerveux supérieurs du cerveau par la progestérone suivie d'une chute du taux de progestogènes (Goldman et Z arrow, 1973; Stabenfeldt et al., 1969). L'oestrus peut être induit artificiellement par un traitement de 5 jours à la P, suivi d'une injection d'E2 ou de testostérone (Signoret, 1975).

2.2.3. Phase lutéale

La formation du corps jaune induite par la LH : un taux basal préalable au pic ovulatoire permet aux cellules de la granulosa "d'interpréter" la décharge ovulante comme le signal de leur transformation (lutéinisation). La FSH et les oestrogènes qui présentent un pic au moment de l'ovulation semblent nécessaires à la multiplication mitotique des cellules qui formeront le corps jaune (Mc Natty et al., 1973; Mc Natty et Thurkey, 1974). L'activité synthétique du corps jaune est entretenue par des facteurs lutéotropes formant un environnement hormonal précis : LH, PRL, E17 et PGE.

La LH et la PRL doivent être présentes simultanément pour assurer une sécrétion normale de P :

- la PRL active la synthèse et le stockage du cholestérol, et a donc une action indirecte sur la production de P ;
- la LH stimule la conversion du cholestérol en P et possède donc une action directe sur sa synthèse.

L' E17 agirait sur l'activité générale de la cellule lutéale, tandis que les PGE possèdent une action lutéotrope variable suivant les espèces et peu évidente chez la brebis.

Le processus de dégénérescence du corps jaune est dû à des facteurs lutéolytiques (Denamur, 1968). Le rôle de l'endomètre est primordial dans ce processus : l'utérus secrète une substance véhiculée par le sang vers l'ovaire ; l'accolement entre la veine utérine et l'artère ovarienne permet la diffusion de cette substance dans le système artériel ovarien (Goldberg et Ramwell, 1975). Cette substance est la PGF2α . L'utérus ne secrète la PGF2α qu'après une imprégnation par la progestérone permettant la préparation suffisante de l'endomètre, et une activation par les oestrogènes qui contribuent aussi à la lutéolyse.

3. La brebis en anoestrus

La brebis peut connaître au cours de sa vie 5 types d'anoestrus : anoestrus prépubertaire, de lactation et saisonnier, ainsi que l'anoestrus de gestation et l'arrêt de la vie sexuelle. Nous ne détaillerons que les trois premiers.

3.1. Description des différents types d'anoestrus

3.1.1. Anoestrus prépubertaire

On peut distinguer 3 phases dans la période précédant les premières manifestations d'activité cyclique de la brebis : la phase infantile pendant laquelle on observe le développement des gonades et du tractus génital ; la phase de prépuberté où le système reproducteur est déjà considérablement développé et les ovaires commencent à secréter des oestrogènes ; la phase de puberté qui est la transition entre le stade de développement et le stade d'activité sexuelle (Ramirez, 1975).

On observe pendant la phase infantile des taux de FSH et de LH élevés et très peu d'oestrogènes.

Pendant la phase prépubertaire, les taux de FSH et de LH diminuent, probablement sous l'effet des oestrogènes qui commencent à être secrétés.

A la puberté, le taux de FSH augmente et stimule le développement et la maturation folliculaire et pendant les 2 à 4 jours précédant le premier pic ovulatoire et la première ovulation, la pulsatilité de la LH augmente (Foster et Ryan, 1979).

Il est intéressant de noter que le système hypothalamo-hypophysaire se révèle très tôt capable de répondre aux stimuli : il est possible d'induire une décharge ovulatoire de LH par une injection d'oestradiol chez les agnelles agées de 38 jours seulement (Land et al., 1970).

3.1.2. L'anoestrus de lactation

Une brebis allaitante, en conditions naturelles, ne retrouve une activité ovarienne cyclique qu'après le sevrage. L'allaitement est un effet contemporain d'une période inhibitrice. Il est possible d'induire artificiellement des cycles chez une brebis en lactation mais cela présente certaines difficultés dont les causes sont incertaines :

- la succion du jeune constituerait un stimulus nerveux assez puissant pour freiner le retour en cycle, en raison des décharges de PRL simultanées à la tétée ;
- la richesse du lait en oestrogènes pourrait créer une insuffisance de stéroïdes dans le sang maternel et rendre impossible le feedback positif nécessaire à la décharge ovulante.

3.1.3. L'anoestrus saisonnier

L'anoestrus saisonnier est la période qui s'étend entre deux saisons de reproduction. L'activité ovarienne est ralentie et la croissance folliculaire lente, mais la déplétion ovarienne n'est pas totale. Il subsiste une certaine activité secrétrice qui peut être réduite par hypophysectomie (Young, 1961) et de gros follicules peuvent être trouvés tout au long de l'anoestrus (Kammerlade et al., 1952).

Le nombre de follicules avec plus de 3 couches de cellules granuleuses est le même en anoestrus et en saison de reproduction, mais on observe plus de follicules antraux pendant cette dernière (Cahill et Mauléon, 1980). Selon Baird et Neilly (1981) , la folliculogenèse continue en anoestrus mais le support des hormones gonadotropes est insuffisant pour amener les follicules au stade final de maturation.

Par la technique d'endoscopie, on peut observer des ovulations sporadiques silencieuses accompagnées des hausses classiques de LH et d'oestrogènes. Ces ovulations restent sans manifestation comportementale d'oestrus, ce qui pendant longtemps a fait associer à l'anoestrus une inactivité sexuelle totale (cité par Pochet, 1980) .

Chez la brebis en anoestrus saisonnier, l'utérus possède une paroi mince et peu développée ; l'endomètre est fin, les glandes utérines sont éparses et possèdent une simple structure tubulaire (Young, 1961) .

L'anoestrus est en réalité composé de deux périodes très différentes physiologiquement :

- une période d'anoestrus vrai, profond ;
- une période d'anoestrus faux où on observe des ovulations silencieuses. Il y aurait ovulation tous les 17 jours mais pas de manifestation extérieure de l'oestrus. Les "chaleurs" peuvent devenir apparentes par une modification du milieu extérieur tel qu'un changement de régime alimentaire, introduction d'un bélier dans la troupe.

Ce deuxième type d'anoestrus se situe principalement à proximité de la reprise de la saison sexuelle.
L'anoestrus saisonnier possède donc une intensité variable au long de l'année. (Craplet et Thibier, 1980)
Rappelons qu'il se situe de façon assez précise, mais variable selon la race, dans l'année et que la photopériode en est le principal facteur de contrôle.

3.2. Sécrétions hormonales au cours de l'anoestrus saisonnier

3.2.1. Concentrations hormonales dans le plasma

La LH présente un taux basal pendant l'anoestrus saisonnier. On observe quelques pics sporadiques, d'intensité variable (Foster et al., 1974 ; Rawlings et al., 1977 ; Walton et al., 1977) , qui sont soit le reflet de la pulsatilité de l'émission tonique, soit le signe d'une ovulation silencieuse.

Les taux et les fluctuations de la concentration en FSH seraient comparables à ceux décrits pendant les cycles. Un rythme endogène de sécrétion FSH persiste en anoestrus. La périodicité de cette production serait de 5 jours environ en anoestrus alors qu'elle est de plus ou moins 6 jours en période sexuelle. Les niveaux plasmatiques de FSH sont similaires en cycle et en anoestrus (Bister et Paquay, 1983). Cependant Findlay et Cumming (1976) observent une concentration périphérique en FSH supérieure pendant la saison de reproduction en comparaison à celle des brebis en anoestrus.

Les stéroïdes présentent une sécrétion basale.

La caractéristique essentielle du mouton en anoestrus est le niveau élevé de PRL. Les concentrations annuelles de cette hormone fluctuent parallèlement à la photopériode.

3.2.2. Concentrations hormonales dans l'hypophyse

Les concentrations en FSH et LH dans l'hypophyse diminuent pendant l'anoestrus complet. Selon Thimonier et Mauléon (1969), cela traduirait une diminution de la production de ces hormones et non une libération plus intense.

Il faut cependant noter que les concentrations en FSH et en LH ne diffèrent pas de celles observées en saison de reproduction pour certains auteurs (Robertson et Hutchinson, 1962 ; Roche et al., 1970).

Les animaux présentant des ovulations silencieuses en anoestrus faux ont un taux hypophysaire en FSH et en LH encore inférieur à celui des autres animaux. Cette plus grande faiblesse du taux hypophysaire en FSH et en LH serait liée à la libération de ces hormones lors des décharges préovulatoires.

Robinson (1950) a montré que le comportement sexuel nécessite un certain niveau oestrogénique après une sensibilisation du système nerveux central par la P. L'insuffisance des hormones hypophysaires ne permettant pas le développement d'un grand nombre de follicules, il s'ensuit une production insuffisante d'oestrogènes pour que s'exprime le comportement (Thimonier et Mauléon, 1969).
Reardson et Robinson (1961) font appel à une modification saisonnière de la sensibilité du système nerveux central aux stéroïdes pour expliquer cette absence de comportement sexuel. Le centre contrôlant l'ovulation verrait alors sa sensibilité se modifier après celui contrôlant le comportement. Cette dernière explication ne nécessite pas de diminution de la concentration en FSH et en LH dans l'hypophyse.

4. L'instauration et l'arrêt des cycles

4.1. Le premier cycle

La nature des facteurs déterminant l'entrée en cycle a été analysée ci-dessus. Rappelons que le facteur principal est la photopériode. Le début des cycles sexuels coïncide avec la chute du taux de PRL circulant, lui-même parallèle à la durée d'éclairement (Thimonier et al., 1979 ; Walton et al., 1977).

Bister (1980) observe que la période d'activité cyclique débute par un cycle court de 4 jours. Le pic de LH est associé à un pic de FSH. Ils sont suivis par une production éphémère et faible de progestérone. Quatre jours plus tard, il observe un nouveau pic de LH, sans que le taux de FSH n'atteigne des valeurs très élevées. Un nouveau pic de FSH important le suit de 2 jours. La sécrétion de progestérone reprend ensuite son profil cyclique normal.

Walton et al. (1977) ont fait les mêmes constatations. Ils supposent que la production de P est due à la lutéinisation des follicules ovariens. Leurs arguments sont que les surrénales, qui produisent un peu de P, ne le font pas en réponse à une stimulation de LH (Baird, Mc Cracken et Goding, 1971) et que les pics de LH au cours de l'anoestrus ne sont pas associés à une ovulation (Thorburn et al., 1969 ; Yuthasastrakosol et al., 1974) ; par contre, cette période correspond au temps nécessaire pour la croissance et la régression des follicules ovariens (Brand et de Young, 1973 ; Smeaton et Robertson, 1971).

Shareha et al. (1976) ont également observé une élévation passagère et peu importante de P lorsqu'ils provoquaient un pic de LH par une injection de GnRH chez des brebis en anoestrus.

De même Cognié et al. (1978), ainsi que d'autres auteurs, ont mis en évidence ce cycle court de 5 jours lors de l'entrée en activité sexuelle induite par "l'effet bélier". Ils ont observé par la technique d'endoscopie que le premier pic de LH était suivi d'une ovulation et d'un corps jaune de vie très brève.

La sécrétion de FSH ne semble pas différente de celle observée en anoestrus, si ce n'est l'apparition des pics ovulatoires (Bister, 1980).

4.2. Le dernier cycle

Le dernier pic de LH, d'amplitude normale, n'est suivi que par une faible sécrétion de P, d'une durée de 5 à 6 jours alors qu'au cours de la phase précédente, le taux de P circulant n'apparaît pas modifié (Bister, 1980).

Rawlings et al. (1977) observent également une hausse peu prononcée de P, mais le pic de LH préalable n'est pas observé.

Legan et Karsch (1979) ne mentionnent pas de pic de LH après le dernier cycle normal, ni de hausse de P . La période d'activité sexuelle se termine donc par une émission de LH "manquée".

Le profil de sécrétion de FSH, comme d'ailleurs lors de l'entrée en cycle , ne semble pas fortement modifié(Bister, 1980) .

4.3. Mécanismes responsables de l'instauration et de l'arrêt des cycles

Le contenu hypophysaire en LH n'étant pas diminué pendant l'anoestrus, l'absence de décharge n'est donc pas due à un manque de production (Roche et al., 1970). L'activité de la LH n'est pas diminuée pendant l'anoestrus (Jackson et al., 1971). De plus, un pic de LH peut être facilement provoqué en anoestrus aussi bien par des injections d'E2 (Goding et al., 1969 ; Beck et Reeves, 1973) que par la GnRH (Reeves et al., 1974) . Puisque la sensibilité de l'hypophyse au GnRH n'est pas diminuée (Shareha et al., 1976) , la réponse hypophysaire n'est donc pas la cause de l'arrêt des cycles ou de leur reprise.

Il semble que l'absence de pic de LH est dû au fait que l'hypothalamus ne reçoit plus de stimulation ou qu'il n'y réponde plus aussi bien. Rawlings et al. (1977) défendent plutôt la première hypothèse : ils observent une baisse d'E2 en fin de saison sexuelle. Celle-ci a pour conséquence, d'abord une absence de comportement oestrien au moment de l'ovulation, et ensuite une stimulation inadéquate de l'hypothalamus.

Cependant, pour Legan et Karsch (1979) ainsi que pour Legan et al. (1977), ce serait un changement au niveau du feed-back qui se produirait au moment du passage de la cyclicité à l'anoestrus ou l'inverse. Ils observent de fait une hausse normale du taux le LH, mais celui-ci n'apparaît pas. Land et al. (1976) trouvent une réponse diminuée de LH à des injections d'E2 en anoestrus. Shareha et al. (1976) notent qu'une injection de GnRH provoquant un pic de LH en saison sexuelle n'a que 1/6 de réussite en plein anoestrus.

La PRL qui diminue la réponse de la LH aux oestrogènes (Kann et al., 1977) pourrait expliquer le profond changement qui apparaît dans le feed-back entre LH et E2.
Si on supprime la PRL, on provoque le retour des cycles chez les brebis en lactation (Kann et al., 1977) comme le fait une réduction de la photopériode. Mais la PRL lors du premier cycle n'a pas encore atteint son taux minimum et présente encore quelques élévations (Walton et al., 1977). De même, lors du dernier cycle, le taux de PRL est déjà élevé (Walton et al., 1977).

Il faut signaler cependant que Wheeler et Carr (1976) proposent de justifier l'état physiologique en anoestrus par une diminution de la sensibilité hypothalamique au feed-back positif des oestrogènes.

5. L'effet bélier

5.1. Influence des relations sociales sur la vie sexuelle, chez les mammifères

L'activité sexuelle de nombreuses espèces animales est modulée par l'environnement. Nous avons analysé l'effet de la photopériode, mais la température et la disponibilité en ressources alimentaires peuvent également intervenir.

On constate que les relations entre individus d'une même espèce ont elles aussi une influence sur la vie sexuelle des animaux. On remarque ainsi certaines "anomalies" que d'autres facteurs ne peuvent expliquer.

On a observé que les naissances sont synchronisées en moins d'une semaine chez le sanglier au sein d'un même groupe social, ou chez les ovins retournés à l'état sauvage.

Mais même en élevage, les animaux peuvent présenter des modifications de leur reproduction : lorsque des femelles de souris sont groupées par 4 ou plus, on remarque une altération de leurs cycles ; si on augmente le nombre (jusqu'à 30 par boîte), les cycles deviennent tout à fait irréguliers et finissent même par disparaître (Van der Lee et Boot, 1955 ; Whitten, 1966).

Chez les animaux domestiques comme la chèvre et la brebis, les mises bas sont groupées en quelques jours. De même, dans l'espèce humaine, les cycles menstruels se synchronisent chez des filles internes habitant une même chambre universitaire (Signoret, 1982).

Mais le plus surprenant est sans doute l'effet qu'exerce un mâle sur la sexualité des femelles.

Whitten (1966) montre que la distribution des accouplements est très élevée le troisième jour après l'introduction d'un mâle auprès de souris alors que le cycle normal est de 4 à 5 jours.

La présence du mâle supprime également les irrégularités du cycle chez les femelles groupées et entraîne leur synchronisation (effet Lee et Boot ; effet Whitten).

D'autre part, on observe une accélération de la puberté chez la souris (Vandenbergh, 1967) et chez la truie (Kirkwood et Hughes, 1980).

Si on place une souris gestante avec un mâle"étranger" , il y a avortement et réapparition précoce de l'oestrus : c'est ce qu'on appelle l' "effet Bruce" .

5.2. La présence du bélier comme un facteur influençant l'activité sexuelle de la brebis

Le bélier influence la sexualité de la brebis par l'accélération de la puberté chez les agnelles et par la modification de la saison de reproduction de la brebis adulte. Il influencerait les mécanismes d'ovulation en période d'oestrus.

5.2.1. Lors de l'oestrus et de l'ovulation

L'ovulation chez la brebis en oestrus est un processus spontané, mais la présence du mâle peut en modifier le déroulement temporel. La présence du mâle accélère de 6 à 8 heures l'apparition du pic de LH et l'ovulation qui le suit, et diminue la durée de la réceptivité

sexuelle de la brebis (Signoret et Cognié, 1975 ; Lindsay, Cognié, Pelletier, Signoret, 1975).

D'autres auteurs arrivent à des résultats un peu différents : la présence permanente du bélier diminue la durée des chaleurs d'environ 12 heures pendant le début et le milieu de la saison de reproduction, tandis que l'intervalle début des chaleurs-ovulation ne serait réduit qu'au milieu de la saison sexuelle (Van der Westhuysen, Van Niekerk, Hunter, 1970).

Lindsay et al. (1975) ont également constaté que la présence permanente du mâle accélère l'ovulation et l'apparition du pic de LH. Selon eux, l'action de la présence du mâle sur l'ovulation se ferait par la voie du pic ovulatoire de LH.

Parsons et Hunter (1967) obtiennent également une diminution de la durée de l'oestrus par la présence de béliers ou de brebis masculinisées.

Cependant, Fletcher et Lindsay (1971) montrent que la durée du comportement d'oestrus est plus longue, en association continue, si les brebis sont mises individuellement toutes les 4 heures en présence d'un bélier actif que lorsqu'on les laisse en association non controlée. Ce processus élimine la compétition entre brebis et béliers et surmonte le refus apparent du bélier à monter la brebis pendant la durée complète des chaleurs.

5.2.2. A l'apparition de la puberté

On assiste parfois à des phénomènes de synchronisation lors de l'apparition de la puberté chez les jeunes femelles des espèces domestiques, ce qui est mis à profit par les éleveurs pour l'organisation de la reproduction (Signoret, 1980)

Dyrmundsson et Lees (1972) ont mis en évidence ce phénomène chez les agnelles de race Clun Forest agées de 195 jours. IL semble que les agnelles doivent atteindre un poids et un âge précis pour une souche donnée : avant, le taux de réponse est faible et, plus tard, les femelles semblent atteindre spontanément la puberté (Signoret, 1980).

Il existerait ainsi un état instable de"prépuberté" où la présence du mâle jouerait un rôle déclencheur : chez la truie, par exemple, 23 % des jeunes femelles abattues à un âge où elles répondent à la présentation du mâle sont dans un stade de développement utérin et ovarien évoquant l'imminence de la puberté (du Mesnil du Buisson et Signoret, 1962).

Bronson et Desjardin (1974) ont étudié le mécanisme intervenant dans l'apparition de la puberté chez la souris, suite à l'introduction d'un mâle. Le taux de LH circulant augmente dès 1 heure après la mise en présence du mâle. Le taux d'oestradiol s'accroît ensuite considérablement et est multiplié par un facteur 15-20 en 12 heures. Le poids de l'utérus augmente rapidement et, le 3° jour, oestrogènes, FSH et LH ont une évolution analogue à celle observée chez l'adulte et qui aboutit à une ovulation accompagnée d'oestrus.

5.2.3. Influence sur la saison sexuelle

Mauléon et Dauzier (1965) ont constaté que la durée de l'anoestrus de lactation est diminuée par la mise en présence du mâle chez la brebis adulte.

D'autre part, en fin de période sexuelle, un isolement temporaire suivi de la réunion avec la brebis retarde l'entrée en anoestrus des brebis (Lishman et Hunter, 1966)

Enfin, en début de saison sexuelle, la majorité des brebis entrent en chaleur et s'accouplent entre le 15° et le 24° jour après l'introduction du bélier. Ce phénomène que l'on appelle "effet bélier" a été décrit par de nombreux auteurs (Prud'hon et Denoy, 1969 ; Underwood, Shier et Davenfort, 1944 ; Oldham, Martin et Knight, 1979 ; ...).

Plus généralement, l'"effet bélier" désigne l'induction de cycles et de chaleurs, ainsi que leur synchronisation chez des brebis en anoestrus ou à la limite de la saison de reproduction par l'introduction soudaine du mâle.

Ce phénomène correspondrait à une adaptation à l'environnement : la synchronisation des chaleurs provoque le regroupement des naissances limitant ainsi les risques de prédation ; l'association de l'oestrus à la présence du mâle augmente les chances de fécondation si les 2 sexes sont souvent séparés dans la structure sociale naturelle ; la synchronisation de la réceptivité des femelles modifie les conditions de compétition entre mâles et entre femelles (Signoret, 1982).

5.3. Analyse détaillée de l' "effet bélier"

5.3.1. Les impératifs

Les principaux impératifs à respecter sont l'isolement préalable du groupe de brebis, puis l'introduction soudaine du mâle et le choix du moment adéquat pour que l'association avec le bélier produise l'effet attendu.

Ainsi, Underwood, Shier et Davenfort (1944) signalent qu'il faut préalablement isoler les brebis pendant un minimum de 1 mois; dans ce cas , ils obtiennent un groupage des oestrus 18 à 25 jours après l'introduction du mâle.

Pour Riches et Watson (1954), la présence du mâle doit être un fait nouveau pour être efficace : la synchronisation des chaleurs en début de saison sexuelle n'apparaît pas si le bélier se trouve en permanence avec les brebis. Il faut qu'il en soit séparé temporairement.

Chez les animaux de la race Mérino, cette action stimulatrice peut être obtenue pendant l'hiver et au printemps. Pour d'autres races (anglaises ou françaises), l' "effet bélier" est limité au début de la saison de reproduction. On remarque que seules les brebis en anoestrus réagissent (Signoret, 1982).

Martin et al. (1981) , induisant l' "effet bélier" chez des brebis Mérino en fin de printemps, début été constatent que peu de cycles sont maintenus après la 1° et la 2° ovulation malgré la présence du mâle. Le taux de retour en anoestrus augmente si le solstice d'été approche (Oldham et Cognié, 1980). Cette période est en effet la période d'anoestrus le plus profond pour la race Mérino.

Les observations faites par Schinckel (1954b) concordent avec celles des autres auteurs : le bélier introduit auprès des brebis en début de saison de reproduction agit comme un facteur amenant la synchronisation de l'activité de reproduction dans une grande proportion de brebis et une distribution non aléatoire des oestrus.

Ceci ne serait valable qu'en transition anoestrus-oestrus, le bélier n'ayant pas d'effet sur une brebis cyclique (l'oestrus est alors induit par d'autres facteurs).

Le même chercheur observe 2 formes d'effet dû au bélier suivant la durée de l'association :

- des associations prolongées étalées sur plusieurs mois et s'étendant en anoestrus ont pour conséquences une dépression de l'activité sexuelle et une prolongation de l'anoestrus ;
- une association soudaine, tard en anoestrus, quand bélier et brebis ont été séparés préliminairement pendant une longue période, stimule la synchronisation.

Schinckel (1954b) ajoute que en cas d'association continue des 2 sexes, le modèle d'induction de l'activité de reproduction chez la brebis Mérino semble sous contrôle lumineux.

Selon Eyal (1958), le stimulus dû à la présence du mâle est incapable d'activer l'ovaire "quiescent" mais hâte seulement l'ovulation quand l'ovaire est déjà actif.

Prud'hon et Denoy (1969) font les mêmes constatations : ils pensent que l'introduction du bélier déclenche très rapidement l'ovulation chez les brebis ayant déjà des follicules en cours de développement alors que les autres brebis ont besoin de plusieurs jours avant d'en arriver au même stade.

5.3.2. Les voies d'action

Certains auteurs se sont attachés à découvrir les voies sensorielles intervenant dans la stimulation des brebis. Il semble, en fait, que le contact direct entre mâle et femelle ne soit pas nécessaire : l'effet bélier est efficace si les animaux sont séparés par une clôture de grillage ou même une cloison opaque (Signoret, 1982).

Knight et Lynch (1980) affirment que les sécrétions graisseuses et la laine prélevées sur un bélier contiennent des substances odoriférantes (des phéromones) capables de stimuler les brebis à ovuler en 5 jours. La réponse obtenue est similaire à celle obtenue avec des brebis associées au bélier.

L'urine n'est pas la source principale de phéromones mais est cependant capable d'amener une faible stimulation. La source exacte de sécrétion de ces phéromones est toujours inconnue mais pourrait résider en des glandes sébacées modifiées.

Ces mêmes auteurs précisent toutefois qu'une intervention de la vue, de l'ouïe et du toucher n'est pas à exclure.

Morgan, Arnold et Lindsay (1972) font mention de résultats semblables : le bélier stimule l'activité sexuelle chez les brebis en anoestrus par les récepteurs olfactifs des brebis.

Watson et Radford (1960) ont montré que ni la vision, ni le contact direct n'étaient nécessaires pour obtenir l'effet stimulant.

La capacité de stimulation d'un mâle est sous la dépendance des hormones sexuelles : un animal castré est inefficace mais le devient après un traitement hormonal adéquat.

La production du signal stimulant ne dépend pas d'un organe spécifique de l'anatomie du bélier : Croker, Butler, Johns et Colurb (1982) ont effectivement montré que des mâles châtrés ou des brebis traités avec de la testostérone ou un dérivé sont aussi efficaces qu'un bélier vasectomisé pour induire des ovulations et l'activité cyclique chez les brebis.

Cependant, l'activité mâle, les poursuites sexuelles ne sont pas sans importance, ce qui laisse supposer que les stimuli tactiles peuvent jouer un rôle. On remarque en effet que, dans de grands pâturages, la réponse des brebis est fonction du nombre de béliers, mais aussi de leur niveau d'activité sexuelle (Signoret, Fulkerson, Lindsay, 1982).

5.3.3. Description des premiers cycles

De nombreux auteurs ont mis en évidence, grâce à la technique d'endoscopie, des phénomènes relativement rapides induits par l'introduction du bélier dans un lot de brebis à la fin de l'anoestrus. C'est ainsi que la majorité des brebis présentées au mâle ovulent à peu près 48 heures plus tard. Cette ovulation est suivie d'un cycle court (6-7 jours) dans la moitié des cas (Signoret, 1980 ; Signoret, 1982) et d'un cycle de longueur normale chez presque toutes les autres brebis. De même Oldham et al. (1979) ont montré que 50% des brebis présentes avec le mâle ovulent en 41 heures et sont bien synchronisées. Ils obtiennent ensuite une moins bonne synchronisation des ovulations avec 2 pics de fréquence aux jours 6 et 18 après l'introduction du bélier.

D'autre part, Scaramuzzi et al. (1970) n'enregistrent les premiers comportements d'oestrus que la 3° semaine après le contact avec le bélier, et Eyal (1958) observe 2 pics de fréquence d'oestrus vers les 18° et 26° jours. Prud'hon et Denoy (1969) en reportant les premières chaleurs relevées chez les brebis sur un graphe de fréquence, y distinguent 2 pics espacés de 5-6 jours, environ 17 et 22-23 jours après l'association des 2 sexes.

En fait, la première ovulation est rarement accompagnée d'oestrus (Signoret, 1980 ; Martin, Scaramuzzi et Lindsay, 1981 ; Schinckel, 1954a), de même que celle suivant le cycle court mis en évidence chez à peu près la moitié des brebis (Signoret, 1982 ; Oldham, Martin , Knight, 1979) .

Ainsi, Oldham et Martin (1979) signalent seulement 2 brebis sur 74 manifestant un comportement d'oestrus lors de leur 1° ovulation entre le jour 0 et le jour 3, et seulement 1 en chaleur à sa 2° ovulation sur 32 brebis ayant ovulé 2 fois dans les 10 premiers jours.

5.3.4. Modifications hormonales

Lors de l'introduction du bélier, la réaction des mécanismes contrôlant la sécrétion des hormones hypophysaires gonadotropes est très rapide. Martin et al. (1983) observent une modification de la sécrétion de LH dès 10 minutes après la présence du mâle. De même, Poindron et al. (1979) enregistrent une augmentation de la fréquence des pulses de LH dans les minutes suivant l'introduction du bélier. Le niveau moyen du taux de LH circulant s'accroît endéans les 10 heures (Chesworth et Tait, 1974) et évolue vers l'apparition d'un pic ovulatoire 24 à 36 heures plus tard (Poindron et al., 1979).

Martin, Scaramuzzi et Lindsay (1983) travaillant sur des brebis ovariectomisées auxquelles on a mis des implants d'oestradiol constatent aussi une augmentation de la fréquence des pulses (4.8 à 10.6/12 heures), du taux moyen et du taux basal de LH après introduction du bélier.

L'intervalle entre l'introduction du mâle et l'apparition du pic de LH semble variable selon les races de brebis.

D'autre part, seules les brebis qui ovulent par la suite présentent ce pic de LH (Oldham, Martin, Knight, 1979).

Les valeurs obtenues par ce pic sont très faibles en comparaison de celles observées chez une brebis cyclique normale (2.3 ng/ml contre 28 ng/ml) (Chesworth, Tait, 1974).

Knight, Peterson et Payne (1978) ne relèvent aucun changement de la concentration en oestradiol-17 pouvant être attribué à la présence du mâle.

La progestérone présente une concentration sanguine basale durant l'anoestrus.

Suite à l' "effet bélier", les brebis développent soit directement un cycle normal de 17 jours environ, soit un cycle court. L'évolution du taux plasmatique en progestérone est vraisemblablement différente suivant l'un ou l'autre cas, mais aucun résultat de mesure de ces concentrations n'est fourni par la littérature.

L'observation des ovaires par endoscopie a cependant montré que chez les brebis où l'ovulation induite par la présence du bélier est suivie d'un cycle normal, il y a formation d'un corps jaune de durée de vie ordinaire.

Chez les autres brebis, le corps lutéal subit une régression prématurée (Martin et al., 1981 ; Oldhan et Martin, 1979 ; Martin, 1979) .

La sécrétion de FSH ne semble pas affectée par l'introduction du mâle (Cognié, communication personnelle).

5.3.5. Mécanismes

Suite à l'introduction du bélier, la concentration plasmatique en LH augmente rapidement et évolue vers l'apparition d'un pic préovulatoire (Poindron et al., 1979) . Cette augmentation se ferait via l'action de la GnRH et indépendamment de la sécrétion de FSH qui ne semble pas modifiée (Poindron et al., 1980).
Barraclought at al. (1979) indiquent que, chez le rat, la LH-RH peut induire la sécrétion des 2 gonadotropines, LH et FSH, simultanément ou d'une de ces hormones seulement (FSH dans leur étude) selon l'intensité et le profil de sécrétion de LH-RH.

Deux voies d'action semblent pouvoir expliquer l'apparition de l'ovulation induite par la présence du bélier. La première serait oestrogène-dépendante et ferait appel aux mécanismes de feed-back hormonaux; la seconde voie d'action serait oestradiol-indépendante.

Selon Legan et al. (1977) ainsi que Legan et Karsch (1979) , l'état physiologique de la brebis en anoestrus serait dû à une hypersensibilité de l'hypothalamus au feed-back négatif de l'oestradiol sur la sécrétion tonique de LH.

Cependant, Weeler et Carr (1976) font plutôt appel à une diminution de la sensibilité hypothalamique au feed-back positif de l'oestradiol pour expliquer l'anoestrus.

De même, pour Oldham et al. (1979), ce serait une augmentation de la sensibilité de l'hypothalamus à l'oestradiol , suite à l'introduction du bélier, qui autoriserait des niveaux plus faibles en E2 à stimuler la sécrétion de LH et ainsi provoquer le pic préovulatoire.

Poindron et al. (1980) font remarquer que la stimulation par le bélier doit inverser le feed-back négatif de l'oestradiol et augmenter la pulsatilité de la sécrétion de LH (feed-back positif de l'E2 sur la LH en absence de feed-back négatif).

Une seconde voie d'action consisterait en un mécanisme oestradiol-indépendant. Cette possibilité a été suggérée par Oldham et al. (1979), Knight et al. (1967) et Martin et al. (1983).

Au cours d'une expérience réalisée sur des brebis ovariectomisées sous implant d'oestradiol, Martin et al. (1983) observent, lorsqu'ils introduisent le bélier, une augmentation du taux moyen et du taux basal de LH sans que la fréquence des pulses change.

Cette modification de sécrétion pourrait avoir pour origine un effet stimulant direct du mâle sur les centres hypothalamiques contrôlant la sécrétion de LH. Le changement de sensibilité au feed-back négatif accentuerait les modifications de sécrétion de LH plutôt que de les initier.

Signoret (1982) fait remarquer que l'action rapide du bélier sur la sécrétion de LH n'entraîne pas la décharge ovulante si le mâle est présent pendant moins de 24 heures : il faut une stimulation prolongée pour induire l'ovulation.

Cognié et al. (1978) ont montré que le blocage de la sécrétion de la prolactine par du CBI54 ne modifiait pas la sécrétion de LH et de FSH chez des brebis en anoestrus saisonnier.
De même, ce blocage de sécrétion de PRL n'affecte pas la réponse, rapide de LH des brebis lors de la stimulation par le mâle (Poindron et al., 1980). De plus, la prolactinémie élevée chez des brebis en anoestrus de lactation ne bloque pas la réponse de la LH lors de la stimulation par le bélier.

Il semble donc peu probable que la prolactine contrôle la sensibilité de l'hypothalamus aux stimulations du bélier menant à une augmentation immédiate de la concentration en LH (Poindron et al., 1980).

Les mécanismes responsables de l'apparition de cycles courts et du manque de comportement sexuel semblent liés.

Les cycles courts observés chez près de la moitié des brebis après l'introduction du bélier seraient la conséquence d'un développement anormal du corps jaune (Oldham et Martin, 1979).
La régression prématurée de ce corps lutéal ne semble pas être la conséquence d'un manque de sécrétion d'oestradiol (Martin, 1979) ou d'un taux élevé de prolactine (Cognié et al., 1978).
Par contre, un traitement à la progestérone, préalable à l'introduction du bélier, diminue fortement la proportion de brebis présentant un cycle court (Martin et al., 1981 ; Hunter et al., 1971).

L'absence de comportement d'oestrus lors de l'ovulation induite par le bélier n'a pas pour origine un manque d'oestradiol (Martin, 1979 ; Robinson, 1959), mais serait dû à l'absence de phase progestagène avant l'introduction du bélier (Robinson, 1959). Ceci a été montré par Hunter et al. (1971) par un traitement des brebis à la P préalablement au contact avec le mâle.

Pour Martin (1979), le manque de comportement sexuel lors de l'ovulation faisant suite au cycle court, serait dû à la faiblesse de la sécrétion de la progestérone par le corps lutéal, car une courte phase de P induite suivie d'une injection de PMSG suffit à déclencher l'oestrus.
Si le corps jaune de vie brêve secrète de la progestérone, celle-ci serait émise en quantité insuffisante pour induire l'oestrus à la seconde ovulation mais pourrait assurer la persistance du corps jaune suivant (Martin, 1979).

CHAPITRE II : RECHERCHES EXPERIMENTALES

A. BUT DES RECHERCHES

Il nous a paru intéressant d'analyser l' "effet bélier" chez la brebis Texel sachant qu'aucune étude détaillée n'a été faite à ce sujet sur cette race et que les résultats publiés à ce jour demeurent, pour certains points, relativement incomplets.

Les buts poursuivis peuvent se définir comme suit :

1/ Etudier l'apparition des ovulations et des chaleurs au cours des premiers cycles induits, chez des brebis, par l'introduction du bélier en fin d'anoestrus ;

2/ Etudier l'évolution des taux sanguins hormonaux (LH, FSH et progestérone) avant, pendant et après l'introduction du bélier.

B. MATERIEL ET METHODE

1. Les animaux expérimentaux

L'expérience a été menée sur des brebis de la race Texel en anoestrus au début des essais.

n° de la brebis	n° du tatouage	date de naissance	Poids vif (kg) (à mi-août)	Date du dernier agnelage	N^bre de jeunes (+ = mort)
18	8 N 856	27 / 02 / 78	65.0	19/11/82	1 +
75	9 N 933	10 / 03 / 79	59.0	5/04/83	1 +
86	9 N 040	14 / 02 / 79	65.5	29/03/83	2
91	9 N 531	29 / 03 / 79	61.0	21/03/83	1
115	ONA 26	01 / 04 / 80	64.5	14/04/83	1 +
199	82 N 856	15 / 03 / 81	42.0	25/04/83	1 +
211	82 N 839	19 / 03 / 82	55.0	JAMAIS MISE A LA LUTTE	
239	82 N 835	16 / 04 / 82	41.0	4/04/83	1

TABLEAU 4 : Caractéristiques des animaux expérimentaux

Bien que la Texel soit une race à caractère saisonnier assez net, il existe des variations individuelles quant à la date de venue en cycle. Nous avons dès lors réalisé les 18 et 25 août 1983 des prises de sang chez 15 brebis, afin d'effectuer le dosage de la progestérone sanguine et nous avons considéré comme étant en anoestrus les brebis chez lesquelles la concentration était inférieure à 0.5 ng/ml lors des 2 prises de sang. Huit d'entre elles ont été retenues pour l'expérience, 6 adultes et 2 antenaises.

Divers renseignements relatifs à ces brebis sont donnés dans le tableau 4.

2. Plan expérimental

L'expérience débute le 1° septembre 1983 au matin et se termine le 9 octobre à 12 heures.

L'introduction du mâle, un bélier vasectomisé de race croisée, adulte et actif, auprès des 8 brebis a lieu le 13 septembre à 10 h.10 (jour 0)

Des endoscopies sont réalisées le 12, 15, 19 (ou 20) et 28 septembre c'est-à-dire respectivement aux jours -1,+2,+6(ou+7) et +15. Cela permet de relever les ovulations et l'évolution des corps jaunes.

Le marqueur appliqué sur le poitrail du bélier permet de connaître la date d'entrée en chaleur pour chaque brebis. La couleur du marqueur est changée en temps opportun.

Des prises de sang sont effectuées quotidiennement le matin du 1° au 10 septembre, puis 4 fois par jour (6, 12, 18 et 24 heures) du 11/09 à 12 heures (jour - 2) jusqu'au 9/10 (jour + 26) à 12 heures ; elles sont destinées à déterminer l'évolution des concentrations en LH, FSH et P du plasma.

D'autres prises de sang, sériées (toutes les 15 minutes pendant 10 heures) sont réalisées sur les brebis numéros 18, 86, 115 et 211, le 9 et le 13 septembre, c'est-à-dire aux jours - 4 et 0 ; elles doivent nous permettre d'observer une modification éventuelle de la sécrétion de LH, induite par l'introduction du mâle.

3. Conditions expérimentales

Toute l'expérience s'est déroulée à Faux-les-Tombes au centre de Recherches Ovins dépendant du laboratoire de physiologie animale.

Les 8 brebis sont, avant l'expérience, placées dans une prairie isolée, à distance des béliers.

A partir du 11 septembre (jour - 2), elles sont rentrées en bergerie tous les jours à 18 heures et sont mises en pâture le lendemain après la prise de sang de 6 heures. Le reste du temps, les animaux sont en prairie, mais, pour les prises de sang sériées et les endoscopies, ils sont rentrés en bergerie, dans un enclos spécialement aménagé et éclairé.

En bergerie, les brebis disposent de foin et d'eau à volonté. Pendant toute l'expérience, elles reçoivent quotidiennement, en supplément, 300 gr de concentré qui leur sont distribués le matin après la première prise de sang.

4. Techniques expérimentales

4.1. Les prises de sang

Les prélèvements sanguins sont effectués au niveau de la veine jugulaire, recueillis sur héparine et centrifugés.
Le plasma, stocké par doses de 3 ml environ dans des tubes de cristal de polystyrène, est congelé à - 20° C.
Chaque échantillon n'est dégelé qu'au moment de l'analyse et immédiatement recongelé.

Oldham et al. (1978) font remarquer que les prélèvements sanguins n'affectent pas les niveaux de LH.

4.2. La technique d'endoscopie

L'objectif que nous recherchons par la technique d'endoscopie est l'observation de l'activité ovarienne. Cette technique nous a permis, dans ce travail, de vérifier si une brebis avait ovulé et de suivre l'évolution des corps jaunes pendant les premiers cycles induits par la présence du bélier.

Il s'agit d'une technique exigeant une pratique fréquente afin de pouvoir interpréter correctement les observations.
La difficulté d'interprétation provient entre-autre du changement d'apparence de l'ovaire, à un même stade du cycle ovarien, pour une même brebis et entre les brebis (Oldham et Lindsay, 1980).
Selon Oldham et Lindsay (1980), l'estimation visuelle de l'âge du CL (corps lutéal) doit être mise en relation avec le changement de sa coloration plutôt qu'avec sa forme ou sa grandeur.

L'appareil utilisé (Pouret, Paris, France) est constitué d'un endoscope métallique de 5 mm de diamètre, relié à une source de lumière forte (250 watts) par une fibre optique souple.

L'image obtenue peut être observée directement à la sortie de l'endoscope ou photographiée grâce à l'adaptation d'un télé-objectif de focale 135 mm. Le principal problème qui se pose lors de la réalisation d'un document photographique, est l'intensité lumineuse souvent très faible. Le matériel dont nous disposons consiste en un PENTAX MX et en films photos Kodak 1000ASA . Le temps de pose sélectionné est le 1/30° de seconde.

Le déroulement pratique peut se résumer comme suit : la brebis est capturée avec le minimum de stress et déposée sur une table fabriquée sur mesure et inclinable. L'animal est placé en décubitus dorsal, fixé par les pattes aux 4 coins de la table, et incliné de façon à faciliter l'observation des ovaires grâce au tassement des viscères contre le diaphragme.

La paroi abdominale est rasée et désinfectée à la teinture d'iode. On anesthésie localement la brebis à la xylocaïne aux endroits prévus pour la pose de l'endoscope et du palpeur, c'est-à-dire à 10 cm de part et d'autre de la ligne médiane et à une quizaine de cm de la naissance du pis, en évitant soigneusement la veine mammaire. L'endoscope et le palpeur sont introduits au moyen d'un trocart, puis de l'air est insufflé par un petit compresseur afin de soulever la paroi abdominale et le péritoine.

Une dose d'antibiotiques (Terramycine ou Lincospectin) est injectée intramusculairement à chaque brebis après endoscopie.

Carter et al. (1981) ont étudié l'influence des endoscopies répétées chez les bovins et n'ont pas observé d'altération au niveau de la longueur du cycle, des concentrations moyennes de LH et de progestérone, ni au niveau du déroulement du pic préovulatoire de LH, de l'oestrus et de l'ovulation. De même, Oldham et al. (1978) déclarent cette technique adaptable, rapide et sans danger en terme de mortalité ou de fertilité.

4.3. Le dosage radioimmunologique

4.3.1. Principe

Le dosage radioimmunologique (RIA) est basé sur la compétition entre une quantité déterminée d'hormone "marquée" par la fixation d'un ou plusieurs atomes radioactifs (I^{125}, H^{3}, ...) et la quantité variable et inconnue d'hormone contenue dans l'échantillon à analyser vis-à-vis de l'antisérum (AS) qui lui est spécifique.
La quantité d'hormone marquée (H^{*}) liée aux anticorps est d'autant plus faible que la quantité d'hormone "froide" (H°) de l'échantillon est élevée, et inversément.

SCHEMA DE TRAVAIL

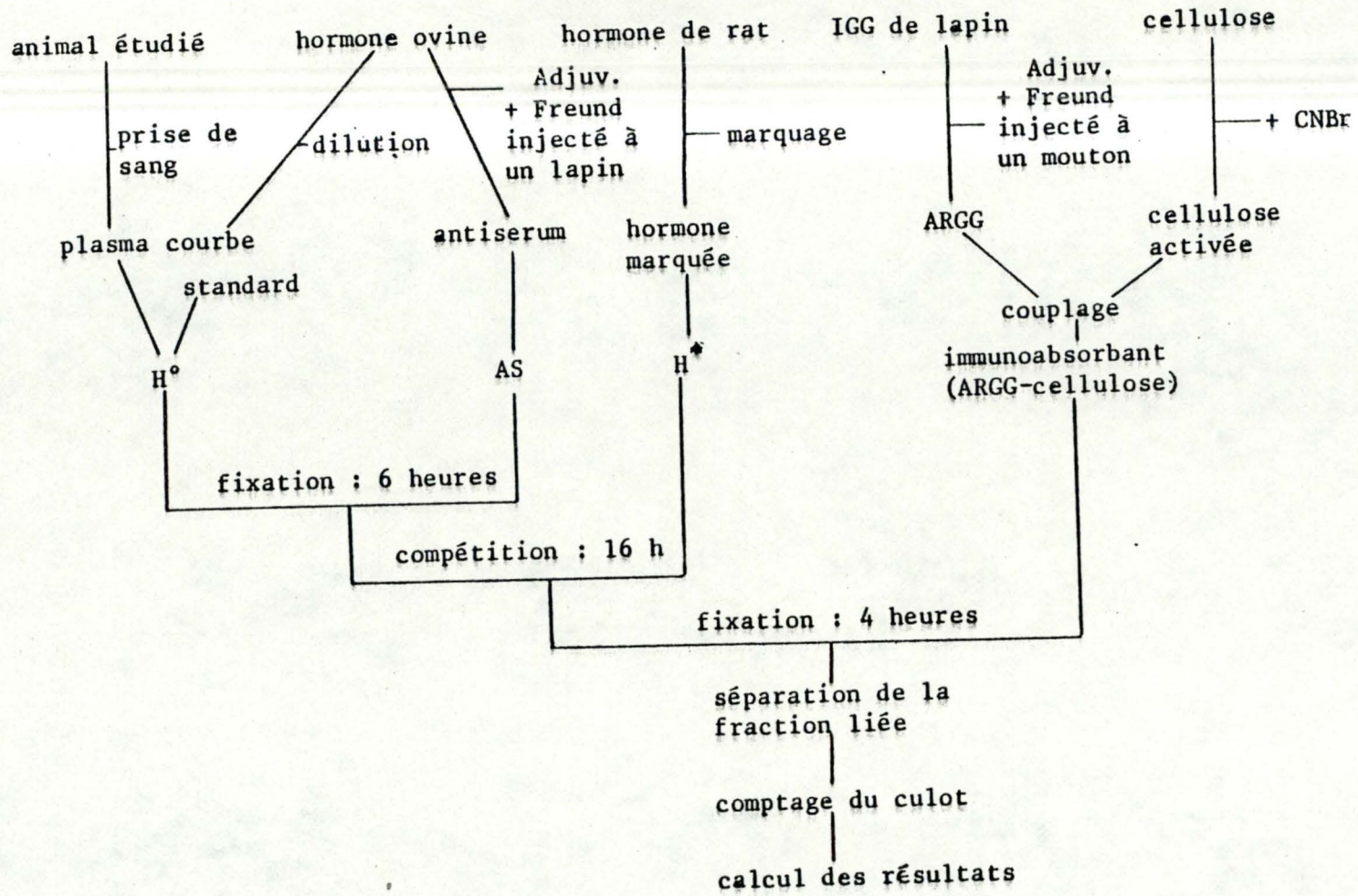


Fig. 4 : Résumé général des étapes nécessaires à la préparation et à la réalisation du dosage radio-immunologique des gonadotropines.

En séparant la phase liée de la phase libre, on peut, par comptage de la radioactivité de l'une des fractions, calculer la quantité d' H° .

Une courbe standard avec des quantités connues d'H° et effectuée dans les mêmes conditions sert de référence.

4.3.2. Dosages des gonadotropines

a) Historique

Les gonadotropines peuvent être dosées par RIA. Baron et al. (1967) sont les premiers à avoir décrit le dosage RIA de la LH ovine : il s'agit d'un dosage homologue où LH° et LH* sont toutes 2 extraites d'hypophyse de mouton.

Par la suite, se basant sur une parenté antigénique des hormones gonadotropes du rat, du mouton, du porc et du bovin (Midgley et al., 1968), Niswender et al. (1968, 1969) proposent une technique hétérologue du dosage de la LH. Une méthode semblable est appliquée par L'Hermite et Midgley (1971) au dosage de la FSH.

b) Description

Le schéma général pour la réalisation d'un dosage hétérologue est décrit à la figure 4 . Le système RIA hétérologue que nous uti-

lisons pour le dosage de la LH et de la FSH est identique à celui appliqué aux hormones bovines par l'équipe de Derivaux et Ectors,

La LH° des échantillons est mise en compétition avec de la LH* de rat (Ectors et al., 1974) et la FSH des échantillons avec de la FSH* de rat (Derivaux et al., 1974).

La LH utilisée comme standard est"l'ovine -NIH-LH-S19" dont l'activité biologique est de 1.01 X NIH-LH-S1 unités/mg.
La LH de rat est la "NIAMDD-rat-LH-I4" qui possède une activité biologique de 1 X NIH-LH-S1.

De même, le dosage de la FSH est réalisé avec un standard hormonal ovin (ovine-NIH-FSH-S12 d'activité biologique de 1.25 X NIH-FSH-S1) et une hormone marquée d'origine oncine (NIAMDD-rat-FSH-I3 dont l'activité biologique est égale à 150 X NIH-FSH-S1)

Les antiséra utilisés sont un anti-bovin-LH et un anti-porcin-FSH (commercialisés par l'Union-Chimique-Belge). Ils sont tous produits sur lapin.

La séparation de la phase liée et de la phase libre est réalisée par la méthode du double anticorps en phase solide que préconisent Den Hollander et Schurso (1971) . Ce système " DASP "

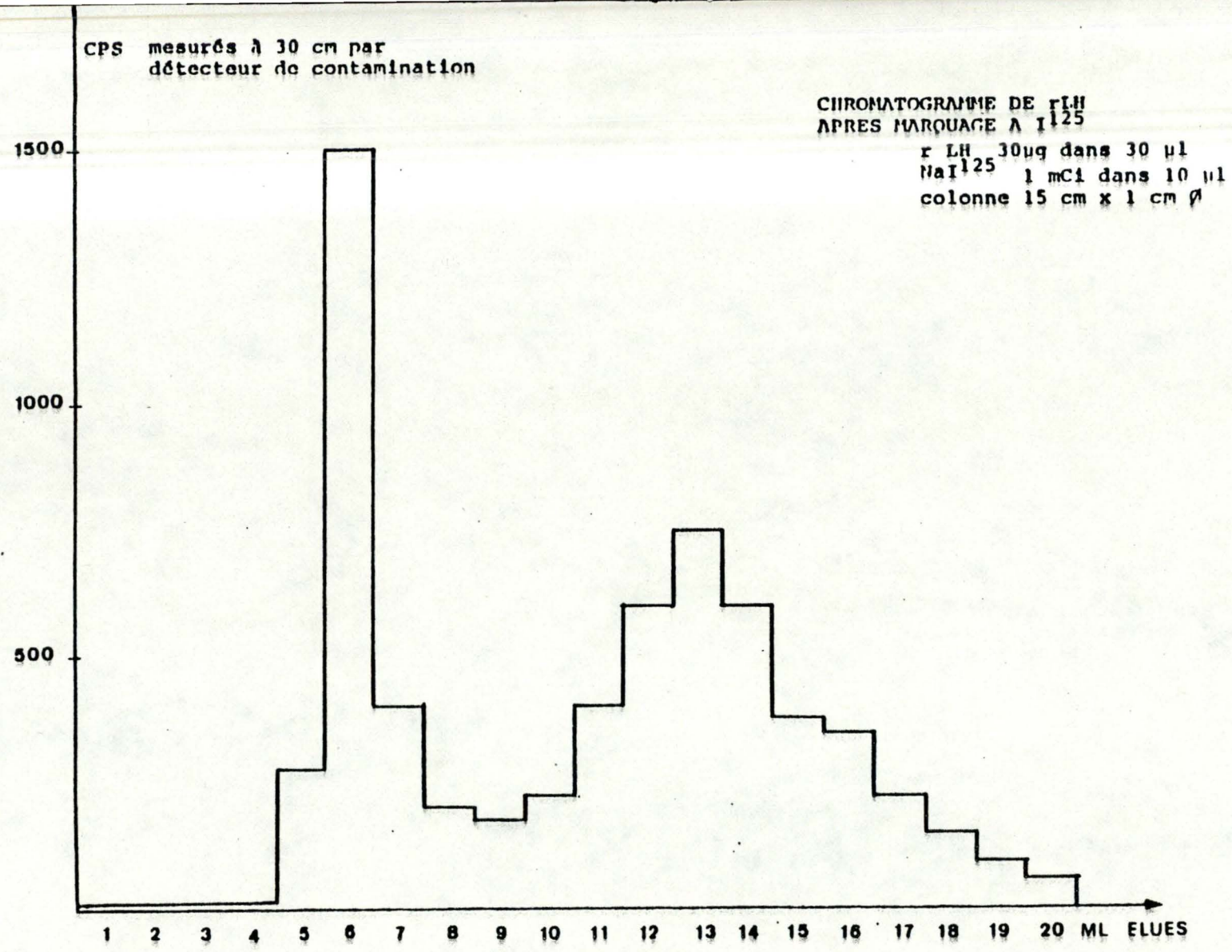


Fig.5 : Chromatographie de la rLH après marquage à l'Iode^{125} par la technique d'oxydation à la chloramine T.

(double Antibody-Solid phase) consiste en la précipitation du complexe hormone-anticorps par la liaison sur immunosorbant cellulose-anti -γ- globuline.

L'immunosorbant est préparé par fixation d'anti-γ- globulines de lapin produites par un mouton sur de la cellulose microcristalline selon la technique de Wide et al. (1961, 1969).

Le couplage des antiglobulines à la cellulose nécessite l'activation de celle-ci par l'addition de bromure de cyanogène à pH 11. Lors de cette expérience, l'immunosorbant a été acheté au "Laboratoire d'Hormonologie" de Marloie qui le prépare selon la même technique.

Le traceur hormonal est obtenu par marquage à l'I^{125} des gonadotropines de rat. La méthode utilisée est celle de Hunter et Green-Wood (1962) et Greenwood et al. (1963). Cette technique d'oxydation par la chloramine T a été modifiée par Ectors et al. (1974) et Derivaux et al. (1974) suivant les recommandations du NIH. L'hormone marquée est ensuite purifiée par chromatographie sur colonne de Sephadex G 50 medium. Le chromatogramme de la radioactivité éluée présente 2 pics (fig.5) : le premier correspond à la fraction protéinique marquée et le second aux résidus aminés et à l'Iode 125.

Les manipulations s'opèrent suivant la méthode résumée dans le tableau n° 5 .

- 100 µl d'échantillon sont déposés dans un tube de cristal de polystyrène d'une contenance de 3 ml. 100 µl d'anti-sérum y sont ajoutés et une première incubation de 2 à 6 heures permet une bonne fixation de H° sur AS.

- 100 µl d'hormone marquée sont placés dans le tube et la compétition H°-H* se poursuit jusqu'à équilibre pendant les 16 heures que dure la seconde incubation.

- 500 µl d'immunosorbant sont pipetés dans le tube. La troisième incubation nécessite une agitation par va-et-vient (2 H.) ou par retournement (3-4 H.) continu pour maintenir l'immunosorbant en suspension.

Le mélange est centrifugé 10 minutes à 2000 G (10°C) , puis le surnageant est éliminé au moyen d'une trompe à vide. Le culot est lavé 1 fois avec 1 ml de tampon Egg-White. Le culot est ensuite passé au compteur de radiations γ.

Tableau n° 5 : Schéma des manipulations nécessaires au dosage

Ordre	Substance déposée dans le tube	Quantité	Temps d'incubation (LH et FSH)
1	échantillon	100 µl	
2	AS	100 µl	2-6 heures
3	H*	100 µl	16 heures
4	ARGG cellulose	500 µl	2 H. par va-et-vient ou 3-4 H. par retournement
5	centrifugation , isolement de la phase liée , lavage, comptage .		

Tableau 6 - Liste des tubes dont l'activité est mesurée au compteur γ et réactifs que nécessite l'analyse RIA de la LH.

But de l'analyse	Dénomination	Nb d'exemplaires	Composition (ml)				
			LH°	AS	LH*	ARGG cellulose	tampon
Mesure de l'activité totale	TC	1	-	-	0.1	-	-
Mesure de l'activité résiduelle	BG	3	-	-	0.1	0.5	0.2
Etablissement de la courbe d'étalonnage	0 ng/100µl 0.2 0.4 0.6 0.8 1.0 1.2 1.4 1.6 2.0 2.5 3.0 4.0 5.0 20.0	3	0.1 de solution à concentration connue	0.1	0.1	0.5	-
Comparaison inter-dosages	Plasma de référence	3	0.1	0.1	0.1	0.5	-
Analyse des teneurs inconnues	Plasma n° 1 à 250	2	0.1 de plasma à concentration inconnue	0.1	0.1	0.5	-

Tableau 7 - Liste des tubes dont l'activité est mesurée au compteur γ et réactifs que nécessite l'analyse RIA-FSH.

But de l'analyse	Dénomination	Nb d'exemplaires	Composition (ml)				
			LH°	AS	LH*	ARGG cellulose	tampon
Mesure de l'activité totale	TC	1	-	-	0.1	-	-
Mesure de l'activité résiduelle	BG	3	-	-	0.1	0.5	0.2
Etablissement de la courbe d'étalonnage	0 ng/100µl 2 4 6 8 10 12 14 16 20 25 30 40 60 200	3	0.1 de solution à concentration connue	0.1	0.1	0.5	-
Comparaison inter-dosages	Plasma de référence	3	0.1	0.1	0.1	0.5	-
Analyse des teneurs inconnues	Plasma n° 1 à 250	2	0.1 de plasma à analyser	0.1	0.1	0.5	-

```
START

011 0000 00020  60529  S=12%
11    .0003
12    .0001
13    .0001
14    .0001
15    .0001
16    .0004
17    .0007
18    .0018
19    .0029X
20    .0067.X
21    .0088..X
22    .0210.......X
23    .0239........X
24    .0450.................X
25    .0495..................X
26    .0714.............................X
27    .0758..............................X
28    .0740.............................X
29    .0868.....................................X
30    .0576.......................X
31    .0624........................X
32    .0291..........X
33    .0385..............X
34    .0132....X
35    .0181......X
36    .0051.X
37    .0053.X
38    .0025X
39    .0032X
40    .0053.X
41    .0047X
42    .0257.........X
43    .0193.......X
44    .0605........................X
45    .0544.....................X
46    .0769..................................X
47    .0790..................................X
48    .0493..................X
49    .0596.....................X
50    .0166.....X
51    .0256.........X
52    .0037X
53    .0064.X
54    .0004
55    .0010
56    .0002
57    .0001
58    .0001
59    .0001
```

Fig.6 . Spectre des émissions γ de l'I^{125} mesuré par le compteur LKB Ultrogamma 2

- L'échantillon (tableaux 6 et 7) consiste en solutions hormonales de concentrations connues destinées à l'établissement de la courbe standard, soit en plasmas de référence (quality control) fabriqués en mélangeant différents plasmas et destinés à comparer les valeurs obtenues avec celles d'autres dosages, soit en plasmas à analyser.

Chaque dosage est accompagné d'une estimation de l'activité résiduelle (BG ou Back Ground) : l'échantillon et l'AS sont remplacés par du tampon.

Un tube contenant uniquement 100 µl d'H* est également ajouté au dosage de façon à mesurer l'activité totale (TC ou Total Count) additionnée lors de l'analyse de chaque échantillon.

- La mesure de la radioactivité est effectuée sur un analyseur γ à passeur d'échantillons LKB-Wallac 1280 Ultragamma II. Le comptage des échantillons est programmé d'après les rayonnements qu'il émet dans les fenêtres d'énergie 24 à 33 du spectre d'émissions obtenu avec l'Iode ^{125} (fig. 6)

Nous obtenons ainsi un rendement assez élevé (50%) tout en éliminant au maximum les émissions parasites (bruit de fond).

Le temps de comptage est fixé à 2 minutes.

Les résultats sont enregistrés sur une imprimante Teletype modèle : 3320 3WJ Friction Feed .

Le calcul des résultats se fait en approximant la courbe standard à une droite par la méthode log-logit, soit la conversion des CPM en logit des CPM et de la concentration en hormone en log (conc. en hormone).

$$\text{logit} = \ln \left[\frac{(B - Bg) / (B° - Bg)}{(1 - (B - Bg)) / (B° - Bg)} \right]$$

c) Caractéristiques

La qualité des dosages RIA dépend de leurs caractéristiques de spécificité, de sensibilité, de précision, de reproductivité, et d'exactitude, caractéristiques que les calculs de l'ordinateur nous permettent de mesurer.

La spécificité, ou capacité de détecter la seule hormone que l'on désire doser, dépend principalement de la qualité de l'AS. Le déplacement de la LH* par la TSH ou la FSH est inférieur à 0.5 % de ce qu'il est par la bLH. Dans le système de dosage de la FSH, le déplacement obtenu par la TSH est de 3.9 % et celui par la LH est inférieur à 0.01 % de celui observé par la FSH.

La sensibilité est la plus faible quantité d'hormones que l'on puisse mesurer. Notre méthode de calcul établissant les limites de confiance à $P<0.025$ nous montre que des doses de 0.1 ng LH/ 100 ml et de 2 ng FSH/ 100 ml sont significativement différentes de 0 ng/ml. Ces valeurs varient avec la fraîcheur de l'hormone marquée et avec la précision des pipettages, spécialement de celui de l'AS.

La précision peut être estimée par la dimension de l'intervalle de confiance par rapport à la dose estimée. Dans la partie utile de la courbe standard, l'intervalle de confiance s'étend de chaque côté à 20-30 % du taux calculé. (pour $P<0.025$)

La reproductivité est la mesure de la dispersion des résultats obtenus en répétant plusieurs fois le dosage d'un même échantillon. Dans un même essai, la variation du nombre de CPM pour un même plasma analysé est de 2 à 3 % , ce qui donne une variation de l'ordre de 10 % dans l'estimation des taux hormonaux.

L'exactitude est la qualité d'un dosage dont les résultats correspondent effectivement au taux réel d'hormone présente dans l'échantillon. Cette caractéristique dépend donc de l'absence d'interactions entre les composants plasmatiques lors du dosage.

4.3.3. Dosage de la progestérone

L'analyse des teneurs plasmatiques en progestérone est réalisée par un dosage radioimmunologique schématisé dans le tableau n° 8

Les standards utilisés ont été fabriqués après pesée précise de progestérone cristalline (Merck 24614) .

L'antisérum provient du "Laboratoire d'Hormonologie" à Marloie. Ses caractéristiques sont reprises dans le tableau n° 9

Tableau n° 8 : Dosage RIA de la progestérone

Extraction	1. extraction de la P contenue dans 300 µl de plasma par 3 ml d'hexane (dans des tubes en verre) en agitant au vortex pendant 2 minutes. 2. Centrifuger 5 minutes à - 10°C et à 2000 g. 3. Prélever 2 fois 1 ml du surnageant (dans des tubes en verre) 4. Evaporer à sec dans une étuve sous vide à 40°C pendant une heure.
Dosage	1. additionner -200 µl de tampon Wide -100 µl de P* -100 µl d'AS 2. incuber 30 min. à 37°C puis une nuit à 3°C . 3. additionner 500 µl de charcoal à 3°C . 4. agiter au vortex et incuber 10 min. à 3°C . 5. centrifuger 10 min. à 0°C et à 2000 g . 6. ajouter 4 ml de lumagel (liquide scintillant) à 400 µl de surnageant dans des minifioles. 7. compter 5 minutes sur analyseur pour radiations β après agitation au vortex.

Tableau n° 9 : Caractéristique de l'antisérum

Spécificité	Stéroïdes	% Cross reaction
	Progestérone	100 %
	21 hydroxyprogestérone	3.16 %
	17 a - hydroxyprogestérone	1.90 %
	Pregnenolone	1.60 %
	11 a - hydroxyprogestérone	1.0 %
	17 a - hydroxyprogestérone	0.08 %
	Dehydroepiandrosterone	0.08 %
	Testosterone	0.08 %
	Cortisone	≤0.05 %
	Dexamethasone	≤0.05 %
	Prednisolone	≤0.05 %
	Cortisol	≤0.05 %
	17 b - estradiol	≤0.05 %
	Cholestérol	≤0.05 %
	Corticosterone	≤0.05 %
Titre final	1 : 700 000	

Le traceur consiste en progestérone tritiée (1, 2, 6, 7 H^3 progestérone) d'activité spécifique 10^4 Ci/m moles fournie par International plc .

La technique nécessite une extraction préalable de la progestérone plasmatique par de l'hexane.

La fraction liée est testée pour sa radioactivité par scintillation liquide dans un compteur BECKMAN à passeur d'échantillon.

4.4. Test de cyclicité

Ce test permet de déterminer la cyclicité ou la non-cyclicité des brebis. Il repose sur le profil de sécrétion de la progestérone au cours du cycle : celle-ci augmente progressivement dès le 2° jour du cycle, atteint un plafond entre le 9°.et 12° jour, puis diminue brutalement à partir du jour + 14 pour atteindre son niveau basal au jour - 1 (BISTER, 1980).

Chez la brebis Texel, des valeurs inférieures à 0.4 ng/ml sont renseignées en périodes périovulatoire et des maxima de l'ordre de 3 ng/ml en phase lutéale (Bister, 1980).

Le taux plasmatique de P se trouve donc à son niveau basal pendant environ 3 jours du cycle, et 2 prélèvements effectués à 7 jours d'intervale chez une brebis en cycle doivent révèler au moins une valeur élevée de P plasmatique, reflet de la phase lutéale.

Dès lors, une brebis est déclarée en anoestrus si les deux échantillons contiennent une faible concentration en P. Le seuil de concentration en P plasmatique déterminant la non-cyclicité est fixé à 0.5 ng/ml, critère également utilisé par Ammar-Khodja et al. (1976) ainsi que Cognié et al. (1978).

C. RESULTATS EXPERIMENTAUX

1. Test de cyclicité

Comme mentionné dans le plan expérimental, un test préliminaire est réalisé sur un lot de 15 brebis, de façon à certifier le choix de 8 animaux expérimentaux non cycliques.

Un prélèvement sanguin est effectué chez chaque brebis les 18 et 25 août 1983 et testé pour sa concentration en P. Les brebis dont la concentration en P des 2 échantillons ne dépasse pas 0.5 ng/ml sont déclarées en anoestrus et sont renseignées par un (+) dans le tableau 10

Parmi les 11 brebis positives au test, 8 sont sélectionnées pour les expériences : les brebis numéros 18, 75, 86, 91, 115, 199, 211 et 239. Les 2 dernières sont des antennaises, les autres des adultes.

Tableau 10: test de cyclicité

n° brebis	résultat du test	Concentration plasmatique en P (ng/ml)	
		18 août	25 août
18	+	0.347	0.287
28	-	1.16	1.436
50	-	1.378	2.780
56	-	0.775	0.274
75	+	0.250	0.262
86	+	0.294	0.281
91	+	0.261	0.318
105	+	0.300	0.205
108	+	0.216	0.331
115	+	0.278	0.294
120	+	0.257	0.261
124	-	0.647	0.341
199	+	0.245	0.310
211	+	0.243	0.400
239	+	0.255	0.382

2. Description de la transition anoestrus-oestrus suite à l'introduction d'un bélier

2.1. Le début de la saison sexuelle

Il est nécessaire de signaler préalablement que les brebis 75 et 199 ne sont pas prises en considération dans les résultats. Nous avons en effet observé lors de la première endoscopie un volume considérable de liquide dans la cavité abdominale de la brebis 75. Ses ovaires étaient de plus très peu développés et l'ovaire droit n'a pu être observé lors de la première endoscopie.

Chez la brebis 199, nous avions relevé un hématocrite très faible. Les expériences ont été suspendues pour cette brebis le 19/09 vers 12H00 et elle est morte quelques heures plus tard.

Aucune de ces 2 brebis n'a présenté d'ovulation ou de manifestation de comportement sexuel durant les expériences. Leurs échantillons plasmatiques n'ont pas été dosés.

2.1.1. Apparition des manifestations de comportement sexuel

La coloration du poitrail du bélier avec du crayon-marqueur nous a permis d'enregistrer le comportement sexuel des brebis au cours de l'expérience.

Des données supplémentaires nous ont été fournies par Carine Martin qui a mené une expérience postérieure à la nôtre sur les mêmes brebis. Le comportement sexuel des brebis a donc été suivi du 13/09 (jour 0) au 28/10 (jour + 45) sans interruption.

La couleur du crayon-marqueur était changée en temps opportun, ce qui nous a permis de discriminer 2 marquages successifs chez chaque brebis.

Ces données ont pu être vérifiées grâce à l'analyse des taux hormonaux de P et de LH et sont déclarées comme fiables. Elles sont reprises dans le tableau 11 .

Ce tableau nous indique que toutes les brebis viennent en chaleur entre le jour + 17 et + 25. On n'observe pas de synchronisation, mais une dispersion sur 8 jours et sur 10 jours respectivement, pour les premières et secondes manifestations de comportement sexuel.

Tableau 11: venues en chaleur et longueur du cycle

brebis Nº	dates des venues en chaleur relatives au jour 0		longueur du cycle en jours
	1°	2°	
18	25 (12h00)	31	6
86	21 (6h00)	38	17
91	18 (18h00)	36	17-18
115	21 (6h00)	37	16
211	23 (6h00)	41	18
239	17 (6h00)	34	17

La longueur du cycle mentionnée dans la dernière colonne est obtenue par la différence entre les 2 relevés de chaleur pour chaque brebis. Elle est de 17 $\pm$ 1 jours pour toutes les brebis excepté pour la 18 qui présente un cycle court de 6 jours.

Tableau 12 : Résultat des endoscopies

N° brebis	jour / ovaire	- 1	+ 2	+ 6	+7	+ 15
18	G	1 GF	1 TGF	1 TGF + 1GF		GF + PF
	D	PF + MF	3 GF	2 GF + OV du jour		2 nouveaux CL's (même âge) 1CL ± 8 jours + TGF
86	G	PF + GF	CL > 24 h		1CL ± 5-6 jours 1 CA	CL rosissant beaucoup GF
	D	GF + TGF	CL ± 36 h		1CL ± 24 h. 1 CA	CL rouge
91	G	1 GF	OV ± 12 h.		2CL's ± 5-6 jours	2 CL's roses
	D	MF	PF + MF		PF + MF	PF

N° brebis	jour / ovaire	- 1	+ 2	+ 6	+7	+ 15
115	G	1 GF + MF	1 TGF + 1 GF + MF	MF		GF 4-5 MF
	D	TGF	1 GF	OV ± 24-36 h		CL ± 10 jours MF + GF
211	G	MF + GF	1 TGF		2 CA beaucoup MF + 1 GF	2TGF + 2MF + PF
	D	TGF	PF + MF		follic, préo.	CL mâture rosissant
239	G	1 GF	M à GF		CL ± 2 jours	CL vieux
	D	1 TGF	MF		GF	1 GF + PF + MF

Légende : PF, MF, GF, TGF ; petit follicule, moyen follicule, gros follicule, très gros follicule

OV : ovulation

CL : corps jaune

CA : corpus albicans

2.1.2. Résultat des endoscopies

Les endoscopies nous ont permis de relever les ovulations et de suivre l'évolution des corps jaunes (CL's). Les observations sont reprises dans le tableau 12. Les datations du moment de l'ovulation ou de l'âge du corps jaune par cette technique sont à prendre avec certaines réserves. Nous connaissons, en effet, la variabilité de l'aspect de l'ovaire à un moment du cycle entre individus et pour une même brebis.

Les endoscopies réalisées au jour - 1 nous permettent d'affirmer qu'aucune brebis ne se trouve être en cycle à cette date : aucun corps jaune ou ovulation n'est observé.

Une ovulation est observée chez la brebis 18 vers le jour + 6 et 2 nouveaux CL's de même âge sont visibles au jour + 15, donc provenant d'ovulations entre les jours + 6 et + 15. Cette brebis semble donc présenter un cycle court.

La brebis 86 présente des ovulations vers les jours 0 ou + 1 et vers le jour + 6 avec persistance du dernier corps jaune observée au jour + 15 . Il y a donc ovulation très tôt pour cette brebis relativement à l'introduction du bélier. Elle présente un cycle de 5-6 jours.

On observe, chez la brebis 91 , 2 ovulations au jour + 1 ou +2 avec persistance du corps jaune au-delà du jour + 15.

La brebis 115 ovule au jour + 4 ou + 5 et le CL est toujours présent au jour + 15.

Chez la brebis 211 , on relève 2 ovulations entre les jours + 2 et + 7 et une autre ovulation vers le jour + 7 dont le CL est encore observé au jour + 15.

Les résultats des endoscopies sont présentés de manière simplifiée dans le tableau 13 .

De ce tableau ressort de façon certaine que 2 brebis sur 6 (brebis 86 et 91) ont ovulé avant le jour + 2 et que toutes ont ovulé moins de 7 jours après la présence du mâle. D'autre part, il apparaît que 3 brebis (18, 86 et 91) ont eu un cycle court pendant les 15 premiers jours de la présence du mâle.

Tableau 13 : nombre d'ovulations

n° brebis/jour	- 1 à + 2	+ 2 à + 6 (ou +7)	+6 (ou +7) à + 15
18		1	2
86	2	1	
91	2		
115		1	
211		2	1
239		1	

2.1.3. Précision des dates d'ovulation

Les résultats des dosages hormonaux nous ont permis dans un premier temps de dater avec précision les ovulations observées par endoscopie ou par le relevé des chaleurs, et cela pour la durée complète de l'expérience. Rappelons en effet que l'ovulation est précédée d'une décharge simultanée de LH et de FSH, et que le comportement d'oestrus débute entre 7 et 24 heures, selon les races, avant le pic de LH (Mauléon et Dauzier, 1965) et sa durée est d'environ 48 heures.

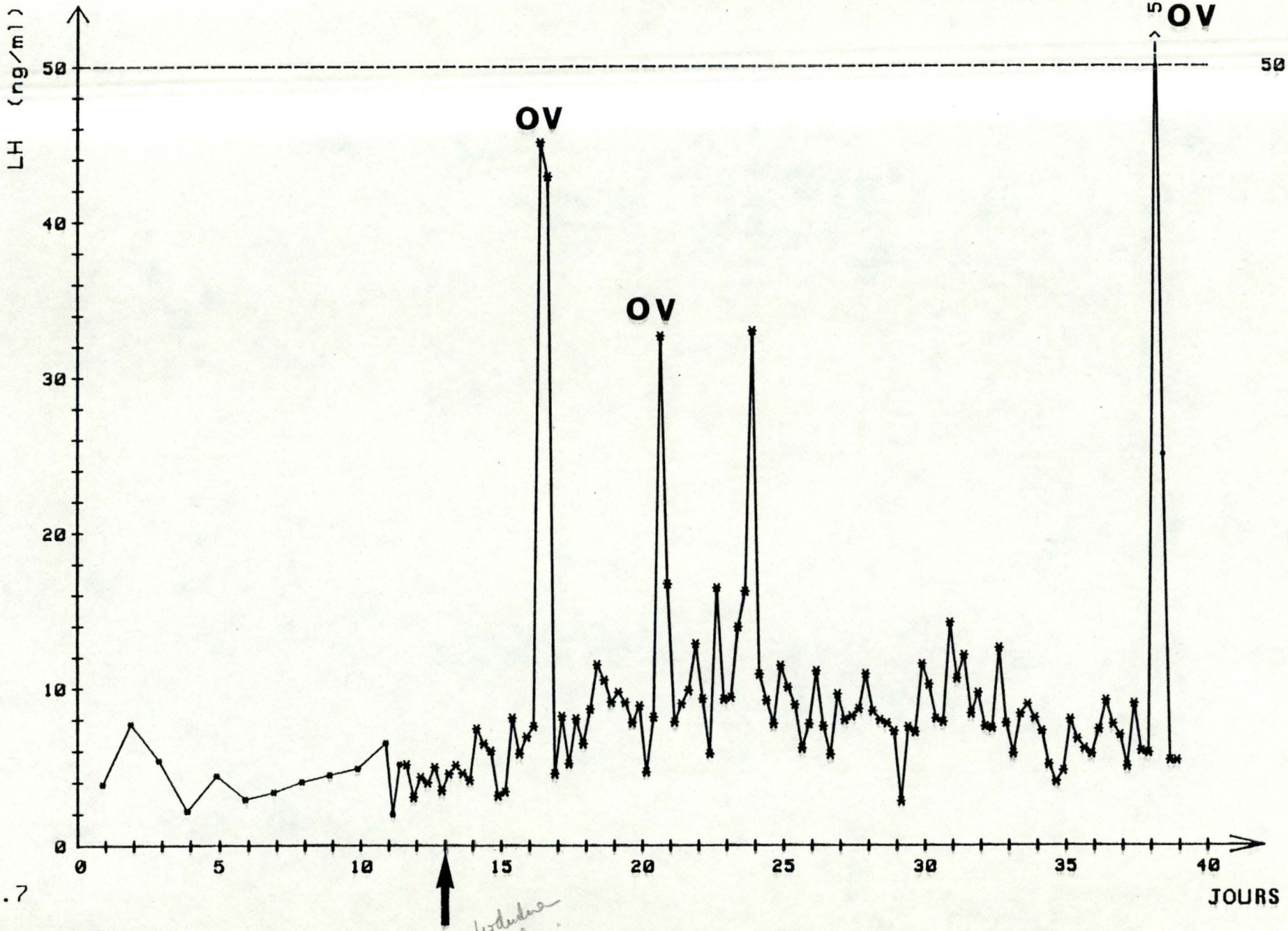


FIG.7

LH BREBIS 18

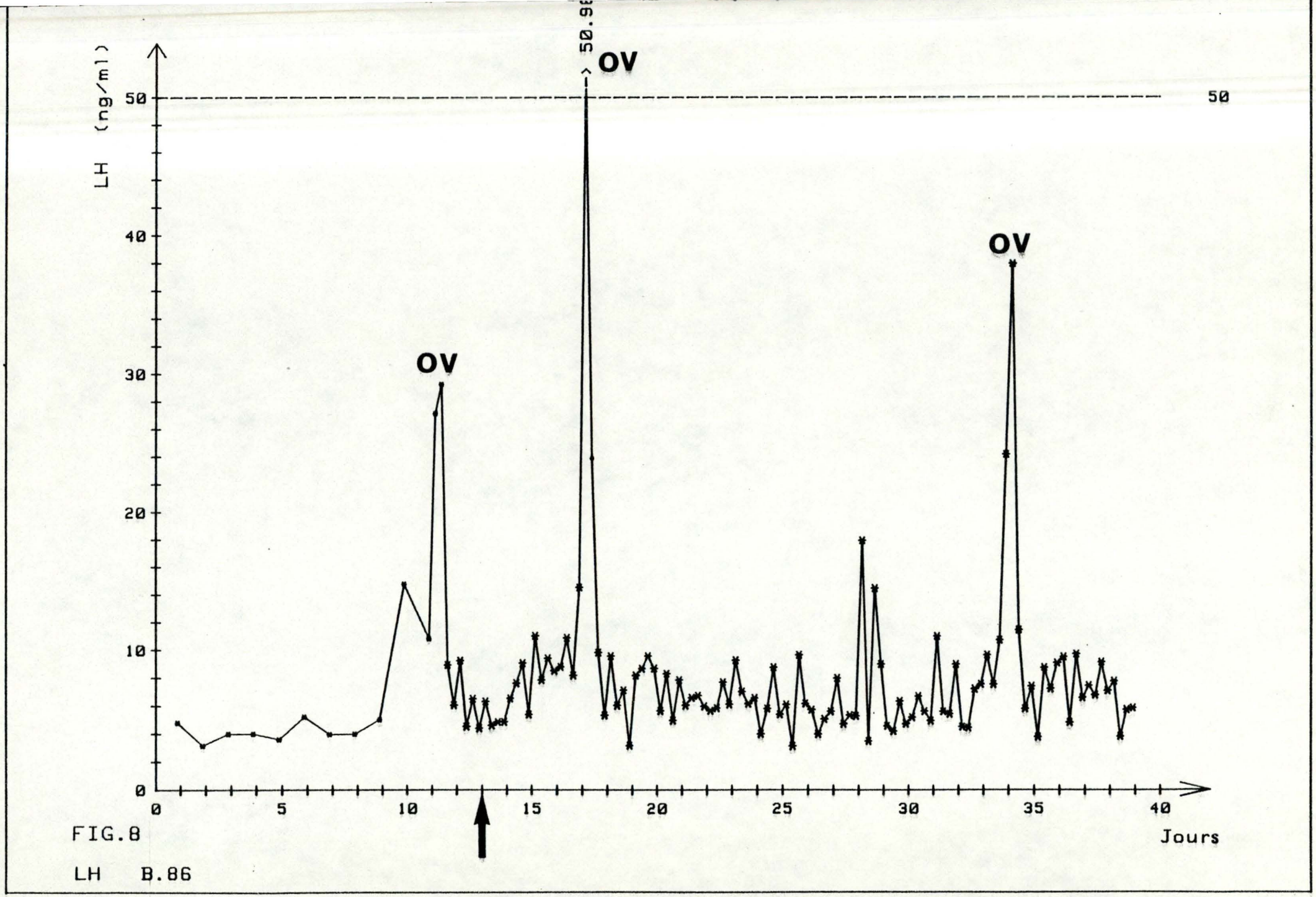


FIG.8

LH B.86

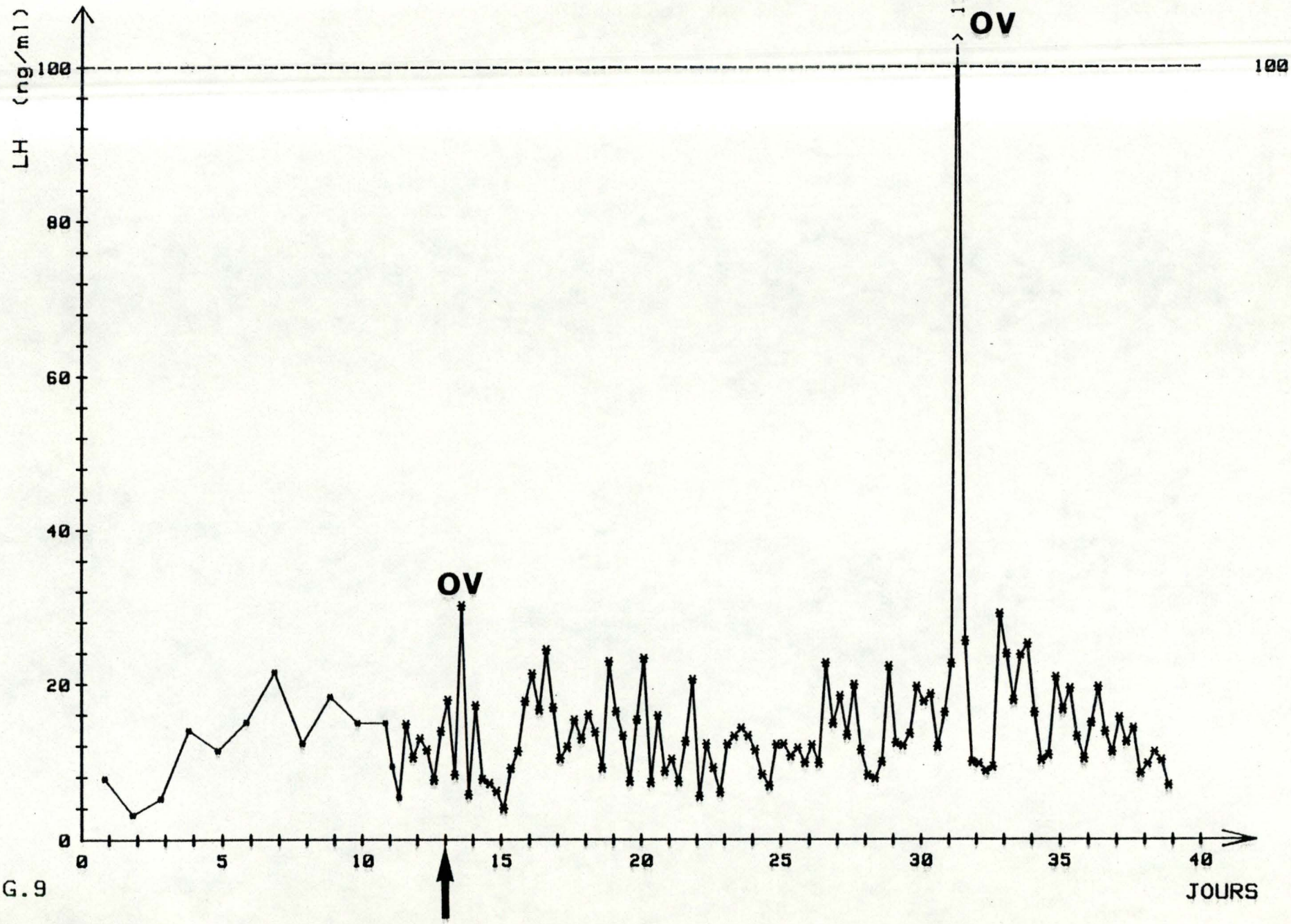


FIG.9

LH BREBIS 91

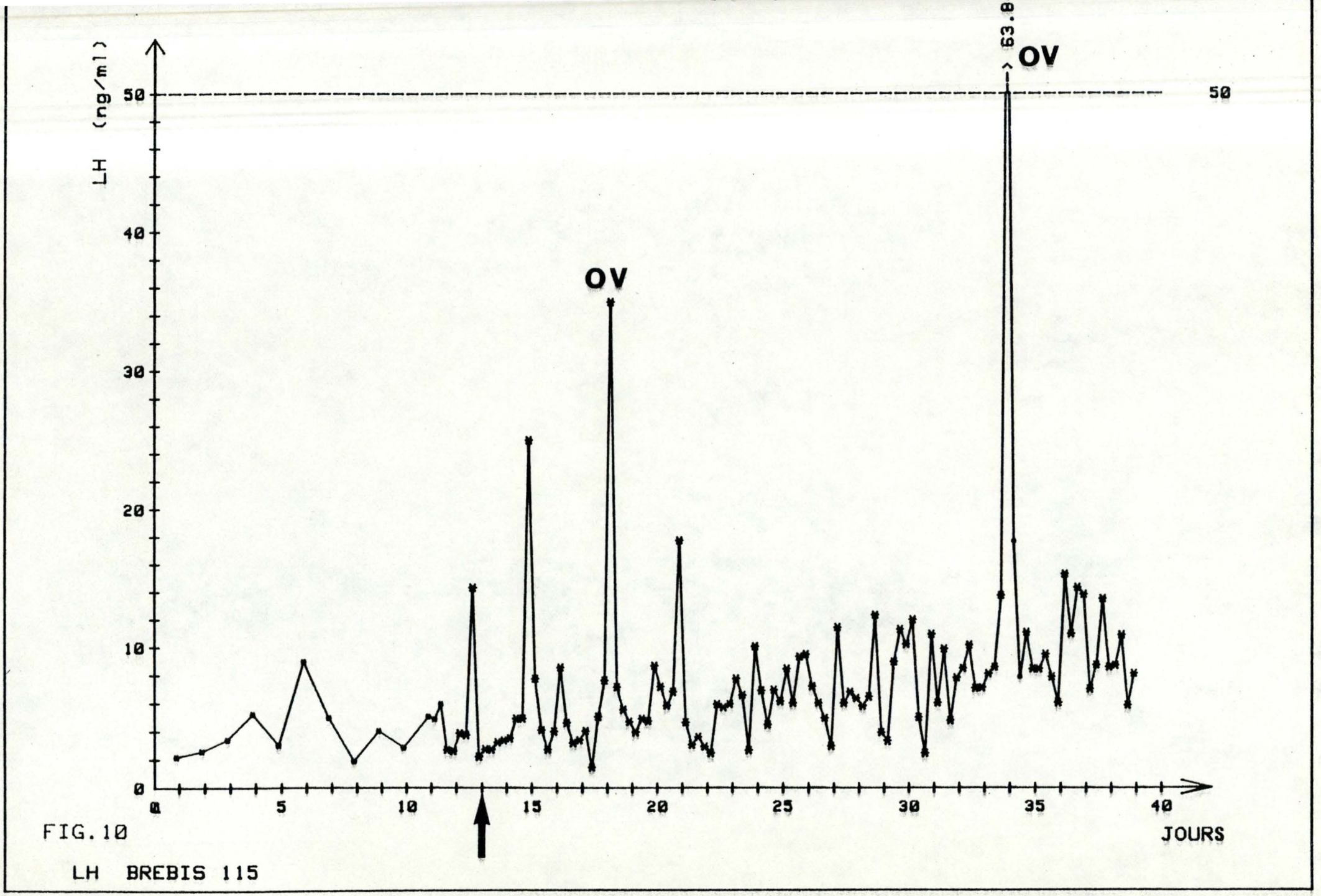


FIG.10

LH BREBIS 115

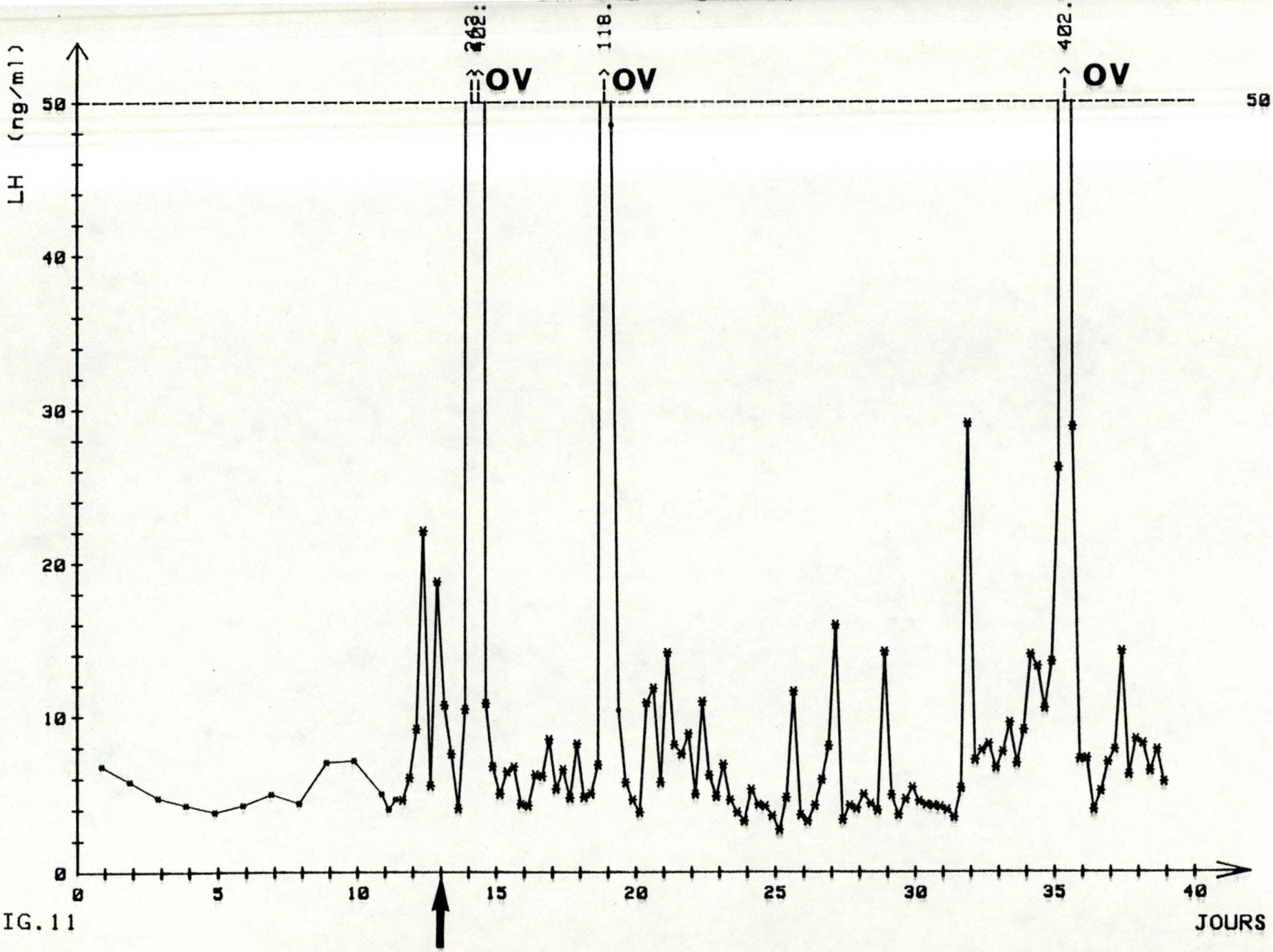


FIG.11

LH BREBIS 211

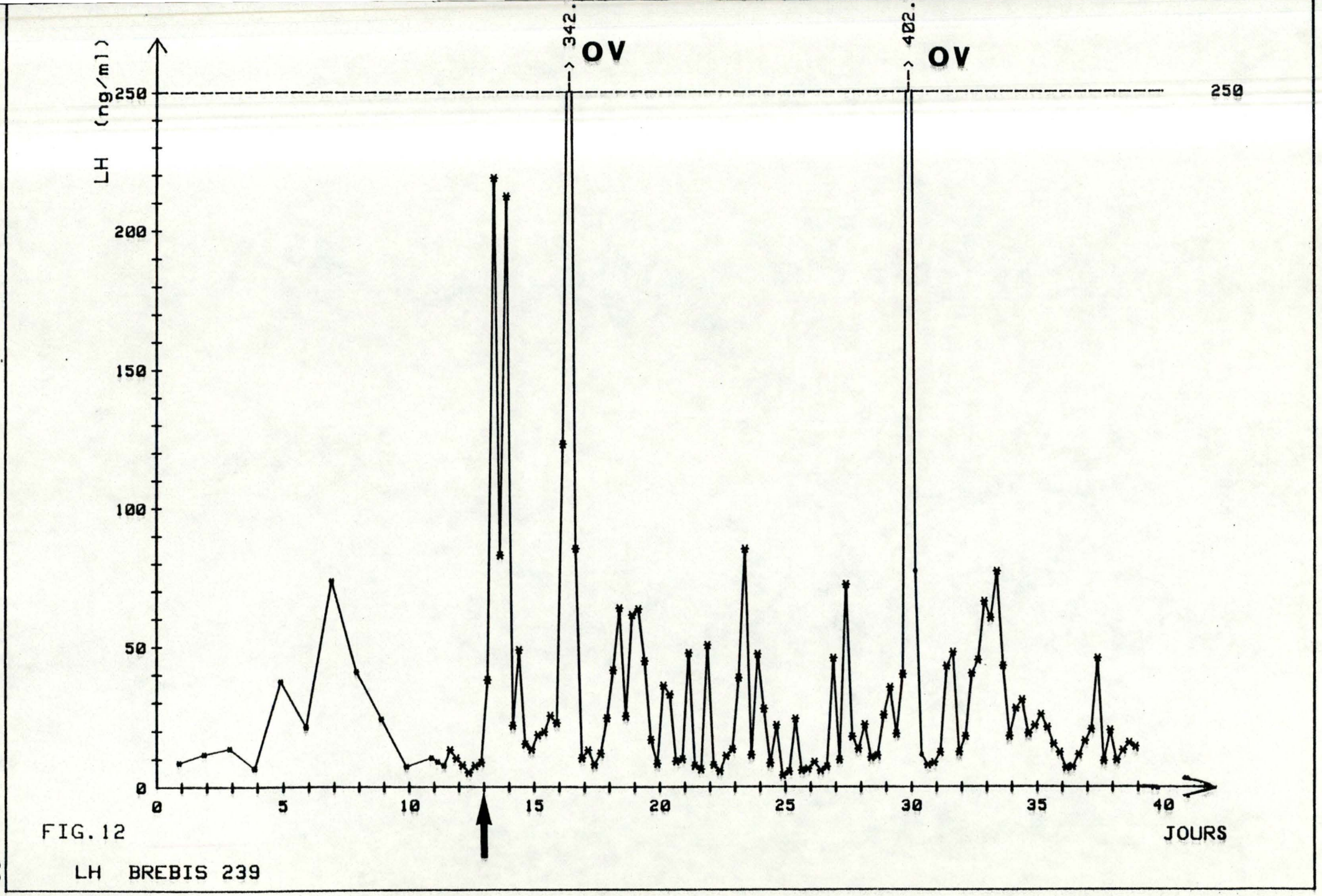


FIG. 12

LH BREBIS 239

Le tableau 14 reprend le moment exact des décharges de LH considérées comme préovulatoires et renseignées par "OV" sur les figures 7 à 12 . Il est nécessaire de signaler que sur les figures 7 à 24 ainsi que 32 à 37, le temps est renseigné en jour relatif au début de l'expérience, le jour 1 représentant le 1° septembre.

Tableau 14 : Moment des décharges préovulatoires

Brebis n°	Moment du pic de LH (Jour relatif à l'introduction du bélier		
18	+ 3 (24^{00})	+ 8 (6^{00})	+ 25 (18^{00})
86	- 2 (24^{00})	+ 4 (18^{00})	+ 21 (18^{00})
91	+ 1 (6^{00})	+ 18 (24^{00})	
115	+ 5 (18^{00})	+ 21 (12^{00})	
211	+ 1 (17^{00})	+ 6 (12^{00})	+ 22 (24^{00})
239	+ 3 (24^{00})	+ 17 (12^{00})	

Nous avons considéré le jour et l'heure où la décharge était maximale et la précision est donc d'environ 6 heures, intervalle entre 2 prélèvements sanguins (fig. 7 à 12).

La datation de l'ovulation a été réalisée par addition de 17 heures au moment de la décharge de LH. Ceci correspond à l'intervalle observé entre le pic de LH et l'ovulation chez la brebis Texel (Jacques, 1984) ainsi que d'autres races (Oldam et al., 1979 ; Lindsay et al., 1975) . Le tableau 15 reprend les dates et heures approximatives d'ovulation pour la durée de l'expérience.

Tableau 15: moments d'ovulation

Brebis nº	Jours et heures d'ovulation		
18	+ 4 (17 h.)	+ 8 (23 h.)	+ 26 (11 h.)
86	- 1 (17 h.)	+ 5 (11 h.)	+ 22 (11 h.)
91	+ 1 (23 h.)	+ 19 (17 h.)	
115	+ 6 (11h.)	+ 22 (5 h.)	
211	+ 2 (17h.)	+ 7 (5 h.)	+ 23 (17 h.)
239	+ 4 (17 h.)	+ 18 (5 h.)	

Nous remarquons que la brebis 86 a ovulé avant l'introduction du bélier : sa première ovulation se situe au jour - 1 à 17 heures environ, donc à peu près 17 heures avant l'introduction du bélier.

Il ressort de ce tableau que deux brebis ont ovulé dans un délai assez bref suite à l'introduction du bélier : après moins de 37 heures pour la 91 et moins de 55 heures pour la 211. Toutes ont ovulé en moins de 6.5 jours et la moyenne est de 3 jours et 17 heures pour les brebis 18, 91, 115, 211 et 239.

2.1.4. Les premiers cycles

La séquence et la longueur approximative des cycles pour chaque brebis sont établies à partir du tableau des dates d'ovulation (tab.15).

La longueur des cycles est obtenue par différence entre deux dates d'ovulation.

Le tableau des venues en chaleurs (tableau 11) a permis d'étendre nos données jusqu'au jour + 45.

Le tableau 16 reprend la longueur des différents cycles pour chaque brebis dans l'ordre séquentiel.

Tableau 16 : Les premiers cycles

Brebis n°	Longueur du cycle en jours (heures)		
	1°	2°	3°
18	4 (+ 6H)	17 (+12H)	6
86	5 (+18 H)	17 (+0 H)	17
91	17 (+ 18 H)	17 ou 18	
115	17 (- 30 H)	16	
211	4 (+ 12 H)	17 (- 12 H)	18
239	13 (+ 12 H)	17	

La longueur du dernier cycle mentionné pour chaque brebis présente une plus grande imprécision et est exprimée seulement en jours. Les autres mesures sont exprimées en jours et heures.

Le premier cycle des brebis 18, 86 et 211 est très court : 4 - 5 jours, celui des brebis 91 et 115 est de longueur normale, et celui de la brebis 239 est de longueur intermédiaire : 13 jours.

Le second cycle est de longueur semblable chez toutes les brebis : environ 17 jours.

Le troisième cycle est très court chez la brebis 18 tandis qu'il est de longueur normale chez les brebis 86 et 211.

Si nous mettons en relation ce tableau avec celui des venues en chaleurs, nous constatons que les premières chaleurs n'apparaissent qu'après un cycle d'environ 17 jours chez toutes les brebis, sauf la brebis 239 pour laquelle elles se manifestent après le cycle de 13 jours.

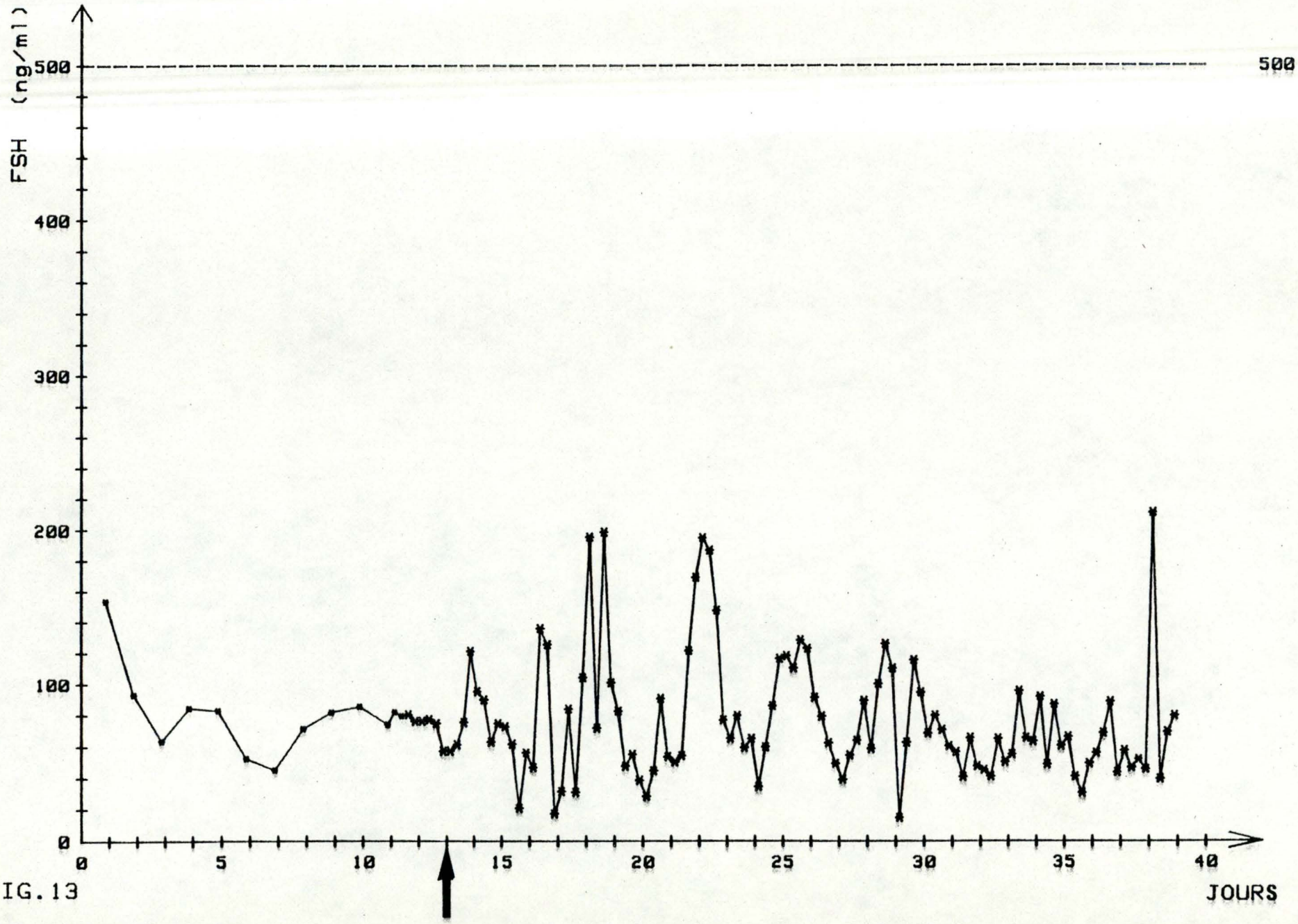


FIG.13

FSH BREBIS 18

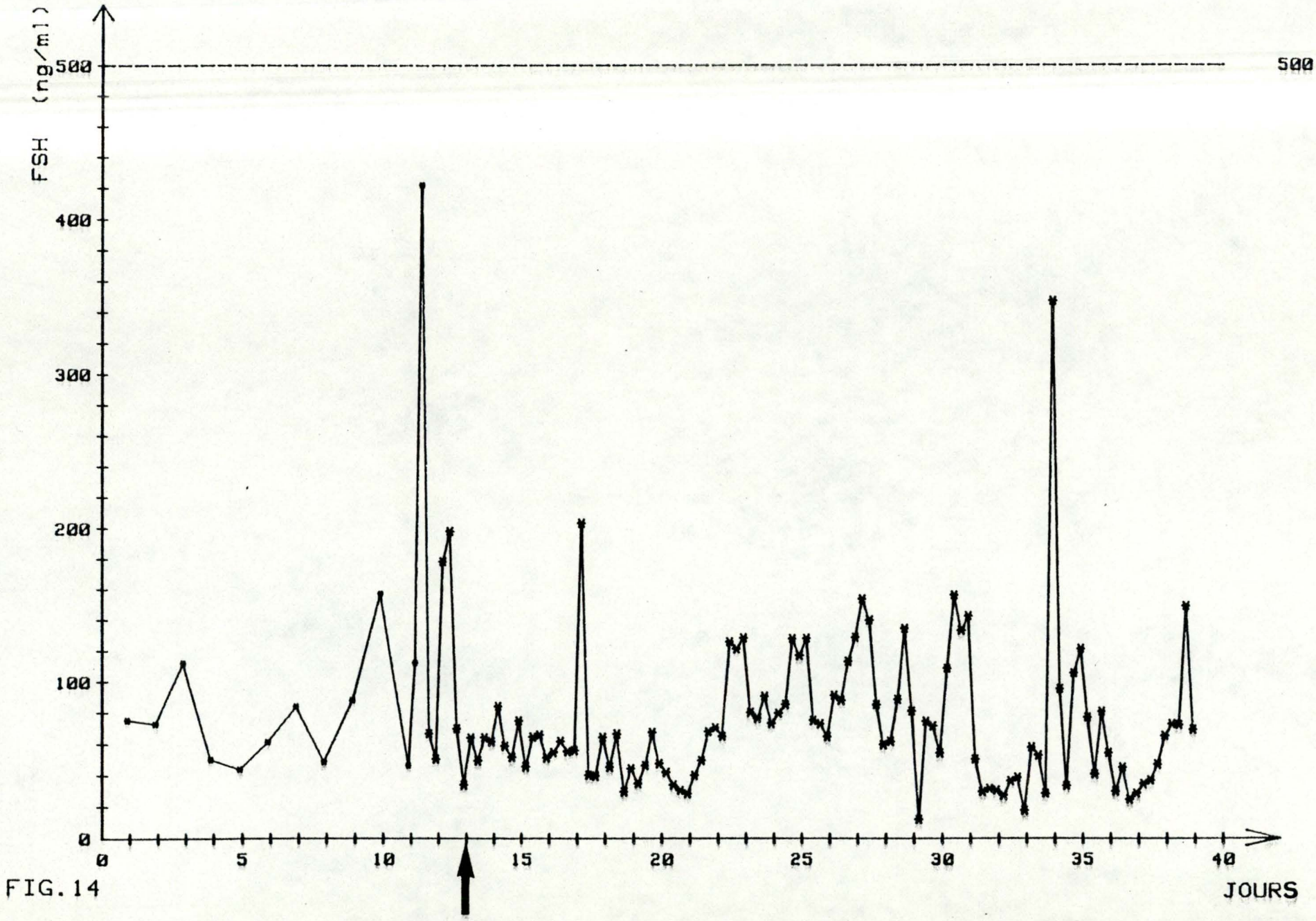


FIG. 14

FSH BREBIS 86

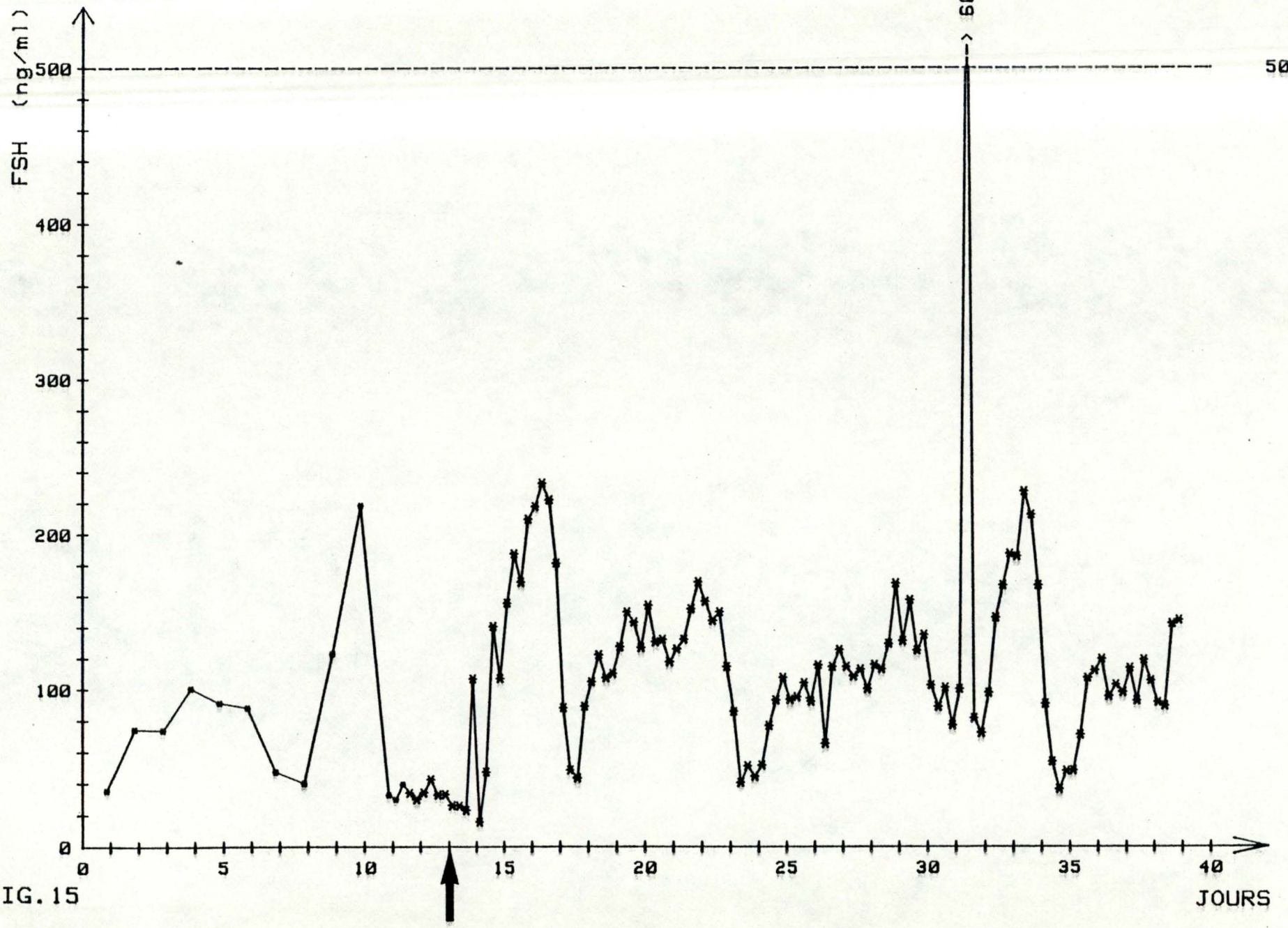


FIG. 15

FSH BREBIS 91

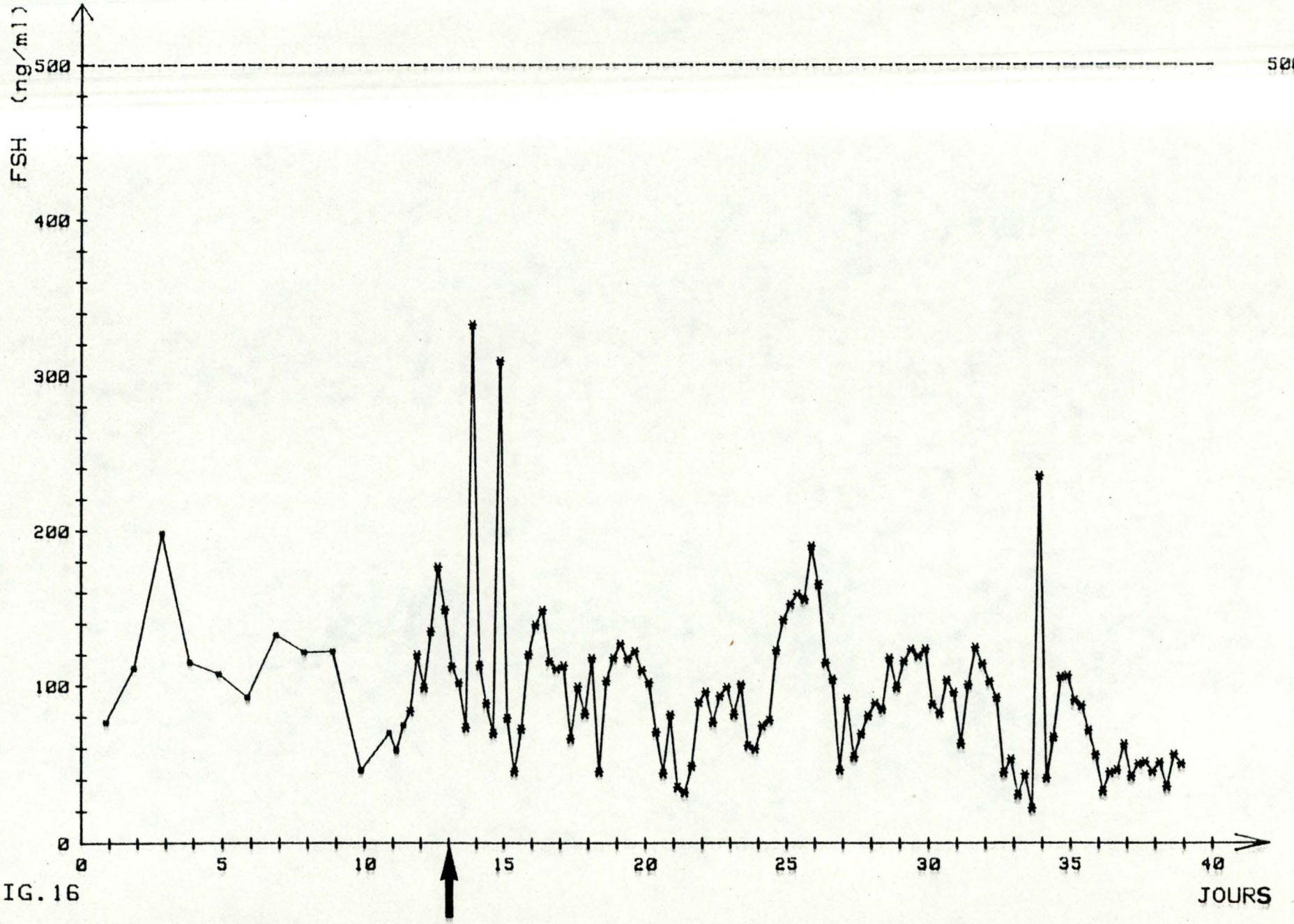


FIG. 16

FSH BREBIS 115

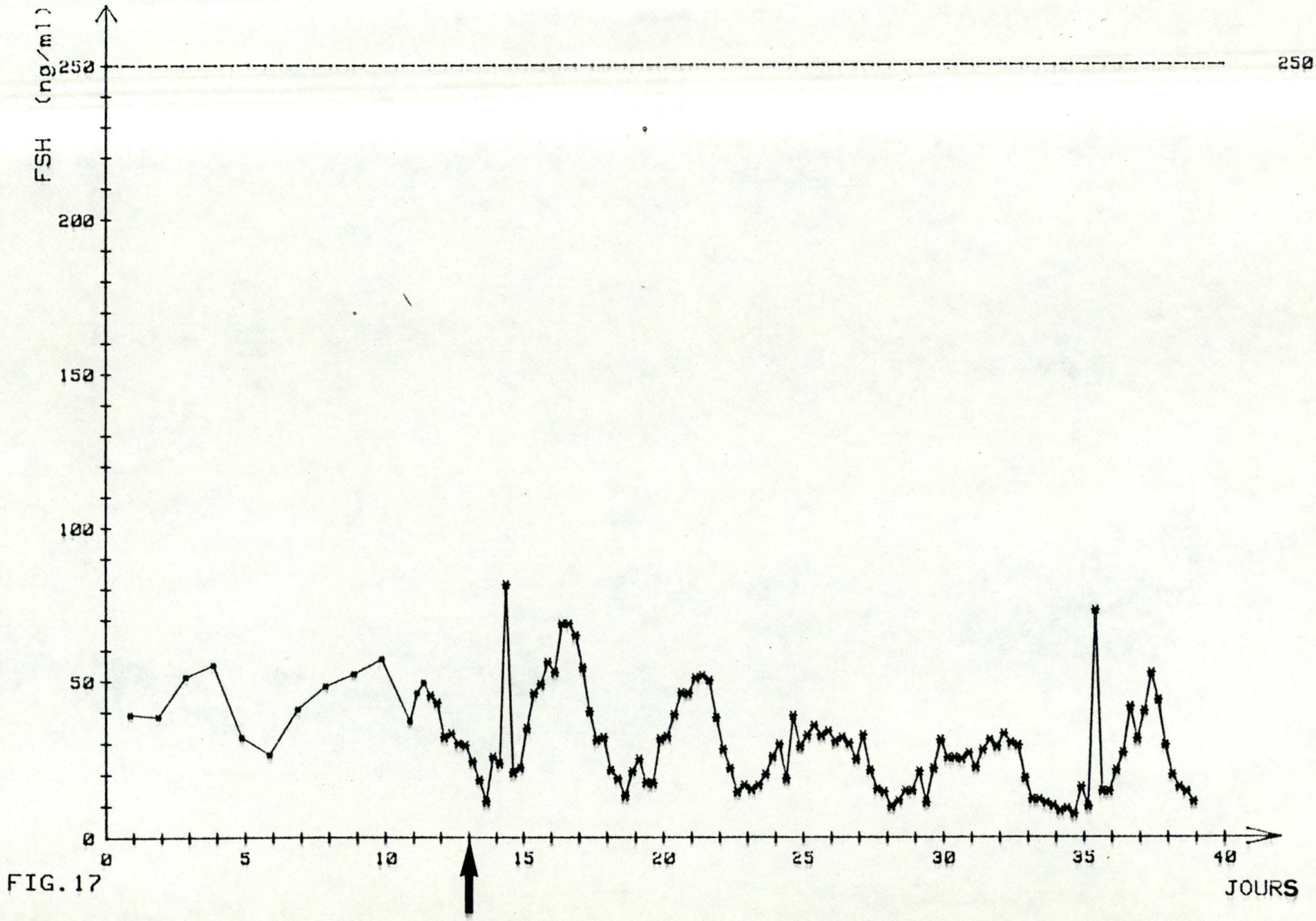


FIG. 17

FSH BREBIS 211

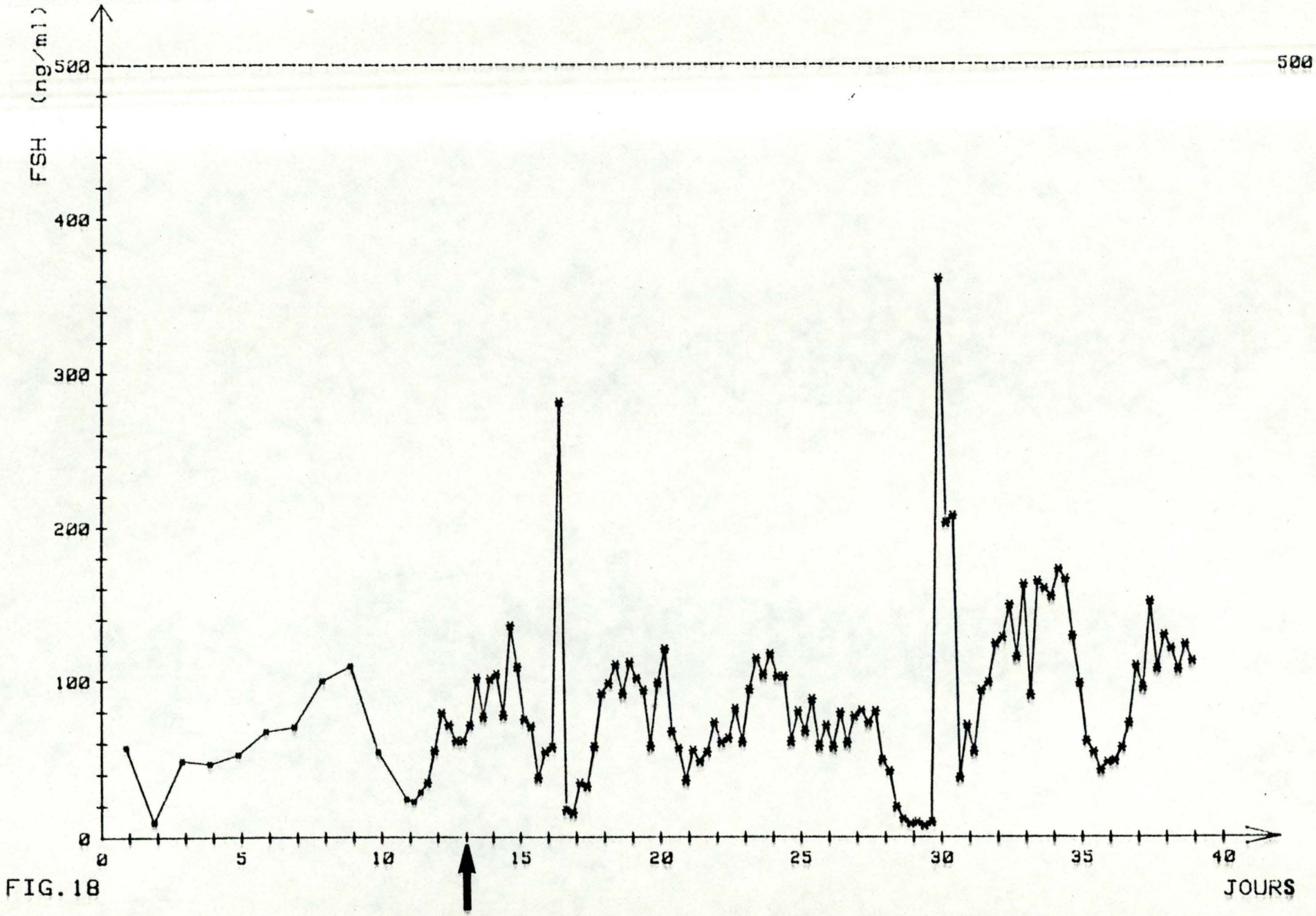


FIG.18

FSH BREBIS 239

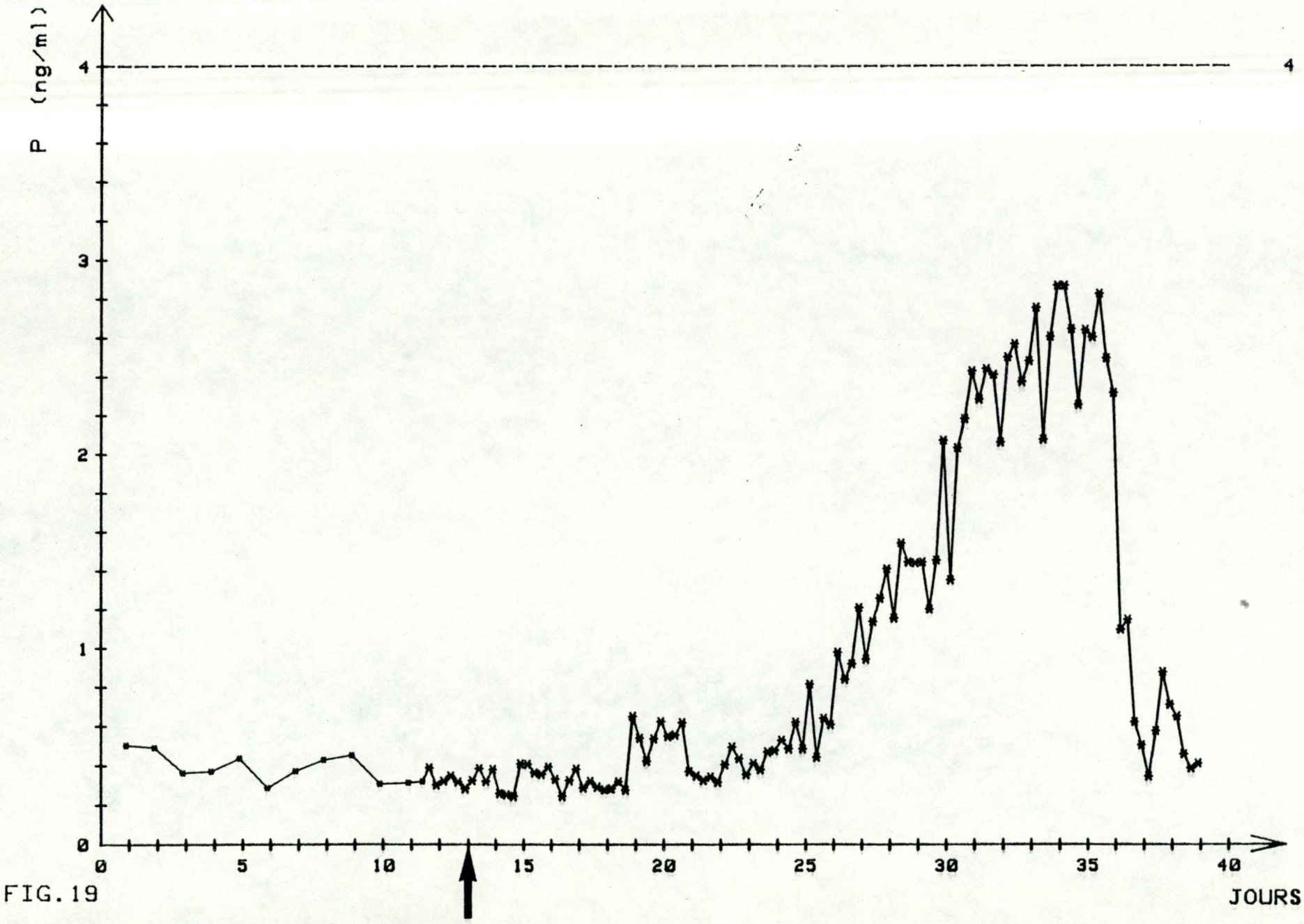


FIG. 19

P BREBIS 18

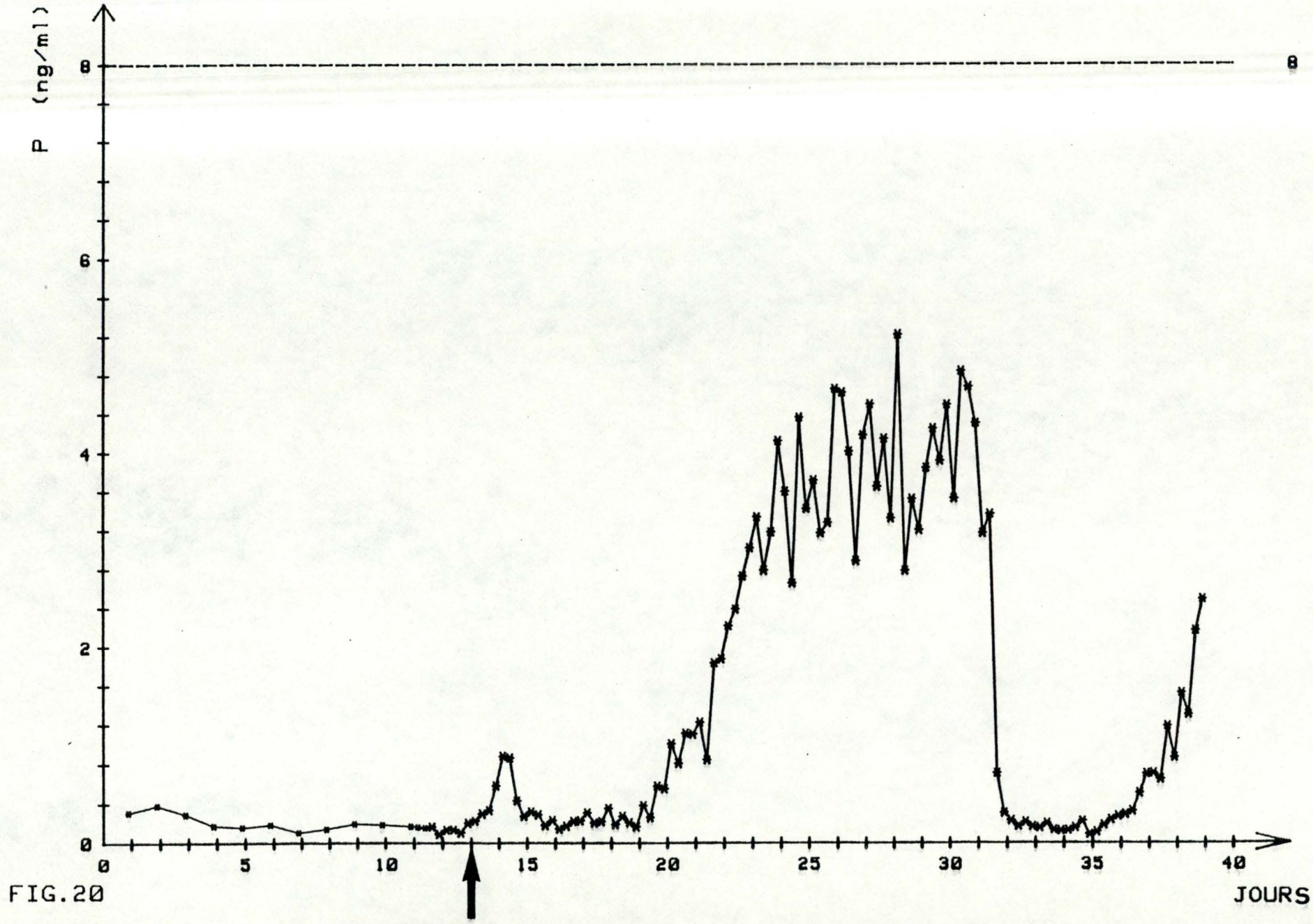


FIG.20

P BREBIS 86

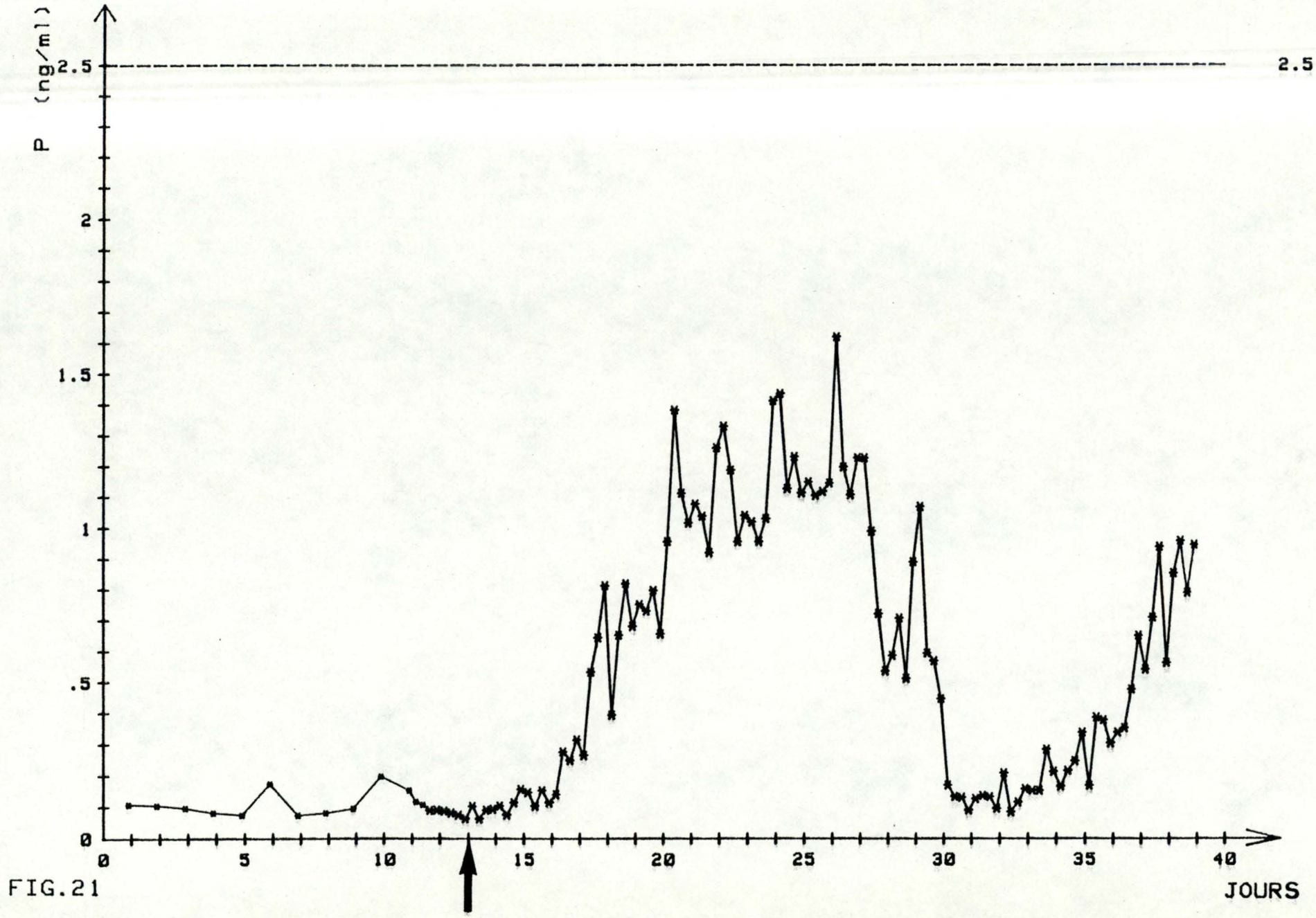


FIG.21

P BREBIS 91

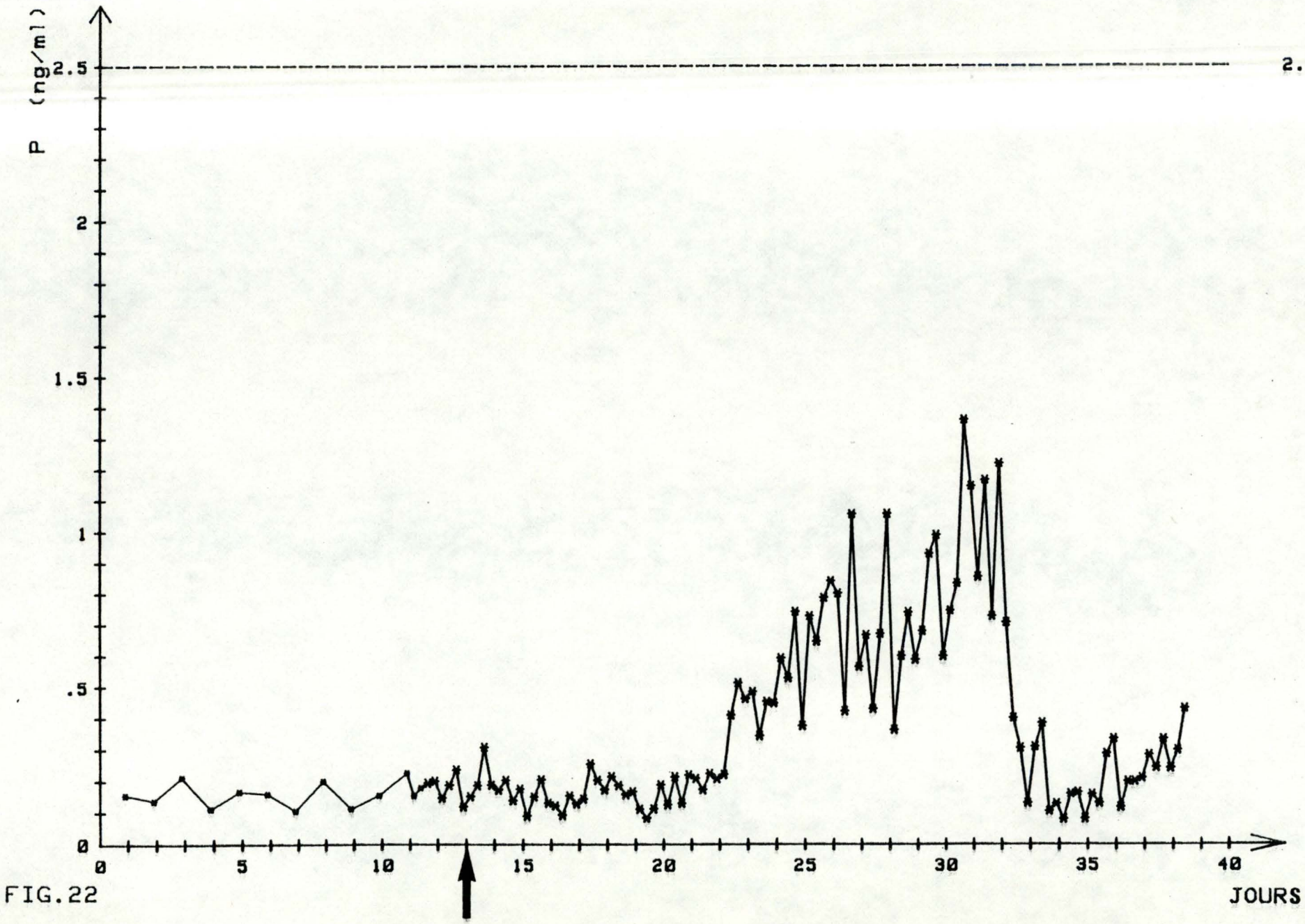


FIG.22

P BREBIS 115

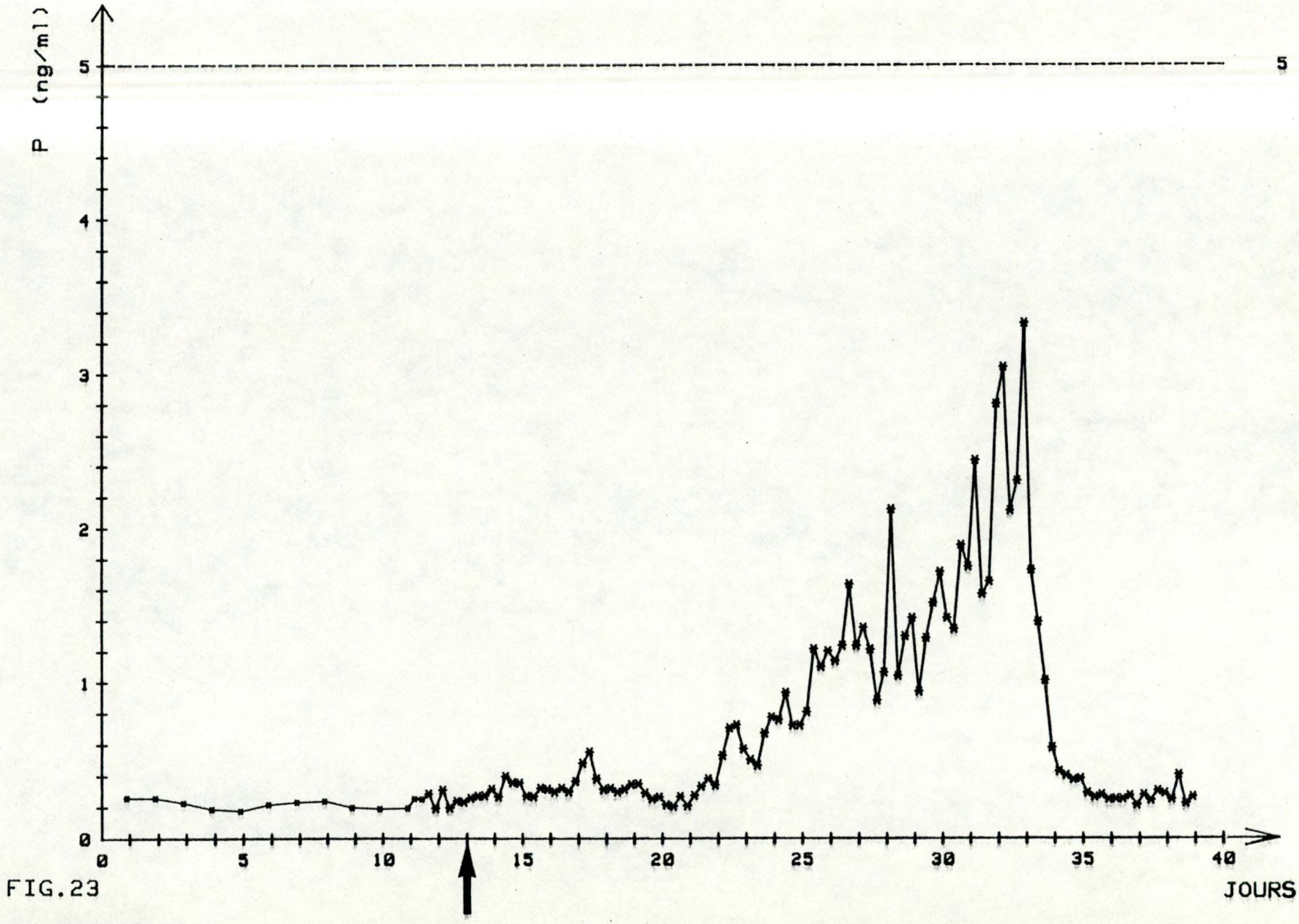


FIG.23

P BREBIS 211

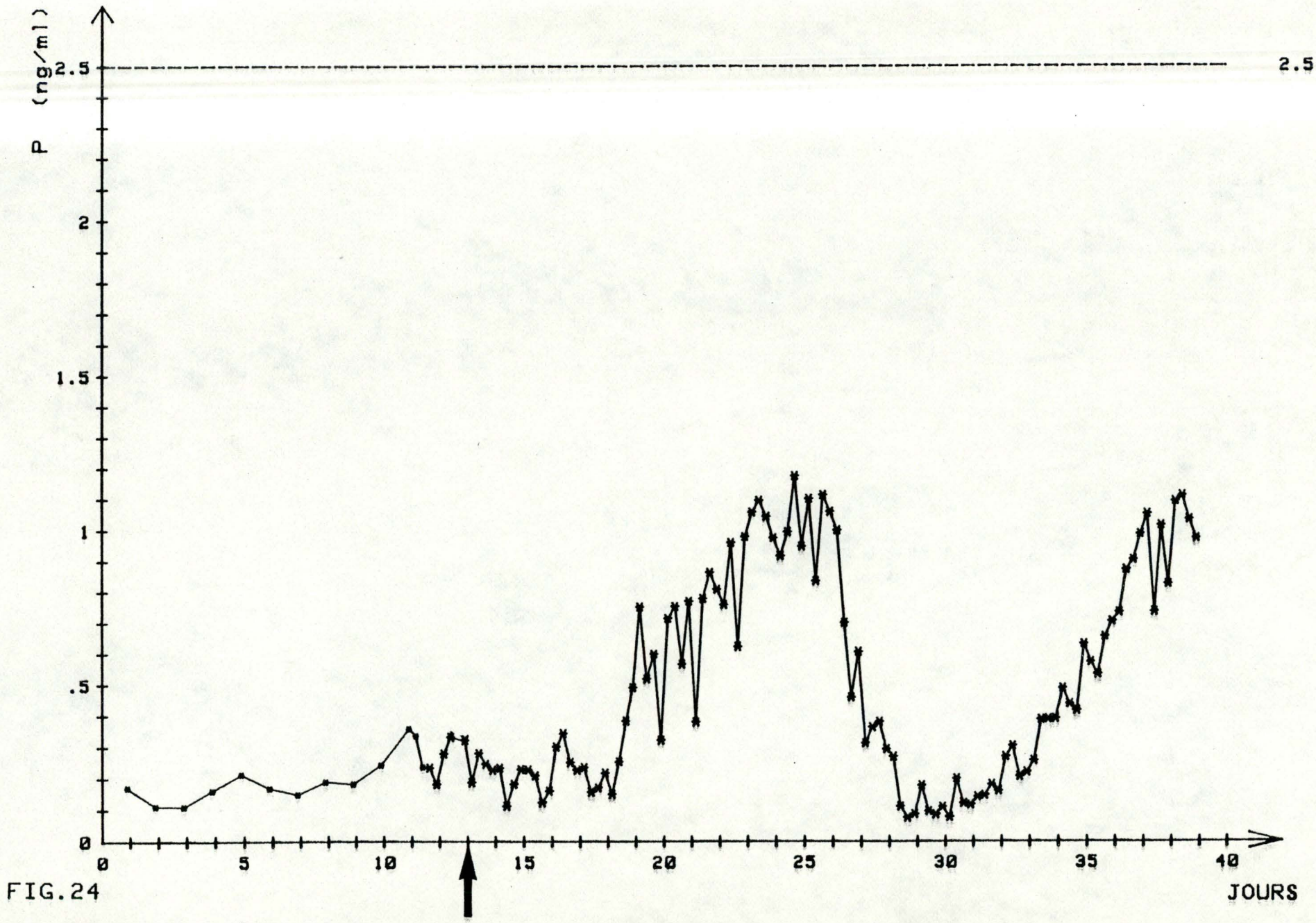


FIG.24

P BREBIS 239

2.2. Sécrétions hormonales en fin d'anoestrus

Nous avons considéré les échantillons sanguins prélevés pendant la période précédant l'introduction du bélier pour la sécrétion des gonadotropines et s'étendant jusqu'au jour précédant le premier pic préovulatoire pour la P;

Toutefois, en ce qui concerne la brebis 86, nous avons considéré l'anoestrus jusqu'au premier pic préovulatoire, étant donné son entrée en cycle antérieure à l'introduction du bélier.

2.2.1. Profils hormonaux

En ce qui concerne la sécrétion de LH (fig. 7 à12) , les prélèvements sanguins étant effectués quotidiennement du 1° au 10 septembre inclus, il ne nous est pas possible de différencier la sécrétion pulsatile des pics éventuels parmi les élévations observées. Remarquons toutefois que toutes les hausses de LH sont de l'ordre de grandeur des pulses pendant les cycles.

La FSH est émise sous forme de vagues en fin d'anoestrus ainsi que le montrent les fig.13 à 18.

La progestérone se maintient à un niveau basal inférieur à 0.5 ng/ml (fig. 19 à 24).

2.2.2. Concentration sanguine en progestérone

Nous n'avons pas jugé intéressant la détermination des valeurs moyennes de FSH et LH en fin d'anoestrus, nos données étant insuffisantes.

Nous avons par contre calculé les valeurs moyennes du taux de P jusqu'au jour précédant le premier pic préovulatoire (tableau 17).

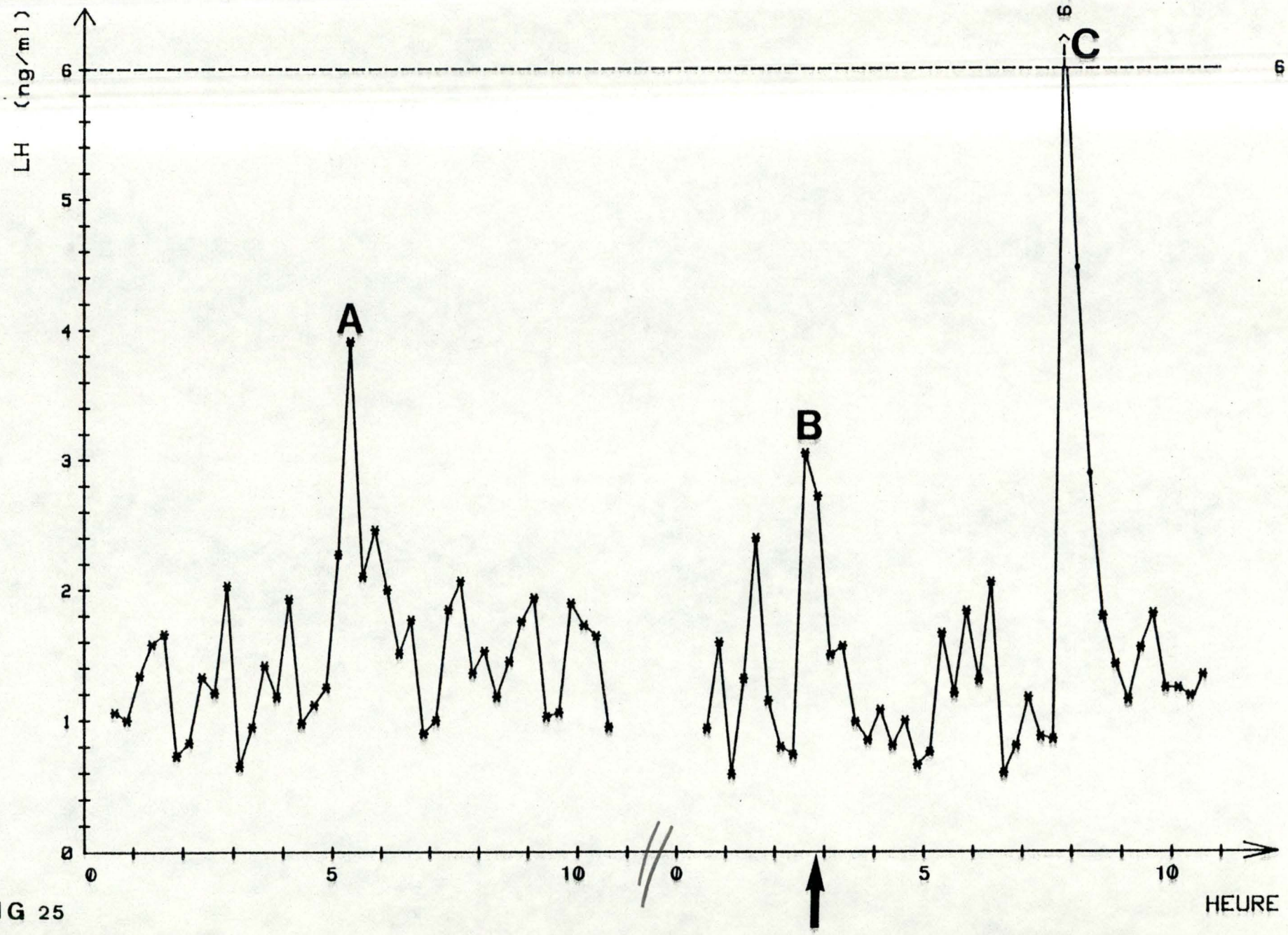


FIG 25

LH SERIEES B.18

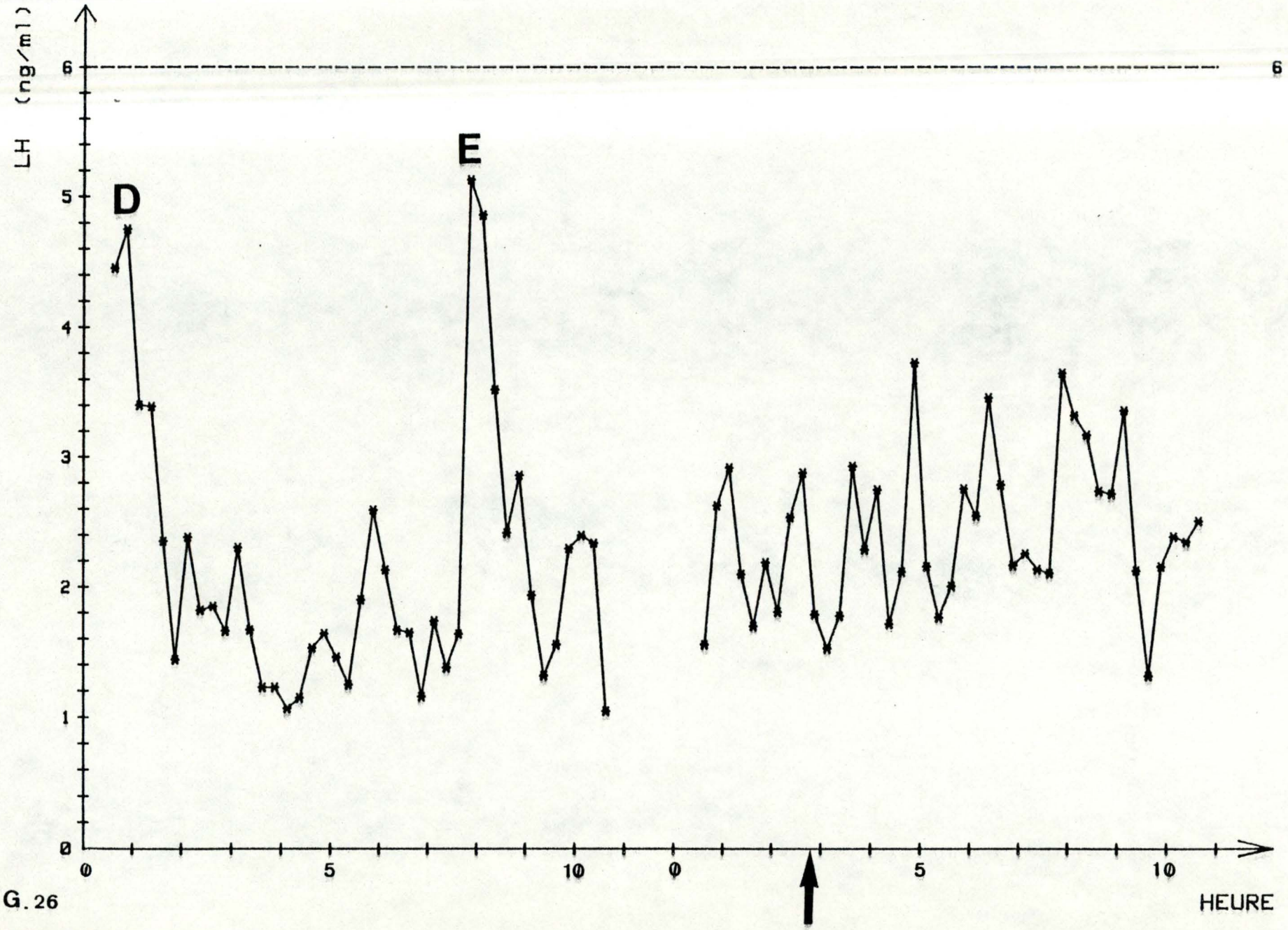


FIG. 26

LH SERIEES B.86

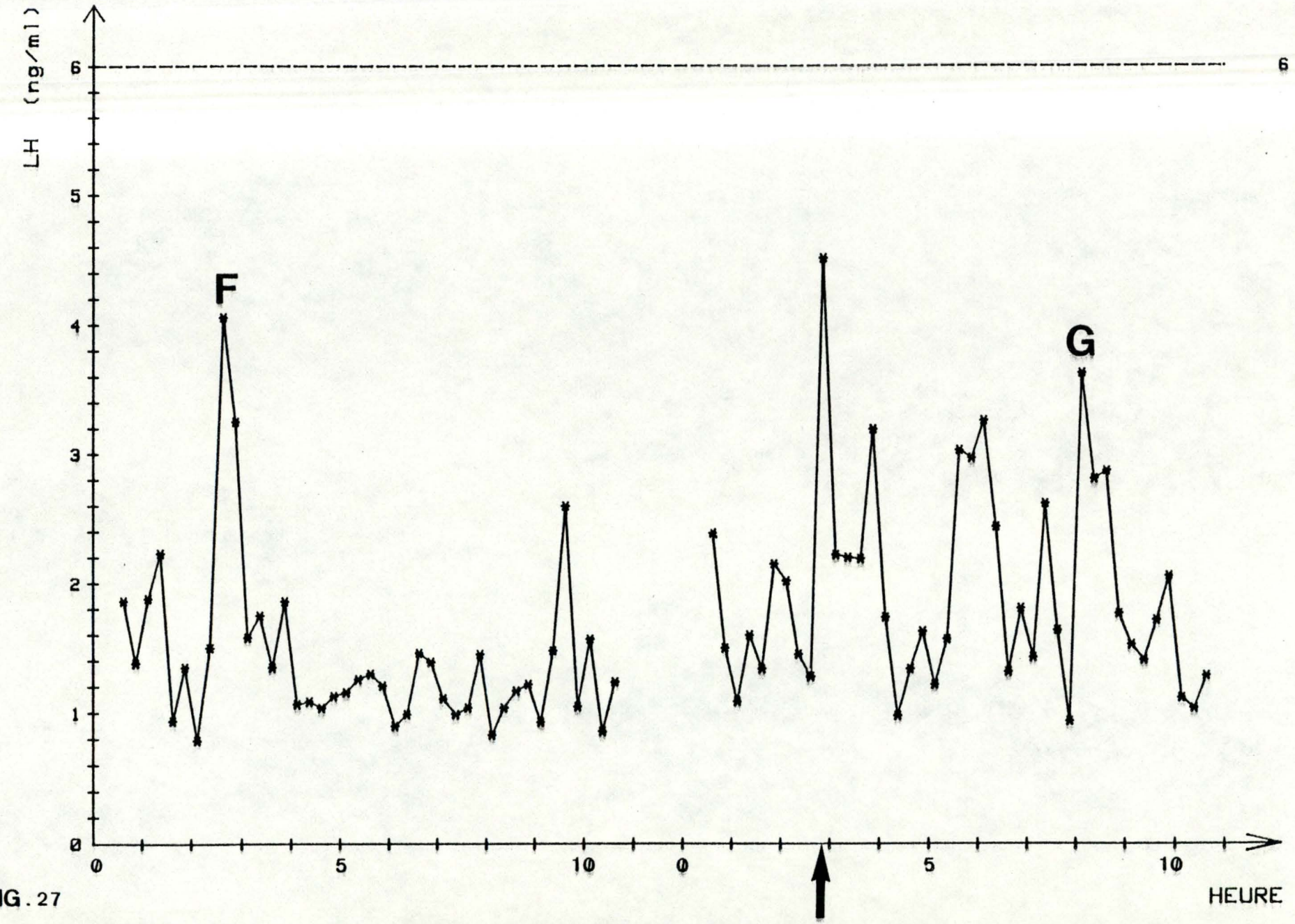


FIG. 27

LH SERIEES B.115

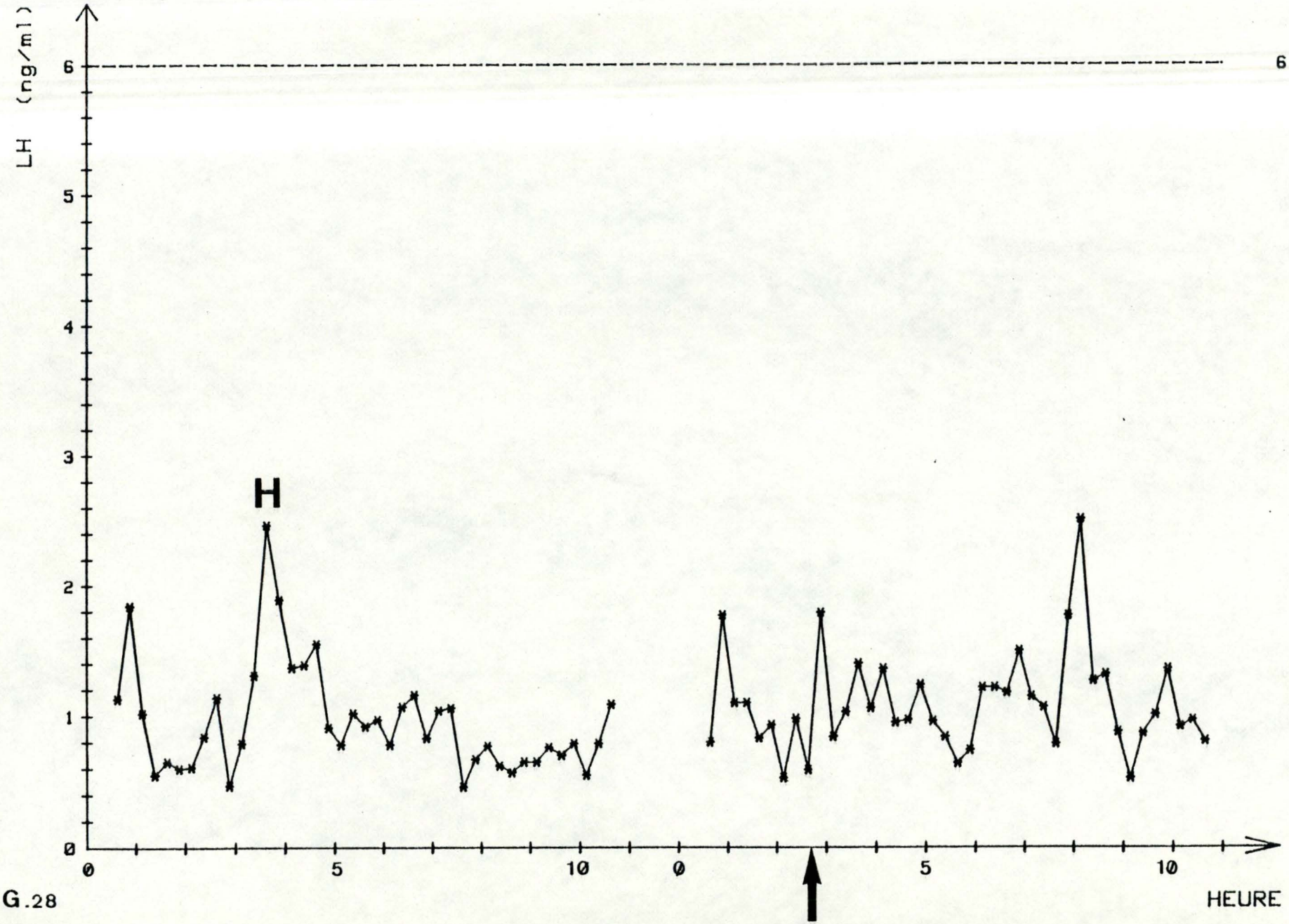


FIG.28

LH SERIEES B.211

Tableau 17 : Taux moyens (avec écart type, nombre de données et coéfficient de variation) de la progestérone en fin d'anoestrus

brebis n°	$\bar{x}$ (ng/ml)	S (ng/ml)	n	$\frac{S}{\bar{x}}$ = CV (%)
18	0.35	0.07	26	19.8
86	0.23	0.09	7	43.4
91	0.11	0.04	17	34.3
115	0.17	0.05	34	27.5
211	0.23	0.04	19	16.1
239	0.22	0.07	27	33.1

Il ressort de ce tableau que la sécrétion de P en fin d'anoestrus saisonnier est très stable (S moyen de 0.06 ng/ml) , et relativement faible (en moyenne 0.22 ng/ml) . Cette valeur est assez proche et légèrement inférieure à la moyenne du taux de P en période périovulatoire du cycle de 17 jours (0.26 ng/ml)

2.3. Modifications de la sécrétion de LH suite à l'introduction du bélier

2.3.1. La pulsatilité de la LH

Nous avons considéré les échantillons sanguins prélevés toutes les 15 minutes pendant 10 heures aux jours -4 et 0 chez les brebis 18, 86, 115 et 211. L'introduction du bélier se situe vers 10 h. 10 le jour 0 et est symbolisé par une flèche sur les fig.25 à 28.

L'ensemble des échantillons est dosé en une fois, éliminant ainsi les variations interdosages.

Le profil de sécrétion observé est différent de celui relevé par Bister et Paquay (1982, 1983) chez la Texel en anoestrus : selon leurs observations, un pulse peut être décrit comme une brusque hausse de LH,

suivie d'une décroissance exponentielle, et séparée d'un autre pulse par un niveau basal assez stable. La fréquence mentionnée par ceux-ci est d'environ un pulse toutes les 6 heures en anoestrus.

Nos résultats ne permettant pas la détermination directe de tous les pulses, nous nous sommes reportés à la littérature. Une grande variété de critères y est mentionnée, qui ne sont applicables apparement qu'à certains cas précis, et le plus souvent pour des animaux ovariectomisés traités aux oestrogènes et progestérone .
Selon les auteurs, un pulse est caractérisé par une amplitude supérieure à 4 fois le coéfficient de variation (CV) du dosage (Baird, 1978) , à 2 fois CV du dosage (Andrews et Ojeda, 1981) , à 4 fois CV du taux basal et suivi d'une diminution (Pelletier et al., 1982), supérieure à 3 fois CV du dosage et suivie d'une diminution en 2 heures (Ireland et Roche, 1982), supérieure de 50% au point précédant (Platt et al., 1983), supérieure à 2 fois l'écart - type (Christian et al., 1976) ... Parfois la détermination du pulse repose sur le calcul d'intervalles de confiance (Goodman et Karsch, 1980) ou des CV des portions ascendantes et descendantes du pulse (Gallo, 1981) .

Il nous paraît surprenant que certains auteurs employent le CV, dans leur critère de détermination des pulses, comme s'il s'agissait d'une valeur de concentration hormonale, alors que le CV est un nombre pur (souvent exprimé en %) , indépendant des unités de mesure, et donnant une mesure relative de la dispersion (Feytmans, 1980) .
D'autre part, la diversité des critères utilisés souligne le caractère quelque peu subjectif de ces études.

Pour notre étude, nous avons considéré comme pulse toute élévation de concentration en LH supérieure à 3 fois le taux de base. Thibier (1981) définit en effet les pulses comme des augmentations transitoires (pics) du niveau tonique supérieures de 3 à 5 fois aux niveaux de base.

Nous avons déterminé la fréquence et l'amplitude moyenne maximale des pulses, ainsi que le taux basal et le taux moyen de LH, d'une part au jour -4 , et d'autre part au jour 0 après l'introduction du bélier.

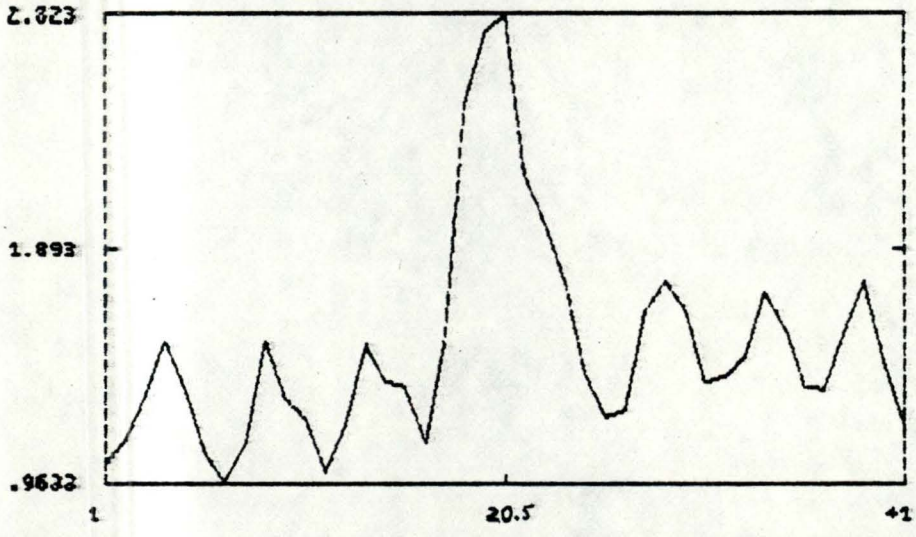
Le taux basal est approximé par la moyenne des valeurs de concentration les plus faibles (5 valeurs au jour -4 et 4 valeurs après l'introduction du mâle au jour 0) , tandis que l'amplitude est définie par la différence entre le taux de base et la valeur maximale. Ceci est en accord avec de nombreux auteurs .

Les résultats sont donnés par le tableau 18 .

Brebis N°	JOUR	TAUX DE BASE (S) (Ng/Ml)	TAUX MOYEN (S) (Ng/Ml)	FREQUENCE (Pulse/Temps)	AMPLITUDE MAX. MOY. (Ng/Ml)
18	-2	0.70(0.08)	1.50(0.59)	1P/10H	3.21
	0	0.71(0.09)	1.59(1.17)	2P/8H	4.04
115	-2	0.86(0.06)	1.42(0.64)	2P/10H	2.47
	0	1.02(0.08)	2.05(0.87)	4P/8H	2.63
211	-2	0.51(0.04)	0.96(0.42)	2P/10H	1.64
	0	0.68(0.11)	1.13(0.39)	1P/8H	1.83
Moy.18,115 et 211	-2	0.69(0.18)	1.29(0.29)	1,67/10H	2.44(0.79)
	0	0.80(0.19)	1.59(0.46)	2.33/8H	2.83(1.12)
86	-2	1.13(0.07)	2.18(1.07)	2P/10H	3.81
	0	1.59(0. 20)	2.46(0.62)	0P/8H	-

TABLEAU 18 : Taux Basal et Moyen de LH, fréquence et amplitude maximale moyenne des pulses.

LH (ng/ml)



ig.30 : Brebis 18 : prises de sang seriées jours -2 4

Il ressort de ce tableau que le taux de base et le taux moyen , ainsi que l'amplitude maximale moyenne des pulses, augmente faiblement après l'introduction du bélier, chez les brebis 18, 115 et 211. Chez ces mêmes brebis, la fréquence moyenne passe de un pulse toutes les 6 heures à un pulse toutes les 3 heures1/2 . La pulsatilité semble donc augmentée après la présence du mâle.

La brebis 86 est considérée séparément en raison du fait qu'elle ait ovulé entre les 2 séries de prises de sang. Sa pulsatilité s'annule alors que le taux de base et taux moyen s'élèvent.

Cependant, d'autres hausses de LH, plus faibles et moins brusques, ressortent des fig.25 à 28. Ces fluctuations semblent rythmiques. Il y aurait donc deux modes de sécrétion de LH superposés. Ce fait est nettement visible sur la fig.30 obtenue par la méthode des " 3 points " permettant d'adoucir les valeurs extrêmes en substituant à chaque point la moyenne de ce point avec celui qui le précède et celui qui le suit.

Nous basant sur cette hypothèse, nous avons tenté de déterminer la fréquence du second rythme de sécrétion en considérant toutes les valeurs supérieures à la moyenne comme étant le reflet de cette émission.

Les résultats sont présentés dans le tableau 19 .

Tableau 19 : fréquence du second mode de sécrétion rythmique de LH

brebis n°	jour	fréquence (fluctuations/temps)
18	- 4	7 f. / 10 h.
	0	6 f. / 8 h.
115	- 4	6 f. / 10 h.
	0	5 f. / 8 h.
211	- 4	7 f. / 10 h.
	0	7 f. / 8 h.
86	- 4	6 f. / 10 h.
	0	6 f. / 8 h.
moyenne	- 4 et 0	0.70 ± 0.09 f. / H.

Cette sécrétion semble se produire à un rythme semblable (S d'environ 10 minutes) d'une fluctuation toutes les 1 h. 1/2 en moyenne chez toutes les brebis aux jours -4 et 0 .

LH (ng/ml)

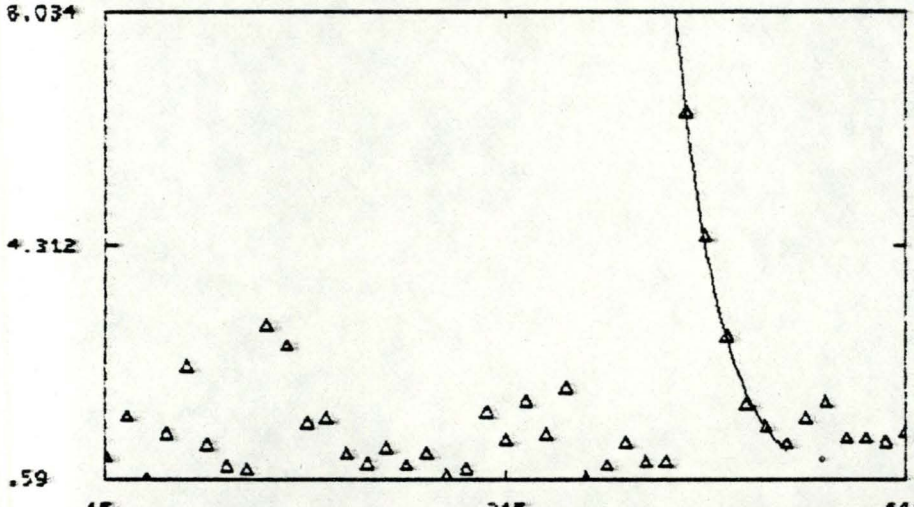


fig 31 : Brebis 18 prises de sang sériées jour 0

Nous avons également calculé le temps de demi-vie pour certains tubes (premier mode de sécrétion) notés sur les fig.25 à 28 par les lettres majuscules A à H . Ce calcul se fait sur ordinateur par ajustement des pulses à une exponentielle décroissante du type $Y(t) = k + a.e^{b(t - \tau)}$ où k est le taux de base, a la valeur maximale de la décharge hormonale, et τ le moment de cette décharge (fig. 31).
L'estimation du temps de demi-vie est obtenu par la formule $T\ 1/2 = \ln 2/b$.
Le facteur limitant lors de cet ajustement est le nombre de données.

Les résultats sont donnés dans le tableau 20 .

Tableau 20 : Temps de demi-vie des pulses de LH

Pulse	Temps de demi-vie (minutes)
A	28.4
B	24.8
C	23.2
D	33.9
E	27.1
F	18.3
G	29.6
H	32.0

Le temps de demi-vie moyen est 27.2 $\pm$ 5 minutes.

2.3.2. Analyse de la première décharge de LH consécutive à l'introduction du bélier

En nous reportant aux fig. 7 à 12 , nous avons pu, pour chaque brebis, dater avec précision la première décharge de LH consécutive à la présence du mâle. La brebis 86 n'est pas prise en considération étant donné son entrée en cycle antérieure à la présence du bélier.

Le moment et l'intensité de la décharge sont renseignés dans le tableau 21 . Nous avons également indiqué si la décharge était (+) ou non (-) ovulante.

Tableau 21 : Date et intensité du premier pic de LH consécutif à l'introduction du bélier

Brebis n°	Première décharge de LH		
	jour (et heure)	intensité	OV
18	+ 3 (24 h)	45.06	+
91	+ 1 (6 h)	30.22	+
115	+ 2 (12 h)	25.01	-
211	+ 1 (24 h)	402.93	+
239	+ 1 (6 h)	218.67	-

Nous avons noté chez la brebis 239 une décharge nettement biphasique (fig. 12). Dans ce cas, nous considérons comme moment de la décharge l'heure entre les 2 maxima, et comme intensité, la plus élevée de ces 2 valeurs.

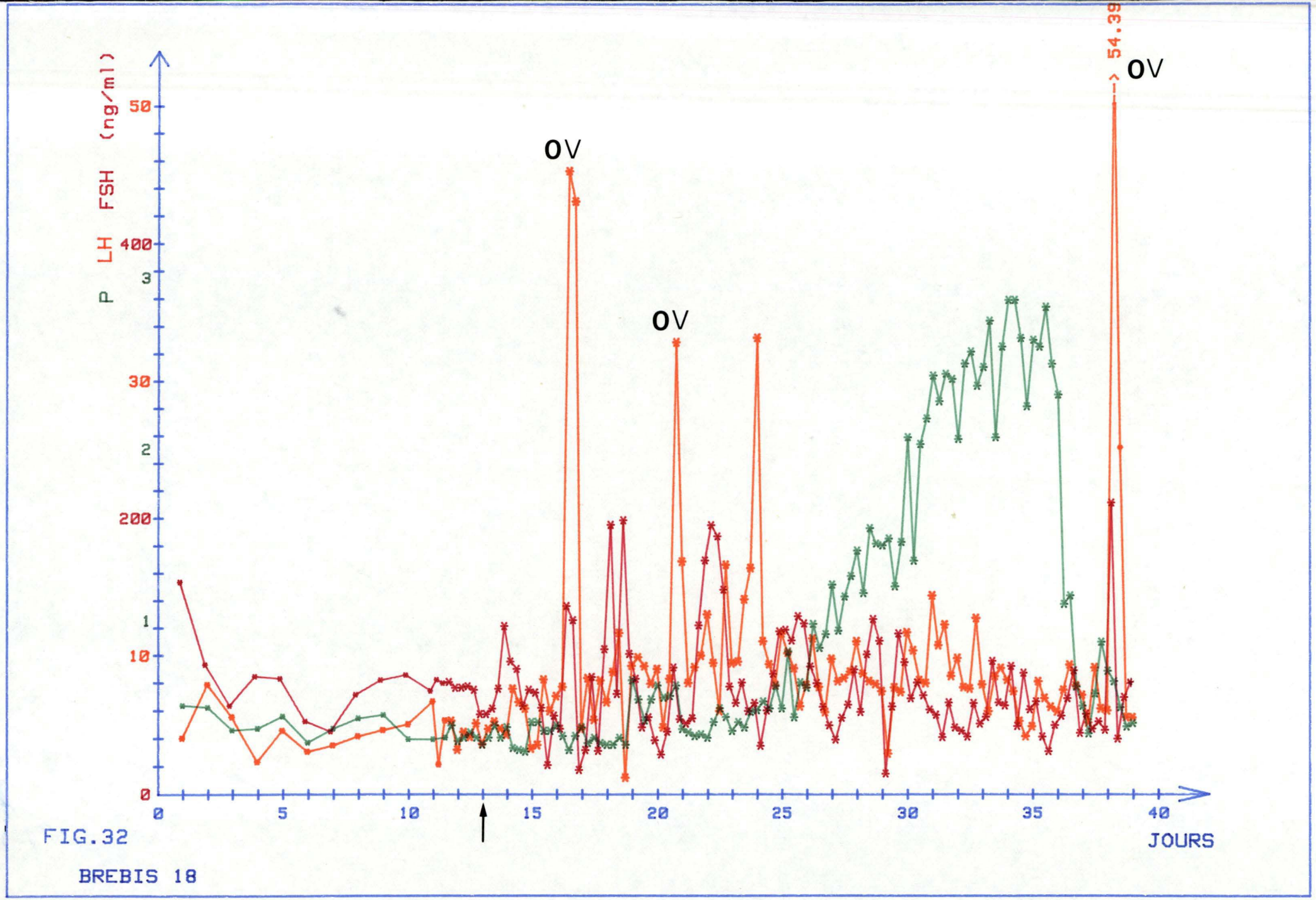


FIG.32

BREBIS 18

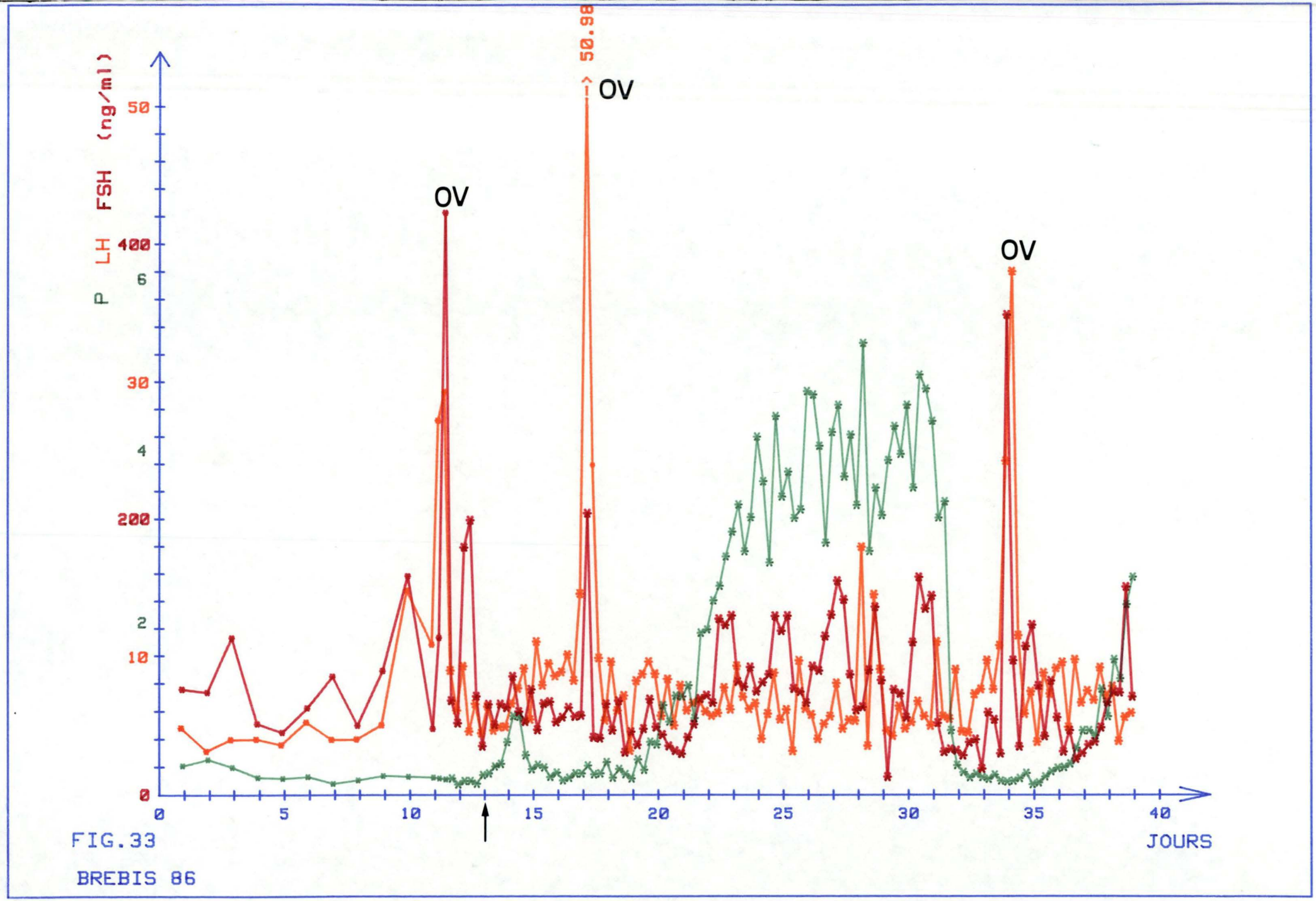


FIG.33

BREBIS 86

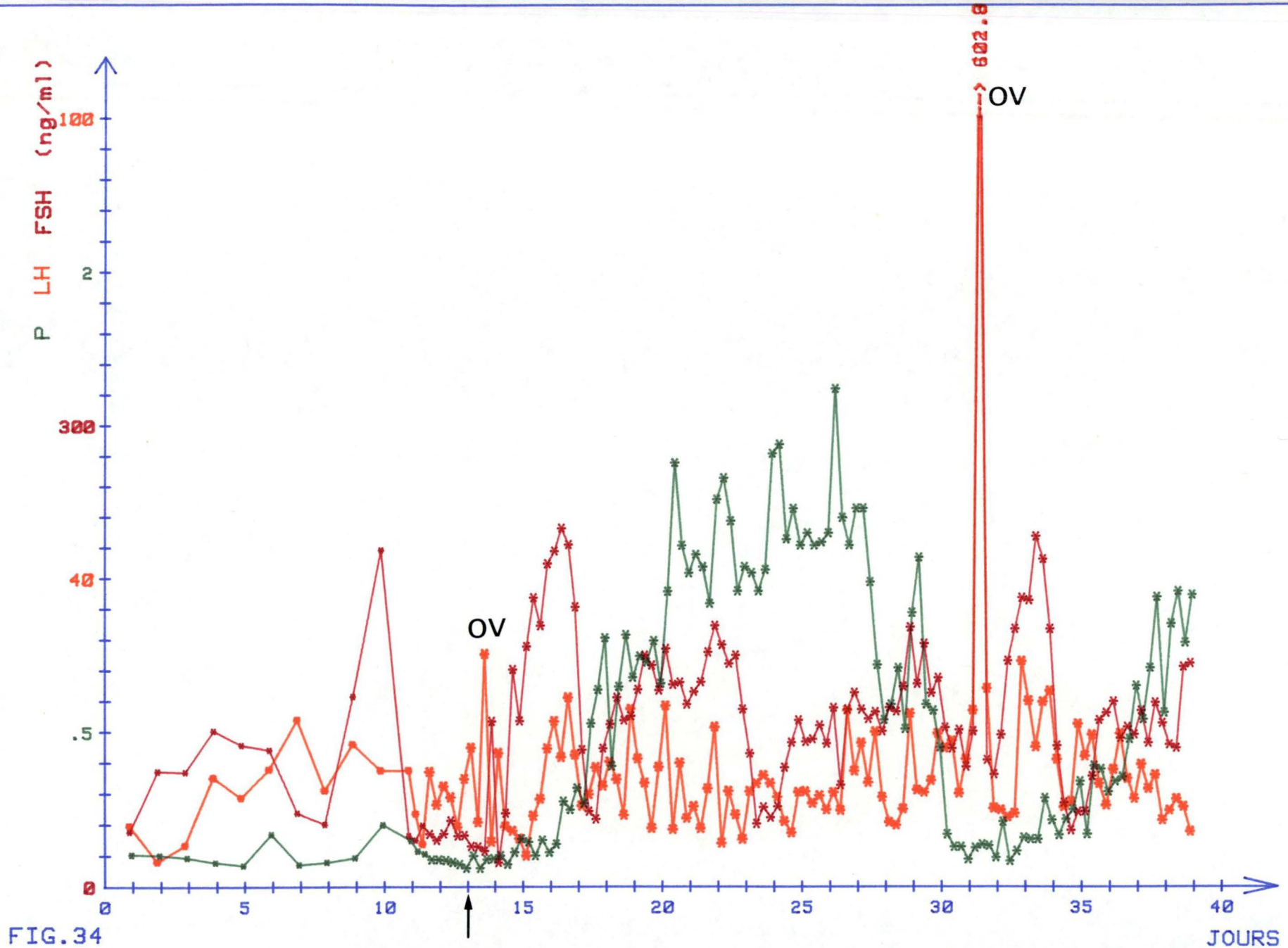


FIG.34

BREBIS 91

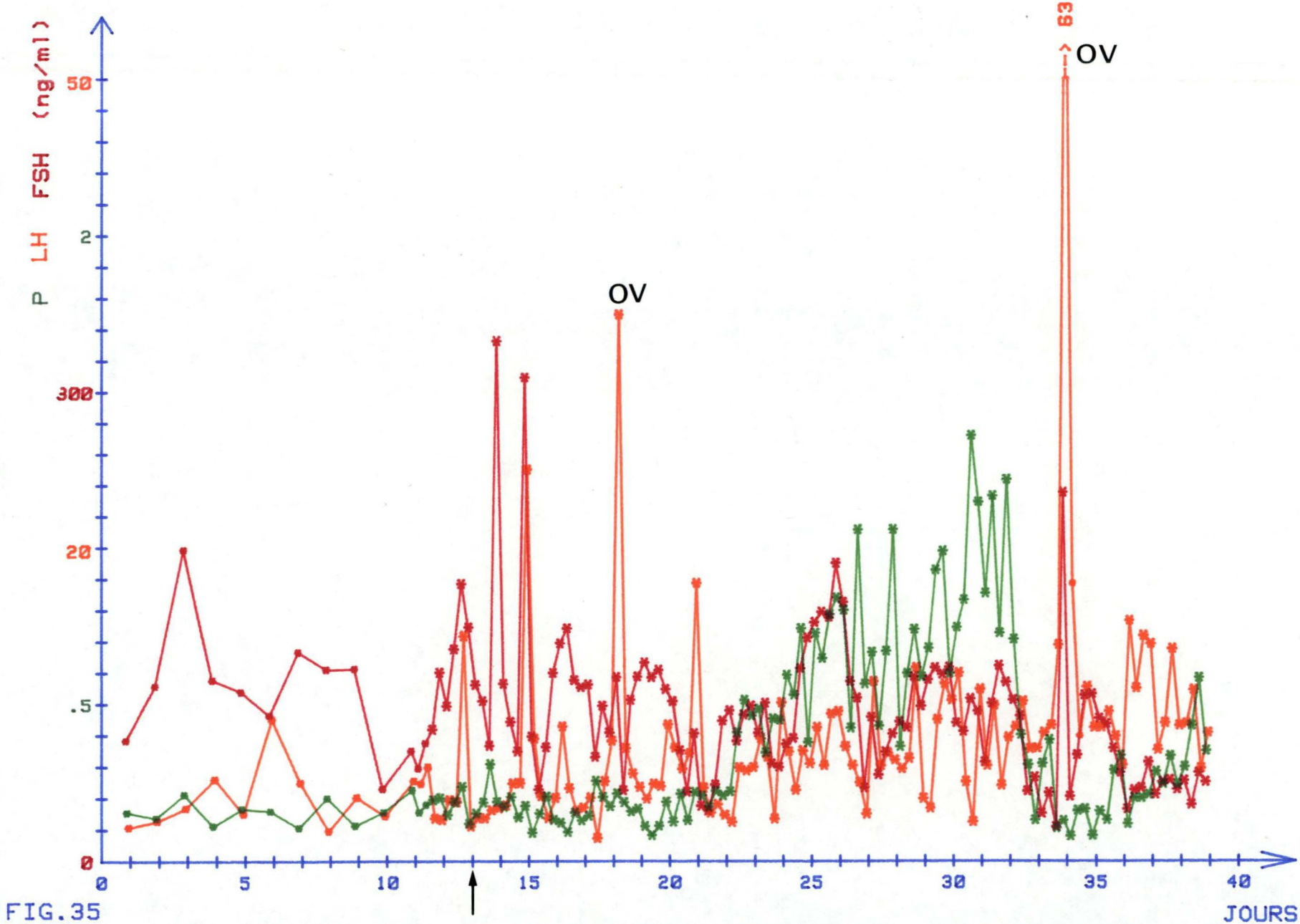


FIG.35

BREBIS 115

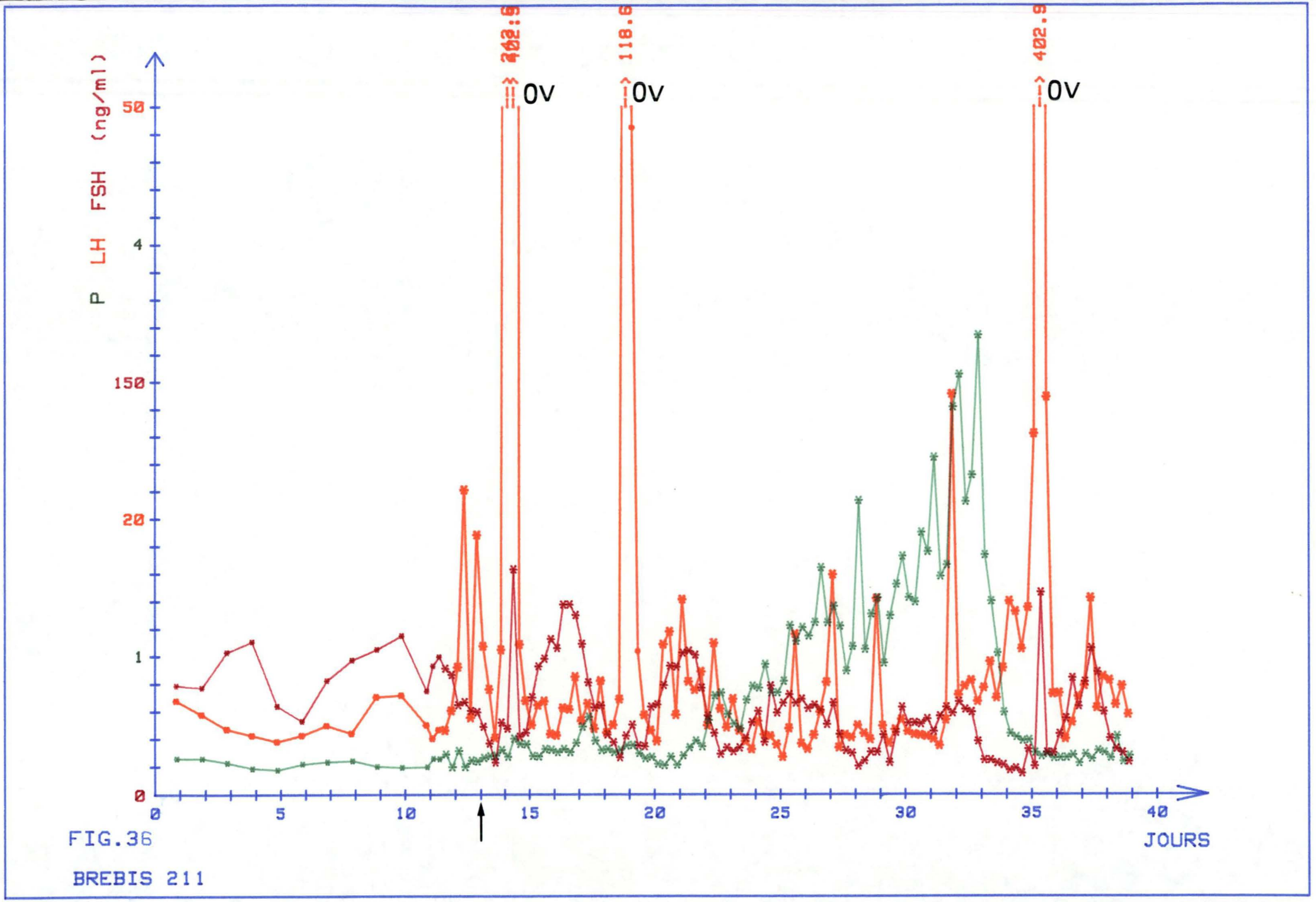


FIG.36

BREBIS 211

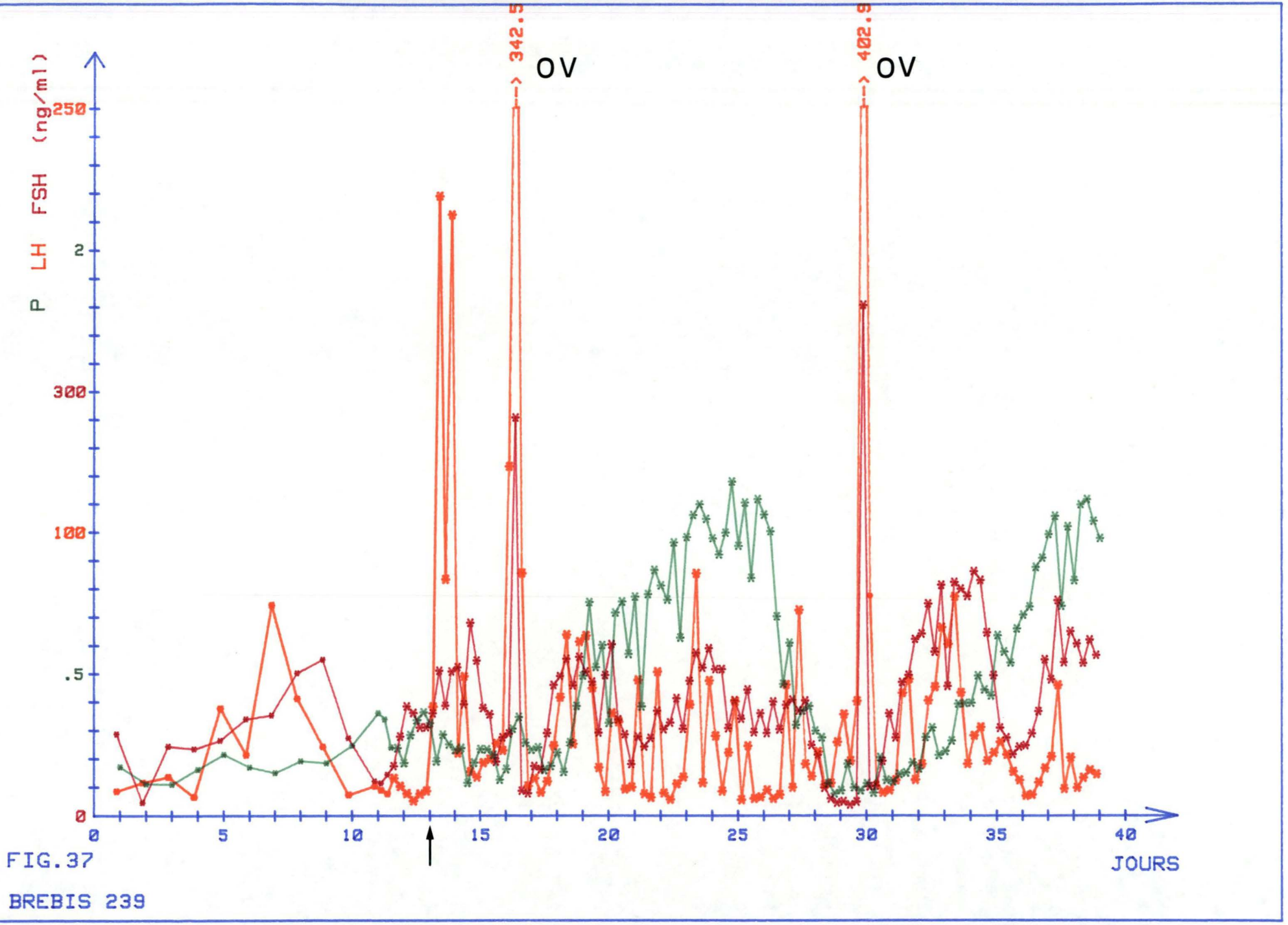


FIG.37

BREBIS 239

Chez 3 brebis (91 , 115 , 239), l'intensité maximale enregistrée lors de la première décharge est faible en comparaison de celle relevée pour la dernière décharge observée pendant nos expériences (fig. 9, 10 , 12). Cependant, en égard à la brièveté de la décharge ainsi qu'à l'espacement des prélèvements sanguins, la probabilité d'enregistrer le taux maximum pendant le pic est très faible et les valeurs renseignées ne sont donc pas à considérer de façon absolue.
Chez 2 brebis (91 et 211), nous observons un pic de LH moins de 20 h. après la présence du mâle. Seule la brebis 18 présente sa première décharge plus de 50 heures (86 h.) après l'introduction du bélier.
Le délai moyen d'apparition du pic pour les 5 brebis est de 42.8 heures.

Chez les brebis 115 et 239, la première décharge n'est pas suivie d'ovulation.

Excepté pour la brebis 239, le premier pic de LH se produit entre deux fluctuations de FSH et est accompagné d'une décharge de FSH semblable à un pic préovulatoire (fig. 32 à 37).
Le premier pic de LH de la brebis 115 est suivi de 3 jours et 6 heures d'un second pic qui provoque la première ovulation.
Ces remarques nous amènent à considérer une certaine analogie entre cette période de 3 jours et 6 heures, que nous appelerons "pseudo-cycle court" et les cycles courts observés chez les brebis 18, 86 et 211.

La première décharge de LH chez la brebis 239 se produit au milieu d'une fluctuation de FSH et n'est pas accompagnée de décharge de FSH. Environ 3 jours plus tard se produit un pic simultané de LH et FSH conduisant à l'ovulation. Cette fois, la décharge a lieu entre 2 fluctuations de FSH.

2.4. Analyse hormonale des premiers cycles

Malgré les différences individuelles observées quant à la longueur des cycles, nous avons considéré 3 catégories : les cycles courts y compris le "pseudo-cycle court" de la brebis 115, les cycles normaux (environ 17 jours) et le cycle intermédiaire de la brebis 239.

2.4.1. Analyse des profils hormonaux

2.4.1.1. Le premier cycle long

Les profils hormonaux de ce cycle ont pu être étudié pour toutes les brebis, sauf pour la 239 pour laquelle nos données sont incomplètes.

La longueur exacte des cycles est renseignée dans le tableau 16 .

Nous avons pris conventionnellement le moment de la décharge lutéinisante comme jour 0 à 12 heures.

Les figures 7 à 11 nous montrent l'évolution de la concentration plasmatique en LH au cours du cycle. Le profil de sécrétion de LH est caractérisé par les décharges ovulantes aux jours 0 et par de nombreuses fluctuations du taux basal, de relativement faible amplitude, entre les 2 décharges préovulatoires. Ces fluctuations sont le reflet de la pulsatilité de la LH.

Chez les brebis 18 et 115 (fig.32 et 35), une brève décharge d'amplitude moyenne et assez semblable à une décharge préovulatoire, est observée entre les 1° et 2° vagues de FSH.

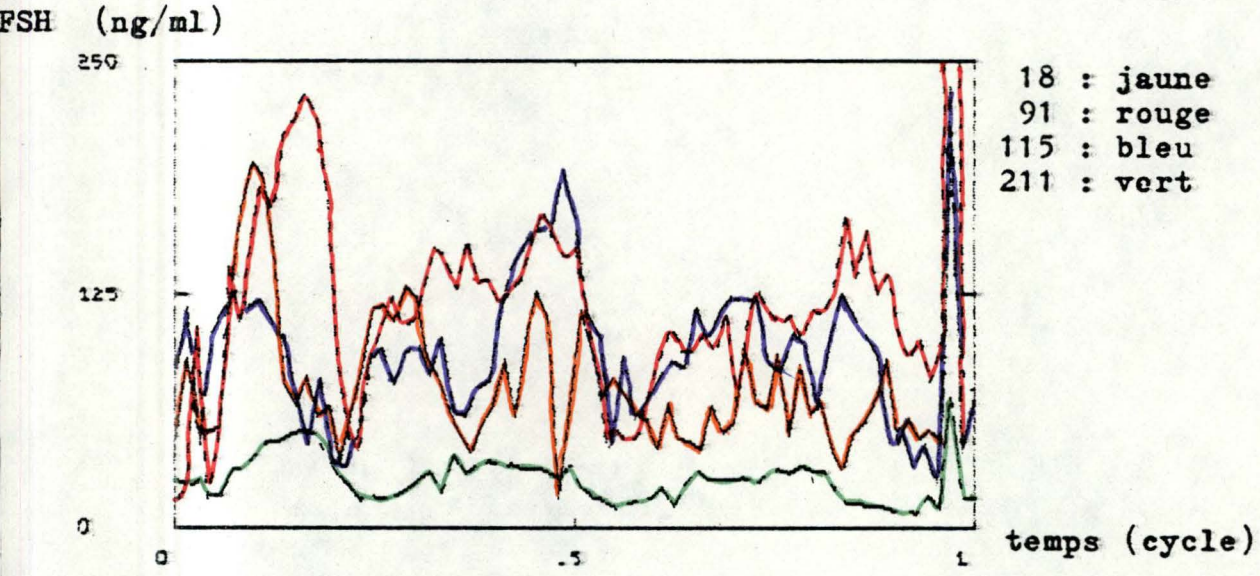


fig.38 :Brebis 18,91,115,211
Superposition des courbes de FSH du cycle de 17 jours

Chez la brebis 211, le taux de LH semble augmenter en fin de cycle entre le jour - 3 et le pic ovulatoire. Ce fait est observable également chez les brebis 86, 91 et 115 (fig. 8 à 11).

Le profil de concentration plasmatique en FSH nous est révélé par les fig.13 à 17 . Il se caractérise par une brêve décharge au jour 0 et par des fluctuations rythmiques au cours du cycle, excepté chez la brebis 86 pour laquelle la sécrétion paraît moins régulière.

Nous avons donc superposé les profils hormonaux de FSH des autres brebis en prenant un cycle comme unité temps en abscisse, et cela quelle que soit la longueur du cycle (fig.38).

Nous observons principalement 3 grandes fluctuations de concentration de FSH ainsi qu'un dédoublement des 2° et 3° vagues excepté chez la brebis 211. Ces subdivisions sont plus ou moins marquées selon la brebis considérée.

L'amplitude des fluctuations observées au cours du cycle est plus ou moins semblable. Excepté chez la brebis 115, la première hausse est d'amplitude légèrement supérieure aux deuxième et troisième vagues.

Cette première fluctuation est souvent décrite dans la littérature comme pic postovulatoire et considérée comme formant la première vague de FSH avec le pic préovulatoire (Jacques, 1983 ; Bister et Paquay, 1983).

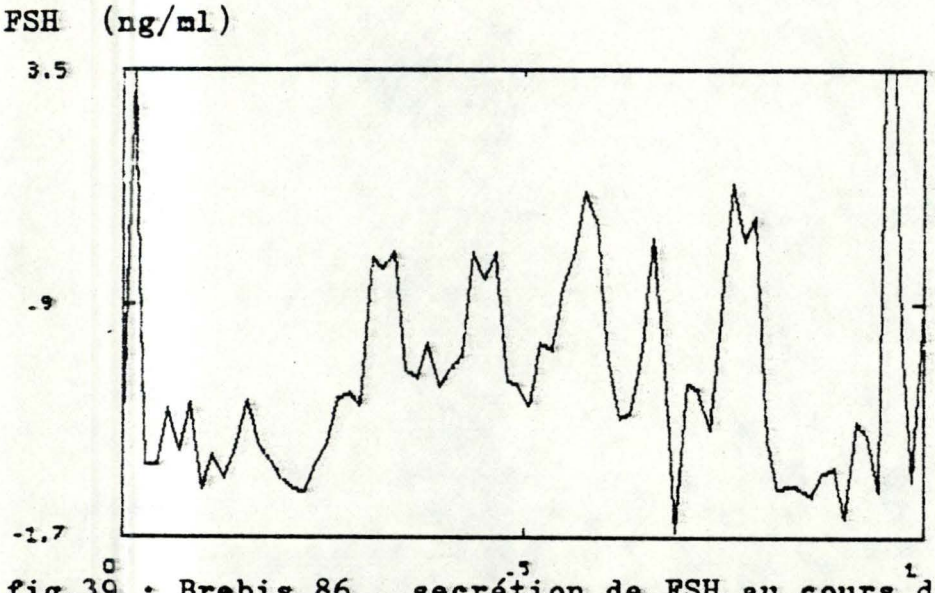


fig.39 : Brebis 86 secrétion de FSH au cours du cycle de 17 jours

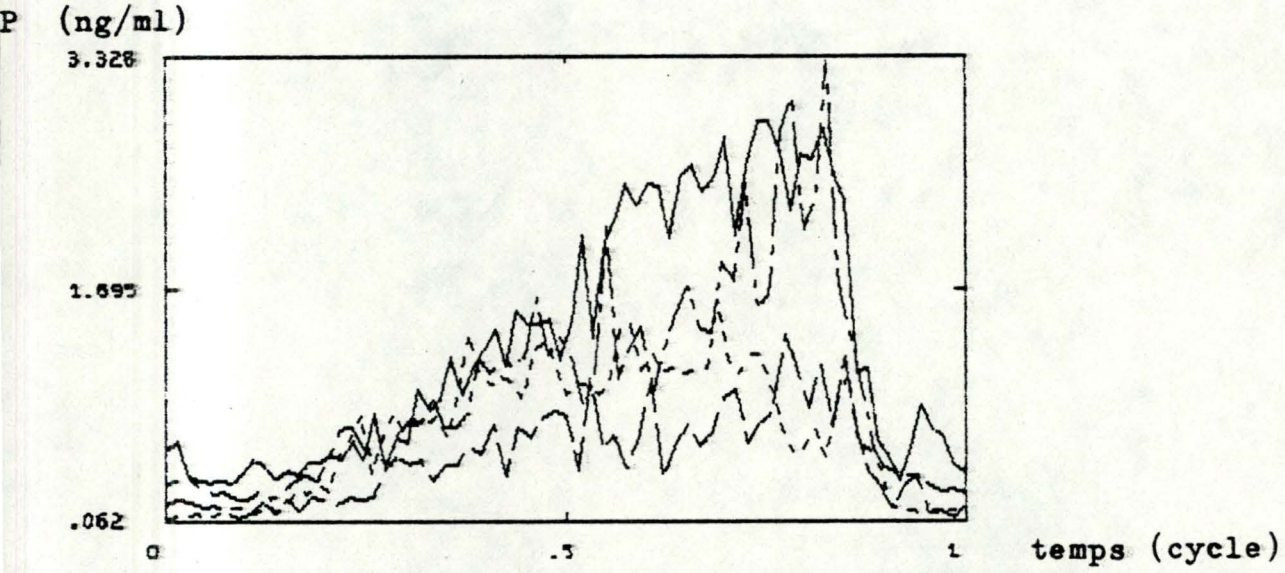
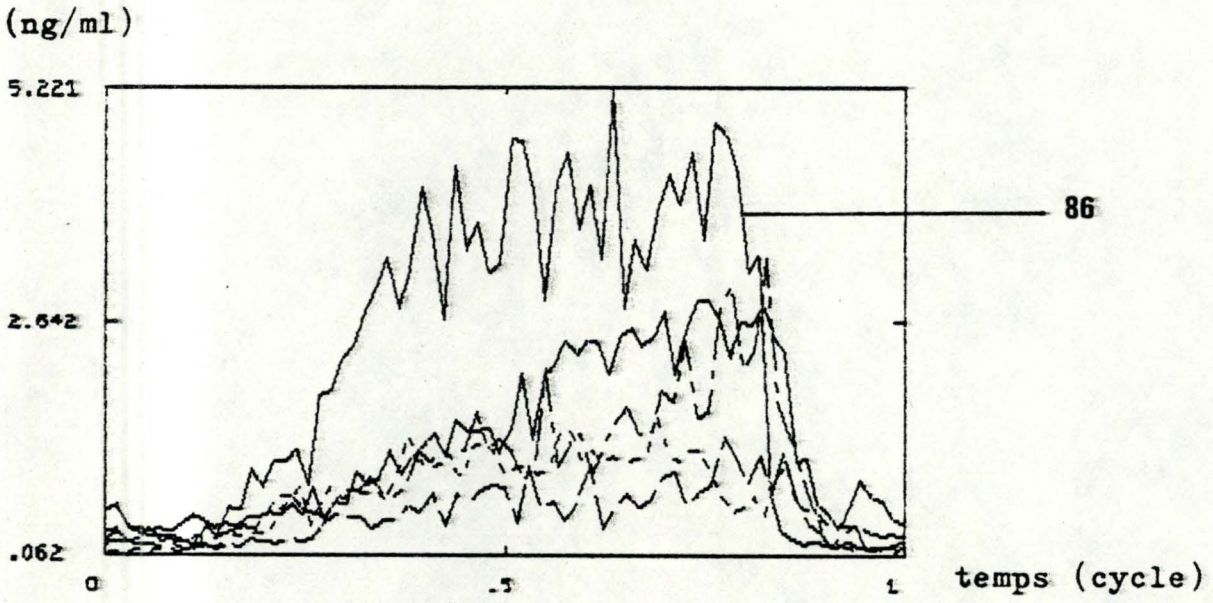


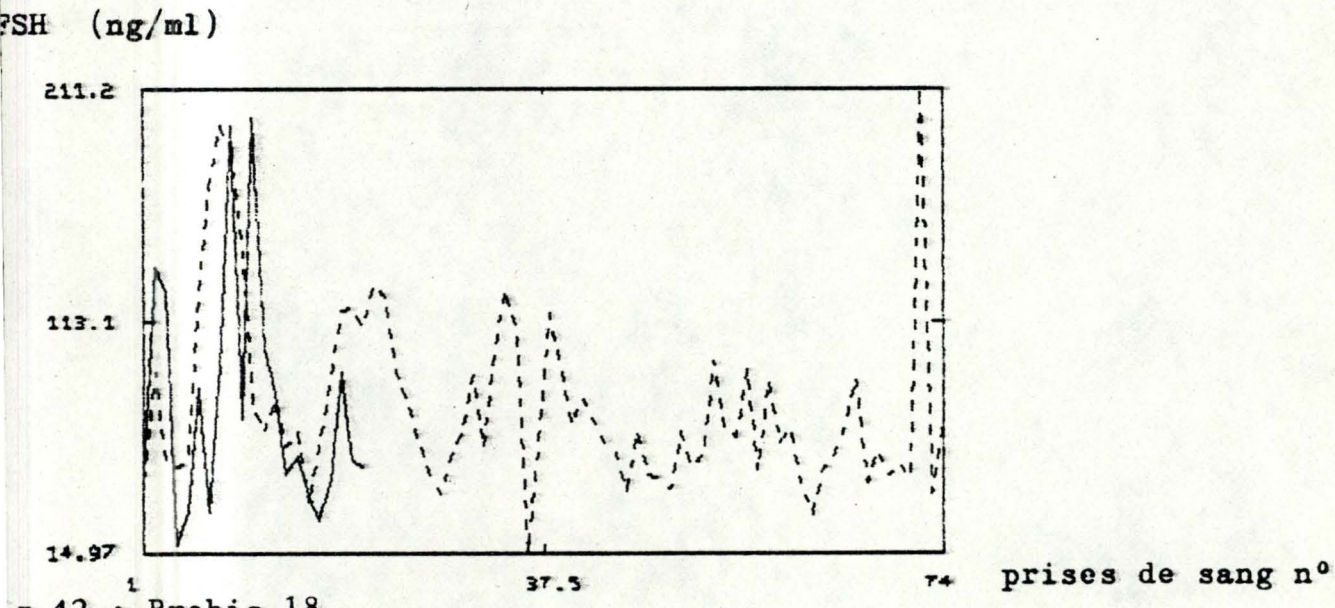
fig.40 : Brebis 18,91,115,211 profil de secrétion de P au cours du cycle de 17 jours

D'autre part, la longueur des vagues varient dans les mêmes proportions que celles du cycle, il nous paraît donc justifié d'exprimer celle-ci en fonction de la longueur du cycle. Compte tenu de ces considérations, nous avons déterminé la durée des 3 vagues qui est de 0.22, 0.35 et 0.40 fois la longueur du cycle respectivement pour les 1°, 2° et 3^{me} vagues. Pour un cycle de 17 jours, leurs longueurs sont d'environ 3.7, 6 et 7 jours. Nous avons cherché en vain une analogie dans le profil hormonal de concentration plasmatique de FSH de la brebis 86 avec ceux des autres brebis (fig.**39**). Il est difficile d'y retrouver les mêmes fluctuations. La concentration en FSH reste d'abord assez faible et présente de petites fluctuations pendant une durée semblable à celle de la première vague des autres brebis ; la concentration augmente ensuite et les fluctuations s'amplifient ; la concentration hormonale chute en même temps que celle de la brebis 211, c'est-à-dire au moment où s'amorce la dernière sous-vague chez les brebis 18, 91 et 115.

Le profil de la sécrétion de P est donné dans les figures **19** à **24**. Nous avons dans un premier temps superposé les courbes de P des brebis 18, 91, 115 et 211 sur un graphe semblable à celui de FSH (fig.**40**) . La sécrétion est parallèle pour ces 4 brebis : la concentration augmente progressivement à partir du jour + 2 pour atteindre un maximum en fin de phase lutéale vers le jour - 2, - 3 puis diminue brusquement et se retrouve au niveau basal vers le jour - 1 .



ig.41 :Brebis 18,91,115,211,86 profil de secrétion de P au cours du cycle de 17 jours



g.42 : Brebis 18

Le profil de sécrétion de P de la brebis 86 apparaît assez différent (fig.41) : la concentration en P augmente beaucoup plus rapidement pour atteindre un plateau vers le jour + 7 ; celui-ci se maintient jusqu'au jour - 3 environ puis chute pour atteindre le niveau basal vers le jour - 2. L'augmentation et la chute du taux de P sont donc plus rapides, et la concentration de progestérone plafonne à une valeur maximale du jour + 7 au jour - 3. Une légère hausse de P semble apparaître vers le jour - 1 chez plusieurs brebis : celle-ci serait due à une réaction de l'AS de progestérone avec l'oestradiol . Un pic d'oestradiol précède en effet les décharges préovulatoires de LH et FSH de 4 à 11 h. (Pant et al., 1973).

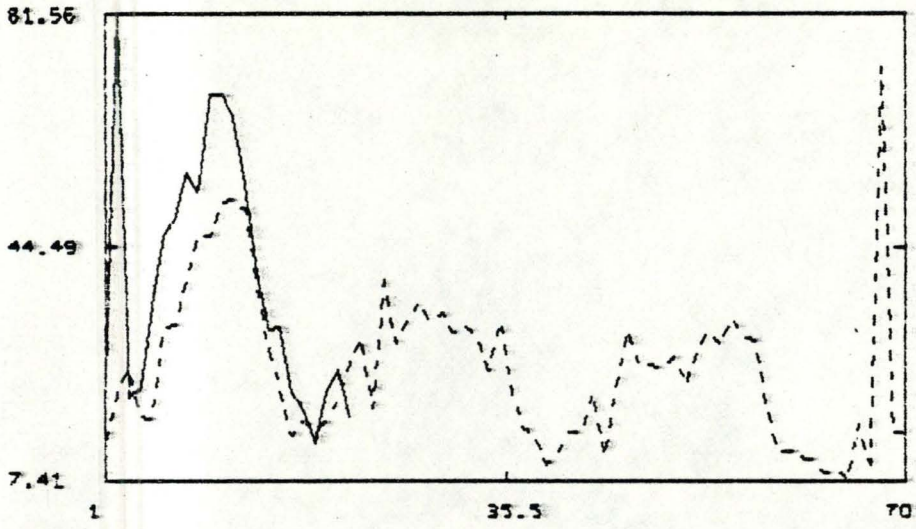
2.4.1.2. Les cycles courts

Un cycle court est observé chez les brebis 18, 86 et 211, et un "pseudo-cycle court" chez la brebis 115 (fig.32,33 et 36).

La sécrétion de LH (fig.7,8,11) est caractérisée par les décharges au jour 0. Rappelons que, chez la brebis 115, cette décharge n'est pas suivie d'ovulation. Entre ces décharges, de brêves fluctuations sont observées, reflet de la pulsatilité de la LH. Chez la brebis 86, le taux basal augmente entre le jour - 3 environ et le pic préovulatoire.

Le profil de sécrétion de FSH (fig.13,14,17) est caractérisé par les pics pré et postovulatoires constituant une vague de FSH. Chez la brebis 86, la hausse de FSH survenant après le pic préovulatoire est brêve et suivie de quelques fluctuations du taux basal.

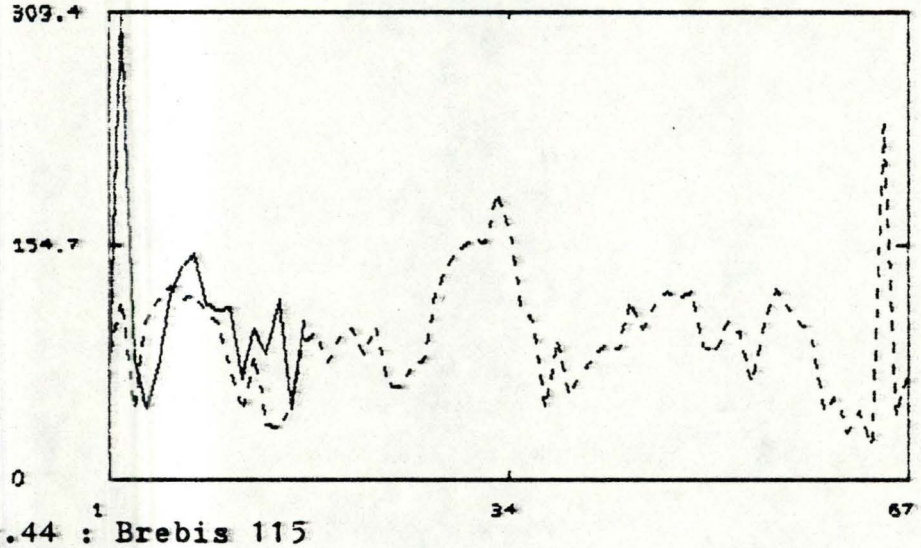
SH (ng/ml)



prises de sang n°

ig.43 : Brebis 211

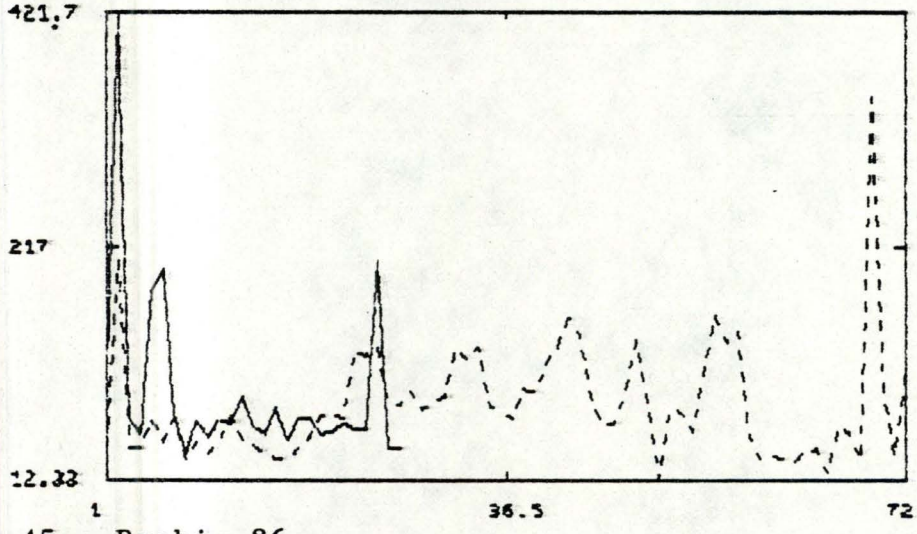
SH (ng/ml)



prises de sang n°

g.44 : Brebis 115

SH (ng/ml)



prises de sang n°

g.45 : Brebis 86

P (ng:ml)

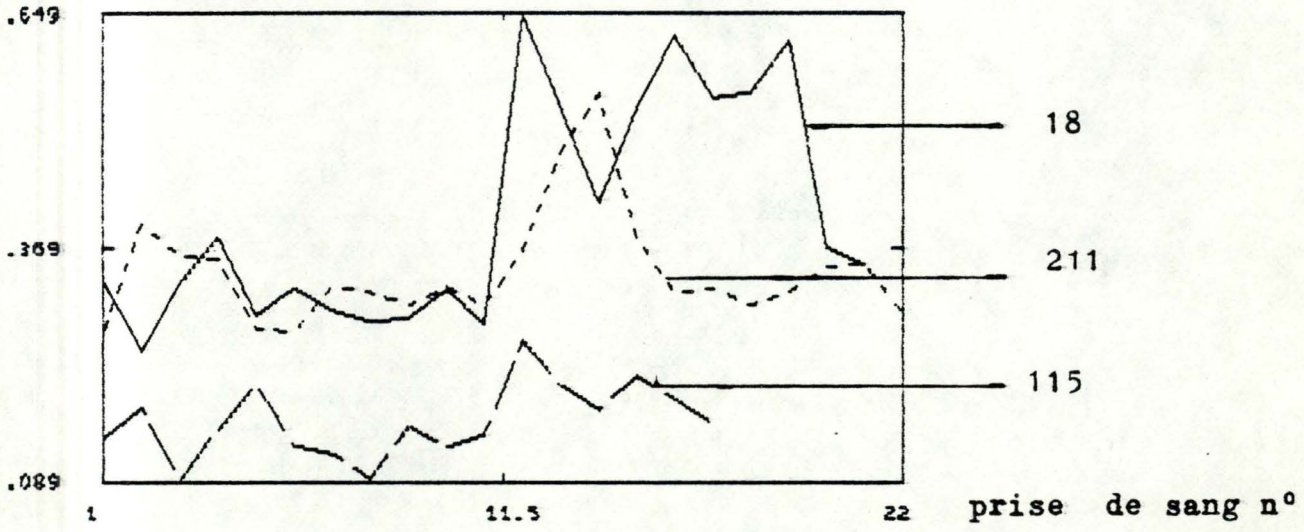


fig.46 : Brebis 18,115,211 secrétion de P pendant le cycle court

P (ng/ml)

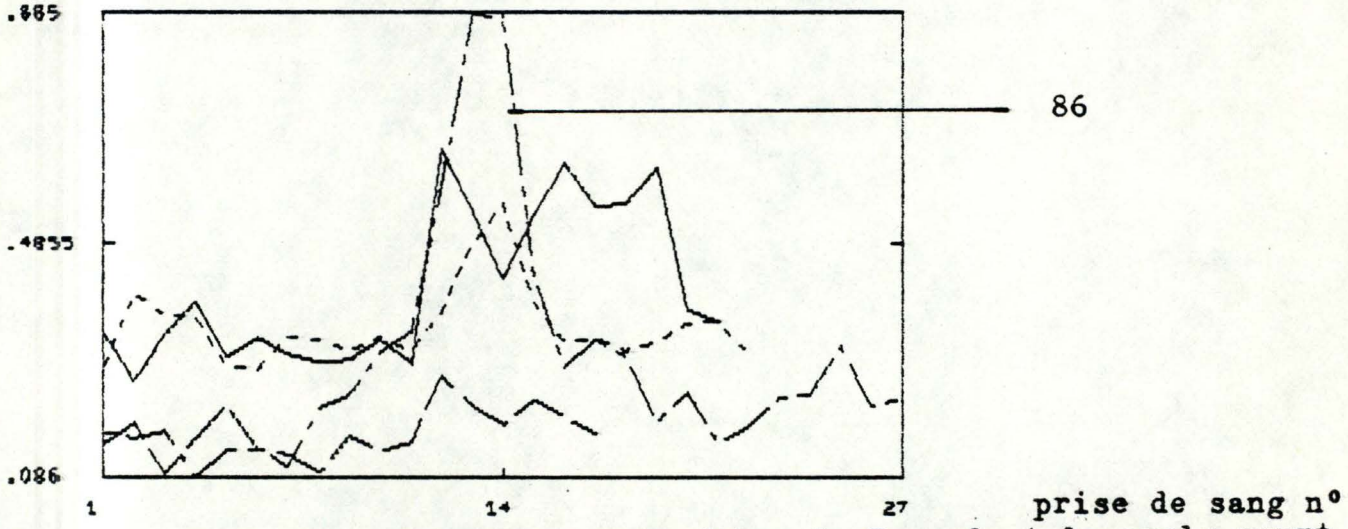


fig.47 : Brebis 18,115,211,86 secrétion de P pendant le cycle court

Pour chaque brebis, nous avons superposé sur un même graphique la courbe du profil de sécrétion de FSH du cycle court avec celle du début du premier cycle long de la brebis correspondante (fig.42 à 45).
Il ressort que la sécrétion de FSH pendant le cycle court est assez semblable à la première vague du cycle long pour les brebis 18, 115 et 211.

Le profil de la sécrétion de P a été comparé entre les différentes brebis (fig.46 et 47) . La hausse de P se produit exactement au même moment pour les brebis 18 et 211, c'est-à-dire vers le jour + 2 à 18 h. Elle a une durée d'environ 30 heures chez la brebis 211, alors que chez la brebis 18, une seconde élévation au jour - 1 environ, lui donne une durée sensiblement plus importante (54h). Cette seconde élévation pourrait avoir pour origine une réaction de l'AS de progestérone avec les oestrogènes. La sécrétion de P serait alors assez similaire pour les brebis 18 et 211.
Chez la brebis 86, la concentration sanguine en P augmente d'abord faiblement à partir du jour + 1 à 18 h. environ, puis brusquement , exactement au moment de la hausse chez les 2 autres brebis.
Le retour au niveau basal se fait de la même manière : d'abord une chute brusque puis un ralentissement de la chute jusqu'au retour au niveau basal. Cette hausse a une durée approximative de 84 h.
Chez la brebis 115, aucune hausse de concentration n'apparaît pendant son cycle court. Ceci est certainement à mettre en relation avec l'absence d'ovulation chez cette brebis.

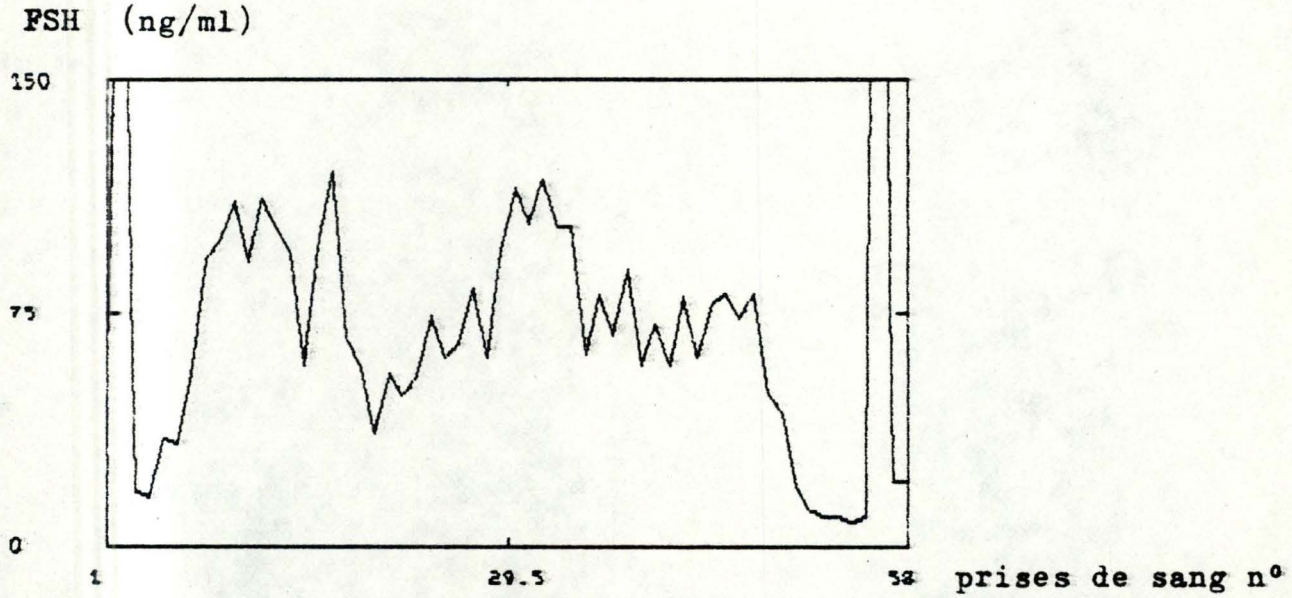
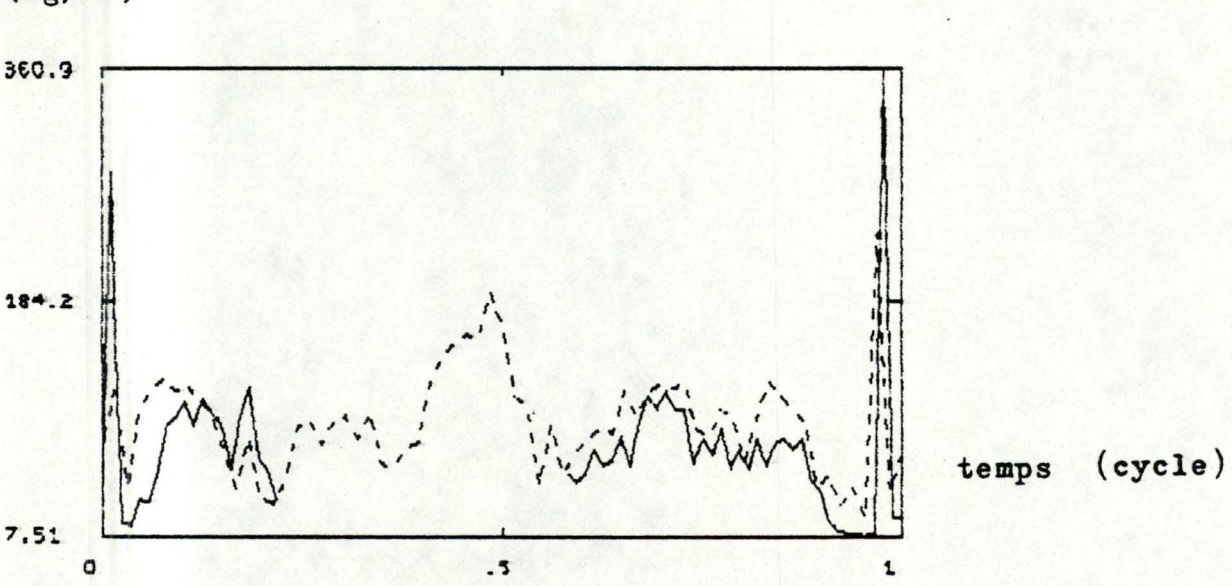


fig 48 : Brebis 239 secrétion de FSH au cours du cycle de 13 jours

fig.49 :Superposition des courbes de FSH du cycle de 13 jours chez la brebis 239 et du cycle de 17 jours chez la brebis 115



2.4.1.3. Le cycle intermédiaire de la brebis 239

Un seul cycle de durée intermédiaire a été observé au cours des expériences, celui-ci avait une durée approximative de 13 jours et 12 heures.

Le profil de sécrétion de LH (fig.12) est assez semblable à celui décrit pour les autres cycles. Il se caractérise par une décharge ovulante au jour 0 et, par un taux basal parcouru de brêves fluctuations pendant le cycle.

Le profil de la sécrétion de FSH (fig.48) semble se dessiner en deux vagues de longueurs respectives de 4,5 et 8,5 jours environ, la seconde étant à peu près de durée double de la première.
Ces considérations nous amènent à faire une analogie entre ces 2 vagues et la première et la dernière vague du cycle long pour lesquelles le rapport de durée était aussi environ de deux , et pour un cycle de 17 jours, ces vagues étaient de 3.7 et 7 jours approximativement. En tenant compte de ce qui vient d'être dit, nous avons calculé que la durée du cycle, s'il avait été complet aurait été de plus ou moins 20 jours. Dans ces conditions, nous avons superposé sur un même graphique les 2 vagues du cycle de 13 jours et la première et la dernière vague des cycles longs.
L'unité temps employée en abscisse est de 1 cycle, ce qui nous permet de respecter les proportions entre la durée des vagues.Une certaine analogie de sécrétion s'en dégage surtout pour la brebis 115 (fig.49)

Le profil de la sécrétion de P (fig.24) se caractérise par une hausse rapide à partir du jour + 2, puis plus progressive à partir du jour + 3. La concentration en P continue d'augmenter jusqu'en fin de phase lutéale, vers le jour - 4, où elle atteint un maximum pour retourner au niveau basal vers le jour - 1.

2.4.2. Analyse des taux hormonaux

2.4.2.1. Le premier cycle long

Le tableau 22 donne les valeurs des taux de base pour la LH chez les différents animaux, obtenues après soustraction des données recueillies au jour 0 du cycle. Les mêmes valeurs calculées pour la FSH sont reprises dans le tableau 23.

Nous avons également indiqué dans le tableau 24 pour chaque brebis, le taux moyen de la P après soustraction des données recueillies aux jours - 1, 0 et + 1 et la valeur maximale enregistrée au cours du cycle.

Tableau 22 : taux de base moyens (avec écart type, nombre d'observation et coefficient de variation) de la LH au cours du cycle

brebis n°	LH [ng/ml] $\bar{X}$	S	(n)	CV%
18	9.03	3.97	(66)	44.0
86	6.83	2.53	(64)	37.0
91	13.17	4.86	(67)	36.9
115	6.93	2.91	(59)	42.0
211	7.06	4.40	(62)	62.3

TABLEAU 23 : TAUX DE BASE MOYENS (avec écart-type,Nbre de données et Coef. de variation) DE LA FSH AU COURS DU CYCLE.

BREBIS N°	FSH (Ng/Ml)			
	$\bar{X}$	S	(n)	CV(20)
18	77.33	35.9	66	46.5
86	74.11	37.3	64	50.4
91	120.47	42.7	67	35.5
115	94.79	34.8	59	36.7
211	25.37	11.1	62	43.9

TABLEAU 24 : TAUX MOYENS (avec écart-type,Nbre de données et CV de la P. en phase latérale et valeurs maximales atteintes au cours de cette période)

BREBIS N°	PROGESTERONE (Ng/Ml)				
	$\bar{X}$	S	(n)	CV(20)	VALEUR MAX.
18	1.54	0.85	58	55.1	2.87
86	2.73	1.53	56	56.2	5.22
91	0.85	0.37	59	43.7	1.62
115	0.60	0.31	51	51.2	1.36
211	1.22	0.70	54	57.8	3.33

Il est intéressant de remarquer que, malgré la variabilité inter-dosage, les 2 brebis présentant les taux de P les plus bas en phase lutéale, sont celles qui ont débuté la saison de reproduction par un cycle long, les 3 autres brebis ayant développé un cycle court.

Nous constatons également que les valeurs moyennes et maximales de la concentration en P de la brebis 86 sont nettement supérieures à celles des autres brebis.

Nous avons aussi relevé les valeurs maximales de LH et FSH enregistrées chez les différents animaux au moment du pic préovulatoire et le taux basal moyen (avec l'écart - type, le nombre d'observations et le CV) de la progestérone aux jours - 1, 0 et + 1.

Tableau 25 : valeurs max. de LH et FSH au jour 0 et taux basal moyen de P en période périovulatoire

Brebis n°	LH (ng/ml)	FSH (ng/ml)	P (ng/ml)			
			$\overline{X}$	S	n	CV(%)
18	54.39	211.17	0.49	0.16	12	33
86	50.98	347.84	0.20	0.06	12	31
91	111.31	602.83	0.12	0.03	12	27
115	63.84	235.63	0.18	0.09	12	51
211	402.93	73.04	0.31	0.07	12	22

Il faut signaler que les valeurs moyennes de P ainsi que les variances et CV mentionnés dans ce tableau sont surestimés étant donné les interférences causées par l'oestradiol dans nos dosages de P. Oldham et al. (1979) ainsi que Pant et al. (1973) observent en effet un pic d'oestradiol quelques heures avant la décharge de LH.

Il apparaît des tableaux 22, 23, 24 et 25 que le taux de base de LH au cours du cycle est assez variable (CV $\pm$ 44 %), reflètant la pulsatilité de la LH et que sa moyenne se situe autour de 8.6 ng /ml.
Les valeurs des pics enregistrés au jour 0 sont très élevées et peuvent atteindre 400 ng / ml.

Les CV élevés pour les taux de FSH au cours du cycle sont explicables par la sécrétion en vagues. Le taux de base moyen se situe autour de 78.4 ng/ml. Les décharges observées au jour 0 peuvent atteindre 600 ng/ml.

Les taux de progestérone se situent autour de 0.26 ng/ml en période périovulatoire. Les valeurs maximales atteintes en phase lutéale varient de 1.36 pour la brebis 115 à 5.22 ng/ml pour la brebis 86.

2.4.2.2. Les cycles courts

Les valeurs de concentration en LH et FSH figurant dans les tableaux 26,27 et 28 sont obtenus de la manière renseignée pour le cycle long.

Pour la P, seule la valeur maximale observée au cours du cycle est reprise (tableau 29).

TABLEAU 26 : Taux de base moyens (avec écart types,Nbre de données et Coef.de variation) de la HL au cours du cycle.

BREBIS N°	LH (Ng/Ml)			
	$\bar{X}$	S	(n)	CV(20)
18	8.29	1.94	13	23.4
86	7.28	2.09	19	28.7
115	4.14	1.98	9	47.8
211	5.88	1.37	14	23.3

TABEAU 27: Taux de base moyens(avec écart-type,Nbre de données et Coef. de variation) de la FSH au cours du cycle.

BREBIS N°	FSH (Ng/Ml)			
	$\bar{X}$	S	(n)	CV(20)
18	82.66	57.12	13	69.1
86	73.72	42.13	19	57.1
115	109.65	27.23	9	24.8
211	45.78	16.48	14	36.0

TABLEAU 29 : Valeurs de concentration en P maximales observées au cours du cycle.

BREBIS N°	P. Valeur Max. (Ng/Ml)
18	0.649
86	0.885
115	0.256
211	0.554

TABLEAU 28 : Valeurs maximales de LH et FSH enregistrées au jour 0.

BREBIS N°	LH max.	FSH max.
18	45.06	136.08
86	50.98	421.70
115	34.95	309.43
211	402.93	81.56

Il ressort des tableaux 26, 27, 28 et 29 que la sécrétion de LH est très similaire à celle décrite pour les cycles longs. Le taux basal est assez variable et sa moyenne est environ de 6.4 ng/ml. Les valeurs enregistrées au jour 0 atteignent 400 ng/ml.

Le taux moyen pour la FSH se situe aux alentours de 78 ng/ml avec un CV de l'ordre de 46.8 % de moyenne qui est à mettre en relation avec la sécrétion en vague (sauf pour la brebis 86) . Les valeurs observées au jour 0 dépassent 420 ng/ml.

Les valeurs maximales de concentration en P relevées au cours du cycle sont du même ordre de grandeur pour les brebis 18 et 211, supérieure pour la brebis 86 et nettement inférieure pour la 115 qui rappelons - le, n'a pas ovulé en début de cycle. la valeur maximale pour cette brebis est d'ailleurs très proche du taux moyen de P en phase périovulatoire du cycle long (0.26 ng/ml) , tandis que celle des autres brebis est supérieure au double ou même au triple (brebis 86).
Toutefois, ces valeurs demeurent très faibles en comparaison de celles observées pendant le cycle de 17 jours.

Les taux hormonaux au cours du cycle sont donc très similaires à ceux du cycle de 17 jours en ce qui concerne la sécrétion de LH et FSH, tandis que les maxima de P sont nettement inférieurs à ceux observés pendant le cycle long.

2.4.2.3. Le cycle de 13 jours

Toutes les valeurs données par les tableaux 30 et 31 sont obtenues de la façon décrite pour le cycle de 17 jours.

Tableau 30 : Taux de base moyens de LH et FSH et taux moyen de P (avec écart type, nombre de données et CV) au cours du cycle de 13 jours chez la brebis 239

	$\overline{X}$	S	n	CV (%)
LH (ng /ml)	24.95	20.25	50	81.2
FSH (ng /ml)	69.91	29.86	50	42.7
P (ng /ml)	0.696	0.303	42	43.5

La valeur maximale de concentration en P observée au cours du cycle est 1.176 ng / ml .

Tableau 31 : valeurs maximales de LH et FSH et taux basal de P (avec écart type, nombre de données et CV) en phase périovulatoire

LH max (ng / ml)	:	402.93
FSH max (ng / ml)	:	360.90
P (ng / ml)	:	$\overline{X}$ 0.198
		S 0.083
		n 12
		CV 41.9

Ces 2 tableaux nous révèlent une moyenne de LH élevée (24.95 ng / ml). Les taux au jour 0 dépassent 400 ng / ml.

Le taux basal de FSH est de 69.91 ng / ml de moyenne avec un CV de 42.7 % reflètant la sécrétion par vagues. La concentration maximale enregistrée en phase périovulatoire est de 360 ng/ml.

Le taux basal de P se situe autour de 0.198 ng / ml et le maximum atteint en phase lutéale est 1.176 ng / ml.

Le cycle de 13 jours chez la brebis 239 semble donc caractérisé par des taux élevés de LH et une faible sécrétion de P dont les maxima n'atteignent pas ceux observés au cours du cycle de 17 jours.

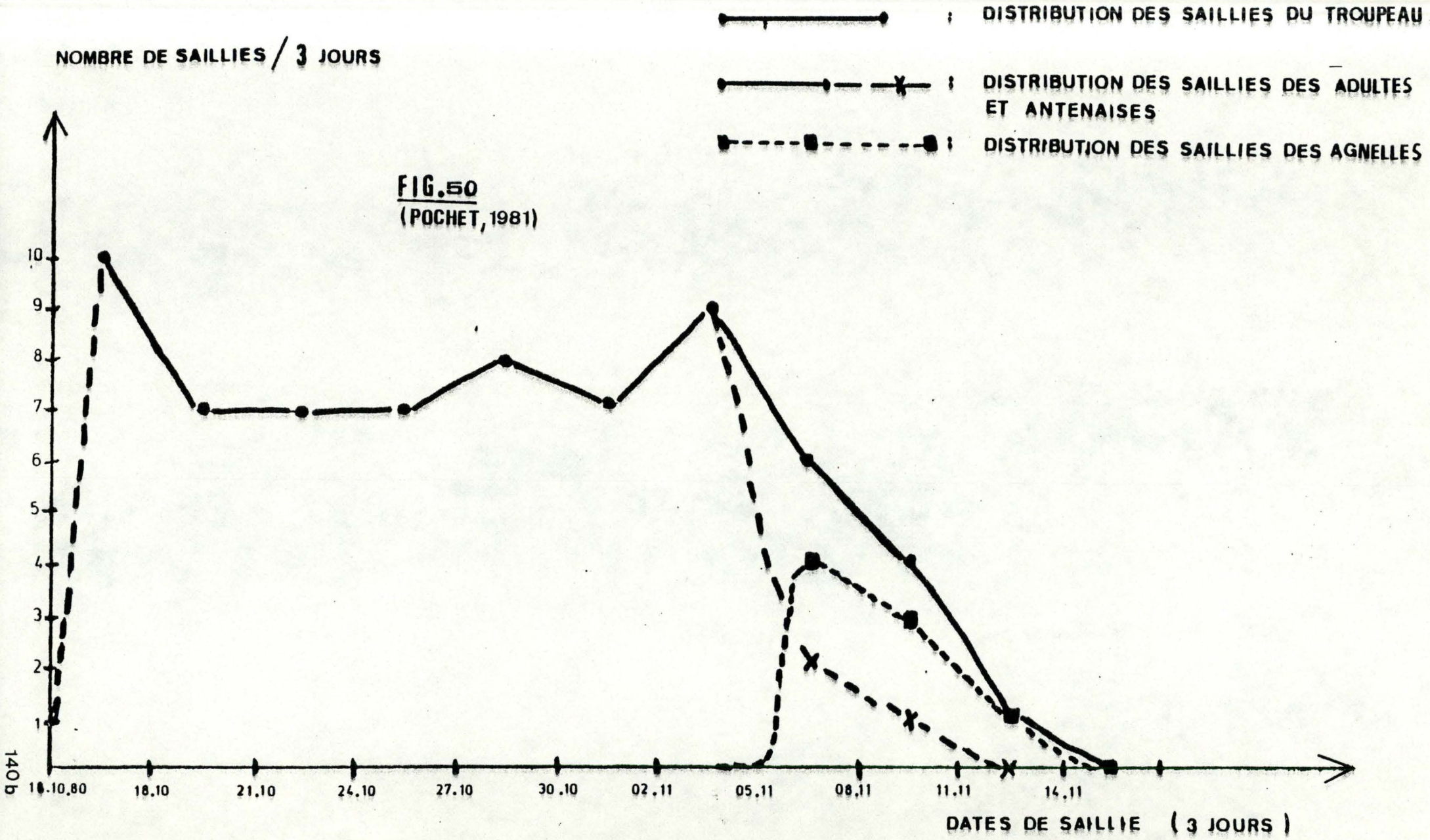


FIG.50
(POCHET, 1981)

D. DISCUSSION

1. Le début de la saison sexuelle induite par "effet bélier"

Six brebis ont été soumises à la présence du bélier en fin d'anoestrus. L'une d'entre elles (brebis 86) est entrée en cycle avant l'introduction du mâle tandis que les 5 autres entrent en chaleurs entre le 20 et le 28 septembre, soit 18 à 25 jours après l'introduction du bélier.

Selon une étude réalisée en Wallonie par le Service du Petit Elevage du ministère de l'Agriculture (1983) (tableau 1), 13 % seulement des brebis entrent en cycle pendant la seconde quinzaine de septembre, et selon l'ITOVIC français (fig. 1), 13 % environ pendant l'entièreté de ce mois. Pochet (1981) réalisant une étude au centre même où se sont déroulées nos recherches, mentionne les premières saillies vers le 16 octobre 1980.(fig.50)

Il est donc probable que l'induction de cycle chez la brebis 86 soit une réponse aux modifications de la photopériode naturelle.

D'autre part, pour les 5 autres brebis, il y a eu avancement de la saison de reproduction avec synchronisation partielle des oestrus sur 8 jours, suite à l'introduction du bélier. Ceci serait à comparer, pour un nombre plus élevé d'animaux, aux résultats de Eyal (1958) et de Prud'hom et Denoy (1969) qui distinguent 2 pics de fréquence d'apparition des chaleurs, espacés de 5 - 6 jours.

L'action du bélier sur la physiologie de la femelle est très rapide puisqu'une charge de LH survient en moyenne 42.8 h. après la présence du mâle avec des extrêmes de 20 et 86 h. Nos résultats sont en accord avec les observations de bon nombre d'auteurs, bien que la réponse à la présence du bélier paraisse plus lente chez la Texel (tableau 32).

Tableau 32 : Délai d'apparition du pic de LH consécutif à l'effet bélier

Auteur	Race	Délai (heures)
Knight et al., 78	Romney	36
Oldham et al., 79	Merino	27
Cognié et al., 78	Prealpes	25
	Ile-de-France	20

Cette décharge de LH n'est pas suivie d'ovulation chez 2 des 5 brebis, alors que Oldham et al. (1979) signalent que seules les brebis qui ovulent par la suite présentent ce pic de LH.
Chez les brebis dont la décharge de LH n'a pas entrainé d'ovulation, nous observons un second pic de LH qui cette fois conduit à l'ovulation.

La première ovulation due à la première ou à la seconde décharge de LH, survient en moyenne 3 jours et 17 heures après la présence du bélier avec des extrêmes de 37 heures et 6 jours. Ceci rejoint les résultats de la majorité des auteurs qui relèvent une ovulation quelques jours après l'introduction du mâle (Signoret, 1980-1982 ; Oldham et al., 1979 ; Martin et al., 1981 ; ...)

Cette ovulation est suivie chez nos brebis, d'un cycle court (4 jours) , d'un cycle long (17 jours) ou d'un cycle intermédiaire (13 jours).
Le cycle de 13 jours ne trouve à notre connaissance, aucun équivalent dans la littérature : les chercheurs s'accordent pour décrire le premier cycle comme étant de courte durée ou de longueur normale (Signoret, 1980, 1982 ; Oldham et al., 1979).

L'ovulation induite par le bélier ainsi que celle suivant le cycle court n'est pas accompagnée de chaleurs. De même, Signoret (1982), Oldham et al. (1979) et Oldham et Martin (1979) n'observent généralement pas de comportement sexuel à la première ovulation et après le cycle court.
Les premiers comportements d'oestrus apparaissent donc à la seconde ou à la troisième ovulation.

La saison de reproduction chez la brebis 86 débute par un cycle court suivi de cycles normaux et est identique à l'entrée en cycle induite par l'action de la photopériode (Bister, 1980). Comme nous l'avons observé chez les autres brebis, la première ovulation ainsi que celle suivant le cycle court n'est pas accompagnée de comportement d'oestrus.

Les cycles suivants sont de durée ordinaire excepté chez la brebis 18 pour laquelle la séquence de la longueur des 3 premiers cycles est de 4, 17 et 6 jours.

Ceci est intéressant à signaler étant donné que les seuls cycles courts sont mentionnés, dans la littérature, en début de saison de reproduction (Bister, 1980), après l'"effet bélier" (Signoret, 1980, 1982 ; Oldham et al., 1979;...) et chez les brebis souffrant de la maladie du trèfle (N.R. Adams and C.M. Oldham cités par Oldham et Lindsay, 1980) causée par le pâturage en prairie oestrogénique.
La brebis concernée ne répond à aucune de ces conditions.
L'observation de ce cycle court nous laisse d'autant plus perplexes qu'il est suivi d'un cycle normal.

2. Sécrétions hormonales en fin d'anoestrus saisonnier et au cours des premiers cycles induits par "effet bélier"

Bister (1980) a mesuré au cours de l'anoestrus un taux de LH similaire aux taux de base en cycle concordant avec les profils hormonaux que nous avons observé en fin d'anoestrus saisonnier. Quelle que soit la longueur du cycle, le profil de sécrétion de LH se caractérise par une décharge importante au jour 0 et un taux basal pendant le cycle.

Nous avons enregistré de fortes variations individuelles, alors que la durée du cycle ne semble pas influencer les taux de LH. C'est ainsi que le taux

de base est de 6.83 ng / ml chez un animal et de 20.95 ng / ml chez un autre.
Ces valeurs sont très supérieures à celles trouvées dans la littérature qui se situent en général entre 1 et 5 ng / ml.
La dégradation d'un produit utilisé dans les dosages est probablement à l'origine des taux importants observés tandis que les importantes différences individuelles sont dues, en partie du moins, aux variations inter-dosages, les échantillons sanguins étant dosés brebis par brebis.

L'importance et la variabilité des décharges de LH au jour 0 trouvent certainement les mêmes causes. Certains maxima que nous avons relevés dépassent 400 ng / ml alors que les valeurs renseignées dans la littérature se situent fréquement entre 50 et 150 ng / ml (Niswender et al., 1968 ; Pelletier et al., 1968, 1977) cependant que Bister (1980) enregistre des niveaux de l'ordre de 200 ng / ml.

Nous avons observé une augmentation du taux de LH du jour - 3 au pic ovulatoire qui semble confirmer les observations de Hauger et al. (1977) et Legan et Karsch (1979). Ce profil n'est cependant pas observable chez toutes les brebis ni pour toutes les décharges de LH chez une même brebis (fig. 11). Ce phénomène ne semble donc être un fait ni absolu ni individuel. Par conséquence, nous ne pouvons trancher entre cette théorie et celle des chercheurs qui observent une apparition brusque et un retour aussi brutal au niveau de base à la fin du pic (Bindon et al., 1979 ; Pelletier et Thimonier, 1969 ; Thimonier et Pelletier, 1969)

D'autre part, nous avons relevé chez les brebis 18 et 115, une décharge de LH apparemment non ovulatoire, survenant entre les 2 premières vagues de FSH pendant le premier cycle long (fig.32 et 35).
La concentration plasmatique en P chez les deux autres brebis est faible à ce moment en raison du démarrage très lent de la fonction lutéale.

La concentration en E2 est par contre élevée au moment des minima des vagues de FSH (Bister, 1980). Dès lors, cette décharge de LH pourrait avoir pour origine un feed-back positif entre E2 et LH qui serait autorisé par une faible concentration en P. Chez les autres brebis, la concentration en P est plus élevée à ce moment (fig.33,34 et 36) et inhiberait le centre cyclique hypothalamique.

La sécrétion de FSH , en fin d'anoestrus, se fait par vagues et ne semble pas altéré par l'introduction du bélier, si ce n'est l'apparition des pics préovulatoires.

Les taux de FSH que nous avons relevés ne semblent pas influencés par la longueur du cycle. La moyenne de ces taux qui est de 77.4 ng / ml concorde avec les valeurs observées par Bister (1980) mais des taux supérieurs sont parfois enregistrés au jour 0 et peuvent atteindre des valeurs allant de 73 chez certains animaux jusqu'à plus de 600 ng / ml chez la brebis 91. Bister (1980) enregistre des taux atteignant jusqu'à 700 ng / ml chez des brebis de race Texel.
La brièveté de la décharge et l'espacement des échantillonnages sanguins ne nous permet pas d'enregistrer la valeur maximun et explique la variabilité des taux enregistrés au jour 0.

L'émission de FSH se fait par vagues pendant les différents cycles. Celles-ci sont au nombre de 3,2 ou une respectivement pour les cycles de 17, 13 et 4 jours faisant suite à l'introduction du bélier.
Cette sécrétion rythmique est également relevée en saison de reproduction au cours du cycle normal par Bister (1980), Jacques (1983) , Bister et Paquay (1983) ainsi que Miller et al. (1981).
Rappelons cependant que nous avons observé chez la brebis 86 une sécrétion de FSH qui ne trouve aucune analogie dans la littérature et qui nous paraît anormale.

La première vague (unique vague du cycle court) est formée par les 2 pics périovulatoires de FSH. D'autre part, selon nos résultats, les seconde et troisième vagues semblent pouvoir se dédoubler. Ceci explique la variabilité du nombre de vagues observé par certains auteurs et notamment Jacques (1983) qui relève 3 ou 4 vagues de FSH pendant le cycle en saison sexuelle.

Le cycle de 17 jours est donc bien caractérisé par 3 vagues de FSH, la première se scindant en pics pré et postovulatoires et les 2 dernières pouvant se dédoubler en sous-vagues.
La durée de ces vagues pour un cycle de 17 jours est d'environ 4, 6 et 7 jours.

Nous avons également mis en évidence une analogie entre l'unique vague du cycle de 17 jours, tandis que les 2 vagues du cycle de 13 jours sont similaires à la première et la dernière vague du cycle normal.

Jacques (1983) met en évidence 3 vagues de croissance folliculaire au cours du cycle de 17 jours en relation avec les fluctuations de FSH : chaque vague de FSH entraîne une vague de croissance de tous les follicules qui ont commencé à se développer. Cette relation s'accorde avec ce que nous connaissons des propriétés folliculostimulantes.
De plus, Niswender et al. (1974) décrivent lors de chaque cycle, trois vagues dans les taux d'oestradiol, la première se situant vers le 4° jour la seconde vers le 11^{me} jour et la principale du 14 au 17^{me} jour, jour du pic de LH (Sherwood et Mc Shaw, 1977). Ces maxima correspondent à peu près avec les minima des vagues de FSH.
Chaque vague de FSH entraîne avec elle une vague de croissance de tous les follicules qui ont commencé à se développer. Parallèlement, la sécrétion d'E2 augmente jusqu'à ce que le taux de FSH chute, puis diminue à son tour, les follicules n'étant plus stimulés. Le mécanisme de feed-back entre la FSH et l'E2 serait responsable de l'atrésie des follicules à moins qu'une décharge de LH rendue possible par la chute de la P ne provoque la maturation définitive et l'ovulation.

En début de saison de reproduction induite par effet bélier, la déficience de la fonction lutéale permettant ainsi le feed-back pasitif entre E2 et LH entraînant une décharge de LH après la première ou la seconde vague de FSH, selon la durée de vie du CL.

Cette théorie pourrait expliquer l'existence des 3 types de cycles observés suite à l'introduction du bélier en fin d'anoestrus.

Le niveau de la progestérone reste très faible (0.22 ± 0.06 ng / ml) et stable en fin d'anoestrus en accord avec les observations de Bister (1980) en anoestrus.

En début de saison sexuelle induite par la présence du bélier, les taux d'émission ainsi que les profils de sécrétion de la progestérone nous sont apparus être en relation étroite avec la longueur des cycles et la sécrétion de P avant le cycle (priming à la progestérone).

Nous avons relevé une faible élévation de P (taux maximum moyen = 0.602 ng / ml) pendant le cycle court consécutif à l'introduction du bélier chez les brebis 18 et 211. Cette élévation se manifeste pendant une trentaine d'heures.

Il est cependant intéressant de noter que cette sécrétion éphémère de P n'est observée que lorsque le cycle débute par une ovulation (fig. 46). Ceci montre que cette production n'est pas due à une sécrétion des surrénales ni à une certaine lutéinisation des follicules ovariens, mais est le fait d'un véritable corps jaune apparu après l'ovulation.
De plus, les surrénales, qui produisent un peu de P, ne le font pas en réponse à une stimulation de LH (Baird, Mc Cracken et Goding, 1971, cités par Bister, 1980) , tandis que la période du cycle court correspond au temps nécessaire pour la croissance et la régression des follicules ovariens (Brand et De Jong, 1973 ; Smeaton et Robertson, 1971).

Les résultats de Martin et al. (1981), Oldham et Martin (1979) signalant la régression prématurée du CL confirment nos observations.

La sécrétion de P lors du cycle court est donc le fait d'un corps jaune apparu après ovulation mais dont la vie est brève.

Le profil de sécrétion de P observé chez la brebis 86 pendant le cycle de 17 jours concorde avec les données de la littérature décrivant cette sécrétion en saison de reproduction (Bister, 1980 ; Jacques, 1983) : la concentration en P augmente assez rapidement pour atteindre un plafond vers le jour 7 où elle se maintient jusqu'au jour - 3 pour chuter ensuite au niveau basal.

Le profil enregistré chez les autres brebis au cours du premier cycle de 17 jours faisant suite à la présence du bélier, se caractérise par un démarrage plus lent de la fonction lutéale, une absence de plafond de sécrétion et une chute moins brutale du taux de P.

De même, la concentration en P pendant le cycle de 13 jours ne plafonne à aucun moment de la phase lutéale, mais augmente jusqu'à la fin de cette période avant de chuter au taux basal.

La particularité de ces profils hormonaux ainsi que la faiblesse des taux de P évoquent très probablement une déficience de la fonction lutéale lors des premiers cycles induits par effet bélier.

Le taux maximum de P est de 1.18 ng / ml pendant le cycle de 13 jours et varie de 1.36 à 3.33 ng / ml pendant le cycle de 17 jours alors que Bister (1980) observe des valeurs moyennes de 4.64 ng / ml lors de la sécrétion du CL au cours du cycle normal. Les valeurs mentionnées par cet auteur sont proches du taux maximal enregistré chez la brebis 86 pendant le cycle normal (5.22 ng / ml).
Cette variabilité pour le cycle de 17 jours est due à une production plus importante de P (maximum moyen = 3.1 ng / ml) par les brebis dont le cycle normal est précédé d'un cycle court. Chez les brebis débutant la saison sexuelle directement par un cycle long, le taux maximal moyen est de 1.49 ng / ml.

Ce fait serait dû à l'influence du priming à la P sur la fonction lutéale du cycle.

Les taux de progestérone en période périovulatoire se situent autour de 0.26 ng /ml et sont très proches des valeurs observées par Bister (1980).

3. L'"effet bélier"et la pulsatilité de la sécrétion de LH

La pulsatilité que nous avons calculée en fin d'anoestrus est très faible (1 pulse toutes les 6 heures) et est identique à celle observée par Bister et Paquay (1982) chez la Texel en anoestrus.
Pour Baird (1978), la pulsatilité en saison sexuelle est de 1 pulse par heure en phase folliculaire et de 1 par 3.33 heures en phase lutéale.

La pulsatilité, le taux basal et le taux moyen **augmentent** après l'introduction du bélier en accord avec les résultats de Poindron et al. (1979), Chesworth et Toit (1974) et Martin et al. (1983). La fréquence des pulses est de l'ordre de 1 pulse toutes les 3 h. 1/2 en moyenne, après la présence du mâle.

La demi-vie de l'hormone dans le sang est de l'ordre de 27 minutes et est comparable à celle mesurée par Bister et Paquay en 1982 (T 1/2 ≃ 22 min.) grâce à l'étude de la concentration plasmatique après une décharge pulsatile, par Kaltenbach et al. en 1972 (T 1/2 ≃ 24 min.) et par Resko et al. en 1974 (T 1/2 ≃ 28 min.) grâce à des injections de LH marquée exogène.

La concordance de nos résultats avec les données de la littérature semble confirmer notre critère de détermination des pulses.

De même, en accord avec Jacques (1983), nous avons observé chez la brebis 86, une absence de pulsatilité qui survient après l'ovulation. Cet auteur signale une absence ou une nette diminution de l'amplitude des pulses pendant une quinzaine d'heures en période postovulatoire.

D'autre part, l'existence d'un second mode de sécrétion rythmique de LH, en fin d'anoestrus, semble ressortir de nos résultats.
Cette sécrétion se caractérise par des hausses de LH plus faibles et moins brusques que les pulses, et apparaissent en moyenne toutes les 1 h. 1/2 chez toutes les brebis, avant et après l'introduction du bélier.

Il n'est fait mention nulle part dans la littérature de ce second mode d'émission de LH, mais l'aspect trop subjectif de bon nombre d'études portant sur la sécrétion de la LH pourrait en être la cause.
Une origine possible de cette émission pourrait peut-être résider en un rythme endogène de l'hypophyse.

4.Mécanismes responsables de l'induction de la saison sexuelle ainsi que de l'apparition de cycles courts et d'ovulations silencieuses

Selon nos résultats, l'induction des cycles consécutive à l'introduction du bélier auprès de brebis en fin d'anoestrus, semble effectivement se faire par une augmentation de la pulsatilité, menant aux décharges de LH comme l'avaient observé Poindron et al. (1979).

Cette décharge de LH n'est cependant pas toujours ovulante comme l'avaient observé Oldham et al. (1979). Dans ce cas, un second pic de LH, menant à l'ovulation, survient quelques jours plus tard.

Dans l'hypothèse où le second rythme de sécrétion serait endogène de l'hypophyse, la stabilité de cette sécrétion, en opposition avec la pulsatilité accélérée de la LH après l'introduction du mâle signifierait que l'action de celui-ci se ferait via l'hypothalamus.
Les mécanismes résideraient en une modification de la sensibilité de l'hypothalamus au feed-back hormonaux entre E2 et LH ou en une action directe du mâle sur les centres hypothalamiques contrôlant l'émission de LH.

Selon Legan et al. (1977) ainsi que Legan et Karsch (1979), l'anoestrus de la brebis serait dû à une hypersensibilité de l'hypothalamus au feed-back négatif de l'E2 sur la sécrétion de LH.
Cependant, Weeler et Carr (1977) invoquent une diminution de la sensibilité hypothalamique au feed-back positif de l'E2 pour expliquer l'anoestrus.
De même, Oldham et al. (1979) pensent qu'une augmentation de la sensibilité de l'hypothalamus à l'oestradiol, consécutive à l'introduction du mâle autoriserait des niveaux plus faibles en oestradiol à stimuler la sécrétion de LH et ainsi provoquer le pic préovulatoire.

Poindron et al. (1980) font cependant remarquer que la stimulation par le bélier doit inverser le feed-back négatif et augmenter la pulsatilité de la sécrétion de LH (feed-back positif de l'E2 sur la LH en absence de feed-back négatif).

Une seconde voie d'action consisterait en un mécanisme oestradiol-indépendant (Oldham et al. , 1979 ; Knight et al. , 1967 ; Martin et al., 1983).
Des brebis ovariectomisées sous implant d'oestradiol voient en effet leur taux de LH augmenter après contact avec le bélier (Martin et al. , 1983).
Cette modification de sécrétion serait due à un effet stimulant direct du mâle sur les centres hypothalamiques contrôlant l'émission de LH.
Le changement de sensibilité au feed-back négatif ne ferait qu'accentuer les modifications de sécrétion de LH sans les initier.

La durée du cycle suivant l'ovulation induite par le bélier peut être de 4, 13 ou 17 jours.

Les cycles courts ainsi que les cycles de 13 jours en début de saison sexuelle induite par la présence du bélier paraissent bien être la conséquence d'un développement anormal du corps jaune comme le suggéraient Oldham et Martin (1979). La chute de P lève l'inhibition au niveau du centre cyclique hypothalamique et autorise le feed-back positif de l'oestradiol sur la LH entraînant la décharge ovulante.

La régression prématurée du CL ne semble pas être la conséquence d'un manque de sécrétion d'oestradiol (Martin, 1979) ou d'un taux élevé de prolactine (Cognié et al., 1978).
Par contre, un traitement à la progestérone, préalable à l'introduction du bélier, diminue fortement la proportion de brebis présentant un cycle court (Martin et al., 1981 ; Hunter et al., 1971).

L'importance du priming à la progestérone sur la fonction lutéale ressort également de nos résultats. La sécrétion de P est plus élevée au cours du premier cycle de 17 jours si celui-ci succède à un cycle court .
Cette observation renforce l'hypothèse avancée par ces auteurs tandis que le cycle court observé chez la brebis 18, après une sécrétion normale de P, semble la contredire. Cependant ce cycle pourrait avoir une origine différente, hormonale ou autre.

L'absence de comportement d'oestrus lors de l'ovulation induite par le bélier n'a pas pour origine un manque d'oestradiol (Martin, 1979 ; Robinson, 1959), mais serait dû à l'absence de phase progestagène avant l'introduc-

tion du bélier (Robinson, 1959). Ceci a été montré par Hunter et al. (1971) par un traitement des brebis à la P préalablement au contact avec le mâle.

Pour Martin (1979), le manque de comportement sexuel lors de l'ovulation faisant suite au cycle court, serait dû à la faiblesse de la sécrétion de la progestérone par le corps lutéal, car une courte phase de P induite suivie d'une injection de PMS a suffit à déclencher l'oestrus.

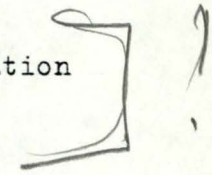
Le comportement sexuel enregistré chez la brebis 18 après le cycle court précédemment cité, peut s'expliquer par la même théorie si l'émission de P au cours de ce cycle atteint des niveaux suffisants.
Ainsi, l'hypothèse de Martin (1979), selon laquelle la sécrétion de P durant le cycle court débutant la saison de reproduction serait insuffisante pour induire l'oestrus mais pourrait assurer la persistance du corps jaune suivant, semble la plus probable.

RESUME ET CONCLUSIONS

Notre travail avait pour buts d'étudier l'influence de l'introduction du bélier en fin d'anoestrus sur la reproduction de la brebis et d'analyser les modifications hormonales consécutives à cette introduction.

Nos essais ont été réalisés sur 6 brebis de race Texel.

Les comportements d'oestrus ont été enregistrés par application de crayon-marqueur sur le poitrail du bélier.



La technique d'endoscopie nous a permis de relever les ovulations et de suivre l'évolution des corps jaunes.

Les profils endocriniens des animaux expérimentaux ont été suivis par le dosage RIA de la LH, de la FSH et de la P.

Des prises de sang sériées effectuées avant et au moment de l'introduction du bélier, nous ont permis d'analyser la sécrétion de LH.

Nous avons observé que :

1) L'introduction du bélier en fin d'anoestrus avance la saison sexuelle et provoque une synchronisation partielle des chaleurs.

2) - Elle provoque une accélération immédiate de la pulsatilité de la LH conduisant à une décharge quelques jours plus tard.
- La sécrétion de FSH ne semble pas modifiée si ce n'est l'apparition des pics préovulatoires.

3) - La première décharge de LH est suivie d'ovulation ou d'un second pic amenant l'ovulation.
- Le premier cycle survenant après cette ovulation peut avoir une durée de 4 , 13 ou 17 jours.
- La première ovulation ainsi que celle suivant le cycle court sont silencieuses. Les premières chaleurs n'apparaissent qu'à la troisième ovulation.
- Les cycles suivants sont de longueur ordinaire chez la majorité des brebis.

4) - Pendant les premiers cycles induits par le bélier, les taux de LH ainsi que ceux de FSH sont similaires pour une brebis quelle que soit la durée du cycle.
- La sécrétion de LH est caractérisée par les décharges au jour 0 et un taux basal pendant le cycle. Toutefois, des pics de LH intermédiaires pendant le premier cycle long, sont parfois enregistrés, pour des concentrations oestrogéniques maximales et de faibles taux de P.
- Il semble exister un second mode de sécrétion rythmique de la LH, différent de la pulsatilité, en fin d'anoestrus et pendant la période suivant la première ovulation. Les fluctuations apparaissent toutes les 1 h. 1/2 environ et sont d'amplitude plus faible que les pulses.

- La FSH est émise par vagues au nombre de 3, 2 ou 1 respectivement pour les cycles de 17, 13 ou 4 jours. Les 2 dernières vagues du cycle normal peuvent se dédoubler tandis que la première vague est formée par les 2 pics périovulatoires.

5) - La sécrétion de P pendant le cycle court est bien due à un CL de vie brève, consécutif à l'ovulation.

- Les premiers cycles faisant suite à l'introduction du bélier sont caractérisés par une déficience de la fonction lutéale conduisant à :
    - un profil particulier et de faibles taux de P pendant les premiers cycles,
    - l'apparition de cycles courts ou de longueur intermédiaire,
    - des ovulations silencieuses,
    - d'éventuelles décharges intermédiaires de LH pendant le premier cycle de 17 jours.

BIBLIOGRAPHIE

- AMMAR-KHODJA FATIMA, HALIMA DARBEIDA, LELIA FRIK, OURIDA AKCHICHE, FAWZIA BOUAOUD et ROGER BRUDIEUX (1976)
  Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord ALGER, t. 67, fasc. 1 et 2
- ANDREWS W.W. and OJEDA S.R. (1981)
  Endocrinology
- BAIRD D.T. (1978)
  Biology of Reproduction 18, 359 - 364
- BAIRD, MC CRACKEN and GODING (1971)
  cités par BISTER (1980)
- BAIRD D.T. and MC NEILLY A.S. (1981)
  J.Reprod. Fert.
- BAIRD D.T. and Mc NEILLY A.S. (1981b)
  J. Reprod. Fertil.
- BAIRD D.T., SWANSTON I.A., Mc NEILLY A.S. (1981)
  Biology of Reproduction 24, 1013 - 1025
- BAKER HWG, BREMNER WJ, BURGER HG, de KRETSER DM, DULMANIS A., EDDIE LW, HUDSON B, KEOGH EJ, LEE VWK, RENNIE GC. (1976)
  Rec. Progr. Horm. Res. 32, 429 - 469
- BARON G., TERTIN C. , JUTISZ M. (1967)
  CR. Acad. Sci. Paris serie D 265 , 2058
- BARRACLOUGH C.A., WISE P.M., TURGEON J. , D. SHANDER, L. DEPAULO and N. RANCE (1979)
  Biol. Reprod., 20, 86 - 97

- BECK T.W. , REEVES J.J. (1973)

J. Anim. Sci. 36, 156 - 570

- BEERS et STRICKLAND S.

Involvment of plasminogen activator in ovulation

- BINDON B.M., BLANC M.R. , PELLETIER J. (1976)

Annales Biol. anim. Biochim. Biophys. 16, 169

- BINDON B.M. , BLANC M.R. , PELLETIER J., TERQUI M., THIMONIER J. (1979)

J. Reprod. Fert. 55, 15 - 25

- BISTER J.L. (1980)

Thèse de doctorat en Sciences - FUNDP (Namur)

- BISTER J.L., JACQUES E. , PAQUAY R. (1983)

Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie, 91 (5)

- BISTER et PAQUAY (1982)

Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie, 90 (5)

- BISTER et PAQUAY (1983)

Theriogenology, 19 (4), 565 - 582

- BLANC M.R. (1980)

Reprod. Nutrition Develop^{t} , 20, 573 - 586

- BLANC M.R., POIRIER J.C. (1979)

Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. , 19, 1011 - 1026

- BRAND A. and de JONG W.H.R. (1973)

J. Reprod. Fert. , 33, 431 - 439

- BRINKLEY H.J. (1981)

Biology of Reproduction , 24, 22 - 43

- BRONSON F.H. and C. DESJARDINS (1974)
Endocrinology 94, 1658 - 1668
- BUNNING E. (1960)
Biol. Clokes, Cold Spring Hab. Symp. Quant. Biol. 25, 249
- CAHILL L.P. (1979)
Thèse de doctorat d'Etat es Sciences Naturelles INRA
- CAHILL L.P. and DUFOUR J. (1979)
An. Biol. Anim. , 19 (5), 1475 - 1481
- CAHILL P. and MAULEON P. (1980)
J.Reprod. Fert. , 58, 321 - 328
- CAHILL L.P. , SAUMANDE ,RAVAULT J.P. (1981)
J. Reprod. Fert. , 62, 141 - 150
- CARTER M.L. , DIERSCHKE D.J. , HAUSER E.R. (2/10/81)
Theoriogenology
- CHARI S. , HOPKINSON C.R.N., DAUNE E. , STURM G. (1979)
Acta endocri. 90, 157 - 166
- CHESWORTH J.M., TAIT A. (1974)
Anim. Prod. 19, 107 - 110
- CHRISTIAN L.E. , EVERSON D.O. and DAVIS S.L. (1976)
J. Anim. Sci. 42 , 1569 (Abstr.)
- CLEGG M.T. , COLE H.H., GANONG W.F. (1964)
Proc. conf. on oestrous cycle in domestic animals, 96 - 103 ,
Lincoln, Nebreska
- COGNIE Y. , POINDRON P. , ORGEUR P. (1978)
Journ. Rech. Ovine, Caprine, Itovic éd. Paris, 339 - 349

- CRAPLET C. and THIBIER M. (1980)
Edition Vigot tome IV (p. 163)
- CROKER K.P. , BUTLER L.G. , JOHNS M.A., Mc COLMB S.C. (1982)
Theriogenology 17 (3), 349 - 354
- CUMMING I.A. , BUCKMASTER J.M., BLOCKEY M.A. de B., GODING J.R., WINFIELD G.G. and BAXTER R.W. (1973)
Biol. Reprod. 9 , 24 - 29
- DEMOULIN A. et al. (1980)
Inhibine : origine et site d'action 41, 291 - 302
- DEN HOLLANDER F.C. , SHURSO A.H. (1971)
In Kirxam K.E. , Hunter W.N.
- DENAMUR R. (1968)
J. Anim. Sci. 27, Suppl. 1; 163 - 180
- DERIVAUX J. , ECTORS F., HENDRICK J.C., FRANCHIMONT P. (1974)
Ann. End . 35, 614 - 621
- DYRMUNDSSON O.R. (1973)
Anim. Breed. Abstr. 41, 273 - 289
- DYRMUNDSSON O.R. , LEES J.L. (1972)
J. Agric. Sci. Camb. 79, 269 - 271
- ECTORS F. , HENDRICK J.C., FRANCHIMONT P. , DERIVAUX J. (1974)
Ann. Endoc. 35, 489 - 497
- EDDIE L.W. , BAKER H.W.G. , HIGGINSON R.E. , HUDSON B. (1979)
J. Endocrin. 81 , 49 - 69
- ERICKSEN G. and HSUEH H.J.W. (1978)
Endocrinology 103, 1960 - 1963
- ESPEY et RONDELL (1968)
Am. J. Physiol. , 214, 326 - 329

- EYAL E. (1958)
Agric. Res. 8 , 359 - 366
- FEYTMANS (1980)
Cours d'introduction à la statistique
- FINDLAY J.K. and CUMMING I.A. (1976)
Biology of Reproduction 15, 335 - 342
- FLETCHER I.C. , LINDSAY D.R. (1971)
J. Reprod. Fert. 25 , 253 - 259
- FOSTER J.P., HOLLAND D.T. , JEFFCOATE S.L. , CRIGHTON D.B. (1974)
J. Endocri. 61 , L XIII, Abstr.
- FOSTER D.L.L., RYAN K. (1979)
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 19 , 1369 - 1380
- FRANCHIMONT P., DEMOULIN A. , PROYARD J.V., HAGELSTEIN M.T.H. ?,
WALTON J.J., WATTES G.M.H. (1978)
Int. J. Androl. suppl. 2 , 69 - 79
- FRANCHIMONT P. , PROYARD J.V., HAGELSTEIN M.T.H., RENARD CH. ,
DEMOULIN A. , BOURGUIGNON J.P., HUSTIN J. (1979)
Vitam. Horm. 37 , 243 - 302
- FRANCHIMONT P., PROYARD, HAGELSTEIN, RENARD, DEMOULIN , BOURGUIGNON,
JUSTIN J. (1980)
Vitamines and hormones (sous-presse)
- GALLO ROBERT V. (1981)
Biology of reproduction 24 , 771 - 777
- GODING Jr, CATT K.J., BROWN J.M., KALTENBACH C.C., CUMMING I.A.,
MOLE B.J. (1969)
Endocr. 85 , 133 - 142

- GOLDBERG V.J. , RAMWELL P.W. (1975)
Physiol. Rev. 55 , 325 - 351
- GOLDMAN B.D. , ZARROW M.X. (1973)
Hand. Physiol. VII Endocr. II. Fem. Reprod. System I 24 , 547 - 572
- GOODMAN R.L. et KARSCH F.J. (1980)
Endocrinology 107 , 1286 - 1290
- GOODMAN A.L. , NIXON W.E. , JOHNSON D.K. , HODGEN G.D. (1977)
Endocrinology 100, 155 - 161
- GREENWOOD F.C. , HUNTER W.M. , GLOVER S. (1963)
Bioch. I , 89 , 114 - 121
- HAUGER R.L. , KARSCH F.J. , FOSTER D.L. (1977)
Endocr. 101 , 807
- HERBERT J., STACEY P.M., THORPE D.H. (1978)
J. Endocr. 78, 389 - 397
- HOAK D.C. and SCHWARTZ N.B. (1980)
Proc. Nath. Acad. Sci. U.S.A. 77 (8) , 4953 - 4956
- HOFFMANN K. , IN FOLLET B.K. and FOLLET D.E. (1981)
Biol. clocks and seasonal reproductive cycles, Colston papers N°32,
John Wright and Sons, Bristol
- HUNTER G.L. , BELONJE P.C. and NIEKERK C.H. (1971)
Agroanimalia 3 , 133 - 140
- HUNTER W.M. , GREENWOOD F.C. (1962)
Nature 194 , 495 - 496
- IRELAND J.J. et ROCHE J.F. (1982)
J. Reprod. Fert. 64, 295 - 302

- JACKSON G.L. , ROCHE J.F. , FOSTER D.L. , DZIUK P.J. (1971)
Biol. Reprod. 5, 5
- JACQUES E. (1983)
Mémoire de fin d'études
- JACQUES E. (1984)
Communication personnells
- JENNER J.A., de KONING J. and VAN REES G.P. (1982)
Acta Endocrinologica 101, 501 - 506
- de JONG F.H. et SHAPE R.M. (1976)
Nature 263 , 71 - 72
- KALTENBACH C.C. , SCHROFF L.C. , KLINDT J.M. and DUNN T.G. (1972)
Biol. Reprod. 7 , 135 - 146
- KAMMERLADE W.G., WELCH J.A. , NALBANDOV A.V. , NORTON H.W. (1952)
J. Anim. Sci. 11 , 646 - 655
- KANN G., MARTINET J., SCHIRAR A. (1977)
Modification of gonadotrophin secretion during natural and artifical hyperprolactinemia in ewes.
- KARSCH , BITTMAN , LEGAN (1981)
Les colloques de l'INRA, Photoperiodism and Reproduction in Vertebrates
- KESNER J.S. , CONVEY E.M. (1982)
Journal of animal Science 54 (4)
- KESNER J.S. , CONVEY E.M. and ANDERSON C.R. (1981)
Endocrinology 108 , 1386

- KIRKWOOD R.N. and HUGUES P.E. (1980)
Anim. Prod. , 31 , 205 - 207 et 209 - 211
- KNIGHT T.W. and LYNCH P.R. (1980)
Anim. Reprod. Sci. 3 , 133 - 136
- KNIGHT T.W. , PETERSON A.J. , PAYNE E. (1978)
Theriogenology 10 , 343 - 353
- KNOBILL E. (1981)
Biology of Reproduction 24 , 44 - 49
- LAND R.B. , CARR W.B. , Mc NEILLY A.S. and PREECE R.D. (1980)
J. Reprod. Fert. 50 , 73 - 78
- LAND R.B. , THIMONIER J. , PELLETIER J. (1970)
C.R. Acad. Sci. Paris , 271 , 1549 - 1551
- LAND R.B. , WHEELER H.G. , CARR W.R. (1976)
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 16 , 521 - 528
- LEFEVRE B. et al. (1981)
Int. J. Fert. 26 (4) , 295 - 296
- LEGAN S.J. and KARSCH F.J. (1979)
Biol. Reprod. 20 , 74 - 85
- LEGAN S.J. , KARSCH F.J. , FOSTER D.L. (1977)
Endocrin. 101 , 818 - 824
- L'HERMITE M. and MIDGLEY A.R.J. (1971)
J. Clin. Endocr. Metab. 33 , 68 - 76
- LINDSAY D.R. , COGNIE Y. , PELLETIER J., SIGNORET J.P. (1975)
Influence of the presence of rams on the timing of ovulation and discharge of LH in ewes. physiol. Behav. 15 , 423 - 426

- LIPNER H. (1973)
Handbook of Physiol. VII , Endocrin. II, Female reprod. Syst. part I, 18 , 409 - 437
- LISHMAN A.W. , HUNTER G.L. (1966)
S. Afr. J. agric. Sci. 9 , 993 - 1003
- LORENZEN J.R. , CHANNING C.P. and SCHWARTZ N.B. (1978)
Biol. Reprod. 19 , 635 - 640
- LUMPHIN M. , NEGRO-VILAR A. , FRANCHIMONT P. (1981)
Endocrinology 108 , 1101 - 1104
- Mc NATTY K.P., GIBB M. , DOBSON C. and THURLEY D.C.(1981 a)
J. Endocr. 90 , 375 - 385
- Mc NATTY K.P. , GIBB M. , DOBSON C. , THURLEY D.C. and FINDLEY J.K. (1981b)
Aust. J. Biol. Sci.
- Mc NATTY J.R., REVFEIM K.J.A., YOUNG A. (1973)
J. Endocr. 58 , 219 - 225
- Mc NATTY K.P. , THURLEY D.C. (1974)
New. Zealand J. Agric. Res. 17, 309
- MARTIN G.B. (1979)
Theriogenology 12 (5) , 283 - 287
- MARTIN G.B. , SCARAMUZZI R.J. , LINDSAY D.R. (1981)
Austr. J. Biol. Sci. 34 , 569 - 575
- MARTIN G.B. , SCARAMUZZI R.J. , LINDSAY D.R. (1983)
J. Reprod. Fert. 67 , 47 - 55

- MAULEON P. , DAUZIER L. (1965)
Ann. Biol. Bioch. Biophys. 5, 131 - 135
- du MESNIL du BUISSON F. and J.P. SIGNORET (1962)
Ann. Zootech. 11, 53 - 59
- MIDGLEY A.R. , GAY V.L. , GALICARIS L.C.S. , REBAR R.W. , MONROE S.E. NISWENDER C.D. (1968)
In gonadotropins 307
- MILLER K.F. , CRITSER J.K. and GINTHER O.J. (1982)
Theriogenology
- MILLER K.F. , NORDHEIM E.V. and GINTHER O.J. (1981)
Theriogenology 16 , 669 - 679
- MORGAN P.D. , ARNOLD G.W. and LINDSAY D.R. (1972)
J. Reprod. Fert. 30 , 151 - 152
- MORIN L.P., FITZGERALD K.M., RUSAK B., ZUCKER I. (1977)
Psychoneuroendoc. 2 , 73 - 98
- MOSS G.E. and NETT T.N. (1980)
Biology of Reprod. 23, 398 - 403
- MUNRO C.J., Mc NATTY K.P., RENSHAW L. (1980)
J. Endoc. 84, 83 - 90
- NISWENDER G.D. , NETT T.M., AKBAR A.M. (1974)
Reprod. in farm animals , 57 - 81
- NISWENDER G.D., REICHERT L.E., MIDGLEY A.R., NALBANDOV R.V. (1969)
Endocrinology 84, 1166 - 1173
- NISWENDER G.D., ROCHE J.F., FOSTER D.L., MIDGLEY A.R. (1968)
Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 129, 901 - 904

- OLDHAM C.M. et COGNIE Y. (1980)
Proc. Aust. Soc. Anim. Prod. 13, 82 - 85
- OLDHAM C.M., KNIGHT T.W., LINDSAY D.R. (1978)
Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb. 16, 24 - 27
- OLDHAM C.M. , LINDSAY D.R. (1980)
Anim. Reprod. Sci. 3, 119 - 124
- OLDHAM C.M., MARTIN G.B. (1979)
Anim. Reprod. Sci. 1 , 291 - 295
- OLDHAM C.M. , MARTIN G.B., KNIGHT T.W. (1979)
Anim. Reprod. Sci. 1, 283 - 290
- OZAKI Y., LYNCH , WURTMAN R.J. (1976)
End. 98, 1418 - 1424
- PANT H.C., FITZPATRICK R.J., HOPKINSON C. (1973)
Acta endocr. (Kbh) Suppl. 177 , 12
- PAQUAY R. , BISTER J.L. (1983-1984)
Cours de Physiologie de la Reproduction
- PARSONS S.D., HUNTER G.L. (1967)
J. Reprod. Fert. 14, 61 - 70
- PELLETIER J. (1973)
J. Reprod. Fert. 35 , 143 - 147
- PELLETIER J., GARNIER D.H., M.M. de REVIERS, M. TERQUI and R. ORTAVANT (1982)
J. Reprod. Fert. 64, 341 - 346
- PELLETIER J., KANN G., DOLAIS J., ROSSELIN G. (1968)
C.R. Acad. Sci. , Série D, 266 , 2291 - 2294

- PELLETIER J. , KANN G., DOLAIS J., ROSSELIN G. (1968)
C.R. Acad. Sci. Série D, 266, 2352 - 2354
- PELLETIER J., SIGNORET J.P., CAHILL L., COGNIE Y., THIMONIER J., ORTOVANT R. (1977)
Management Reprod. in sheep and goats symp. Wisconsin
- PELLETIER J. et THIMONIER J. (1969)
C.R. Acad. Sci. 268, 573 - 576
- PETERS H., BYSKO A.G., LINTERN M.S., FABER M., ANDERSON M. (1973)
J. Reprod. Fert. 35, 239 - 241
- PLATT T.E., FOSTER G.S., TARNAVSKY G.K. and REEVES J.J. (1983)
Journal of animal science, vol. 56, n°5
- POCHET A. (1981)
Mémoire de fin d'études FUNDP (Namur)
- POINDRON P., COGNIE Y., GAYERIE F., ORGEUR P., OLDHAM C.M. and RAVAULT J.P. (1980)
Physiol. Behav. 25, 227 - 236
- PRUD'HON M. , DENOY I. (1969)
Ann. Zootech. , 18, 95 - 106
- RAMIREZ V.D. (1975)
in H. Physiol. II , 1 - 28
- RAWLINGS N.C., KENNEDY S.W., CHANG C.H., HILL J.P. , HENDRICKS D.M. (1977)
J. Anim. Sci. , 44, 791
- REARDSON T.P. and ROBINSON T.J. (1961)
Australian J. Agri. Res. , 12, 320 - 326

- REEVES J.J., TARNAVSKY G.K., CHAKRABORTY P.K. (1974)
J. Anim. Sci. 38, 369 - 373
- RESKO J.A., NORMAN R.L., NISWENDER G.D. and SPIES H.G. (1974)
Endocrinology 94, 128 - 135
- RICHES J.M., WATSON R.M. (1954)
Austr. J. Agric. Rdes. 5, 141 - 147
- ROBINSON T.J. (1950)
J. Agric. Sci. Camb. 40, 275 - 307
- ROBINSON T.J. (1959)
In cole H.H. / Cupps P.T. Reprod. in domestic mammals. Academie press N.Y. 1, 291 - 333
- ROBERTSON H.A. et HUTCHINSON J.M.S. (1962)
J. Endocrin. 24, 143 - 151
- ROCHE J.F., FOSTER O., KARSCH F.J., COOK B., OZIUK P.J. (1970)
Endocrinology 86, 568
- ROLLAG M.D. , NISWENDERG D. (1976)
Endocr. 98, 482 - 489
- RONVEAU M.F. (1983 - 1984)
Cours d'Histologie
- RUSAK B. (1977)
J. Comp. Physiol. 118, 145 - 164
- SCARAMUZZI R.J., CALDWELL B.V. and MOOR R.M. (1970)
Biol. Reprod., 3 , 110 - 119
- SCHINCKEL P.G. (1954a)
Aust. J. Agric. Res. 5 , 465 - 469

- SCHINKEL P.G. (1954b)

Aust. Vet. J. 30 , 189 - 195

- SHAREHA A.M. , WARD W.R. , BIRCHALL K. (1976)

J. Reprod. Fert. 46, 331 - 340

- SHERWOOD O.D. , Mc SHAW W.H. (1977)

Academie Press (New York) , 17

- SIGNORET J.P. (1975)

Psychoneuroendocr. , 1 , 179 - 184

- SIGNORET J.P. (1980)

Effet de la présence du mâle sur les mécanismes de reproduction chez la femelle des mammifères.

- SIGNORET J.P. (1982)

La Recherche (L'effet mâle)

- SIGNORET J.P. and COGNIE Y. (1975)

Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. , 15 (2) , 205 - 214

- SIGNORET J.P., FULKERSON W.J., LINDSAY D.R. (1982)

Appl. Anim. Ethol.

- SMEATON T.C. , ROBERTSON H.A. (1971)

J. Reprod. Fert. 25, 243 - 252

- STABENFELDT G.H. , HOLT J.A. , EWING L.L. (1969)

Endocr. 85, 11 - 15

- STRICKLAND S. , BEERS W.H. (1976)

J. Biol. chem. 251, 5694 - 5702

- SYKES J.F. , COLE C.L. (1944)

Michigan Quart. Bull. , 26 , 250 - 252

- TERQUI M. , DRAY F. , GOTTA J. (1973)
C.R. Acad. Sci. Paris , 277 , Série D, 1795 - 1798
- THIBIER M. (1981)
Rec. Méd. Vét. 157, 15 - 28
- THIMONIER J. , MAULEON P. (1969)
Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys. 9, 233 - 250
- THIMONIER J. , PELLETIER J. (1969)
Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. 9, 233 - 250
- THIMONIER J. , RAVAULT J.P. , ORTOVANT R. (1978)
Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys. , 18 , 1229 - 1235
- THORBURN G.D. , BASSET J.M. , SMITH I.D. (1969)
J. Endocr. 45 , 459 - 469
- THORPE P. , HERHERT J. (1976)
J. Endocrinol. 70, 255 - 262
- TUREK F.W. , CAMPBELL C.S. (1979)
Biol. Reprod. 20, 32 - 50
- UNDERWOOD E.J., SHIER F.L. and N. DAVENPORT (1944)
J. Agric. W.A. , 11 , Series 2, 135 - 143
- VAN DER LEE S. , BOOT L.M. (1955)
Acta physiol. pharmacol. néerl., 5 , 213 - 214
- VAN DER WESTHUYSEN J.M., C. VAN NIEKERK and G.L. HUNTER (1970)
Agroanimalia 2, 131 - 138
- VANDENBERGH J.G. (1967)
Endocrinology , 81, 345 - 349

- WALTON J.S., Mc NEILLY J.R., Mc NEILLY A.S., CUNNINGHAM F.J. (1977)
J. Endoc. , 75, 127 - 136
- WATSON R.H. and RADFORD H.M. (1960)
Aust. J. Agric. Res. , 11 , 65 - 71
- WEELER A.G. , LAND R.B. (1977)
Anim. Prod. 24, 363 - 376
- WELSCHEN R. , HERMANS W.P. (1977)
J. Reprod. Fert. 50 , 129 - 131
- WHITTEN W.K. (1956)
J. Endocr. , 13, 399 - 404
- WHITTEN W.K. (1958)
J. Endocr. , 17 , 307 - 313
- WHITTEN W.K. (1959)
J. Endocrinol. , 18 , 102 - 107
- WHITTEN W.K. (1966)
Adv. Reprod. Physiol. , 1 , 155 - 177
- WIDE L. (1969)
Acta Endocri. , 142 - 207
- WIDE L. , ROSS P. , GEMZELL C.A. (1961)
Acta Endocrin. , 37 , 445 - 449
- YEATES N.T.M. (1949)
J. Agric. Sci. , 39 , 1 - 43
- YOUNG W.C. (1961)
Vol. I 3° édit. , the Williams and Wilkins C° , 500 - 506
- YUTHASASTRAKOSOL P., HOWLAND R.E., SIMARAKS S. and PALMER W.M. (1974)
Can. J. An. Sci. , 54, 565 - 572