

2.2.7. Follicule déhiscent

Après l'ovulation le reste du follicule mûr constitue, dans l'ovaire, le follicule déhiscent.

2.2.8. Le corps jaune

Le corps Le follicule déhiscent se cicatrise formant ainsi une glande endocrine temporaire dite corps jaune. Les cellules de la granulosa du corps jaune deviennent lutéales, capables de synthétiser la progestérone. Les cellules de la thèque interne synthétisent toujours les œstrogènes. Le corps jaune peut évoluer de deux manières différentes à savoir :

- en l'absence de fécondation : le corps jaune est dit progestatif. La plupart des mammifères à ovulation spontanée ont une phase lutéale dont la durée, variable d'une espèce à l'autre, est généralement comprise entre 12 et 21 jours caractérisée par la présence d'un ou de plusieurs corps jaunes fonctionnels. Chez la femme la durée de la phase lutéale est de 14 jours.
- en cas de fécondation : le corps jaune est dit gestatif, sa durée de vie est de 3 mois chez la femme. Ensuite, il dégénère et le relais de la synthèse des stéroïdes est pris par les cellules du syncytiotrophoblaste du placenta.

Notons que chez certains rongeurs comme la souris ou les mammifères à ovulation provoquée comme la lapine, une phase lutéale active est induite seulement lorsqu'une pseudogestation est induite par un accouplement stérile. La durée moyenne de la pseudogestation varie de 10-13 jours chez la souris à 10-23 jours chez la lapine

2.2.9. Corps blanc (corpus albicans)

Dans l'ovaire le corps jaune dégénère et forme le corps blanc, qui sera phagocyté par les cellules phagocytaires.

Le cycle ovarien correspond à un ensemble d'événements cellulaires. La croissance terminale et la maturation des follicules au cours de la phase folliculaire conduisent à l'ovulation suivie de la formation des corps jaunes qui caractérise la phase lutéale du cycle. La régression du ou des corps jaunes à la fin de la phase lutéale est suivie d'un nouveau cycle ovarien. Ces transformations morphologiques sont accompagnées de modifications des sécrétions endocrines et de manifestations comportementales.

2.3. LE CYCLE SEXUEL CHEZ LA FEMME

Le cycle sexuel est une répétition d'un changement morphologique et fonctionnel des gonades et du reste de l'appareil reproducteur. De point de vue de la fonction ovarienne, on peut diviser le cycle menstruel en 2 phases presque égales en durée et séparées par l'ovulation :

- La 1^{ère} (phase folliculaire) au cours de laquelle un seul follicule et un seul ovocyte se développent jusqu'à maturité.
- La 2^{ème} (phase lutéale) qui commence par l'ovulation et dure jusqu'à la disparition du corps jaune.

Il est caractérisé par des modifications périodiques de l'appareil génital femelle (ovaires, utérus, vagin) dues à des variations cycliques de la sécrétion des hormones sexuelles femelles. Ces modifications cycliques permettent la production du gamète, l'accouplement, la fécondation et l'implantation de l'œuf. On distinguera ainsi plusieurs cycles superposables.

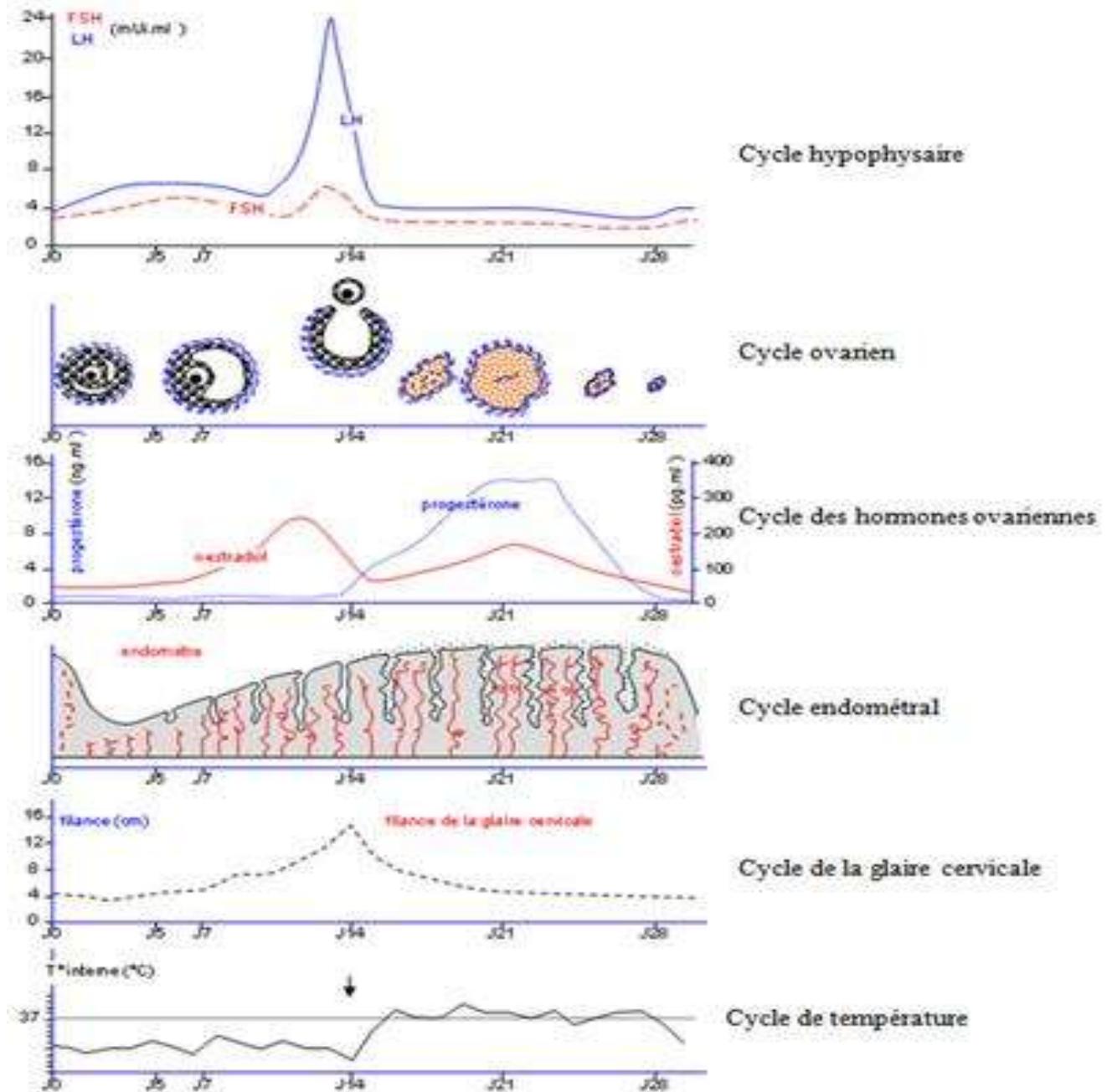


Figure 21 : les cycles sexuels chez la femme

2.3.1. Cycle ovarien

A chaque cycle, un gamète (ovocyte I bloqué en prophase I + cellules folliculaires = follicule tertiaire) reprend sa méiose. Le follicule continue de grossir pour devenir un follicule mûr (follicule de De Graaf). Les cellules folliculaires servent à nourrir et protéger l'ovocyte. La reprise de la méiose et la croissance folliculaire durent environ 14 jours mais ce processus varie d'un cycle à l'autre et d'une femme à l'autre. Le gamète est libéré hors de l'ovaire par rupture du follicule mûr. Il est libéré dans la trompe entouré de quelques cellules folliculaires et bloqué en métaphase de 2^{ème} Période de fertilité division (ovulation). Le follicule résiduel qui reste dans l'ovaire se transforme en corps jaune dont la durée de vie (en absence de fécondation) est strictement 14 jours.

L'ovaire est également responsable de la production cyclique des hormones sexuelles œstrogène (E) et progestérone (P). Les œstrogènes sont produits par les cellules de la thèque interne du follicule et les cellules de la granulosa. La progestérone est produite par les cellules lutéales du corps jaune. C'est la chute de la sécrétion d'E qui déclenche l'ovulation et la chute des taux d'E et P qui déclenche les menstruations (Figure 20).

2.3.2. Cycle utérin :

Sous l'effet des hormones sexuelles, l'endomètre, le myomètre et le mucus utérin subissent des modifications au cours du cycle.

➤ Endomètre :

Au cours du cycle, il se prépare à accueillir l'œuf fécondé. Il est éliminé en début de cycle si la fécondation n'a pas eu lieu. En phase folliculaire, il est le lieu d'une intense prolifération cellulaire qui provoque l'augmentation de son épaisseur. Au cours de la phase lutéale, on observe des phénomènes sécrétoires (sécrétion de mucus et de glycogène). Le développement de la vascularisation est important (artères spiralées). Ces modifications vont permettre à l'endomètre d'accueillir l'œuf fécondé, de le protéger et de le nourrir (mucus, glycogène) jusqu'à ce que l'embryon établisse une communication avec la circulation sanguine maternelle (placenta).

➤ Myomètre :

En phase folliculaire, on observe des contractions du myomètre sous l'influence des œstrogènes. Cela permet un péristaltisme des trompes et de l'utérus nécessaire aux menstruations (élimination de l'endomètre) et à l'ovulation (progression de l'ovocyte II dans les trompes). La phase lutéale est une phase de silence ovarien caractérisée par un relâchement complet du myomètre indispensable à la nidation (Figure 20).

➤ Mucus cervical :

Il est sécrété par le col de l'utérus (sous influence hormonale). Il est épais et imperméable pendant la totalité du cycle sauf au moment de l'ovulation (il devient semi-perméable). Cela permet de protéger l'utérus des infections en dehors de la

période fertile. Il permet également de sélectionner les spermatozoïdes les plus mobiles et les plus rapides.

2.3.3. Cycle vaginal.

Sous influence hormonale, l'élasticité du vagin est maximale au moment de l'ovulation ce qui facilite l'accouplement. L'immunité (mucus, anticorps) est diminuée au moment de l'ovulation.

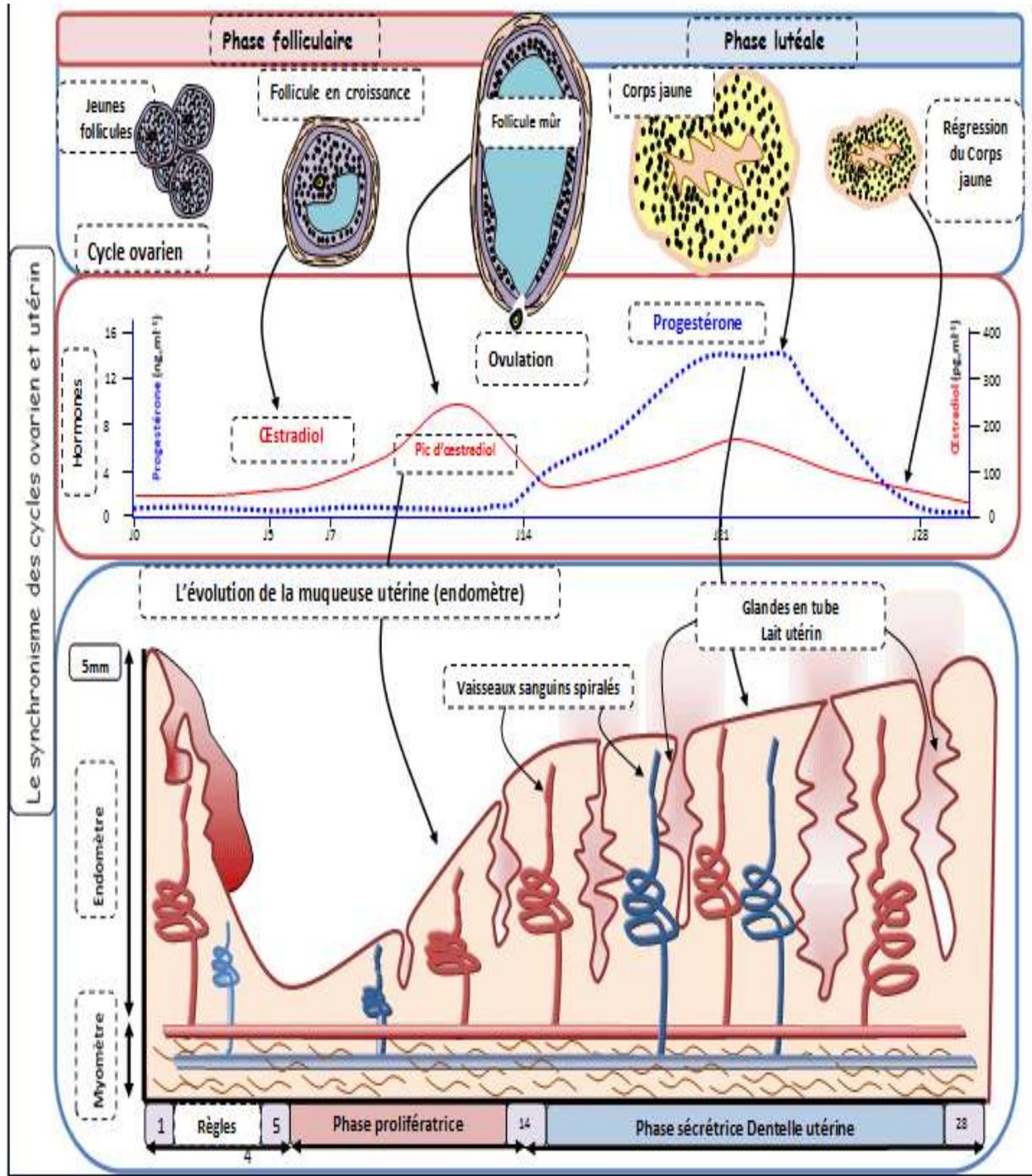


Figure 22 : cycle menstruel chez la femme

2.4. DIVERSITE DES CYCLES CHEZ LES MAMMIFERES.

Chez la plupart des mammifères, l'ovulation est spontanée: elle a lieu en l'absence de mâle à des intervalles de temps réguliers caractéristiques de l'espèce.

Deux types de cycles sont distingués: le **cycle œstral** et le **cycle menstruel**. Le cycle œstral est caractérisé par l'apparition périodique d'un comportement d'œstrus ou d'acceptation du mâle pendant la période qui précède l'ovulation. Au cours du cycle menstruel, l'activité cyclique des ovaires se manifeste par l'apparition périodique d'un saignement utérin ou menstruation. L'œstrus et la menstruation caractérisent respectivement le début du cycle œstral et le début du cycle menstruel. L'ovulation a lieu au début du cycle œstral et au milieu du cycle menstruel.

Chez certains mammifères appartenant à des ordres divers (lagomorphes, carnivores), l'ovulation est provoquée par les stimuli tactiles de l'accouplement. Chez cette espèce, seules les variations des concentrations plasmatiques en stéroïdes ovariens traduisent les variations cycliques de l'activité ovarienne et permettent d'identifier les cycles de croissance folliculaire.

2.4.1. Cycle oestral

On distingue quatre phases :

- Œstrus période d'acceptation du mâle, du chevauchement et celle de l'ovulation
- Proœstrus période qui précède l'œstrus et qui correspond à la croissance folliculaire terminale
- Metœstrus période de formation des corps jaunes à partir des follicules qui ont ovulé.
- Dioœstrus est caractérisé par la présence d'un ou plusieurs corps jaunes. En l'absence de fécondation, le corps jaune régresse, les animaux retournent en proœstrus et ainsi débute un nouveau cycle.

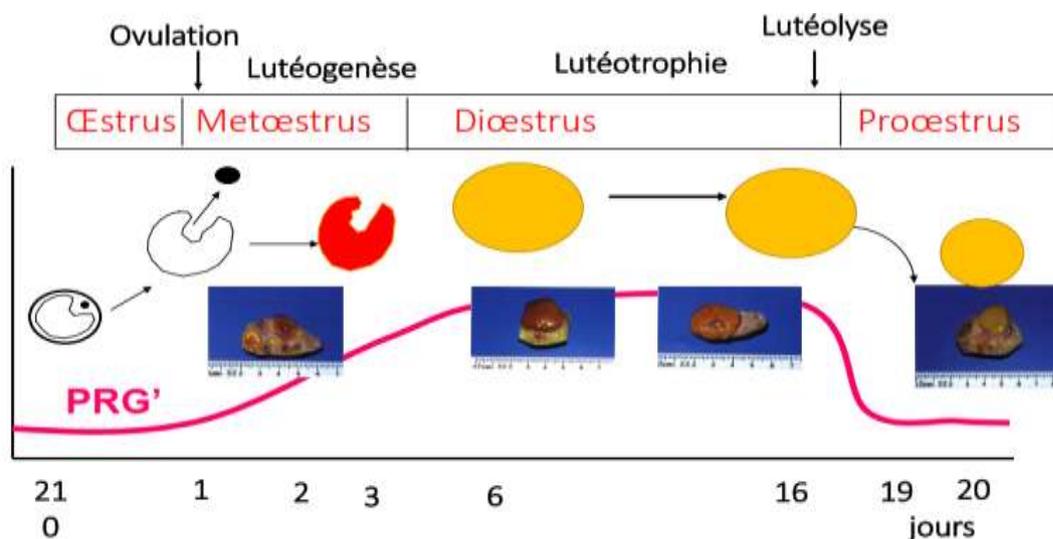


Figure 23 : le cycle œstral

2.4.2. Durée des différentes phases

La brebis, la chèvre, la vache, la jument et la truie ont des caractéristiques communes (tableau 1). La durée du cycle est à peu près identique chez la vache, la jument, la chèvre et la truie de l'ordre de 21 jours, sa durée est inférieure chez la brebis (17 jours). Chez toutes ces espèces, le proœstrus a une durée qui varie de 2 à 3 jours. L'œstrus est de courte durée chez ces espèces à l'exception de la jument qui présente un œstrus dont la durée varie de 3 à 10 jours. Après un métœstrus de 2 jours, la durée de vie du corps jaune cyclique varie très peu en fonction des espèces, elle est de l'ordre de 12-15 jours.

Tableau 1 : Durée des différentes phases du cycle sexuel des femelles de mammifères et moment de l'ovulation par rapport à l'œstrus

Espèces	Pro-œstrus (j)	œstrus	Metœstrus (j)	Dicœstrus (j)	Durée cycle (j)	Moment de l'ovulation/œstrus
Vache	2-3	12-18h	2	15	21	10-12h post-œstrus
Brebis	2-3	24-36 h	2	10-12	17	36-40h après début œstrus
Chèvre	3	24-40 h	16		20-21	30-36h après début œstrus
Truie	2	24-72 h	2	14	21	24-45h après début œstrus
Jument	2-5	6 (3-10)j	2	12-13	21	6ème-6ème j œstrus

La variabilité de la durée du cycle dépend surtout de la variabilité de la durée de la phase folliculaire. Chez la femme, la durée de la phase lutéale est identique à la durée de la phase folliculaire, soit 14 jours. A l'opposé, chez la plupart des autres espèces à l'exception de certains rongeurs, la durée de la phase lutéale qui est une constante, de l'ordre de 14 jours, est supérieure à la durée de la phase folliculaire (3-4 jours).

2.4.3. Les cycles au cours de la vie

Les cycles ovariens débutent au moment de la puberté. Le tableau 2 illustre l'âge moyen des animaux à la puberté. L'âge à la puberté est un paramètre zootechnique qui a des répercussions économiques importantes car il est important de limiter les périodes improductives. Ce paramètre est fortement influencé par les facteurs nutritionnels (une croissance insuffisante retarde la puberté) et environnementaux.

Chez les espèces saisonnières, il dépend du moment de la naissance des jeunes. En effet, les jeunes ovins nés à la fin de la saison des naissances atteignent l'âge de la puberté au moment de l'anœstrus saisonnier (printemps suivant). Leur premier œstrus va se manifester seulement pendant la saison sexuelle de l'année qui suit leur naissance (entre 12 et 16 mois). De même, certaines juments atteignent la puberté seulement vers 23-26 mois.

Tableau II : Données relatives à la sexualité et à la reproduction des femelles de mammifères

Espèce	Age de la puberté	Saison sexuelle	Type d'ovulation	Type de cycle
Vache	6-18 mois	Continue	Spontanée	Polyœstrus
Brebis	6-12 mois	Septembre-hiver	Spontanée	Polyœstrus saisonnier
Chèvre	4-8 mois	Septembre-hiver	Spontanée	Polyœstrus saisonnier
Truie	5-10 mois	Continue	Spontanée	Polyœstrus
Jument	12-20 mois	Mars-Août	Spontanée	Polyœstrus saisonnier
Macaque	26-27 mois		Spontanée	Menstruel

A l'exception de la femme et de quelques primates, les cycles peuvent se manifester pendant toute la vie : la baisse de fécondité résulte du vieillissement utérin; toutefois, les rates de certaines souches voient leurs ovaires vieillir et des dérèglements des cycles ovariens apparaissent. Chez la femme et certains primates (guenons rhésus), l'arrêt des cycles menstruels a lieu à la ménopause.

Chez les mammifères sauvages et chez certaines espèces de mammifères domestiques (brebis, chèvre, jument), l'activité cyclique des ovaires s'interrompt pendant une période de l'année qualifiée d'anœstrus saisonnier. Ainsi, la brebis qui est un modèle pour l'étude de la régulation de la saisonnalité de la reproduction, manifeste au cours de l'année une alternance entre une saison sexuelle caractérisée en l'absence de gestation par la succession de cycles œstriens de 17 jours et une saison d'anœstrus ou anœstrus saisonnier caractérisé par l'absence d'ovulation et de comportement d'œstrus (figure 22). Chez le mâle, des variations saisonnières d'activité spermatogénétiques sont également décrites.

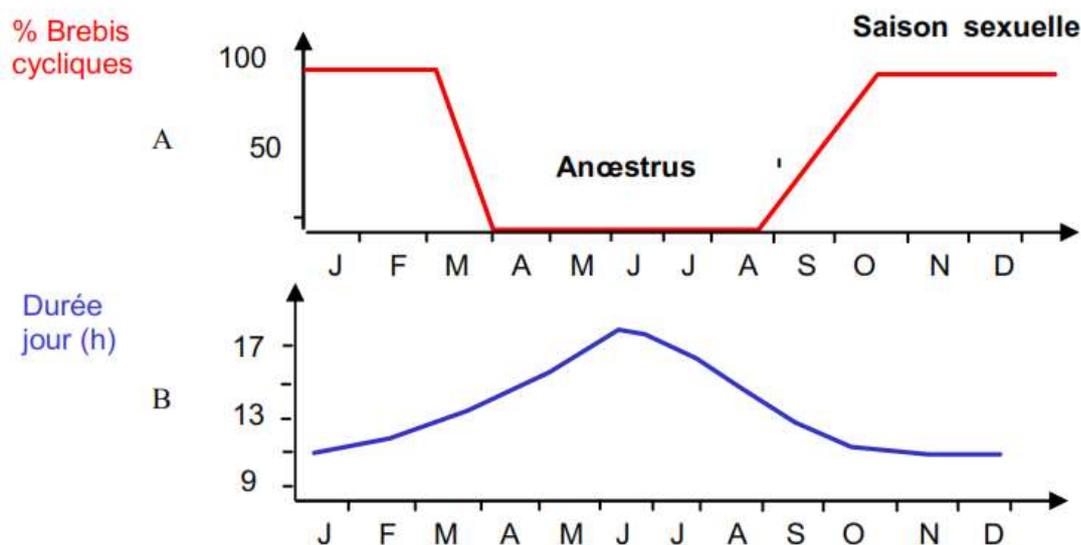


Figure 24 : Schéma de l'évolution au cours de l'année du pourcentage de brebis qui présentent une activité ovulatoire cyclique (A) et cycle naturel de la durée du jour (B).

La photopériode est le facteur de l'environnement qui contrôle la saisonnalité de la reproduction. Parmi les espèces de mammifères précitées, on peut distinguer les espèces à reproduction non saisonnière (vache, truie, ratte) des espèces à reproduction saisonnière (brebis, chèvre, jument).

La espèces saisonnières ne se reproduisent pas au même moment de l'année. La saison sexuelle des brebis a lieu pendant les jours courts de l'automne et de l'hiver. Pour cette raison, les brebis sont qualifiées d'espèces de type « jours courts » (septembre à février). Il existe des variations entre les races et des variations individuelles au sein d'une même race. La saison de reproduction de la jument coïncide avec les jours longs du printemps et de l'été, elle est donc qualifiée d'espèce de type « jours longs ». Dans les conditions naturelles, les rongeurs du sous-ordre des myomorphes se reproduisent sous les latitudes tempérées pendant 6 mois (de la fin du printemps au début de l'automne). Le début de la saison de reproduction est contrôlé par la photopériode longue. De même, le furet se reproduit de mars à septembre dans les conditions sauvages et non en captivité (cycle lumineux alternant 12 ou 14 heures de lumière et 14 ou 12 heures d'obscurité).

La durée de gestation de la brebis, de la jument et des petits rongeurs étant respectivement, de 150, 330 jours et 16-46 jours, les naissances des jeunes ont lieu essentiellement au printemps. L'intervalle conception-naissance étant presque toujours constant pour une espèce donnée, la régulation de la saisonnalité porte sur le moment de la conception.

La pression de sélection a privilégié la conservation et la propagation des gènes qui couplent le moment de la naissance avec la période du cycle annuel la plus favorable au développement et à la croissance des jeunes.

L'activité de reproduction des ovins présente un rythme circannuel, qui, par définition persiste dans les conditions constantes avec une période proche de un an. De façon générale, le rythme circannuel de reproduction est une stratégie d'adaptation aux variations saisonnières de l'environnement climatique et trophique des milieux naturels chez les espèces mammifères sauvages.

D'autres stratégies reproductives ont été mises en place pour assurer le couplage du moment de la naissance avec la période du cycle annuel climatique et trophique la plus favorable pour le développement et la croissance des jeunes : le phénomène adaptatif d'ovo-implantation différée ou diapause embryonnaire, placé sous contrôle photopériodique chez les cervidés et le phénomène d'ovulation retardée couplée à la survie des spermatozoïdes dans les voies génitales de la chauve-souris.

Le rôle de la photopériode serait de fournir à une horloge circannuelle une indication de la période de l'année, information qui serait utilisée pour synchroniser le cycle endogène de reproduction avec le cycle naturel de la photopériode.

Ce concept physiologique a une base anatomique : la voie nerveuse rétinohypothalamique (figure 23) qui va de la rétine à la glande pinéale via un relais hypothalamique, les noyaux suprachiasmatiques, et qui transforme l'information photopériodique en un message neuroendocrinien : le rythme nyctéméral de

sécrétion de mélatonine. Les travaux réalisés chez les ovins ont permis d'élaborer un modèle explicatif du rôle de la mélatonine dans l'organisation temporelle du cycle annuel de reproduction : la mélatonine assure la synchronisation saisonnière du cycle annuel de reproduction (figure 24). Des récepteurs à la mélatonine ont été identifiés dans l'hypothalamus. Une forte densité de récepteurs à la mélatonine a également été mise en évidence dans la pars tuberalis de l'hypophyse chez un grand nombre d'espèces.

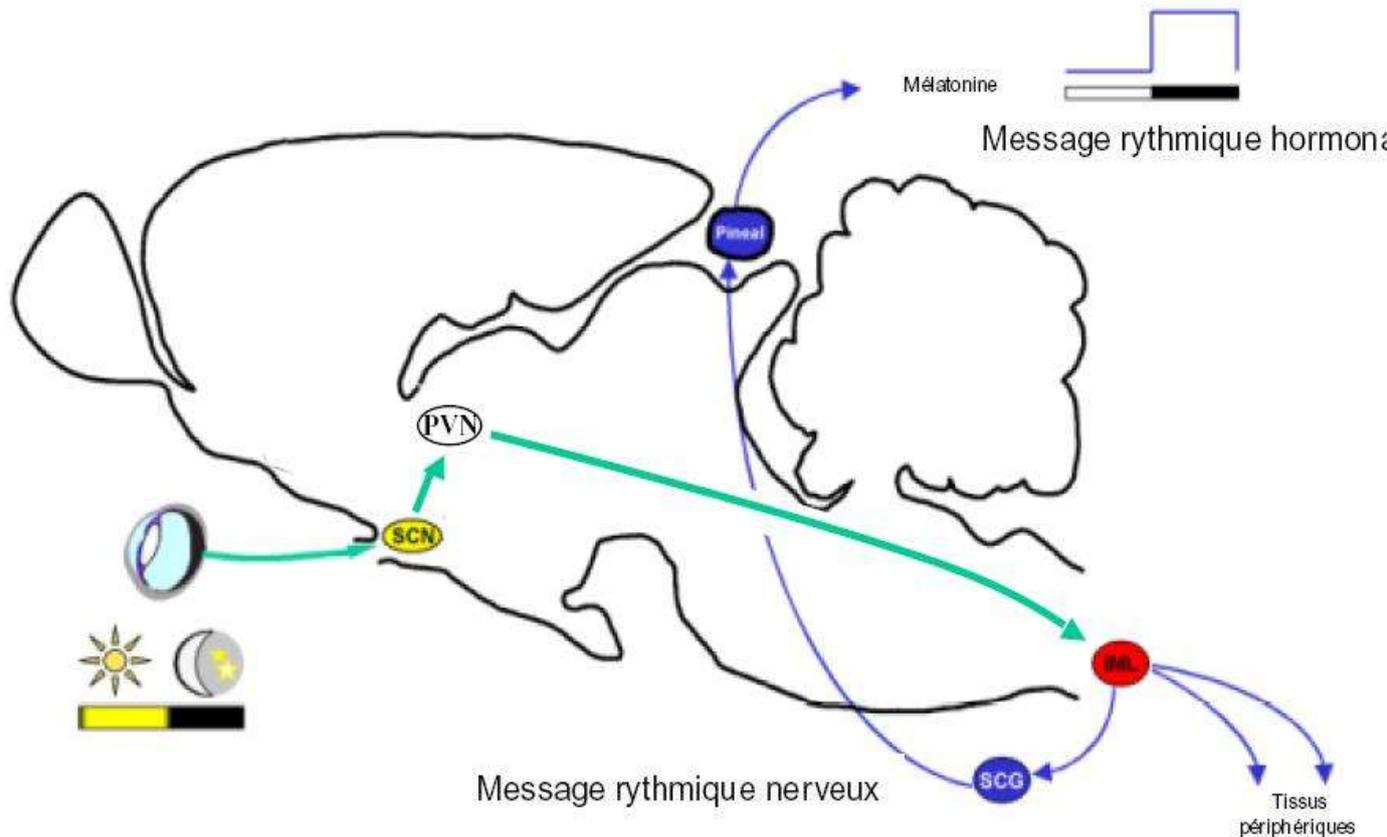


Figure 25 : Représentation schématique de la voie polysynaptique permettant aux NSC de contrôler la synthèse de mélatonine. IML, colonne intermédiaire latérale de la moelle épinière ; PVN, noyaux paraventriculaires hypothalamiques ; SCG, ganglions cervicaux supérieurs.

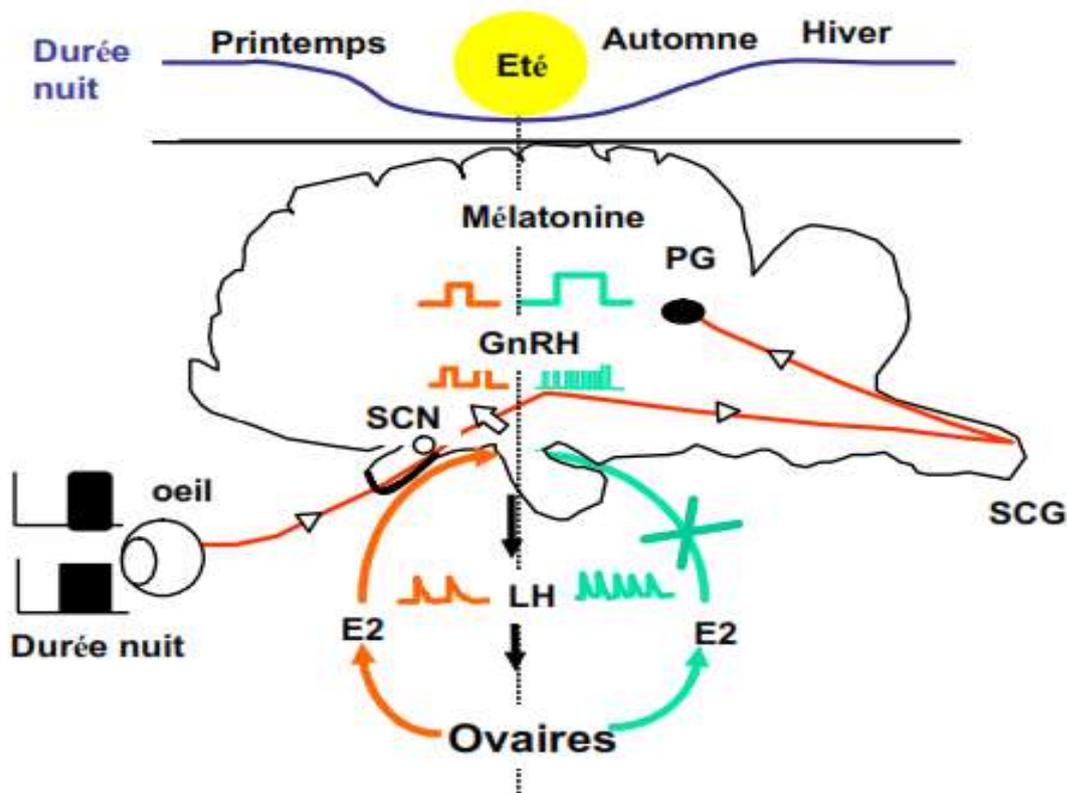


Figure 26 : Le contrôle neuroendocrinien de la reproduction saisonnière de la brebis. SCN, noyau suprachiasmatique. PG, glande pinéale. SCG, ganglions cervicaux supérieurs. E2, Œstradiol.

L'information lumineuse est reçue par les photorécepteurs rétiens et transmise à la glande pinéale via les noyaux suprachiasmatiques et les ganglions cervicaux supérieurs. La glande pinéale traduit le message neuronal en un message endocrinien, le rythme nyctéméral de sécrétion de mélatonine.

Pendant les jours courts, le profil de sécrétion de mélatonine (longue durée de présence de concentrations élevées de mélatonine) est associé à la stimulation de la sécrétion pulsatile de GnRH alors qu'au cours des jours longs, le profil de sécrétion de mélatonine (durée courte de présence de niveaux élevés de mélatonine) est responsable de l'inhibition des sécrétions de GnRH. L'hypophyse antérieure sécrète LH en réponse aux pulses de GnRH. La fréquence résultante des pulses de LH détermine la cyclicité ovarienne. Une variation saisonnière de la sensibilité du système nerveux au rétrocontrôle de l'œstradiol constitue le principal mécanisme responsable de l'inhibition des sécrétions de LH au cours des jours longs.

La nature a choisi d'employer une organisation temporelle complexe pour s'assurer de la naissance des agneaux au moment de l'année le plus favorable à leur survie.

C'est un système remarquable qui permet qu'un rythme circannuel de reproduction soit entraîné par un rythme circadien de sécrétion de mélatonine qui agit via un rythme circoraire d'activité du système hypothalamohypophysaire pour réguler des cycles œstriens de 17 jours.