

Actualités sur la reproduction chez la femelle dromadaire (*Camelus dromedarius*)

A. Zarrouk¹ O. Souilem^{1*} J. F. Beckers²

Mots-clés

Camelus dromedarius – Femelle – Reproduction – Physiologie animale – Reproduction sexuelle – Cycle œstral – Tunisie.

Résumé

La femelle dromadaire est une espèce saisonnière. L'activité sexuelle se déroule pendant une période courte de l'année, à savoir la saison des pluies. La mise à la reproduction intervient après quatre années d'âge. La femelle est aussi une espèce à ovulation provoquée et ne peut donc ovuler en l'absence de coït. Ces particularités physiologiques propres à l'espèce, auxquelles s'ajoute une gravidité longue en moyenne de 12,5 mois, constituent un frein à l'épanouissement de l'élevage camelin. Le présent article est une revue de synthèse qui vise à actualiser les connaissances sur la physiologie de la reproduction chez la femelle dromadaire en vue d'une meilleure application des biotechnologies de la reproduction.

■ INTRODUCTION

Le dromadaire est généralement considéré comme un animal se reproduisant peu. Ainsi l'élevage extensif n'est pas destiné à assurer un revenu économique basé sur la vente régulière de jeunes. Le regroupement des troupeaux en zone aride permet aux éleveurs de conserver le capital investi. Un regain d'intérêt se dessine depuis un peu plus d'une décennie pour les différents partenaires de la filière cameline grâce à l'assistance aux programmes de développement des sociétés de tradition cameline.

L'intensification de l'élevage de dromadaires de course et laitier nécessite de plus en plus le recours aux biotechnologies appliquées à la reproduction. La parfaite connaissance des particularités phy-

siologiques est indispensable pour optimiser les interventions dans l'espèce cameline, espèce dont les mérites ne sont pas des moindres si on les compare à ceux du cheval, considéré comme l'espèce noble des pays du nord du bassin méditerranéen.

Cette revue de synthèse aborde successivement les bases anatomiques de l'appareil génital femelle, l'activité sexuelle et les fonctions de gravidité, de parturition et de post-partum. Les techniques de la reproduction faisant appel à l'insémination artificielle et au transfert embryonnaire ne seront pas détaillées dans cette revue.

■ ANATOMIE DE L'APPAREIL GENITAL

Ovaires

Les ovaires sont sujets à de nombreux changements suivant le stade physiologique. L'ovaire gauche est généralement situé cranio-ventralement par rapport à l'ovaire droit (29). L'ovaire est un corps lobulé, plus ou moins ovoïde, aplati d'un côté à l'autre. Son poids varie au cours du cycle en fonction du nombre et de la taille des follicules, et peut ainsi passer du simple au double voire au triple (tableau I) (36). Chez la femelle non gravide et au repos sexuel, l'ovaire est ovale ou circulaire et aplati latéralement. A sa surface, on trouve de petits follicules de 3 à 5 mm de diamètre

1. Ecole nationale de médecine vétérinaire, service de physiologie-pharmacologie, département des Sciences fondamentales, Sidi Thabet, Tunisie

2. Faculté de médecine vétérinaire, service de physiologie de la reproduction, université de Liège, Belgique

* Auteur pour la correspondance

Tél. : (216) 71 55 22 00, poste 209 ; fax : (216) 71 55 24 41, E-mail : labanimal2004@yahoo.fr

Tableau I

Poids (g) de l'ovaire en fonction de son activité *

	Nb. d'animaux	Ovaire gauche	Ovaire droit
Ovaire non fonctionnel	25	3,89 ± 1,63	3,66 ± 1,49
Ovaire avec follicule de De Graaf	20	5,47 ± 2,62	5,51 ± 2,69
Ovaire avec corps jaune gestatif	18	8,51 ± 2,26	7,94 ± 2,5

* Source : Shalash, 1985, ICAPAZ

(29). Pendant les stades avancés de gravidité, les ovaires descendent avec l'utérus dans la cavité abdominale et sont difficilement palpables. L'ovaire est formé des deux parties : le cortex et la médulla. L'activité folliculaire prend place au niveau du cortex et l'ovulation peut se produire à n'importe quel point de la surface du cortex. L'activité folliculaire est dominée par la présence de quatre types de follicules : les follicules en croissance (2-4 mm), les follicules mûrs (13-20 mm), les follicules en régression opaques et les follicules anovulatoires (25-60 mm) à paroi mince ou épaisse à contenu variable (39, 44).

Voies génitales

Les oviductes jouent un rôle dans le stockage des spermatozoïdes comme chez tous les mammifères et cela se vérifie encore plus chez les camélidés (43). L'utérus des camélidés est bicorné avec la corne gauche légèrement plus grande que la droite. Chez les femelles nullipares, l'utérus est très petit et localisé dans la cavité pelvienne, alors que chez la femelle pubère non gravide, il se situe dans la cavité abdominale à la hauteur des 5, 6 et 7^{es} vertèbres lombaires. Le corps de l'utérus des femelles non gravides fait 2 à 3,5 cm de long et les cornes font 6 à 10 cm de longueur à droite et 8 à 15 cm à gauche. L'endomètre est dépourvu de caroncules et les glandes utérines sont simples, tubulaires et en nombre réduit par rapport à celles de la jument. Le col est court et a tendance à s'imbriquer dans le vagin. La taille et le diamètre sont respectivement de 4-6 cm et de 3,5-6,1 cm en période d'activité folliculaire (24). Le vagin est un organe élastique de 30,5 cm de long, les canaux de Gartner et les glandes de Bartholin sont bien développés.

■ ACTIVITE SEXUELLE

Puberté

La femelle atteint la puberté à l'âge de trois ans et est rarement mise à la reproduction avant l'âge de quatre ans. Une bonne alimentation et un bon entretien garantissent une entrée en reproduction précoce. Ces facteurs influencent le début de l'activité ovarienne et les chances de concevoir et de mener à terme une gestation. Si les femelles sont mises à la reproduction avant qu'elles aient atteint 70 p. 100 du poids adulte, elles courent un grand risque d'avorter (25). De même, il a été rapporté que la plupart des femelles âgées entre 1,5 et 2,5 années et ayant subi un traitement hormonal à base de gonadotropine chorionique équine

(eCG) en vue d'induire leur puberté ont bien répondu au traitement, mais par ailleurs elles ont présenté un taux élevé de mortalité embryonnaire. L'utilisation d'un tel traitement pour avancer l'âge à la puberté n'est pas recommandé (8, 34)

Période d'activité sexuelle

L'activité sexuelle se produit en général durant la période où les températures sont basses et les pluies abondantes, et où l'herbe est de qualité. Ainsi, la saison sexuelle s'étend du mois de mars au mois d'août au Soudan, et du mois de novembre au mois d'avril en Arabie (45) et en Tunisie (4). Les femelles de camélidés appartiennent à une espèce à ovulation provoquée et qui ne peut ovuler qu'en réponse à un accouplement (6). En effet, chez ces animaux, le réflexe neuroendocrinien impliquant la libération de l'hormone lutéotrope (LH) est provoqué par l'accouplement. Pour cette raison, les follicules tendent à croître, à avoir une période de maturité durant laquelle ils sont capables d'arriver à déhiscence et régressent de nouveau si l'ovulation n'est pas induite suite à un accouplement (6). C'est pour cela qu'il s'agit plutôt de modifications se produisant au niveau des follicules, comme étant un profil de vagues folliculaires, que de cycles œstraux.

Cycle folliculaire

Des études préliminaires basées sur des examens *post mortem* et des palpations transrectales ont permis de déterminer la durée du cycle folliculaire. Elle est de 17 à 23 jours en Inde (18), de 24 jours en Egypte et de 28 jours au Soudan (27). Elle tend à s'allonger au début et à la fin de la saison sexuelle (19 à 22 jours) alors qu'au milieu de celle-ci elle ne durerait que 12 à 15 jours (7).

L'ultrasonographie a permis de distinguer chez les camélidés quatre phases au cours du cycle (38, 39) : la phase de recrutement, de croissance, de maturité et de régression. La phase de recrutement, qui correspond à l'apparition sur la surface de l'ovaire de nombreux follicules de 2-3 mm de diamètre, dure en moyenne 2-4 jours (44). La phase de croissance correspond à la croissance de trois à six follicules jusqu'à l'émergence d'un ou deux follicules dominants. Chez le dromadaire, ces follicules peuvent croître à une vitesse de 0,5-1 mm par jour jusqu'à ce qu'ils atteignent approximativement 1 cm de diamètre. C'est alors qu'un ou deux follicules deviennent dominants et continuent à croître. Cette phase dure 6 à 10 jours. Dans la moitié des cas, le follicule dominant croît jusqu'à un diamètre maximal de 2 cm (1,5-2,5 cm) alors que les autres régressent. Dans l'autre moitié des cas, le follicule dominant continue à croître jusqu'à un diamètre maximal de 4,4 cm durant une période de 18 jours, avant de commencer à régresser. Cette phase correspond au proœstrus.

La phase de maturité correspond à l'œstrus. Elle inclut le temps où le follicule a atteint le diamètre maximal et est capable d'ovuler. Cette phase dure $7,6 \pm 0,8$ jours, si le follicule mûr a un diamètre de 1,5-2,5 cm, et $4,6 \pm 0,5$ jours si le follicule a atteint 4-6,4 cm de diamètre. Dans ce dernier cas, le follicule se trouve dans l'impossibilité d'ovuler. La dominance du follicule et la régression des follicules subordonnés sont probablement sous la dépendance de l'hormone folliculostimulante (FSH) et de la production *in situ* d'inhibine (46)

En l'absence de fécondation ou d'un traitement induisant l'ovulation, le follicule mûr commence à régresser (phase de régression) pendant une période de $11,9 \pm 0,8$ jours si le diamètre du follicule est de 1,5-2,5 cm et de $15,3 \pm 1,1$ jours pour les follicules de 4-6,4 cm de diamètre. Durant cette période, le contenu des follicules qui est généralement séreux va devenir échogénique suite à la présence de fibrine. Cinq types de follicule sont alors décrits (44) :

- les follicules à paroi mince avec un liquide clair ;
- les follicules à paroi épaisse contenant un liquide clair ;
- les follicules à paroi épaisse avec un contenu fibrineux ;
- les follicules hémorragiques ;
- les follicules lutéinisés susceptibles de produire des taux élevés de progestérone comme cela a été observé lors de la présence de corps jaune. Les nouveaux follicules apparaissent avant la régression du follicule dominant, donnant ainsi un intervalle entre deux vagues de $18,2 \pm 1,0$ jours. Le follicule ovulant s'affaisse au moment de l'ovulation et la cavité du follicule se remplit de sang donnant ainsi naissance au corps hémorragique.

Ovulation

L'ovulation chez les camélidés se produit 24-48 h après l'accouplement (21). Il est bien établi maintenant que l'accouplement avec un mâle complet ou vasectomisé induit l'ovulation chez les camélidés, mais le mécanisme précis n'est pas encore bien connu. Chez la chamelle, l'ovulation peut être induite aussi bien par un dépôt intra-vaginal de semences complètes que par un plasma dépourvu de spermatozoïdes, par injection intramusculaire de semences ou de liquide séminal (3, 30). Le fractionnement par chromatographie du liquide séminal a montré qu'il existait une fraction (fraction 3) qui avait la capacité de stimuler la libération de LH à partir de cultures cellulaires de la glande pituitaire de rat. Par ailleurs, l'injection par voie musculaire de cette fraction a provoqué une augmentation de la concentration sérique de LH chez la chamelle (53). Des expériences effectuées ultérieurement ont montré que le facteur induisant l'ovulation est stable à la chaleur et résiste à une chute brutale de pH à 3,5, suggérant l'implication d'une protéine bioactive. L'activité assimilée à la gonadolibérine (GnRH-like) de ce facteur a été montrée grâce à une culture cellulaire de glande pituitaire qui répond par une libération de FSH et de LH par l'hypophyse (32). Le facteur induisant l'ovulation comprend quatre couches protéiques : la première couche (extérieure) est formée de glycoprotéines ou mucine, la deuxième de protéines alcalines, la troisième de protéines acides, rattachées à la quatrième couche qui n'est autre que le noyau du facteur induisant l'ovulation (32). Ce facteur est probablement synthétisé par l'hypothalamus ou la glande pituitaire du mâle dans la mesure où l'ovulation n'a pas pu être induite par le dépôt dans le vagin d'extraits testiculaires ou du surnageant des glandes annexes (32).

Chez la femelle dromadaire, le déterminisme de l'ovulation est une combinaison de stimulus incluant des facteurs chimiques du plasma séminal, des réponses neurohormonales liées au coït et des effets des phéromones mâles (5, 6).

Signes extérieurs de l'œstrus

Les chaleurs correspondent à un état physiologique où la femelle accepte l'accouplement. La femelle s'approche fréquemment du mâle et émet un bruit rythmé caractéristique de son état. La queue est tendue et raide, dirigée vers l'arrière et remue dans le sens vertical. La femelle émet de petits jets d'urine quand le mâle flaire sa vulve. Pendant cette période, la femelle pâture rarement. Sa rumination est suspendue une journée avant l'œstrus puis devient irrégulière durant deux jours (18). Les chaleurs sont facilement détectables et s'étalent sur cinq à six jours.

Corps jaune

Le corps jaune se développe peu de temps après l'ovulation, atteint un maximum de développement, puis régresse si l'utérus n'est pas gravide. Il se développe lentement et régresse rapidement en l'absence de conception. Le corps jaune peut être soit visible par ultrasonographie au 4-5^e jour après l'accouplement, soit palpable

entre les 8-10^{es} jours après l'accouplement. Il tend à atteindre sa taille maximale au 8-9^e jour et régresse par la suite en l'absence de conception au 9-10^e jour après l'accouplement (39, 45). La lutéinisation se produit dans les 4 à 5 jours. Chez les femelles non gravides, le corps jaune a un diamètre 12-15 mm et un poids de 1,5 à 2 g (29), mais durant la gestation, la taille et le poids augmentent pour atteindre respectivement 22 ± 6 mm et $4,9 \pm 1$ g. La régression du corps jaune se produit à 10-12 jours (22) après un accouplement stérile ou juste après la parturition. Le corps blanc résultant de la régression du corps jaune gestatif a une consistance dure, il est de couleur blanc-grisâtre et n'est pas irrigué par des vaisseaux sanguins. De taille variable, il peut persister pendant une longue période (6). La durée de vie du corps jaune est courte, ce qui suggère que le signal antilutéolytique doit être transmis à la mère au 7-8^e jour pour permettre le maintien de la gravité. Le signal de reconnaissance maternel est plus précoce chez le dromadaire que chez les autres espèces (37).

La lutéolyse chez les ruminants, la jument et la truie est provoquée par la libération pulsatile de la prostaglandine $F_{2\alpha}$ ($PGF_{2\alpha}$) au niveau de l'endomètre pendant le diœstrus. Chez les ruminants, la progestérone d'origine lutéale et l'œstradiol d'origine folliculaire agissent en tandem pour le développement et la sensibilité des récepteurs endométriaux à l'ocytocine (23, 46). L'ocytocine, d'origine lutéale mais aussi pituitaire, interagit avec ces récepteurs endométriaux pour stimuler la sécrétion pulsatile de la $PGF_{2\alpha}$ (11). Des études sur la femelle du dromadaire ont montré qu'il y avait une augmentation de la concentration basale de la $PGF_{2\alpha}$ entre les 8-10^{es} jours chez les animaux cyclés. Cette concentration de la $PGF_{2\alpha}$, coïncidant avec une diminution de la concentration de la progestérone, confirme la venue de la lutéolyse. La progestérone et la $PGF_{2\alpha}$ reviennent à leur concentration basale au 12^e jour (41). L'implication de la $PGF_{2\alpha}$ dans la lutéolyse chez le dromadaire a été montrée par l'injection de l'acide méclofénamique, un inhibiteur de la prostaglandine synthétase. Administrée à partir du 6^e jour après l'ovulation, cette molécule empêche la lutéolyse et permet le maintien du corps jaune. Chez la brebis, la vache et la jument, des injections de bolus de l'acide méclofénamique données au moment de la lutéolyse stimulent la libération de la $PGF_{2\alpha}$ endométriale (8, 13, 20), alors que chez les camélidés, l'injection de doses équivalentes 10 jours après l'ovulation ne provoque aucun effet. Ceci est probablement dû à l'absence complète ou à un faible nombre de récepteurs de l'ocytocine au niveau de l'endomètre chez cette espèce. Ces résultats suggèrent l'importance du rôle joué par la $PGF_{2\alpha}$ dans la lutéolyse et l'absence de son contrôle par l'ocytocine (42).

Variation hormonale au cours du cycle

Hormones gonadotropes (LH, FSH)

L'accouplement induit un pic de LH. La concentration plasmatique de LH augmente une heure après l'accouplement, atteint le maximum (3 à 19 ng/ml) 2 à 3 h après et commence à diminuer 6 h après. Elle semblerait intervenir dans le dernier stade du développement folliculaire (21, 22). Chez le chameau, le pic de LH survient 4 h après l'insémination et décroît 8 h après (50). Une augmentation de faible amplitude des concentrations de FSH est observée 3 à 4 jours après l'accouplement (22).

Séroïdes sexuels – œstradiol 17β et testostérone

En l'absence d'accouplement, les niveaux d'œstradiol 17β prennent un aspect cyclique reflétant la croissance et la régression successive de follicules potentiellement ovulatoires. Les concentrations d'œstradiol plasmatique (valeur basale 25 pg/ml) augmentent avec la taille du follicule. Elles sont maximales (proches de

40 pg/ml) pour les follicules compris entre 1,3 et 2 cm. Cependant, si le follicule continue à croître (diamètre supérieur à 2 cm), les concentrations en œstradiol diminuent pour atteindre à nouveau 25 pg/ml, concentration qui se maintient jusqu'à la vague suivante. Ce phénomène explique que les follicules de diamètre important deviennent atériques et sont incapables d'ovuler dès qu'ils dépassent 2 cm, bien que la diminution de la sécrétion d'œstradiol soit en soi un signe d'atésie et n'en soit pas la cause (39). La concentration en testostérone augmente avec la taille du follicule et décroît lorsque le follicule régresse (16).

Stéroïdes sexuels – progestérogène

La concentration plasmatique de la progestérogène reste inférieure à 1 ng/ml en l'absence d'accouplement et d'ovulation. Elle reste très faible pendant 3 à 4 jours après l'ovulation, puis augmente pour atteindre un pic de 3 ng/ml au 8-9^e jour après l'ovulation. Au 10-11^e jour, la concentration de la progestérogène diminue brutalement puis diminue encore au 11-12^e jour chez les femelles non gravides (38, 39).

■ GRAVIDITE

Durée de la gravidité

La durée totale de la gravidité est difficile à évaluer car il n'est pas aisé de préciser le moment de la saillie et surtout parce que la femelle peut être accouplée plusieurs fois. La durée de la gravidité varie entre 12 et 13 mois. Cette variation tient à plusieurs facteurs dont la race, le sexe des fœtus, la saison et le niveau nutritionnel (45).

Signal de reconnaissance maternel

Chez tous les animaux domestiques à la conception, un messager biochimique est libéré empêchant la lyse cyclique du corps jaune par la PGF₂α. Chez les ruminants, ce messager a été identifié comme étant l'interféron tau (17, 44). Chez le porc et le cheval, où le placenta est de type épithélio-chorial non invasif (1), aucune molécule de type interféron n'a été identifiée (19). Cependant, le tissu embryonnaire de ces espèces possède une importante activité aromatique permettant la synthèse d'œstrogènes dès le 10^e jour après l'ovulation (12, 15, 33). Chez la femelle du dromadaire, la durée de vie du corps jaune étant de 8 à 10 jours, le signal embryonnaire doit atteindre l'endomètre au 8-9^e jour.

Des études *in vitro* de culture de tissus embryonnaires ont montré que le conceptus camelin ne synthétise pas d'interféron tau comme chez les ovins, par exemple, mais qu'il y a d'importantes quantités d'œstrogènes (œstradiol 17β et œstrone) à partir du 10^e jour après l'ovulation. Cette concentration diminue dès le 22^e jour, pour atteindre des valeurs négligeables au 80^e jour (37). Des études complémentaires doivent être réalisées pour confirmer le rôle des œstrogènes comme signal embryonnaire de maintien de corps jaune chez le fœtus du dromadaire.

Type de placentation

Les études structurales ont montré qu'il s'agit d'un placenta de type épithélio-chorial diffus (47, 48) présentant des similitudes avec le placenta des suidés (1). Au 14^e jour après l'ovulation, les cellules trophoblastiques sous forme allongée d'allantochorion sont apposées aux cellules épithéliales de l'endomètre. Ceci implique la perte des microvillosités et une érosion considérable du glycocalyx au niveau de la zone de contact (40). D'autre part, il n'y a aucun signe à ce stade ni aux stades tardifs de formation de jonctions (desmosomes) entre les cellules fœtales et épithéliales maternelles, ni de pénétration du bord apical.

Endocrinologie de la gravidité

Progestérogène

La progestérogène est détectable dans le sérum maternel dès le 9^e jour après l'ovulation (3-4 ng/ml) et se maintient constante jusqu'au 90^e jour de gravidité. Par la suite, la concentration plasmatique en progestérogène diminue pour atteindre 2-4 ng/ml et reste stable jusqu'au 300^e jour. Aux 370-380^{es} jours, une diminution brutale de la concentration en progestérogène est observée, correspondant au jour précédant la mise bas ou au jour même (figure 1). La chute de la concentration de la progestérogène entre les 70 et 100^{es} jours demeure inexplicée. Cependant, il semblerait que la présence d'un corps jaune actif soit requise tout au long de la gravidité, comme l'indique la concentration plasmatique constante de la progestérogène du 100^e jour jusqu'à terme. L'administration de PGF₂α à n'importe quel stade de la gravidité entraîne l'interruption de cette dernière. Chez la femelle du dromadaire, le placenta ne sécrète pas de progestérogène ou n'en produit qu'en quantité insuffisante pour maintenir l'état gravide (41).

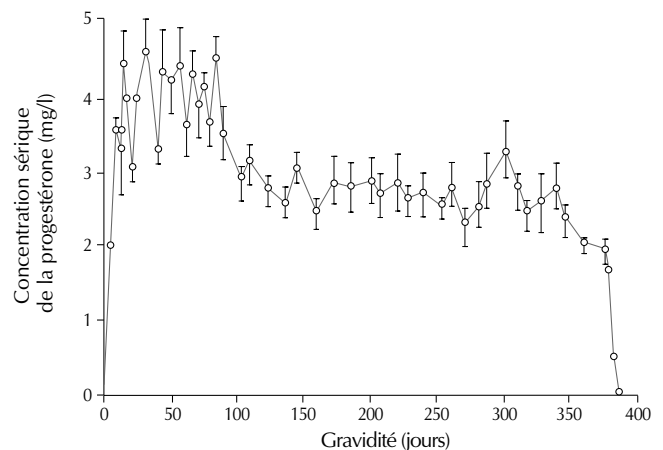


Figure 1 : concentration sérique de la progestérogène (moyenne ± écart-type) au cours de la gravidité (n = 8) (source : Skidmore et coll., 1996, *Reprod. Fertil. Dev.*).

œstradiol 17β

D'après Skidmore et coll. (41), la concentration plasmatique en œstradiol 17β augmente de façon significative 20 à 25 jours après l'ovulation pour se stabiliser à 90 pg/ml entre les 50 et 90^{es} jours de la gravidité. Cette augmentation peut avoir une origine ovarienne ou placentaire. L'origine placentaire est plus plausible dans la mesure où le placenta du fœtus camelin présente une grande capacité de conjugaison des œstrogènes.

La concentration plasmatique en œstradiol 17β reste stable avec une valeur de 40 ± 3,2 pg/ml pendant les 50 premiers jours de gravidité, puis elle augmente graduellement pour atteindre 90 pg/ml entre les 50 et 90^{es} jours de gravidité. La concentration plasmatique reste constante (100 pg/ml) jusqu'au 300^e jour, puis augmente brutalement aux alentours de 520 ng/ml le jour précédant la parturition. Le jour de la mise bas, cette valeur chute à 200 pg/ml environ. Le jour suivant, elle est de 32 pg/ml (figure 2).

Sulfate d'œstrone

Le profil du sulfate d'œstrone est semblable à celui de la truie et de la jument où l'on observe une augmentation brutale au début de

la gravidité. Cette augmentation brusque peut s'expliquer par la grande capacité d'aromatation du conceptus camélin (37). Il existe d'importantes variations individuelles de la concentration plasmatique du sulfate d'œstrone, mais le profil général est le même. Il s'agit d'un profil biphasique avec des pics aux alentours de 4 et 11 ng/ml respectivement aux 26 et 70^{es} jours. Puis après le 300^e jour de gravidité, la concentration augmente rapidement atteignant 46 ng/ml avant le part. La concentration en sulfate d'œstrone revient à la normale deux jours après le part (figure 3) (41).

Diagnostic de la gravidité

Dans les programmes de reproduction des camélidés, il est intéressant de diagnostiquer la gravidité le plus tôt possible, de manière précise lorsque la femelle a été accouplée. Ainsi la femelle qui n'est pas gravide peut être inséminée de nouveau ou être réintroduite dans un programme de transfert d'embryon. Quelle que soit

la méthode utilisée, il est important de noter qu'un seul examen ne peut suffire pour garantir une naissance à cause de la forte incidence de la mortalité embryonnaire tardive (40-50 jours de gravidité). La méthode traditionnelle utilisée par l'éleveur est celle du relevé de la queue. Une femelle gravide relève la queue quand un dromadaire mâle ou même quand l'éleveur s'approche d'elle. L'absence de fiabilité de cette méthode demande d'avoir recours à la palpation rectale pour confirmer le diagnostic. L'animal doit être baraqué et parfois tranquilisé. D'après les données de la littérature, il semblerait que la gravidité se produise toujours dans la corne gauche. La gravidité gémellaire est pratiquement inexistante chez la femelle dromadaire

L'échographie reste la technique de choix et permet d'établir un diagnostic de gravidité à partir du 17^e jour de gravidité où l'on visualise la vésicule embryonnaire et la présence du corps jaune (10). Les signes caractéristiques des différents stades de la gravidité sont reportés dans le tableau II.

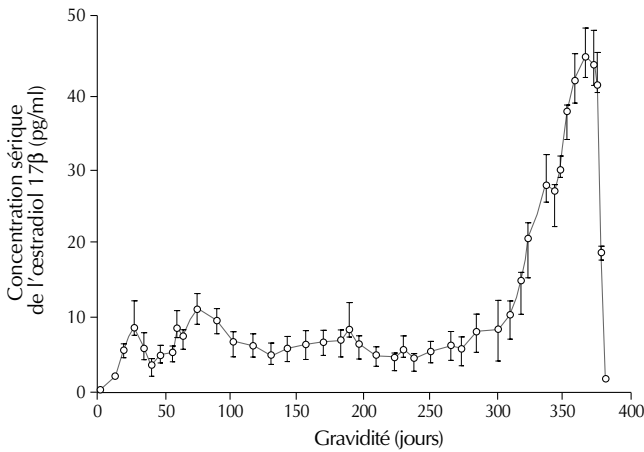


Figure 2 : concentration sérique de l'œstradiol 17β (moyenne ± écart-type) au cours de la gravidité (n = 8) (source : Skidmore et coll., 1996, Reprod. Fertil. Dev.).

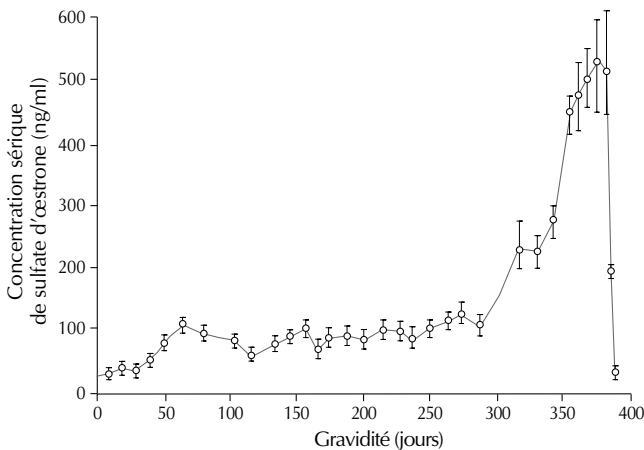


Figure 3 : concentration sérique du sulfate d'œstrone (moyenne ± écart-type) au cours de la gravidité (n = 8) (source : Skidmore et coll., 1996, Reprod. Fertil. Dev.).

Tableau II

Signes caractéristiques des différents stades de gravidité *

Gravidité	Signes caractéristiques
1 ^{er} mois	Présence d'un corps jaune sur l'un des ovaires
2 ^e mois	Corne utérine gauche uniformément élargie Corps jaune indifféremment sur l'ovaire droit ou gauche
3 ^e mois	Corne utérine gauche nettement plus grosse que la corne droite Ovaire en position abdominale
4 ^e mois	Col au bord du bassin Utérus encore totalement palpable en bordure du bassin
5 ^e mois	Utérus en position abdominale Fœtus parfois palpable
6 ^e mois	Paroi dorsale de l'utérus légèrement en dessous du plancher du bassin Ovaire corne droite toujours palpable
7 ^e mois	Utérus sous le plancher du bassin mais encore palpable Tête et pattes du fœtus identifiables
8 ^e mois	Tête, cou et pattes avant du fœtus palpables
9 ^e mois	Mouvements du fœtus deviennent détectables Balancement possible vers flanc droit
10 ^e mois	Mouvements évidents, ovaire corne droite devient difficilement palpable Début développement mammaire
11 ^e mois	Début d'hypertrophie mammaire et de relâchement vulvaire
12 ^e mois	Perception abdominale de la gravidité devient évidente Partie caudale de l'utérus occupe l'avant du bassin Relâchement ligament sacro-iliaque

* Source : Faye et coll., 1997, Sanofi Nutrition animale

■ PARTURITION ET POST-PARTUM

Déroulement du part

De trois à vingt-quatre heures avant l'apparition de la poche des eaux, l'animal se montre agité, se couche et se redresse. La femelle a tendance à s'isoler et à s'éloigner du troupeau. Le chamelon se présente la plupart du temps en position antérieure, les membres en avant puis assez rapidement la tête. L'accouchement est en général rapide. La durée du travail varie selon les observations entre 10 et 300 min avec une moyenne de 45 min. Les cas de dystocies (difficulté de mise bas) sont rares et ne nécessitent qu'exceptionnellement une assistance à la mise bas. Le liquide et les membranes fœtales sont généralement expulsés dans l'heure qui suit. Les cas de rétention placentaire sont rares en élevage extensif.

A l'expulsion, le jeune dromadaire est entouré d'une fine membrane, appelée membrane épidermale, qui se rompt dès les premiers mouvements. Cette membrane semble jouer un rôle thermorégulateur et s'opposer au dessèchement de l'organisme.

Le poids à la naissance de la progéniture varie peu en fonction des conditions d'alimentation de la mère (14) mais dépend surtout du génotype. Le nouveau-né se lève et tète dans les 15 min qui suivent la naissance. Les malformations ne sont pas rares dans les élevages où existe une forte consanguinité. Le comportement maternel vis-à-vis du nouveau-né est relativement particulier (4). En effet, contrairement aux autres espèces, la femelle dromadaire ne lèche pas son nourrisson, mais se contente uniquement de le renifler. La reconnaissance de la progéniture s'effectue surtout par flairage.

Endocrinologie de la parturition

Les œstrogènes augmentent au cours du dernier mois de gravidité. Deux jours avant la délivrance, la concentration des œstrogènes totaux est multipliée par un facteur de 5. Cette augmentation est corrélée avec l'augmentation de la $PGF_2\alpha$. Une diminution marquée de la progestéronémie est observée durant les derniers mois de gravidité. Cette chute devient significative 42 à 66 h avant la parturition (41).

Des études ont montré une augmentation du 13,14-dihydro-15-keto-prostaglandine $F_2\alpha$ (PGFM), un métabolite de la $PGF_2\alpha$, durant les deux derniers mois de gravidité avec une augmentation brutale le jour de la parturition. Il en ressort qu'un arrêt de la fonction lutéale associé à une augmentation du rapport œstrogène/progestérone et la sécrétion de $PGF_2\alpha$ sont nécessaires pour le déclenchement de la parturition (41).

Involution utérine et reprise de l'activité ovarienne

L'involution utérine est considérée comme rapide du fait de la nature cotylédonaire non invasive du placenta. L'involution est complète au bout de $21 \pm 0,5$ jours (26). L'involution utérine des primipares se fait plus rapidement que chez les multipares.

La reprise de l'activité ovarienne varie en fonction de la disponibilité alimentaire et du type d'élevage. Ainsi, des durées de 25 et 45 jours sont observées chez des femelles en lactation et en stabulation (53). En moyenne un intervalle de 4,5 à 10 mois est noté pour l'apparition des premières chaleurs après la mise bas. La reprise de l'activité folliculaire après la parturition est meilleure (88,9 p. 100) chez les jeunes femelles (8-11 ans) que chez les femelles âgées 11-20 ans (50 p. 100) (51).

■ CONCLUSION

Il ressort de cette mise au point que la femelle dromadaire présente plusieurs particularités physiologiques vis-à-vis de la reproduction (tableau III) qui se caractérise par une puberté et un âge de mise à la reproduction tardifs. L'activité sexuelle est saisonnière. Le cycle ovarien repose sur une succession de phases folliculaires avec le plus souvent une absence de phase lutéale et une ovulation provoquée par l'accouplement. La gravidité dure en moyenne une année avec un intervalle entre les mises bas qui peut atteindre deux ans, si les conditions d'élevage sont défavorables.

La recherche de méthodes de contrôle de la fonction ovarienne efficaces chez les femelles est indiquée afin d'augmenter les performances de reproduction au cours de la courte saison sexuelle. Certains aspects nécessitent une recherche spécifique pour une meilleure compréhension des mécanismes, comme le déterminisme de l'ovulation et l'endocrinologie placentaire.

L'amélioration des performances reproductives de l'espèce cameline passe obligatoirement par la maîtrise des facteurs zootechniques, nutritionnels et sanitaires.

Tableau III

Principales caractéristiques de la reproduction chez la femelle dromadaire *

Espèces saisonnière (saison des pluies)
Age à la puberté : 3 ans
Cycle ovarien de type folliculaire
Age à la première conception : 4 ans
Ovulation provoquée par l'accouplement
Durée de la gestation : 12 mois
Placenta épithélio-chorial diffus
Espèce sans relais placentaire de progestérone
Involution utérine : 20 jours
Intervalle entre les mises bas : 2 ans

* Source : Tibary et Anouassi, 1997, Institut agronomique et vétérinaire Hassan II

Remerciements

Nous tenons à remercier Dr J.A. Skidmore qui nous a aimablement fourni les figures de cinétiques des stéroïdes au cours de la gravidité.

BIBLIOGRAPHIE

1. AMOROSO E.C., 1952. Placentation. In: Marshall's Physiology of reproduction, 3rd Edn, Vol. II, p. 127-297.
2. ANOUASSI A., COMBARNOUS Y., LE COMPTE F, CAHOREAU C., GUILLOU F., 1987. Purification and characterization of luteinizing hormone from the dromadery (*Camelus dromedarius*). *Biochimie*, **69**: 647-654.
3. CHEN B.X., YUEN Z.X., PAN G.W., 1985. Semen-induced ovulation in the Bactrian camel (*Camelus bactrianus*). *J. Reprod. Fert.*, **73**: 335-339.
4. CHOKRI H., 1995. Physiologie de la reproduction chez le dromadaire (*Camelus dromedarius*). Thèse Doct. Méd. vét., Enmv, Sidi Thabet, Tunisie, 65 p. (N° 9)

5. COOPER M.J., SKIDMORE A., ALLEN W.R., SUSAN W., BILLAH M., CHAUDHRY A., BILLAH A.M., 1992. Attempts to stimulate and synchronize ovulation and superovulation in dromedary camels of embryo transfer. In: Allen W.R., Higgins A.J., Maybaw I.J., Snow D.H., Fade J.F. Eds. In: Proc. 1st Int. Camel Conf., Dubai, UAE, 1992, p. 187-192.
6. EL WISHY A.B., 1987. Reproduction in the female dromedary (*Camelus dromedarius*): A review. *Anim. Reprod. Sci.*, **15**: 273-297.
7. ELIAS E., BEDRAK E., YAGIL R., 1984. Estradiol concentration in the serum of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) during the various reproductive stages. *Gen. comp. Endocrinol.*, **56**: 258-262.
8. ELIAS E., BEDRAK E., COHEN D., 1985. Induction of oestrus in the camel (*Camelus dromedarius*) during seasonal anoestrus. *J. Reprod. Fertil.*, **74**: 519-525.
9. FAIRCLOUGH R.J., MOORE L.G., PETERSON A.J., WATKINS W.B., 1984. Effect of oxytocin on plasma concentration of 13,14-dihydro-15-keto prostaglandin F and the oxytocin-associated neurophysin during the oestrus cycle and early pregnancy in the ewe. *Biol. Reprod.*, **31**: 36-43.
10. FAYE B., SAINTMARTIN G., BONNET P., BENGOUIMI M., DIA M.L., 1997. Le guide de l'élevage du dromadaire. Libourne, France, Sanofi Nutrition animale, 123 p.
11. FLINT A.P.F., STEWART H.J., LAMMING G.E., PAYNE J.H., 1992. Role of the oxytocin receptor in the choice between cyclicity and gestation in ruminants. *J. Reprod. Fertil.*, **44**: 53-58.
12. FLOOD P.F., BETTERIDGE K.J., IRVINE D.S., 1979. Estrogens and androgens in blastocoelic fluid and cultures of cells from equine conceptuses of 10-22 days gestation. *J. Reprod. Fertil.*, **27**: 412-420.
13. GOFF A.K., PONTBRIAND D., SIROIS J., 1987. Oxytocin stimulation of plasma 15-keto-13,14-dihydro prostaglandin $F_2\alpha$ during the estrus cycle and early pregnancy in the mare. *J. Reprod. Fertil.*, **35**: 253-260.
14. HAMMADI M., KHORCHANI T., KHALDI G., MAJDOUB A., ABDOULI H., SLIMANE N., PORTETELLE D., RENAUVILLE R., 2001. Effect of diet supplementation on growth and reproduction in camels under arid range conditions. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, **5**: 69-72.
15. HEAP R.B., HAMON M., ALLEN W.R., 1982. Studies on estrogen synthesis by the pre-implantation equine conceptus. *J. Reprod. Fertil.*, **60**: 409-417.
16. HOMEIDA A.M., KHALIL G.R., TAHA A.A.M., 1988. Plasma concentrations of progesterone, oestrogens, testosterone and LH-Like activity during the oestrus cycle of the (*Camelus dromedarius*). *J. Reprod. Fertil.*, **85**: 593- 598.
17. IMAKAWA K., ANTHONY R.V., KAZEMI M., MAROTTI BK.R., POLITES H.G., ROBERTS R.M., 1987. Interferon-like sequence of ovine trophoblast protein sequence secreted by embryos trophectoderm. *Nature*, **330**: 377-379.
18. JOSHI C.K., YVAS K.K., PAREEK P.K., 1978. Studies on the oestrus cycle in Bikaneri she-camels. *Indian J. Anim. Sci.*, **48**: 141-145.
19. LA BONNARDIERE C., MARTINAT-BOTTE F., TERQUI M., LE FEURE F., ZONARI K., MARTAL J., BAZER F.W., 1991. Production of two species of interferon by Large White and Meishan pig conceptuses during peri-implantation period. *J. Reprod. Fertil.*, **91**: 469- 478.
20. LAFRANCE M., GOFF A.K., 1985. Effect of pregnancy on oxytocin-induced release of prostaglandin $F_2\alpha$ in heifers. *Biol. Reprod.*, **33**: 1113-1119.
21. MARIE M., ANOUASSI A., 1986. Mating-induced luteinizing hormone surge and ovulation in the female camel (*Camelus dromedarius*). *Biol. Reprod.*, **35**: 792-798.
22. MARIE M., ANOUASSI A., 1987. Induction of luteal activity and progesterone secretion in the non-pregnant one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *J. Reprod. Fertil.*, **80**: 183-192.
23. MC CRAKEN J.A., SCHRAMM W., OKULICZ W.C., 1984. Hormone receptor control of pulsatile secretion of $PGF_2\alpha$ from the ovine oestrus during luteolysis and its abrogation in early pregnancy. *Anim. Reprod. Sci.*, **7**: 31-56.
24. MOBARAK A.M., EL WISHY A.B., 1971. Uterus of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) with reference to rectal palpation. *Indian J. Anim. Sci.*, **41**: 846-855.
25. MOLASH M., 1990. L'amélioration de la productivité des dromadaires en Tunisie. In : Proc. UCDEC Workshop Is it possible to improve the reproductive performance in the camel, Paris, France, p. 211-224.
26. MUSA B.E., MAKAWI S., 1985. Involution of the uterus and the first postpartum heat in the camel (*Camelus dromedarius*). In: Conf. Animal Production in Arid Zones, ICAPAZ, Damascus, Syria, 7-12 Sept. 1985.
27. MUSA B.E., ABUSINEINA M.E., 1978. Clinical pregnancy diagnosis in the camel and a comparison with bovine pregnancy. *Vet. Rec.*, **102**: 7-10.
28. MUSA B.E., ABUSINEINA M.E., 1978. The oestrous cycle of the camel (*Camelus dromedarius*). *Vet. Rec.*, **103**: 556-557.
29. OSMAN A., 1965. Anatomical study of the female genital system of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). I. The ovaries. *Sci. J. vet. Sci. Anim. Husb.*, **6**: 41-52.
30. PAN G., ZHAO X., CHEN B., JIANG S., HUANG Y., ZU Y., WANG H., 1986. Ovulation-inducing effect of the seminal plasma injected intramuscularly in Bactrian camel. *Chin. agric. Sci.*, **2**: 78-84.
31. PAN G.W., ZHAO X.X., CHEN B.X., JIANG S., HUANG Y.M., ZU Y.S., WANG H.Y., 1992. The ovulation-inducing effect of seminal plasma in the Bactrian camel. In: Allen W.R., Higgins A.J., Mayhew I.G., Snow D.H., Wade J.F. Eds, Proc. 1st Int. Camel Conf. Newmarket, UK, R&W Publications, p. 159-162.
32. PAN G., CHEN Z., LIU X., LI D., XIE Q., LING F., FANG L., 2001. Isolation and purification of the ovulation-inducing factor from seminal plasma in the Bactrian camel (*Camelus bactrianus*). *Theriogenology*, **55**: 1863-1879.
33. PERRY J.S., HEAP R.B., AMOROSO E.C., 1973. Steroid hormone production by pig blastocysts. *Nature*, **245**: 45-47.
34. RAI A.K., TANDON S.N., KHANNA N.D., 1988. Copulation time of Bikanery male camels. *Indian J. Anim. Sci.*, **58**: 1202-1203.
35. RAI A.K., AGARWAL S.P., AGARWAL V.K., KHANNA N.D., 1990. Induction of early puberty in female camels. In: Proc. UCDEC Workshop Is it possible to improve the reproductive performance in the camel, Paris, France, p. 211-224.
36. SHALASH M.R., 1985. Reproduction in camels. In: Conf. Animal Production in Arid Zones, ICAPAZ, Damascus, Syria, 7-12 Sept. 1985, p. 1118-1164.
37. SKIDMORE J.A., ALLEN W.R., HEAP R.B., 1994. Oestrogen synthesis by the peri-implantation conceptus of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *J. Reprod. Fertil.*, **101**: 363-367.
38. SKIDMORE J.A., BILLAH M., ALLEN W.R., 1995. The ovarian follicular wave pattern in the mated and non-mated dromadery camel (*Camelus dromedarius*). *J. Reprod. Fertil.*, **49**: 545-548.
39. SKIDMORE J.A., BILLAH M., ALLEN W.R., 1996. The ovarian follicular wave pattern and induction of ovulation in the mated and non-mated one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *J. Reprod. Fertil.*, **106**: 185-192.
40. SKIDMORE J.A., WOODING F.B.P., ALLEN W.R., 1996. Implantation and early pregnancy in the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *Placenta*, **17**: 253-262.
41. SKIDMORE J.A., BILLAH M., ALLEN W.R., 1996. Patterns of hormone secretion throughout pregnancy in the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *Reprod. Fertil. Dev.*, **8**: 863-869.
42. SKIDMORE J.A., STARBUCH G.R., LAMMING G.E., ALLEN W.R., 1998. Control of luteolysis in the one-humped camel (*Camelus dromedarius*). *J. Reprod. Fertil.*, **114**: 201-209.
43. STEKLENEV E.P., 1968. Anatomical-morphological characters and physiological functions of the oviducts in the genera *Lama* and *Camelus*. In: VI^e Conférence sur la reproduction et l'insémination artificielle, Paris, France.

44. STEWART H.J., MCCANN S.H.E., NORTHROP A.J., LAMMING G.E., FLINT A.P.F., 1989. Sheep anti-luteolytic interferon cDNA sequence and analysis of mRNA levels. *J. Mol. Endocrinol.*, **2**: 65-70.
45. TIBARY A., ANOUASSI A., 1996. Ultrasonographic changes of the reproductive tract in the female camel (*Camelus dromedarius*) during the follicular cycle and pregnancy. *J. Camel Pract. Res.*, **3**: 71-90.
46. TIBARY A., ANOUASSI A., 1997. Reproductive physiology in the female Camelidae. In: Tibary A. Ed., *Theriogenology in camelidae: Anatomy, physiology, pathology and artificial breeding*. Rabat, Maroc, Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, p. 489.
47. VALLET J.L., LAMMING G.E., BATTEN M., 1990. Control of the endometrial oxytocin receptor and uterine response to oxytocin by progesterone and oestradiol in the ewe. *J. Reprod. Fertil.*, **90**: 625-634.
48. VAN LENNEP E.W., 1961. The histology of the placenta of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) during the first half of pregnancy. *Acta morphol. Neerl. Scand.*, **4**: 180-183.
49. VAN LENNEP E.W., 1963. The histology of the placenta of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) during the second half of pregnancy. *Acta morphol. Neerl. Scand.*, **6**: 373-379.
50. VYAS S., SAHANI M.S., 2000. Real-time ultrasonography of ovaries and breeding of the one-humped camel (*Camelus dromedarius*) during the early postpartum period. *Anim. Reprod. Sci.*, **59**: 179-84.
51. XU Y.S., WANG H.Y., ZENG G.Q., JIANG G.T., GAO Y.H., 1985. Hormone concentrations before and after semen-induced ovulation in the Bactrian camel (*Camelus bactrianus*). *J. Reprod. Fertil.*, **74**: 341-346.
52. YAGIL R., ETZION Z., 1984. Enhanced reproduction in camels. *Comp. Bioch. Physiol.*, **79**: 201-204.
53. ZHAO X.X., LI X.L., CHEN B.X., 2001. Isolation of ovulation-inducing factors in the seminal plasma of Bactrian camel (*Camelus bactrianus*) by DEAE-cellulose chromatography. *Reprod. domest. Anim.*, **36**: 177-81.

Reçu le 16.07.2002, accepté le 05.02.2004

Summary

Zarrouk A., Souilem O., Beckers J.F. Update on the Reproduction of She-Camels (*Camelus dromedarius*)

The female dromedary is a seasonal breeder. Sexual activity occurs during a short period of the year concomitant with the rainy season. The age at first breeding starts when the female is four years old. The ovulation is induced in response to mating. This physiological particularity associated with a long gestation period (12.5 months) constitute major constraints to camel breeding development. This review aims at updating the current knowledge on the reproductive physiology of the female dromedary to improve applications of reproductive biotechnologies.

Key words: *Camelus dromedarius* – Female – Reproduction – Animal physiology – Sexual reproduction – Estrus cycle – Tunisia.

Resumen

Zarrouk A., Souilem O., Beckers J.F. Actualidades sobre la reproducción en la hembra dromedaria (*Camelus dromedarius*)

La hembra dromedaria es una especie bajo la influencia de las estaciones. La actividad sexual se lleva a cabo durante un periodo corto del año, durante la estación lluviosa. El inicio de la reproducción se da después del cuarto año de edad. La hembra es también una especie con ovulación provocada, no pudiendo ovular en ausencia del coito. Estas particularidades fisiológicas propias a la especie, a las cuales se agrega una gestación de una duración promedio de 12,5 meses, constituyen un freno al surgimiento de la cría de camellos. El presente artículo es una revisión de síntesis que pretende actualizar los conocimientos sobre la fisiología de la reproducción en la hembra dromedaria, con el fin de mejorar la aplicación de las biotecnologías de la reproducción.

Palabras clave: *Camelus dromedarius* – Hembra – Reproducción – Fisiología animal – Reproducción sexual – Ciclo estral – Túnez.