

FORMATION CONTINUE – ARTICLE DE SYNTHÈSE

Physiologie de la reproduction et endocrinologie chez les cervidés : une revue

DRION P.V.¹, HANZEN C.², WIRTH D.¹, BECKERS J.F.¹, LEBOEUF B.³,
ROPSTAD E.⁴, BALLIGAND M.⁵, BAUVIR E.¹, GABRIEL A.⁶, COLLIN B.⁶.

1 Université de Liège - Faculté de Médecine Vétérinaire – Service de Physiologie de la Reproduction- Boulevard de Colonster, B41, 4000 Liège, Belgique

2 Université de Liège - Faculté de Médecine Vétérinaire – Service d'Obstétrique des grands animaux- Boulevard de Colonster, B43, 4000 Liège, Belgique

3 Institut National de la Recherche Agronomique - Unité Expérimentale d'Insémination Caprine et Porcine, 86840 Rouillé, France.

4 Norwegian School of Veterinary Science, Department of Reproduction and Forensic Medicine, P.O. Box 8146, Dep., N-0033 Oslo, Norway.

5 Université de Liège - Faculté de Médecine Vétérinaire – Service de chirurgie des petits animaux-Boulevard de Colonster, B41, 4000 Liège, Belgique.

7 Université de Liège - Faculté de Médecine Vétérinaire – Centre de Médecine du Gibier – Boulevard de Colonster, B41, 4000 Liège, Belgique.

Correspondance : Dr PV DRION
Tél. : 0032(0)4/366.41.67 et 25.88 – Fax : 0032(0)4/366.41.65 et 28.38
Email : pvdri@ulg.ac.be.

RESUME : Les connaissances relatives aux cervidés sont de plus en plus étendues. La présente synthèse vise à rapporter à partir des données récentes de la littérature les caractéristiques essentielles de la reproduction des principales espèces : anatomie de l'appareil reproducteur, durée de la saison de reproduction, différents paramètres du cycle sexuel, endocrinologie du cycle sexuel et de la gestation. Il vise également à mettre en évidence les particularités différenciant les cervidés des ruminants domestiques, telle par exemple la diapause embryonnaire rencontrée chez le chevreuil.

INTRODUCTION

Les cervidés font partie d'une famille de mammifères comportant une quarantaine d'espèces réparties sur quatre continents : Europe, Asie, Amérique du Nord et Amérique du Sud. Leur capacité à s'acclimater au milieu environnant explique leur présence depuis l'Arctique jusqu'aux forêts équatoriales. De manière générale, leur appartenance à la famille des bisongulés ruminants leur a fait souvent attribuer, à tort, l'intégralité des caractéristiques de reproduction décrites chez les petits ruminants tels que chèvres et brebis. La diversité des espèces rencontrées permet en fait à cette grande famille de recourir à différents stratagèmes pour mener à bien la perpétuation de l'espèce. De nombreuses théories divergentes de fonctionnement de la cyclicité des différentes espèces ont ainsi été présentées. Les connaissances dans le domaine se précisent cependant par la

mise en œuvre de techniques diverses, de terrain et de laboratoire (dosages hormonaux, échographie, ponction ovocytaire échoguidée, clonage, fertilisation *in vitro*) (Berg et Asher, 2003).

CLASSIFICATION DES ESPECES

La famille des cervidés appartient à l'ordre des Artiodactyles (qui marchent sur deux doigts), sous ordre des ruminants (table I).

Avec la classification systématique, coexiste une classification établie sur la base de leur répartition d'habitats. Ainsi, les populations de cervidés retrouvées le plus au Nord de l'Europe-Asie et de l'Amérique du Nord comportent les genres *Alces* *alces* (*Moose*, Orignal, Elan) et *Rangifer tarandus* (*Reindeer*, Renne ou Caribou).

Les régions du Nord tempérées abri-

tent le plus grand nombre d'espèces parmi lesquelles on retrouve : *Capreolus capreolus* (*Roe Deer*, Chevreuil), *Cervus elaphus* (représentant européen : *Red Deer*, Cerf élaphe, Cerf rouge ; représentant américain : *Cervus canadensis*, Wapiti/*Elk*), *Cervus nippon* (*Sika Deer*, Cerf Sika), *Dama dama* (*Fallow Deer*, Daim), *Odocoileus hemionus* (*Mule/Black-tailed Deer*, Cerf de Virginie, Cerf à queue noire), *Odocoileus virginianus* (*White-tailed Deer*, Cerf à queue blanche). Les espèces retrouvées dans les régions d'Amérique du sud (zones tropicales) sont *Blastocerus* (*Marsh Deer*, Cerf des marais), *Hippocamelus* (*Huemul*, Cerf andin), *Mazama* (*Brocket*, Daguét rouge), *Ozotoceros* (Pampas, Cerf des pampas), *Pudu* (*Pudu*, Poudou du Nord). Enfin, *Cervus elaphus* (Cerf élaphe) et *Rangifer tarandus* se retrouvent en Europe, Asie et Etats-Unis.

Table I. Ordre des Artiodactyles

***Ordre des Artiodactyles**

**Sous ordre des suidés (cochon)

**Sous ordre des tylopodes (camélidés)

**Sous ordre des tragulins (chevrotain aquatique)

**Sous ordre des ruminants

***Giraffidés

***Moschidés

***Cervidés

1. *Cervinae*

➔ *Axis* (Chital, Cerf Axis, Cerf moucheté)

➔ *Cervus* (Cerf Élaphe = Cerf commun, Wapiti, Sambar, Cerf de Thorold, Cerf de Schombugki, Cerf des marais, Cerf d'Eld, Cerf de Java, Cerf Sika, Cerf moucheté du Prince Alfred, Cerf des Philippines)

➔ *Elaphurus* (Cerf du père David)

2. *Hydropotinae*

➔ Hydropotes (Hydropote aquatique de Chine, Cerf d'eau chinois)

3. *Muntiacinae*

➔ *Elaphodus* (Elaphode)

➔ *Muntiacus* (Muntjac d'Inde, Muntjac de Reeve, Muntjac noir, Muntjac de Fea, Muntjac jaune, Muntjac Gongshan)

4. *Odocoileinae*

➔ *Alces* (Elan, Elan de l'est, Elan de l'Alaska, Elan de Shiras, Elan de Manitoba, Elan européen, Elan de Sibérie)

➔ *Blastocerus* (Cerf des marais)

➔ *Capreolus* (Chevreuil)

➔ *Hippocamelus* (Cerf Andin, Huemul)

➔ *Mazama* (Brocket, Daguet rouge, Daguet brun, Petit daguet rouge, Daguet nain, Mazama nain)

➔ *Odocoileus* (Cerf de Virginie ou Cariacou ou Cerf à queue blanche et Cerf Mulet ou Cerf à queue noire)

➔ *Ozotoceros* (Cerf des pampas)

➔ *Pudu* (Poudou du Nord, Poudou du Sud)

➔ *Rangifer* (Renne ou Caribou)

***Antilocapridés

***Bovidés

Il est également important de noter que les mêmes espèces peuvent être dénommées différemment selon le continent : le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) par exemple est appelé Cerf rouge (*Red Deer*) en Europe et en Asie et Wapiti aux Etats-Unis (*Cervus elaphus manitobensis*). Selon les auteurs également, le Wapiti a été également classé comme faisant partie d'une espèce à part entière, *Cervus canadensis*. Il semble en fait constituer le représentant américain du Cerf élaphe. En Europe, l'espèce européenne *Alces alces* est connue sous le nom de Elk ou Original, nom utilisé en Amérique du Nord pour désigner un autre grand cervidé, le Wapiti.

Cette classification « continentale » exige dès lors de la part de tout lecteur d'articles relatifs aux cervidés une certaine gymnastique intellectuelle pour attribuer sans erreur l'un ou l'autre animal à une espèce ou à une autre. La nomenclature latine permettra sans doute à chacun de s'y retrouver sans plus laisser de doute.

PREAMBULE

Nous ne décrivons dans ce chapitre que les caractéristiques relatives aux individus susceptibles d'être rencontrés dans nos régions, que ce soit en liberté ou en captivité et celles relatives aux espèces les plus fréquemment citées dans la littérature. Le Cerf élaphe sera particulièrement détaillé et servira de modèle à une description plus succincte des spécimens appartenant tant aux autres genres qu'à ceux issus de familles différentes.

Cervinés

Cette famille contient les genres *Cervus*, *Axis*, *Dama* et *Elaphurus* (voir table I).

Cerf élaphe

Le Cerf élaphe ou Cerf commun constitue le représentant européen d'un genre qui contient également 10 autres espèces : le Wapiti, le Sambar,

le Cerf de Thorold, le Cerf de Schombugki, le Cerf des marais, le Cerf d'Eld, le Cerf de Java, le Cerf Sika, le Cerf moucheté du Prince Alfred et le Cerf des Philippines. L'espèce représentée par le Cerf élaphe contient également 10 sous espèces que nous ne détaillerons pas.

Le Cerf élaphe (figure 1a) ou Cerf rouge est un des plus grands représentants de son genre (1,2 à 1,4 mètre au garrot pour le mâle et 1 à 1,2 mètre pour la femelle). Le poids du mâle ou de la femelle (figure 1a') est sujet à des variations importantes, liées à l'abondance ou au manque de nourriture, à la période de reproduction pour les mâles, à l'allaitement pour les femelles. Il varie de 120 à 200 voire 250 kilos pour les mâles et de 60 à 120 kilos pour les femelles. Maintenu en captivité, le cerf peut atteindre vingt ans d'âge, ce qui est rarement le cas dans la nature, la longévité maximale y avoisinant plutôt les dix ans.

La période du rut a lieu en automne sous nos latitudes. Femelles et mâles

quittent les sous-bois, arpentent les lisières et reviennent en plaine pour s'y accoupler. Les mâles rejoignent toujours les mêmes aires de brame. Les vieux mâles en rut deviennent extrêmement agités et coordonnent différentes activités qui tendent non seulement à surveiller, regrouper et saillir leurs femelles mais également à en attirer d'autres, tout en repoussant de jeunes mâles qui s'approcheraient et en protégeant leur territoire. Ces différentes activités expliquent que certains mâles perdent jusqu'à 20% de leur poids.

Après la période du rut et avant que les conditions climatiques ne deviennent défavorables à son alimentation, le cerf en profite pour reconstituer ses réserves. Il fait partie des ruminants et son anatomie digestive est similaire à celle de nos ruminants domestiques.

L'hiver constitue la période de repos des individus pendant laquelle la gestation des femelles se poursuit. Les mâles vivent en général à l'écart des hardes contrôlées par une biche plus âgée. Cette période coïncide avec l'apparition de zones ostéoclastiques de l'apex du pivot osseux donnant suite aux bois. Ceux-ci tombent en février chez le cerf mûr, un peu plus tard chez le jeune cerf. La pousse de la nouvelle ramure commence rapidement et s'achèvera à la fin du mois d'août. Les naissances ont lieu au printemps. Le jeune cerf est appelé faon jusqu'à l'âge de 6 mois. Les jeunes animaux présentent un pelage tacheté qui peut persister jusqu'à l'âge de 2-3 ans.

Daim

Le Daim (figure 1b) est plus petit que le Cerf élaphe mais plus grand que le Chevreuil. Sa taille au garrot avoisine le mètre. Le poids des mâles avoisine les 100 kilos tandis que celle des femelles les 50 à 60 kilos. Sa robe est mouchetée et sa couleur varie au fil des saisons, du brun foncé (hiver) au fauve à taches blanches (été). Le ventre, la face interne des cuisses et le bas des pattes sont blancs.

Le Daim est principalement représenté en Belgique et en France dans les parcs animaliers et les élevages. Il est cependant décrit dans toute l'Europe où on le retrouve à l'état libre et de préférence dans les plaines. C'est un animal qui aime la vie en groupe et mène des activités diurnes. Ses bois se distinguent de ceux du

Cerf élaphe par leur forme largement aplatie et palmée. Tout comme le cerf, la période de reproduction en Europe survient en automne.

Cerf axis

Le Cerf axis ou Chital ou encore Cerf moucheté (figure 1c) ne se rencontre pratiquement pas en Europe, si ce n'est en liberté en ex-Yougoslavie, où il a été réintroduit, ou dans des parcs animaliers. Il se différencie du Daim par ses bois non aplatis et l'absence de prééminence laryngée. La couleur prédominante est le roux. Son habitat de choix est constitué par des prairies voisines de nombreux points d'eau et les lisières des forêts où évoluent les groupes de 8-10 individus.

Cerf du Père David

Le Cerf du père David (figure 1d), qui porte le nom du missionnaire naturaliste qui le décrit en Chine dans le parc du palais d'été de Pékin, porte des bois recourbés vers l'arrière et d'aspect boursouflé. Il ne se rencontre pas en liberté. Originaire de Chine, l'espèce a été décimée à la fin du 19^e siècle. Elle a été réintroduite en parcs animaliers où sa reproduction ne semble pas poser de problèmes. Sa taille au garrot est de 1,10 mètres et son poids avoisine les 130 kilos. Les individus les plus lourds peuvent atteindre 200 kilos.

Hydropotiné

Cette famille comprend le genre *Hydropote* (figure 1j). Deux représentants sont à signaler : l'Hydropote aquatique de Chine ou Cerf d'eau chinois et le Cerf d'eau de Corée. Bien que localisées naturellement en Chine et en Corée, ces espèces se retrouvent également en captivité en France et en Angleterre. Leur taille est relativement petite (de 60 à 75 cm au garrot). Leur caractéristique réside dans l'absence de port de bois, tant chez le mâle que chez la femelle. Tous deux présentent des canines supérieures hypertrophiées pouvant déborder de 5 cm de la lèvre supérieure et une glande frontale destinée à marquer le territoire que l'on ne retrouve dans aucune autre espèce de cervidés. La femelle des hydropotes donne naissance à 4 jeunes ce qui constitue une exception chez les cervidés.

Muntiacinés

Deux genres sont décrits : *Elaphodus* (Elaphode) et *Muntiacus muntiacus* (Muntjac d'Inde ou cerf aboyeur) (figure 1k). Le Muntjak se retrouve également en captivité, en France notamment. Sa taille varie de 40 à 78 cm au garrot. La tête porte des bois courts (15cm), munis d'un seul andouiller. C'est un animal forestier, solitaire et diurne qui évolue aisément en altitude. Son cri fait penser à un aboiement.

Odocoilinés

Cette famille comprend les genres *Alces*, *Blastocerus*, *Capreolus*, *Hippocamelus*, *Mazama*, *Odocoileus*, *Ozotoceros*, *Pudu* et *Rangifer*.

Elan

L'Élan, encore appelé Orignal (figure 1e) se rencontre en Europe du Nord (Canada). Il constitue le plus grand et le plus imposant des cervidés puisqu'il peut atteindre 400 à 600 kilos (respectivement pour les femelles et les mâles) pour une taille au garrot allant jusqu'à 2 mètres 30 (Bartalucci et Weinstein, 2000) et une longueur totale pouvant atteindre 3 mètres. Sa ramure est particulièrement impressionnante, avec un diamètre de près de 2 mètres et un poids frôlant les 20 kilos.

Ses caractéristiques extérieures sont reconnaissables entre toutes et concernent le fanon qu'il porte sous la gorge (pampille), la bosse au niveau du garrot et l'arrondi vers le bas de son mufle. La couleur de son pelage se situe dans les tons de brun foncé en été et gris en hiver. Son habitat comprend étangs et marécages, jeunes forêts et particulièrement celles de bouleaux blancs. Il est bon nageur et possède la capacité de refermer ses narines pendant la recherche de plantes aquatiques

Chevreuil

Le Chevreuil est de petit format (figure 1f). La taille des mâles est de 60 à 70 cm au garrot, celle des femelles légèrement inférieure. Le poids est de 15 à 30 kilos. L'espérance de vie des chevreuils est largement inférieure à celle des cerfs : 6 à 7 ans à l'état libre et 10 à 15 ans en captivité.

La couleur de la robe varie du brun gris en hiver au brun rouge vif en été.



Figure 1. Quelques spécimens de cervidés
 1a et 1a' : *Cervus elaphus* ;
 1b : *Dama dama* ;
 1c : *Axis axis* ;
 1d : *Elaphurus davidianus* ;
 1e : *Alces alces* ;
 1f : *Capreolus capreolus* ;
 1g : *Odocoileus virginianus* ;
 1h : *Rangifer tarandus* ;
 1i : Black-tailed deer ;
 1j : *Hydropote* ;
 1k : *Muntiacus muntiacus*.

La tache blanche qu'il porte sur l'arrière-train et surtout visible en hiver s'appelle le miroir. Les adultes muent deux fois par an, au printemps et en hiver.

Les bois se renouvellent annuellement (ils tombent en novembre, décembre et repoussent directement) et atteignent une longueur maximale de 20 à 30 cm. Ceux-ci sont d'autant plus ramifiés que l'animal prend de l'âge mais ils ne se composent au maximum que de trois pointes à chaque perche ou merrain. Le Chevreuil est fondamentalement un cervidé solitaire contrairement au cerf ou au daim. Il est également beaucoup plus sédentaire.

Deux grandes périodes peuvent être distinguées dans la vie du chevreuil. D'avril à octobre, son comportement est très individualiste et dépendra fortement de l'activité sexuelle. Les mâles se cantonnent sur leur territoire qu'ils marquent et défendent. Cette période territoriale débute avec la perte des velours des bois (la fraie) et l'élévation du taux sanguin de testostérone. La richesse du milieu et la puissance du brocard déterminent la taille de son territoire. De novembre à mars, l'activité des deux sexes devient comparable. Les animaux passent du comportement individuel au comportement de groupe. Des hardes de 4 à 10 individus se forment autour d'un groupe familial avec la chevrette et son (ou ses) jeune(s) de l'année.

Cerf à queue blanche

Le Cerf à queue blanche (figure 1g) ne se rencontre pas chez nous. Il peuple principalement le Continent américain. D'aspect élégant, il mesure pour le mâle 1 à 1,15 mètre. Son pelage est brun pâle. Il possède un large plastron blanc sous la gorge et cette couleur se retrouve autour des yeux, à l'intérieur des oreilles et surtout sur sa queue (d'où son nom). Ses bois sont caractéristiques : les merrains sont dirigés vers l'avant et leur taille diminue de l'arrière vers l'avant.

Caribou ou Renne

Les Rennes (appellation européenne) ou Caribous (appellation américaine) se retrouvent tant en Europe (Norvège, Russie) que sur le Continent américain (Canada, Groenland, Alaska) (figure

1h). Les deux termes désignaient jusqu'il y a peu, deux espèces différentes. L'on considère actuellement que les deux formes constituent deux races dans une même espèce.

Ils sont l'objet d'élevage intensif en Norvège. Au Canada et au Québec, ils font également partie d'un plan de sauvetage des sous espèces menacées.

La taille et le poids des Caribous varie selon les sous-espèces : Caribou des bois, Caribou de la toundra et Caribou de Peary. Le premier est le plus connu. Sa taille lui permet d'approcher les 180 kilos pour les mâles et 135 pour les femelles. Le second est un peu plus petit que le premier. Le dernier a un poids allant de 70 kilos pour les mâles à 55 kilos pour les femelles. Leur pelage dense est particulièrement adapté aux conditions climatiques extrêmes qu'ils rencontrent dans leurs aires de présence.

La grande particularité des Caribous est constituée par le port de bois, tant chez les femelles que chez les mâles. De plus, et au contraire des mâles, les femelles et les jeunes Caribous les conservent durant l'hiver pour ne les perdre qu'en février. Cette particularité permet aux troupeaux de conserver un outil efficace de grattage du sol pour la recherche de nourriture. De plus, considérée sous l'angle endocrinien, elle constitue une énigme quand on sait que le port des ramures a souvent été considéré comme l'apanage des mâles (caractère sexuel secondaire).

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Fonction testiculaire

Appareil génital mâle et puberté

L'appareil reproducteur du mâle s'apparente fortement à celui de nos ongulés ruminants. Le pénis porte une inflexion sigmoïde, dont la disparition lors de l'érection permet l'allongement de l'organe. Quelques particularités retrouvées au niveau des glandes accessoires sont signalées dans la littérature : le Cerf élaphe (*Cervus elaphus*) possède une paire de vésicules séminales, des glandes bulbo-urétrales de même qu'une prostate composée à la fois d'une partie centrale et de parties annexes (Aughey, 1969 ; Haigh *et al.*, 1984). Le Caribou (*Rangifer tarandus*) (Leader-

Williams, 1979), le Cerf de Virginie (*Odocoileus hemionus*) (West et Nordan, 1976) et le Muntjac (*Muntiacus muntjak*) (Pei et Liu, 1994) possèdent une glande bulbo-urétrale compactée, tandis que le Cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*) (Mirarchi *et al.*, 1978) et le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Short et Mann, 1966) n'en ont pas. Chez ce dernier, les glandes accessoires sont composées de vésicules séminales et d'une prostate situées le long de l'urètre pelvien. Toutes les glandes accessoires du tractus génital mâle sont placées sous la dépendance des hormones testiculaires, notamment la testostérone.

La puberté des mâles survient souvent avant l'âge d'un an (6 mois pour le Chevreuil (Flint *et al.*, 1994b) et le Cerf à queue blanche (Severinghaus, 1995)), sauf chez le Cerf élaphe, chez qui elle survient à 14 mois (Kelly *et al.*, 1985). Cette maturité testiculaire s'accompagne d'une augmentation globale du diamètre testiculaire (Blottner, 1996), retrouvée également annuellement avec l'entrée en saison de reproduction (voir *infra*).

Morphologie des spermatozoïdes

Les caractéristiques principales des spermatozoïdes des cervidés se reportent sur leur morphologie puisqu'il est en général admis que ceux provenant de l'Original (*Alces alces*), du Cerf élaphe (*Cervus elaphus*), du Caribou (*Rangifer tarandus*), du Cerf de Virginie (*Odocoileus hemionus*), du Cerf à queue blanche (*Odocoileus virginianus*), du Cerf Sika (*Cervus nippon*) et du Daim (*Dama dama*) correspondent en taille, structure et anomalies éventuelles (par exemple persistance de la gouttelette cytoplasmique) à celles du sperme de nos ongulés domestiques (Gosch *et al.*, 1989). La tête présente deux renflements plats surmontés d'une arête. Un court segment sépare la tête de la queue du spermatozoïde, cette dernière étant également subdivisée en pièce principale, pièce intermédiaire et pièce terminale, une fine jonction séparant les deux premières. Les études menées sur le sperme du Daim (taille, structure et ultrastructure) par microscopie confocale (Gosch *et al.*, 1989) n'ont pas permis de montrer de différence significative entre celui-ci et le sperme des artiodactyles. Les spermatozoïdes du Daim ont ainsi une longueur de $67,2 \pm 1,2$ microns, une

Table II: Volume et concentration du sperme de diverses espèces de cervidés et du bouc

Espèce	Volume (ml)	Concentration (spz/ml)	Auteur(s)
Cerf à queue blanche	0.5 à 1.75	60 à 2085 x 10 ³	Bierschwal <i>et al.</i> , 1970
Cerf à queue noire		100 à 700 x 10 ⁶	West et Nordan, 1976
Cerf élaphe	1 à 2	0.24 à 1.18 x 10 ⁹	Strzezek <i>et al.</i> , 1985
Original	1 à 2.5	0.85 à 2.85 x 10 ⁶	Kryzwinsky <i>et al.</i> , 1987
Cerf axis	0.2 à 0.8	44 à 419 x 10 ⁷	Haigh <i>et al.</i> , 1993
Cerf d'Eld	0.7 à 3.49	2.67 à 16.32 x 10 ⁸	Monfort <i>et al.</i> , 1993
Cerf du Père David	3 à 8	420 à 950 x 10 ⁶	Asher <i>et al.</i> , 1988b
Daim	0.6 à 1.3 ml	1.7 à 4.4 x 10 ⁹	Asher <i>et al.</i> , 1990
Bouc race alpine	1.27	3.61 x 10 ⁹	Karagiannidis <i>et al.</i> , 2000
Bouc race Saanen	1.15	3.63 x 10 ⁹	

Spz/ml : spermatozoïdes par millilitre

tête qui atteint $8,2 \pm 0,3$ microns en longueur, $4,4 \pm 0,2$ microns en son renflement maximal et $1,9 \pm 0,2$ microns à sa base. La queue a un diamètre moyen de $0,5 \pm 0,1$ microns et les longueurs de ses trois pièces constitutives sont respectivement de $13,7 \pm 0,3$, $42,6 \pm 0,9$ et $2,7 \pm 0,6$ microns.

Volume de l'éjaculat

Le volume de l'éjaculat est en moyenne de 1.5 ml et sa concentration de 60×10^3 spermatozoïdes/ml (spz/ml) chez le Cerf à queue blanche (Bierschwal *et al.*, 1970) à 4×10^9 chez le Daim (Asher *et al.*, 1990). Les données relatives aux différentes espèces sont indiqués dans la table II.

La composition (Bierschwal *et al.*, 1970) du plasma séminal est également semblable à celle des ongulés (acide citrique, fructose, transaminase glutamique oxalo-acétique, l'alanine aminotransférase, hyaluronidase...). Le fait marquant réside dans la variation qualitative de la semence qui s'enrichit fortement en protéines durant la période de reproduction. Cette dernière est mouvante suivant les espèces, en fonction du lieu d'habitation et de son climat (zones tempérées, zones tropicales). Chez le Cerf élaphe, vivant dans nos contrées, la saison de reproduction s'étend de septembre à novembre et c'est à ce moment que les concentrations maximales en spermatozoïdes sont relevées (Suttie *et al.*, 1991). La même espèce placée dans l'hémisphère sud (Ingram *et al.*, 1999) (Nouvelle Zélande, 33 à 53 degrés latitude Sud) présente une activité testiculaire

maximale en avril. Par contre, Monfort et collaborateurs (1993) ont montré que le plus grand nombre de spermatozoïdes par éjaculat était observé durant l'hiver et le printemps chez le Cerf d'Eld maintenu en captivité (38 degrés de latitude Nord) tandis que le plus grand nombre de spermatozoïdes anormaux était détecté en automne. Dans cette espèce, qui vit en petit groupe dans les jungles du Laos, de Thaïlande et du Vietnam, le testicule régresse en juillet et l'examen histologique révèle un nombre réduit de cellules germinales subissant la spermatogenèse avec en corollaire un nombre élevé de cellules dégénératives et anormales.

Evolution du volume testiculaire

Aux changements relevés au niveau de la quantité et de la qualité de la semence est ainsi associée une forte variation du volume testiculaire, en et hors saison de reproduction (figure 3). Ainsi, chez le Cerf élaphe, Hochereau de Rievers et collaborateurs montraient déjà en 1978 une multiplication par 3 du volume testiculaire en saison de reproduction (automne), accompagnée d'un accroissement des structures intra-testiculaires (volume du tissu interstitiel, des cellules de Leydig, des vaisseaux sanguins, du diamètre et de la longueur des tubes séminifères, de la taille de l'épididyme, de sa richesse en spermatozoïdes et en fréquence de mitose des spermatogonies, du nombre de spermatogonies et de spermatozoïdes). Jabbour et collaborateurs (1998) ont démontré chez le même animal la présence de nombreux récepteurs à la prolactine au niveau du testicule

(tubules séminifères, cellules de Leydig) et de l'épididyme, suggérant ainsi que, outre les rôles de la lutropine et de la follitropine sur la fonction testiculaire, l'hormone lactotrope puisse également être impliquée dans la régulation de la production de gamètes mâles dans cette espèce. Ce phénomène est bien connu chez les ongulés (effet gonadotrope de type LH): il a été mis en évidence par Weiss-Messer et collaborateurs (1996) pour le taureau et par Jabbour et collaborateurs (1999) pour le bélier.

Chez le Cerf d'Eld, Monfort et collaborateurs (1993) ont mesuré différentes caractéristiques relatives à la fonction de reproduction en fonction de variations de la photopériode. La circonférence scrotale maximale a été observée en février, trois mois avant l'apparition des comportements agressifs du rut et des changements morphologiques externes (augmentation de la stature, de la puissance du cou).

Chez le Chevreuil et sous nos latitudes, c'est durant les mois de juillet, août que la masse testiculaire atteint son maximum (Blotner *et al.*, 1996). Dans cette espèce, les faons débutent déjà leur croissance testiculaire (accompagnée des premières images de méiose) durant l'hiver qui précède la saison de reproduction suivante.

Chez le daim, en Europe, la croissance testiculaire débute en juillet août et est maximale un peu avant que la période de rut ne débute (mi-octobre à mi-novembre) (Gosch et Fischer, 1989). Le volume testiculaire diminue par la suite pour atteindre 50% du volume maximal vers le mois de décembre, persiste à ce niveau jus-

qu'en février-mars puis atteint la taille minimale fin avril, moment qui coïncide avec la perte des bois. Ce même auteur n'a pas mis en évidence d'effet de l'âge sur la saisonnalité du changement de taille des testicules. À l'inverse, le même animal suivi sur le Continent américain, présente une saison de reproduction en avril-mai. Le volume testiculaire augmente dès le mois de janvier-février et atteint son maximum en avril, juste avant le début du rut (Asher *et al.*, 1987; 1999).

Ces phénomènes semblent dépendre d'une augmentation des valeurs plasmatiques en testostérone et de l'action stimulatrice de celle-ci sur les structures testiculaires. À la production de spermatozoïdes s'ajoute chez les cerfs l'apparition de caractères sexuels secondaires bien marqués et notamment la pousse des bois (figure 3).

Fonction ovarienne et cyclicité

Pour des raisons de clarté et afin d'éviter des redondances dans le texte, les auteurs citeront tout d'abord les généralités relatives à la fonction ovarienne et à la cyclicité. Ensuite, la cyclicité de la femelle du Cerf élaphe sera vue en détail et servira de modèle à une présentation comparative de celle des femelles des autres espèces de cervidés.

Appareil génital femelle et puberté

La composition du tractus génital de la femelle respecte celle des ongulés (figure 2 A et B) : d'avant en arrière,

deux ovaires et leur oviducte respectif, un utérus de type *bicornis*, séparé du vagin par le col utérin. Le vagin est prolongé par le vestibule vulvaire et la vulve. Différents auteurs ont rapporté la caractéristique propre à *Elaphurus davidianus* et *Muntiacus reevesi* de ne posséder qu'une corne utérine développée, à savoir la droite.

Les femelles de pratiquement toutes les espèces de cervidés ovulent pour la première fois entre 12 et 24 mois d'âge, sauf les Red/Wapiti (au-delà de 24 mois) (Kelly *et al.*, 1985). Cette variation très importante est expliquée par le caractère saisonnier de la reproduction et la croissance atteinte par les femelles lors de la survenue de la saison sexuelle. Il semble de plus que la qualité et la quantité de nourriture disponible dans l'environnement influence positivement l'âge de la puberté.

Généralités

De manière générale, les femelles de cerfs sont dites poly-œstriennes saisonnières. L'ovulation est spontanée. Seules les femelles de *Cervus duvauceli* (cerf des marais, cerf de Duvaucel) et de *Capreolus capreolus* (chevreuil) sont citées dans la littérature (Plotka, 1998; Flint *et al.*, 1994b) comme étant mono-œstriennes. Tout comme pour les brebis, la littérature rapporte la possibilité de chaleurs silencieuses en début de reprise de la cyclicité chez les femelles de l'Original, du Cerf à queue blanche, du Cerf à queue noire, et du Caribou.

Chez les femelles polyœstriennes,

plusieurs cycles œstraux se succèdent donc à un intervalle variable suivant les espèces. Il est généralement admis, sur la base des relevés de parturitions, que chez la plupart des femelles (original, daim, cerf élaphe, cerf du père David, cerf à queue blanche, cerf à queue noire, renne), 65 à 95 % des saillies fécondantes ont lieu dans les 10 à 21 jours suivant le premier œstrus observé, ce qui suggère qu'en fait, dans ces espèces, un haut pourcentage de femelles rentrent en gestation au cours du premier œstrus observé dans la période de reproduction (Plotka, 1998). De ces considérations, reposant sur la haute capacité des mâles à détecter les femelles en chaleurs et à les féconder, découle l'hypothèse fréquente d'une sous estimation de la longueur réelle des périodes de reproduction. Chez les petits ruminants domestiques, à cyclicité saisonnière également, la longueur des périodes de reproduction dépend entre autre du moment de la parturition précédente. L'intervalle naissance-retour en cycle peut ainsi varier de 5 à 6 semaines chez la brebis et la chèvre en cas de naissance tardive à respectivement 10 et 27 semaines (Jainudeen *et al.*, 2000). Chez elles, les taux de fécondation au premier œstrus se situent à des valeurs de 85 % en saillie naturelle, chiffres se rapprochant fortement des taux obtenus chez les cervidés. Contrairement aux cervidés par contre, aucun auteur ne suggère une possibilité de sous-estimation de la longueur de reproduction chez les petits ruminants sur base de ces taux élevés de réussite en saillie naturelle.

La longueur de la saison de reproduction est variable. Elle varie fortement d'une espèce à l'autre, avec des extrêmes de 1 à 12 mois, respectivement pour le chevreuil (*Capreolus capreolus*) (Flint *et al.*, 1994b) et le Muntjac (*Muntiacus reevesi*) (Sheng et Ohtaishi, 1993) et une moyenne pour les différentes espèces de 4-5 mois (Table III). Signalons qu'elle est considérée comme ayant une durée de 2 à 3 mois chez le Muntjac mais que certains auteurs qualifient cette espèce comme étant à sexualité non pas saisonnière mais bien continue (Sadlier, 1987; Sheng *et al.*, 1993).

Les longueurs des cycles sont extrêmement variables d'une espèce à l'autre : de 13 à 30 jours respectivement pour *Cervus eldi* (Monfort *et al.*, 1990) et *Alces alces* (Nowak *et al.*,

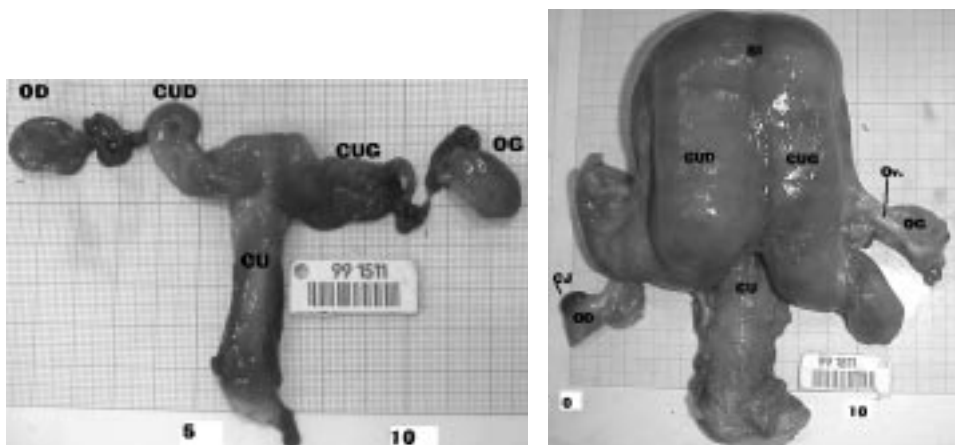


Figure 2:

A : Tractus génital femelle (*Cervus elaphus*) de 1 an. Prélèvement mi-novembre, Hautes-Fagnes (Belgique). Vue ventrale.

B : Utérus gestant prélevé fin novembre sur une biche de 9 ans (*Cervus elaphus*) pesant 56 kilos. Hautes-Fagnes (Belgique). Vue ventrale.

OD et OG= Ovaires Droit et Gauche; CUD et CUG= Cornes Utérines Droite et Gauche; CU= Corps Utérin. C.J= Corps Jaune; Ov.=Oviducte; SI= Sillon Intercornual.

1983), la moyenne se situant aux environs de 20 jours (table III).

La durée de l'œstrus est brève: de 12 à 24 heures. Elle varie cependant fortement d'une espèce à l'autre (table III).

L'élévation des œstrogènes plasma-

tiques survient avant le début des manifestations comportementales de l'œstrus, le pic de préovulatoire de la LH survenant juste avant celles-ci ou coïncidant avec leur apparition. Celui-ci s'étend sur une durée d'environ 10 heures, l'ovulation ayant lieu

durant l'œstrus ou juste après celui-ci lorsqu'il est bref. La phase lutéale qui s'ensuit (figure 4) varie de 13 à 30 jours, en fonction de l'espèce, puis le cycle reprend, sauf chez les espèces mono-œstriennes. Il semble de plus que le taux de progestérogène plasmatique soit proportionnel au nombre d'ovulation(s) et de corps jaune(s) formé(s) (Plotka, 1998).

La lutéolyse cyclique est dépendante de la libération par l'endomètre de prostaglandines F_{2α}. Le corps jaune en fin de phase lutéale sécrète, comme chez les bovins d'ailleurs, de l'œstrogène (Flint *et al.*, 1994; Bainbridge *et al.*, 1996; 1977; 1999).

Cerf élaphe

La femelle de *Cervus elaphus* revient en chaleurs en automne. Un haut degré de synchronisation a été démontré en ce qui concerne le début de la période de reproduction des femelles d'une horde d'animaux sauvages (Lincoln et Guinness, 1973), suggérant peut être l'existence d'un effet mâle identique à celui que l'on retrouve par exemple chez les chèvres et brebis (Lassoued *et al.*, 1995). La durée du cycle varie de 18 à 21 jours (Kelly *et al.*, 1985) (table III), avec une moyenne de 19,5 jours (Asher *et al.*, 2000). Chaque femelle présente une succession de 6 à 9 cycles œstraux, pour une durée totale de la période de reproduction allant de 4 à 5 mois (Kelly *et al.*, 1985; Asher *et al.*, 2000). La durée de l'œstrus rapportée par différents auteurs varie de 12 heures à 2 jours (Kelly *et al.*, 1985; Gizejewski *et al.*, 1993). Le pic préovulatoire de la LH survient expérimentalement 45 heures après la chute de progestérogène artificiellement induite par le retrait d'un progestagène préalablement mis en place afin de synchroniser les œstrus (Mc Leod *et al.*, 2001). L'élévation des œstrogènes débute 36 à 48 heures avant le début des manifestations comportementales de l'œstrus (Plotka, 1998). Lors d'œstrus naturel, le pic préovulatoire de la LH coïncide avec le début de celui-ci. Les concentrations atteintes en œstradiol chez la biche varient considérablement de celles atteintes chez nos ruminants domestiques: 124 pg/ml (Plotka, 1998) *versus* 10 pg/ml chez la vache (Ectors *et al.*, 1975).

Les caractéristiques de la croissance folliculaire ont été étudiées chez ces

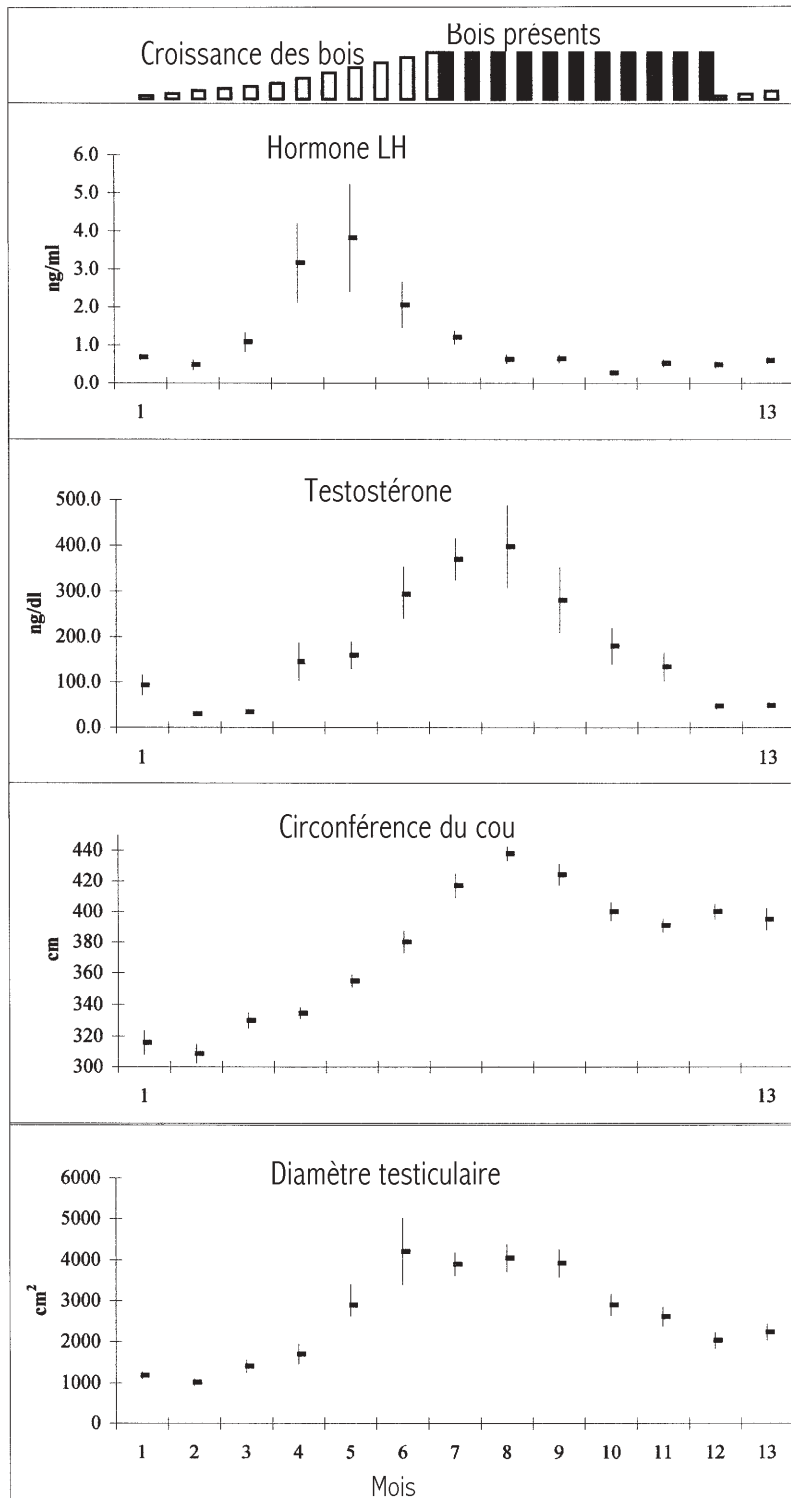


Figure 3: Evolution au long de l'année (13 mois) des profils hormonaux et de certains paramètres physiques chez le Cerf à queue blanche. Le solstice d'été se situe au niveau du mois 3 (axe des abscisses) et l'équinoxe hivernale au cours du mois 6. Les mois 1 et 13 sont les mêmes mois pour des années qui se suivent. Modifié d'après Plotka, 1998, avec l'autorisation de l'Auteur et de l'Éditeur. (Reprinted from Encyclopaedia of Reproduction, Vol 1, PLOTKA E.D., Deer, 842-857, Copyright 1998 by Academic Press, with permission from Elsevier)

Table III : Paramètres de la physiologie de la reproduction chez les cervidés (Modifié d'après Plotka, 1998, avec l'autorisation de l'auteur)

Espèce	Longueur de la saison de reproduction (mois)	Longueur du cycle oestral (jours)	Durée de l'oestrus (heures)	Durée d'une phase lutéale (jours)	Concentration maximale oestradiol pg/ml	Auteur(s)
Chevreuril	1			60	57-107	Flint <i>et al.</i> , 1994 Hoffman <i>et al.</i> , 1978 Lambert <i>et al.</i> , 2001
Muntjak	2-3 12		48			Sadlier, 1987 Sheng et Ohtaishi, 1993
Orignal / Elan	3	20-30	24			Sheng et Ohtaishi, 1993 Monfort, 1993 Plotka, 1998
Cerf élaphe	4-5	18-21	12-48	19	124	Asher <i>et al.</i> , 2000 Kelly <i>et al.</i> , 1985 Gizejewski <i>et al.</i> , 1993 Plotka, 1998
Cerf d'Eld	5-9					Monfort <i>et al.</i> , 1990 Sheng et Ohtaishi, 1993
Daim	3-4	22,4				Asher <i>et al.</i> , 1985; 1986; 1990; 1992 Sadlier, 1987
Cerf du Père David	5	19,5	17,5			Brinklow et Loadon, 1993 Curlewis <i>et al.</i> , 1988 Ago <i>et al.</i> , 1994
Cerf à queue blanche	4-5	25 (21-29)	24-40		5-30	Sadlier, 1987 Verne et Ozoga, 1981 Ditchkoff <i>et al.</i> , 2001
Cerf à queue noire	4-5	22-25(29)				Harder et Moorhead, 1980 West, 1968
Renne	6	13-33 19,4	24-30		16-18	Mc Ewan et Whitehead, 1980 Ropstad <i>et al.</i> , 1995 Ropstad, 2000
Cerf axis (Chital)		17-21 12-23	24-36			Chapple <i>et al.</i> , 1993; 1989 Mylrea <i>et al.</i> , 1999

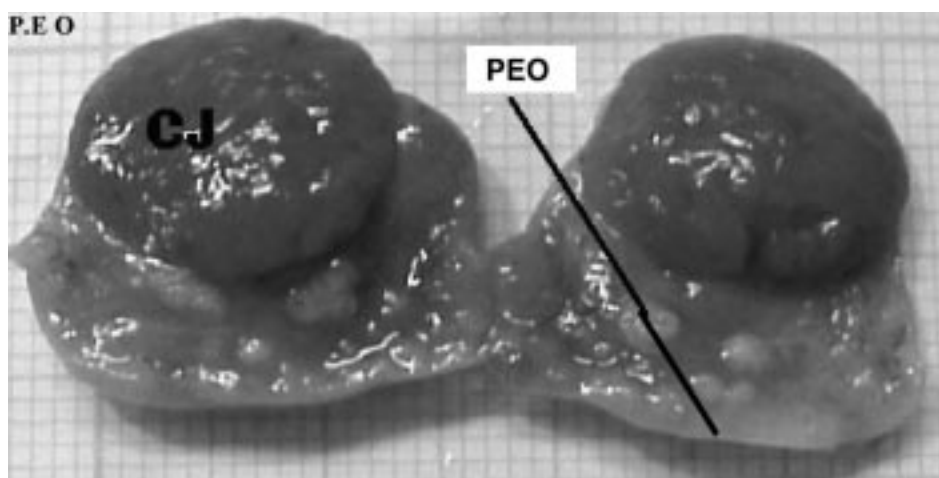


Figure 4 : Corps jaune présent sur l'ovaire gauche d'une femelle de *Cervus elaphus* âgée de 1 an. Prélèvement effectué en décembre, Famenne belge.
CJ= corps jaune ; PEO=Paroi Externe de l'Ovaire.

femelles, en période de reproduction ou en dehors de celle-ci (Asher *et al.*, 1994; Fenessey *et al.*, 1994). En effet, s'il est maintenant admis que le développement folliculaire de nos ruminants domestiques (grands et petits) se fait non pas de manière aléatoire mais bien sous la forme de croissances et de régressions synchrones de plusieurs follicules appelées vagues (pour une revue, voir Drion *et al.*, 2000), il semble également acquis que les caractéristiques de la croissance folliculaire des femelles de *Cervus elaphus* soient fort similaires (Mc Leod *et al.*, 2001). Ainsi, le nombre (0,8 à 1,8) et la taille maximale (6,3 à 8,9 mm) des follicules antraux retrouvés durant la phase folliculaire sont comparables à ceux

décrits chez la brebis (Driancourt *et al.*, 1990) et la vache (Mc Natty *et al.*, 1984). Le nombre de cellules de granulosa par follicule en croissance est similaire au nombre retrouvé pour les follicules de même type (non atretique) chez la brebis (Mc Natty *et al.*, 1985). La production d'œstrogènes par ces mêmes follicules semble pouvoir varier d'un follicule à l'autre mais reste dans les gammes de valeurs décrites chez les brebis et chèvres (Mc Leod *et al.*, 2001; Mc Natty *et al.*, 1982). Étonnamment, Mc Leod (résultats non publiés) rapporte également que chez ces femelles, un follicule de grande taille (>8mm) est toujours présent quel que soit le stade du cycle œstral ou chez certaines femelles en phase ancestrale saisonnière, prépubères ou encore soumises à un traitement de superovulation. Quoiqu'il en soit, l'ovulation concerne en moyenne 1 follicule, plus rarement deux. La fréquence des jumeaux chez la femelle de cette espèce est relativement rare (Fisher *et al.*, 1994).

La phase lutéale a une durée moyenne de 19 jours (Asher *et al.*, 2000), sa durée variant dans le même sens qu'une variation éventuelle de la durée du cycle œstral. L'existence de phases lutéales courtes (SLP, *short luteal phases*) bien connues chez la vache (Inskeep, 1995) a été clairement démontrée chez la femelle du Cerf élaphe (Asher *et al.*, 2000) en tout début de reprise de la période de reproduction.

En cas de non-fécondation, le corps jaune régresse sous l'influence de prostaglandines F2 α d'origine endométriale. Asher (2000) a cependant observé la persistance de corps jaunes chez certaines biches arrivant en fin de saison de reproduction, confirmant ainsi des observations similaires rapportées dans la même espèce par Meikle et Fisher en 1996. Ce phénomène de prolongation de la phase lutéale pourrait en partie expliquer le processus de transition de la phase de reproduction à celle d'anœstrus/anovulation. Ce mécanisme non encore complètement élucidé est à opposer à celui présidant à l'installation de la phase d'anœstrus chez le daim chez qui cette phase débute plutôt par l'apparition de phases lutéales courtes avant une phase d'anovulation complète (Asher, 1985). Le même auteur a également rapporté chez la biche l'existence de corps jaunes persistant

tout au long de la phase ancestrale, suggérant dès lors que la transition de l'anœstrus saisonnier à la reprise des cycles était associée à des processus lutéolytiques. En témoigne par exemple l'élimination complète des résidus de tissus lutéaux avant la première ovulation (Asher, 2000). Chez la brebis rentrant en période de reproduction, Bartlewski et collaborateurs (1999) ont décrit une augmentation nette des taux de progestérone circulant avant toute ovulation sans pouvoir cependant observer de présence de corps jaune ou de follicule immature rupturé sur les ovaires. Ces observations font suggérer aux auteurs la présence chez la brebis de follicules non rupturés mais lutéinisés ou d'une origine interstitielle mais non encore identifiée de progestérone.

À l'instar de ce qui se passe chez la vache et les petits ruminants, l'existence d'une sécrétion ocytocique lutéale a été proposée par différents auteurs chez le Cerf élaphe (Flint *et al.*, 1991; 1994; Bainbridge *et al.*, 1996; 1997) et vérifiée par dosage dans des corps jaunes prélevés par laparotomie chez des biches en phase lutéale (Flint *et al.*, 1991). Chez nos ruminants domestiques, la synergie existant entre la prostaglandine F2 α et l'ocytocine issue du corps jaune en fin de phase lutéale cyclique pourrait expliquer la rapidité du phénomène lutéolytique. Chez eux, l'ocytocine synthétisée au niveau des grandes cellules du corps jaune en fin de phase lutéale participerait à la libération de la prostaglandine endométriale par contraction active des fibres du myomètre. De manière réciproque, la libération de PGF2 α stimulerait des lors la libération d'ocytocine lutéale, donnant lieu à une véritable boucle catalytique précipitant la lutéolyse (Shemesh, 2001). Chez la femelle du Cerf élaphe, il semble (Flint *et al.*, 1991; 1994 α) que l'ocytocine lutéale stimule la libération de prostaglandines par l'endomètre et l'administration d'une dose de PGF2 α (Cloprostenol) en phase lutéale du cycle induit l'augmentation consécutive des taux d'ocytocine plasmatique comme observé chez le bovin. Chez les mêmes femelles en anœstrus saisonnier, la même injection provoquait une élévation dix fois moins importante d'ocytocine.

De plus, Bainbridge et collaborateurs (1997) ont montré que la lutéolyse chez ces biches s'effectuait entre les

jours 18 et 25 du cycle. Les taux plasmatiques maximaux en PGF2 α et ocytocine ont, dans leurs études, été relevés au jour 18 du cycle, suggérant l'existence d'une pulsativité synchrone de l'hormone lutéolytique et de l'ocytocine lutéale chez ces femelles. Enfin, il a été démontré que des taux élevés d'œstradiol, obtenus par exemple lors de stimulation ovarienne à l'eCG (*equine chorionic gonadotrophin*), pouvaient être responsables, tout comme chez la vache en fin de phase lutéale cyclique (présence du follicule dominant), d'une sensibilité accrue à l'effet de l'ocytocine sur le myomètre (Bainbridge *et al.*, 1996). Ces effets passent par la capacité qu'a l'œstradiol d'induire la synthèse de récepteurs à l'hormone ocytocique au niveau du myomètre (Breton *et al.*, 2001). Enfin, il serait certainement intéressant, sur base de ce qui précède, de vérifier la relation éventuelle entre la persistance de corps jaunes chez la biche en fin de période de reproduction et la chute de la capacité folliculaire à synthétiser de l'œstradiol à cette période.

Daim

La femelle du daim présente sa saison de reproduction en automne sous nos latitudes. Celle-ci débute en octobre et s'étale sur 3 mois (Asher *et al.*, 1986; 1990; 1992; Sadlier, 1987). La durée moyenne des cycles est de 22,4 jours (Asher *et al.*, 1985). La durée de ceux-ci semble s'allonger et devenir plus variable avec le déroulement de la saison de reproduction mais ne semble affectée ni par l'âge de la femelle, ni par son poids. À l'inverse, la durée totale de la saison de reproduction, c'est à dire le nombre de cycles présentés par femelle semble raccourcir avec l'augmentation de l'âge (Asher, 1985). Les premiers signes extérieurs d'œstrus sont précédés de chaleurs silencieuses avec ovulation comme le montrent les profils de progestérone qui s'élèvent avant que des signes de rut n'aient été détectés. Les taux d'œstradiol relevés en œstrus atteignent 25 pg/ml (table III). Le pic préovulatoire de la LH survient 4 heures après le début des manifestations comportementales de l'œstrus et atteint 20 ng/ml (Asher *et al.*, 1986). L'ovulation survient 24 heures après le début du pic de LH. Asher et collaborateurs (1986) ont montré que, chez certaines femelles, les taux de progestérone s'élevaient déjà durant l'œs-

trus, ce qui n'est pas sans rappeler ce qui se produit chez la chienne (Concannon *et al.*, 1989). Les taux de progestérone en phase lutéale se situent entre 3 et 10 ng/ml, des jours 15 à 18 du cycle (Asher *et al.*, 1988b), pour s'effondrer à moins de 0,05 ng/ml en fin d'activité lutéale. Il a été montré chez cette femelle que la chute des concentrations en progestérone plasmatique était concomitante des élévations progressives en ocytocine et métabolites de prostaglandines F (PGFM, comme reflet de l'activité des PGF). Il semble de plus que l'élévation de l'ocytocine plasmatique précède celle des PGFM (Asher *et al.*, 1988b).

Le *Cloprostenol* a été utilisé chez le Daim (Jabbour *et al.*, 1993). Ainsi, l'injection i.m. de 500 mcg de *Cloprostenol* ou non au jour 13 de la phase lutéale du cycle couplée ou non à l'injection de 50 à 100 UI d'eCG et à la mise en place ou non de systèmes progestatifs CIDR (*control induced drug release*) en vue de synchronisation de l'œstrus a été réalisée. La fréquence de survenue d'œstrus a été plus élevée chez les femelles recevant le CIDR que chez celles ne recevant que l'injection de prostaglandines (96,6% vs 41,4%). L'eCG semble induire une survenue en œstrus plus rapide quand on l'utilise (34,6 + 0,9h vs 44,7 + -2,4h) ($p < 0,01$) alors que la synchronisation par CIDR induit la survenue d'un pic de LH chez un nombre significativement plus grand de femelles que lors d'injection de prostaglandines F2a (83% vs 25%).

Cerf axis

Les publications concernant le Cerf moucheté sont moins nombreuses que celles concernant les autres espèces de cervidés. La femelle du Chital se singularise des autres femelles par un caractère polyœstrien qui, d'après certaines observations rassemblées sur le terrain, serait continu et non pas saisonnier (Chapple *et al.*, 1993). Il en est de même en captivité (Chapple, 1989). Mylrea et collaborateurs (1999) ont suivi pendant 14 mois les femelles du Cerf axis. La durée d'un cycle est en moyenne de $19,3 \pm 1,3$ jours (table III) avec des extrêmes se situant entre 17 et 21 jours (Chapple *et al.*, 1993) voire de $18 \pm 0,7$ jours avec des extrêmes allant de 12 à 23 jours (Mylrea *et al.*, 1999). L'œstrus dure entre 24 et 36 heures (Chapple, 1989). La progestérone s'élève après

l'ovulation, jusqu'à des valeurs de 1,5 à 5 ng/ml (Mylrea *et al.*, 1999). Les taux se maintiennent durant la phase lutéale avant que de diminuer en fin de celle-ci. Il semble cependant, comme d'ailleurs chez d'autres femelles de cervidés (daine: Asher, 1986, Cerf élaphe: Adam *et al.*, 1985; Kelly *et al.*, 1985, Cerf à queue blanche: Plotka *et al.*, 1980), que la progestérone se maintienne à un niveau basal dans les jours précédant l'œstrus avant que de s'effondrer totalement au moment de l'œstrus (Chapple *et al.*, 1993).

Cerf du Père David

La femelle du Cerf du Père David est polyœstrienne saisonnière (Curlewis *et al.*, 1988). La saison de reproduction débute au mois d'août et se termine à la mi-décembre, voire au début janvier. Les taux de progestérone relevés durant la saison de repos sexuel sont inférieurs à 1 ng ($0,2 \pm 0,01$ ng/ml) et témoignent d'une inactivité ovarienne. Comme dans les autres espèces de cervidés, une augmentation transitoire de progestérone a été mise en évidence avant le début du premier cycle œstral, au retour de la saison de rut. Sur base des observations comportementales d'œstrus, le cycle a une durée de $19,5 \pm 0,6$ jours (Curlewis *et al.*, 1988) (table III). La durée des chaleurs est de 17,5 heures (Argo *et al.*, 1994). La LH s'élève jusqu'à des valeurs atteignant 69 ng/ml. En fin de phase lutéale la prostaglandine endométriale constitue le facteur lutéolytique et son augmentation dans le sang, qu'elle soit endogène ou exogène, induit un relargage d'ocytocine d'origine lutéale, tout comme chez nos ruminants domestiques (Flint *et al.*, 1994a).

En saison d'anœstrus, Curlewis et collaborateurs (1991), ont montré que la réponse au test de stimulation à la gonadolibérine (GnRH) en terme d'élévation des valeurs plasmatiques de la LH, était très faible en tout début d'anœstrus (février), s'accroissait significativement vers la mi-avril puis s'élevait encore en fin de période d'anœstrus, suggérant ainsi que la période anœstrale n'était pas uniforme mais débutait bien par une phase profonde d'inactivité hypothalamo-hypophysaire.

Elan

Peu d'auteurs ont décrit la cyclicité de l'élan. La femelle revient en chaleurs en septembre. Il semble que la longueur des cycles œstraux soit comprise entre 20 et 30 jours, avec un œstrus d'une durée de 24 heures (Plotka, 1998) (table III).

Chevreuil

La femelle du chevreuil revient en chaleur en juillet (Sempere *et al.*, 1992). De manière générale, il est admis qu'elle est de type monoœstrienne (Short et Mann, 1966; Flint *et al.*, 1994a; 1994b): chez elle, un seul œstrus survient par saison de reproduction. Une seule autre femelle parmi les cervidés fonctionne selon le même schéma, la femelle du Cerf de Duvaucel (Schaller, 1987, cité par Plotka, 1988). Cependant, Sempere et collaborateurs (1992) ont démontré par injection de 250mcg de *Cloprostenol* à ces femelles en phase lutéale, qu'elles revenaient en phase œstrale après lutéolyse, suggérant ainsi qu'elles ne devaient pas obligatoirement être considérées comme étant monoœstriennes. La saison de reproduction est courte (1 mois) et s'étend souvent de mi-juillet à mi-août (Schams *et al.*, 1980). A l'élévation classique des œstrogènes en période préovulatoire succède un pic plasmatique des gonadotrophines FSH et LH menant à l'ovulation. Le taux maximal en œstradiol est de 57 à 107 pg/ml (Hoffman *et al.*, 1978; Lambert *et al.*, 2001) (table III). Alors que chez les autres espèces (voir supra) la phase lutéale cyclique s'interrompt après 13 à 30 jours, dans cette espèce, le corps jaune se maintient pour une durée d'environ 6 mois, suggérant ainsi que la phase lutéale des femelles non fécondées a une durée identique à la durée de la diapause saisonnière des femelles fécondées (Plotka, 1998).

La lutéolyse survient par action des prostaglandines F2 α d'origine endométriale (Flint *et al.*, 1994a). Chez le Chevreuil cependant, les expériences d'injection d'ocytocine durant la phase lutéale ou durant la diapause saisonnière ne montrent pas de réponse en terme de libération de PGF2 α endométriales (Sempere *et al.*, 1992; Flint *et al.*, 1994), et ceci, à l'inverse de ce qui se passe chez les autres ruminants. Alors que les récepteurs à ocytocine sont présents sur le myomètre durant cette période, il semble bien que des épisodes de relar-

gages intermittents d'ocytocine par le corps jaune soient inefficaces pour provoquer une lutéolyse. Ce phénomène pourrait contribuer à expliquer en partie le caractère mono-œstrien de ces femelles (Flint *et al.*, 1994).

La femelle du Chevreuil est la seule espèce parmi les cervidés à présenter le phénomène de nidation différée ou diapause saisonnière (Aitken, 1974 ; 1981 ; Mead, 1993 ; Lambert *et al.*, 2001). Ce phénomène, bien qu'existant chez d'autres animaux (chauve-souris, tatou, ours, phoques, otaries) (Mead, 1993) et à propos duquel de nombreux auteurs ont écrit qu'il était généralisé chez les cervidés semble plutôt constituer un mécanisme d'exception chez eux (voir chapitre suivant).

Cerf à queue blanche ou Cerf de Virginie

La femelle du Cerf à queue blanche est polyœstrienne. La saison de reproduction est généralement considérée comme se déroulant en novembre (Harder et Moorhead, 1980) mais les essais de Ditchkoff et collaborateurs (2001) tendent à montrer qu'elle pourrait s'étendre de début octobre à fin novembre. L'activité ovarienne débute bien avant les premières manifestations œstrales (Trauger et Haugen, 1965 ; Mansell, 1971, Plotka, 1998). A l'instar de ce qui se passe chez le Cerf à queue noire, chez le Cerf élaphe canadien (Morrison, 1960) et chez la brebis (Keisler, 1998), la première ovulation, silencieuse, ne donne en général pas lieu à une gestation, le corps jaune qui en est issu persistant 7 à 8 jours sur l'ovaire avant de régresser. La seconde ovulation donne lieu à un corps jaune normalement fonctionnel dont la durée respecte celle d'une phase lutéale cyclique ou se maintient en cas de gestation (Harder et Moorhead, 1980). Le phénomène n'est pas en tout cas sans rappeler ce qui se produit chez les brebis, chez qui la fin d'une phase lutéale conditionne le début du cycle suivant (Haughy *et al.*, 1977 ; Ryan *et al.*, 1991).

La durée du cycle œstral est de 25 jours (Harder et Moorhead, 1980) (table III), valeur moyenne extraite des différentes durées relatées dans la littérature : 21 jours (Haugen, 1975) ; 28 à 29 jours (Cowan, 1956) ; 24,8 jours (Verme et Ozoga, 1981). Harder et Moorhead ont disséqué des ovaires

de ces femelles et ont montré que même en période d'anoestrus, et plus particulièrement, en août, des follicules antraux (taille supérieure à 3 mm de diamètre) pouvaient être retrouvés. Ces follicules sont pour la plupart atrétiques et la proportion atrétiques/évolutifs s'inverse avec l'arrivée de la période de reproduction. Les concentrations plasmatiques en œstradiol atteignent 5 à 30 pg/ml en phase folliculaire (Plotka, 1998). Les chaleurs durent de 24 à 39 heures (Thomas et Cowan, 1975 ; Verme et Ozoga, 1981). Les taux de progestérone s'élèvent avec les premières ovulations et contrastent nettement avec les valeurs basales (<0.06ng/ml) retrouvées avant la saison de reproduction. Il semble de plus que les taux de progestérone soient positivement corrélés au nombre de corps jaune retrouvés chez la femelle dans cette espèce (Harder et Moorhead, 1980).

Cerf à queue-noire

Chez le Cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus*) (figure 1i), la croissance folliculaire reprend bien avant la première ovulation, avec l'apparition de follicules pouvant aller jusqu'à une taille proche de celle nécessaire à l'ovulation (Thomas et Cowan, 1975). Dans cette espèce, au fur et à mesure que se rapproche la saison du rut, les follicules évoluent plus encore, la première ovulation survenant en novembre. En général, bien que ces follicules soient matures, l'ovocyte qu'ils libèrent, une fois fécondé, donne rarement lieu à une gestation qui se maintienne (Thomas et Cowan, 1975). Les cycles se succèdent alors, pour une durée de 4 mois (Plotka, 1998) (table III) et, selon les auteurs, tous les 22 à 25 jours (West, 1968) ou tous les 22 à 29 jours (Thomas et Cowan, 1975). Le pic pré-ovulatoire coïncide avec l'apparition des phases comportementales de l'œstrus (Mc Keown et Sadleir, 1978). Le corps jaune issu de la première ovulation est souvent de taille largement inférieure (moitié) au corps jaune issu du deuxième cycle.

Caribou et Renne

La femelle du Caribou et celle du Renne appartiennent à une espèce dont la reproduction est saisonnière. Les cycles œstraux (ré)apparaissent en automne (septembre) et les cycles se succèdent alors jusqu'en février (Mc Ewan et Whitehead, 1972 :

Caribou ; Ropstad, 2000 : Renne). Durant cette période longue de quasiment 6 mois (mais retrouvée également dans d'autres espèces de cervidés : Asher, 1985 ; Knox *et al.*, 1988 ; Curlewis *et al.*, 1988) les manifestations réelles de rut ne durent que deux à trois semaines en septembre, octobre (Lenvik, 1988, cité par Ropstad, 2000). Des phases lutéales abrégées, préalables aux phases lutéales de durée normale (Mc Ewan et Whitehead, 1972 ; Ropstad *et al.*, 1995) sont décrites chez ces femelles.

La durée d'un cycle œstral chez la femelle du Renne se situe entre 13 et 33 jours (Ropstad *et al.*, 1995, cité par Plotka, 1998), avec une moyenne de 19,4 jours \pm 5,7 jours (Ropstad, 2000) (table III). Il semble de plus que, malgré la variabilité de la durée du cycle, celle de la phase folliculaire reste relativement constante (3 jours). Les taux d'œstradiol atteints durant cette dernière sont de 16 à 18 pg/ml (Ropstad, 2000), et correspondent assez bien aux taux décrits chez la vache (Ectors *et al.*, 1975) et la brebis (Thomas *et al.*, 1988). Ils induisent un pic préovulatoire de LH qui dure de 12 à 15 heures. La phase comportementale des chaleurs dure de 24 à 30 heures.

La lutéolyse cyclique repose sur la sécrétion pulsatile de PGF2 α par l'endomètre (Ropstad *et al.*, 1995). Celle-ci entraîne une chute de la progestéronémie, permettant à un nouveau cycle de s'installer. En cas de lutéolyse provoquée, les manifestations comportementales de l'œstrus réapparaissent dans les 56 à 69 heures.

Le port des bois chez les femelles de renne et de caribou

Les auteurs ne reviendront pas sur l'intégralité des données de la littérature relative aux ramures des cervidés. Un article de synthèse paru en 2001 (Crigel *et al.*, 2001) pourra donner au lecteur avide de plus de détails les différentes données relatives notamment à leur structure, à leur composition, à leur (re)pousse.

Le port des bois a souvent été considéré comme un caractère sexuel secondaire propre aux mâles chez les cervidés. Cependant la présence de ramures chez les femelles de caribous et rennes et la persistance de celles-ci durant une bonne partie de l'hiver,

alors que les mâles ont déjà perdu les leurs, pose la question du déterminisme de leur présence dans ces espèces. En Norvège, les femelles des rennes et caribous perdent leurs bois en mars, avril. Leur repousse est complète en août. Les bois perdent alors leur velours en septembre, durcissent et se maintiennent ainsi au long de l'hiver (Lincoln et Tyler, 1994).

Il semble en fait que, la présence des bois chez les femelles, de même que le maintien de ceux-ci chez elles durant l'automne et l'hiver, permette l'accès à la nourriture recouverte de neige, primordiale pour la survie de leur conceptus et que de même ces armes leur servent dans les combats pour l'accès à cette nourriture.

La poussée des bois est fréquemment associée à des perturbations hématologiques des facteurs réglant la calcémie : ostéocalcine, calcium, parathormone, vitamine D, œstradiol. Cette poussée est accompagnée de modifications de la composition et de la structure des os, ceux-ci devenant plus poreux et subissant des remaniements actifs en vue de mobiliser le calcium nécessaire à la poussée des ramures (Baksi et Newbrey, 1989). La prolactine est également impliquée dans le démarrage de la repousse des bois qui est corrélée au printemps à l'augmentation saisonnière de cette hormone (Lincoln et Tyler, 1994).

La perte des velours quant à elle est associée au redémarrage de l'activité ovarienne saisonnière et à l'augmentation des concentrations plasmatiques de testostérone, androstène-dione, œstradiol et progestérone (Lincoln et Tyler, 1994; 1999).

Alors que chez les mâles il semble que le cycle des bois soit corrélé à celui de la testostérone et de l'œstradiol, certains auteurs ont considéré que chez les femelles, ni l'œstradiol, la progestérone et la testostérone n'étaient reliés à la minéralisation ou à la chute des bois (Bubenik *et al.*, 1997). Cependant, des expériences d'ovariectomie réalisées sur des femelles de Renne au mois d'octobre (Lincoln et Tyler, 1994) résultent en une chute prématurée des bois, accompagnée de la décroissance des valeurs du plasma en œstradiol et progestérone mais le maintien des valeurs de testostérone et androstène-dione. Chez ces femelles, la cyclicité de la chute et repousse des bois persiste mais la chute des velours sur-

Table IV : Durée de gestation chez les cervidés

Espèce	Durée (jours)	Auteur(s)
Cerf à queue blanche	196-213	Plotka <i>et al.</i> , 1980
Cerf à queue noire	199-207	Thomas et Cowan, 1975
Cerf élaphe	223-227	Arman, 1974
	227-234	Guinness <i>et al.</i> , 1971
	233	Asher <i>et al.</i> , 2000
Wapiti américain (élevage)	247±5	Haigh, 2001
Renne et Caribou	227-229	Nowak et Paradiso, 1983
	225-235	Ropstad, 2000
Daim	225-234	Plotka, 1998
	225-238	Asher <i>et al.</i> , 1998a
Cerf axis	231-237	Chapple, 1993
	238-242	Mylrea <i>et al.</i> , 1999
Cerf du Père David	250-270	Brinklow et Loudon, 1993
	285-300	Nowak et Paradiso, 1983
	283-284	Plotka, 1998
Elan, Orignal	226-244	Ropstad, 1998
Chevreuril	150 jours (+150j diapause)	Lambert <i>et al.</i> , 2001

vient 1 à 3 mois plus tard que d'habitude et est souvent incomplète. Il semble de plus que le durcissement des bois dépende de l'androstène-dione d'origine surrénalienne mais pas des autres hormones stéroïdiennes puisque ce phénomène est normal chez les femelles ovariectomisées. Des investigations récentes (Lincoln et Tyler, 1999) sur le rôle de l'œstradiol d'origine ovarienne dans la cyclicité des bois de la femelle et incluant la mise en place d'implants de silastic imprégnés de cette hormone en vue de maintenir des concentrations physiologiques de cette hormone entre juin et octobre-novembre chez des femelles ovariectomisées ont montré que ce traitement induit chez ces femelles une maturation des bois et une perte des velours similaire à celle observée chez les femelles entières. Le retrait de l'implant est suivi d'une chute prématurée des bois chez certaines femelles. Comme décrit précédemment, le cycle des bois continue chez les femelles ovariectomisées non traitées mais les bois formés chez les femelles complémentées en œstradiol sont plus vigoureux et portent de plus nombreuses ramifications. Ces considérations supportent l'intervention de l'œstradiol dans la pousse des bois chez les femelles du Renne. Ce stéroïde stimule la pousse des bois, leur minéralisation, la perte des velours et inhibe leur chute (Lincoln et Tyler, 1999).

Gestation

Généralités

Maintenues en élevage, les biches (Cerf élaphe) présentent dès les premières ovulations des taux élevés de conception (85 %). En conditions naturelles et favorables, 40 à 60 % des femelles sont fécondées la première année des chaleurs (la deuxième année de vie), ce taux chutant fortement en milieu pauvre. Les femelles plus âgées sont en général fécondées à 80-90 % en milieu riche et climat favorable (Collin, 1992).

Les naissances ont lieu au début du printemps, après une durée de gestation variable selon les espèces (table IV). Les durées de gestations relevées chez les différentes espèces sont relativement proches, excepté celle attribuée au Chevreuril.

Prolificité

L'on se souviendra dans le cadre de l'utilisation de ce caractère que le terme de monotociques est réservé aux femelles mettant habituellement un seul jeune au monde par naissance, le terme de polytociques étant accordé aux femelles donnant naissance à plus de un jeune par mise bas (Badinand *et al.*, 2000). Il est à noter que la placentation est de type syndesmo-choriale oligo-cotylédonnaire chez les cervidés. L'on retrouve ainsi de 6 à 8 caroncules trophoblastiques (figure 5)

s'engrenant dans des caroncules endométriaux.

Les femelles du Cerf élaphe, du Daim, du Cerf axis, du Cerf du Père David, du Muntjac, du Caribou et du Renne sont considérées comme monotociques. Le jeune est expulsé avec ou sans les enveloppes fœtales que la mère ingère dans la plupart des cas.

Les femelles de l'Original, du Chevreuil, du Cerf à queue blanche et de son cousin à queue noire sont polytociques et mettent au monde en moyenne deux petits (parfois trois chez la femelle du Cerf de Virginie).

Comportement maternel et poids à la naissance

Le faon du Cerf élaphe sera nourri par sa mère jusqu'à l'âge de 8 mois (Collin, 1992), un sevrage partiel s'opérant dès l'âge de 3 mois. Le poids du faon du Cerf Sika est de 3 à 7 kilos, celui de ceux issus du Chevreuil, de 1 à 2 kilos. Dans cette espèce, et pour le préserver des prédateurs, la mère « abandonne » le jeune encore immobile durant les quelques jours qui suivent la mise bas. Elle ne le rejoint que pour l'allaiter. Le sevrage s'effectuera vers les mois d'octobre-novembre (Collin, 1992). Le faon de la daine pèse en moyenne 4,5 kilos à la naissance. Enfin, les jeunes issus respectivement de l'Original et des Rennes et Caribous sont plus lourds. La littérature les décrit sous le terme de veaux (*calf*) plutôt que sous celui de faons (*fawn*). Le jeune de l'Original suit sa mère dès l'âge de 3 semaines et est sevré à 5 mois (Bartalucci et Weinstein, 1995).

Endocrinologie

Signal embryonnaire

L'activité de l'interféron-tau se manifeste chez nos ruminants domestiques (Demmers *et al.*, 2001) par la suppression de la sécrétion pulsatile de PGF2 α , l'inhibition de l'expression des récepteurs à ocytocine endométriaux, et une modulation de l'activité des récepteurs à œstrogènes, ces derniers étant responsables de la stimulation de la synthèse des récepteurs ocytociniques. Toutes ces voies d'action de l'interféron-tau, qui n'a, rappelons-le, pas encore été mis en évidence chez toutes les espèces de cervidés, devront être analysées chez les différentes femelles.

En cas de saillie fécondante, et tout comme chez nos ruminants domestiques (pour une revue, voir Bazer *et al.*, 1991; Roberts, 1996), il semble que l'embryon porté par la femelle du Cerf élaphe signale rapidement sa présence par la sécrétion d'un facteur antilutéolytique caractérisé comme appartenant également à la famille des interférons (tau: τ). Bainbridge et collaborateurs (1996) ont ainsi montré que chez des femelles de *Cervus elaphus*, l'injection d'une molécule voisine de l'interféron tau durant le cycle œstral, l'interféron- α , retardait la lutéolyse. Cet interféron tau, de type I, est sécrété temporairement par le trophoblaste, c'est à dire la couche épithéliale externe du trophoblaste préimplantatoire (figure 6). Son intervention dans le maintien de la gestation se produit avant la fin de phase lutéale cyclique et consiste à prévenir la régression du corps jaune en permettant ainsi la continuité de la sécrétion progestéronique, tout en supprimant le retour en cycles. Chez la

femelle du Cerf élaphe, l'interféron tau a été mis en évidence par analyse de liquides de lavages utérins, du jour 14 au jour 20 de la gestation (Demmers *et al.*, 1999; 2000). Cette production est chronologiquement similaire à ce qui se produit chez la brebis chez qui l'interféron est produit entre les jours 13 à 21 de la gestation (Godkin *et al.*, 1982; Hansen *et al.*, 1985) et chez la vache (jours 16 à 24) (Bartol *et al.*, 1985). Les taux d'interféron- τ chez la femelle du Cerf élaphe s'accroissent fortement vers le jour 18, ce qui correspond d'ailleurs au passage du stade blastocyste sphérique à la forme allongée, presque filamenteuse (Demmers *et al.*, 2000), caractéristique d'ailleurs des embryons des ruminants (Thompson, 1997). Il semble à l'inverse que l'interféron-tau ne soit pas nécessaire chez la femelle du Chevreuil (Demmers *et al.*, 2001) qui, rappelons-le, présente le phénomène de nidation différée. Chez elle, l'ocytocine lutéale ne provoque pas de sécrétion de PGF2 α , la lutéolyse n'ayant dès lors pas lieu, et la gestation ne nécessitant pas non plus de signal embryonnaire pour se poursuivre.

Corps jaune, progestérone lutéale et maintien de la gestation – Progestérone placentaire

Le corps jaune se maintient donc après avoir reçu le signal embryonnaire présidant au maintien de la gestation. Les taux de progestérone plasmatique restent relativement constants durant l'intégralité de la gestation chez la plupart des espèces de cervidés (Plotka, 1998). Il semble également que les valeurs atteintes soient, en tout cas chez le cerf à queue

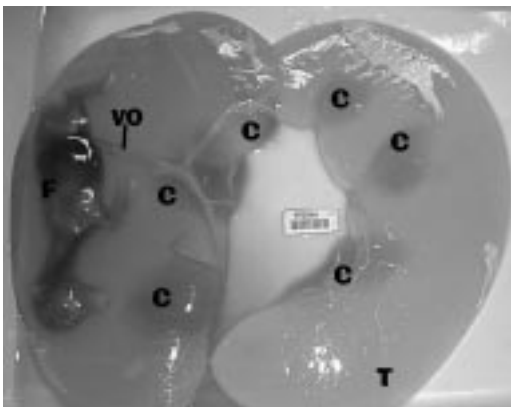


Figure 5: Fœtus et enveloppes fœtales. Prélèvement effectué chez une biche (*Cervus elaphus*) âgée de 2 ans et pesant 53 kilos mi-décembre, Massif forestier de Saint-Hubert (Belgique).
F=Fœtus; VO= Vaisseaux Ombilicaux;
C= Caroncule Trophoblastique; T= Trophoblaste.

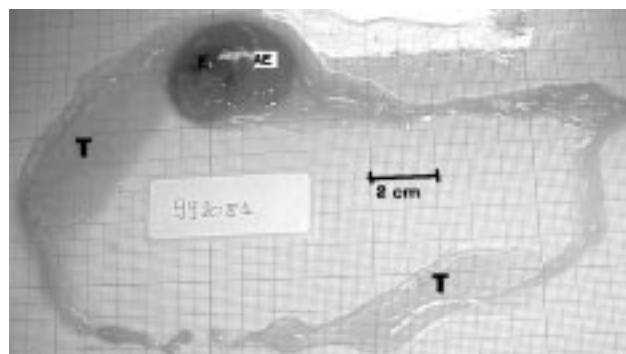


Figure 6: Embryon de 6-7 semaines et trophoblaste en phase d'élongation (longueur~60cm). Prélèvement effectué chez une biche (*Cervus elaphus*) âgée de 3 ans et pesant 76 kilos mi novembre. Famenne belge.
T= Trophoblaste; E= Embryon; AE= annexes embryonnaires.

blanche (Plotka *et al.*, 1977; Harder et Moorhead, 1980) et le Cerf élaphe (Kelly *et al.*, 1982), corrélées au nombre de corps jaunes retrouvés sur les ovaires.

L'existence d'une sécrétion placentaire de progestérone n'a pas été démontrée chez toutes les femelles de cervidés. Chez la femelle du cerf élaphe, qui mime sa sécrétion placentaire de progestérone sur ce qui se passe chez la brebis, le placenta sécrète de la progestérone à partir du 75^e jour de gestation (Asher *et al.*, 1996). Chez le renne, l'ovariectomie pratiquée 30 à 70 jours avant la date de parturition attendue (Sjaastad *et al.*, 1990) a mené à des résultats divergents, certaines des femelles avortant tandis que d'autres menaient leur gestation à terme. Chez les femelles du Cerf de Virginie, de même que chez la femelle du Chevreuil les ovaires sont nécessaires au maintien de la gestation tout au long de celle-ci (Plotka *et al.*, 1982; 1998), tout comme chez la chèvre d'ailleurs.

La glande surrénale a également été citée comme pouvant être impliquée, par la progestérone qu'elle sécrète, dans le maintien de la gestation chez certaines femelles ovariectomisées notamment chez le cerf à queue blanche (Plotka, 1998) et le daim (Asher *et al.*, 1989).

Estrogènes plasmatiques

Les taux d'œstrogènes plasmatiques restent à des niveaux assez faibles chez l'ensemble des femelles de cervidés durant la gestation. Ils s'élèvent progressivement, tout comme chez la vache, 5 à 6 semaines avant la mise bas. Cette observation a été réalisée

chez plusieurs espèces : le cerf à queue blanche (Harder et Woolf, 1976), le cerf élaphe (Kelly *et al.*, 1982; Zomborszky *et al.*, 1992), le renne (Blom *et al.*, 1983).

Protéines associées à la gestation

Les protéines associées à la gestation sont classées en deux catégories selon leur présence exclusive chez les femelles gestantes ou s'étendant aux mâles ou aux femelles non gestantes. Dans le premier cas, elles sont dites spécifiques de la gestation (PSP: *pregnancy specific protein*) car strictement d'origine placentaire (par exemple la PSPB), dans le second, elles sont dites associées à la gestation (PAG: *pregnancy associated glycoprotein*) car leur existence n'est pas limitée à celle-ci et qu'elles se retrouvent également dans les gonades mâle et femelle. Ainsi, chez nos ruminants domestiques, les protéines associées à la gestation voient leur concentration considérablement augmentée au cours de cette dernière. Des protéines répondant à ces critères ont été décrites dans un grand nombre d'espèces: primates (humain: SP1), ruminants domestiques (bovin: bPAG, ovin: oPAG et caprin cPAG) et sauvages (cerf, daim, bison), autres artiodactyles (cheval, zèbre et porc) et chez les carnivores (chat) (pour une revue, voir Beckers *et al.*, 1998; 1999). Les protéines spécifiques de (ou associées à) la gestation sont sécrétées dans le sang maternel dès le début de la gestation. De ce fait, leur dosage peut être utilisé comme moyen précoce de diagnostic de gestation ou de mortalité embryonnaire.

Chez les cervidés, la mise en évidence des protéines « spécifiques de » et « associées à » la gestation est assez

récente. La purification et la caractérisation partielle de la PSPB a ainsi été réalisée chez le représentant américain du cerf élaphe et chez l'original par Huang et collaborateurs en 1999. Chez le renne, de même que chez le cerf à queue blanche, ces protéines n'ont pas encore été isolées ni caractérisées. Cependant, des dosages radio-immunologiques hétérologues sont possibles par utilisation d'un anticorps dirigé contre la PSPB d'une autre espèce, celle de la vache ou de la chèvre notamment (figure 7). Ils ont été utilisés dans les diagnostics de gestation et le suivi de la qualité de la fonction trophoblastique (Renne: Ropstad *et al.*, 1999: anti-PSPB; Daim: Wilker *et al.*, 1993 et Willard *et al.*, 1998: anti-PSPbovine). Ropstad (2000) a de plus montré que la protéine était détectable dans le plasma des femelles de renne à partir du jour 30, que les valeurs sanguines s'élevaient 190 jours avant la mise-bas et qu'elle constituait un moyen efficace de diagnostic de la gestation.

Implantation différée ou diapause saisonnière (figure 8)

La femelle du Chevreuil semble seule capable de retarder l'implantation de son blastocyste durant quelques mois, entre août et décembre en Europe (Aitken *et al.*, 1973). Celui-ci se met en latence et son développement reprend 5 mois avant le printemps suivant (Aitken, 1974).

Chronologiquement, après la fécondation de l'ovocyte, et une fois arrivé au stade blastocyste, l'œuf rompt sa zone pellucide et entre en diapause au stade 20 à 30 cellules. Le blastocyste entame ensuite une longue phase de mitoses ralenties durant les six dernières semaines de sa vie latente (Lengwinat et Meyer, 1996). La réactivation du développement de l'œuf coïncide avec le stade 100 cellules au début janvier (Lange *et al.*, 1998). Bien qu'il soit maintenant établi chez les autres espèces de mammifères (ours...) présentant ce phénomène que les hormones maternelles soient impliquées dans la réactivation du blastocyste en diapause, les mécanismes exacts présidant chez la chevreuille à ce redémarrage de la gestation sont moins bien cernés. Le blastocyste du chevreuil ne synthétise pas de signal embryonnaire transformant le corps jaune cyclique en corps jaune de gestation et que la femelle soit ou non gestante, le corps jaune persiste au moins 5 mois. Par

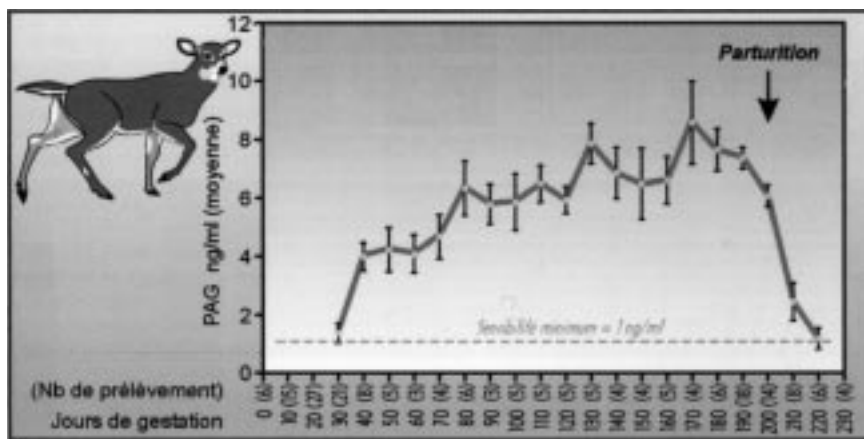


Figure 7: Profil des protéines de gestation chez le cerf à queue blanche. Modifié d'après Osborn avec l'autorisation d'un des coauteurs. Dosages réalisés à la Faculté de Médecine Vétérinaire de l'Université de Liège, Service de Physiologie de la Reproduction.

contre, il est possible que le blastocyste émette un signal, non identifié à ce jour, pour sa propre réactivation. Cette capacité pour le blastocyste à reprendre son développement à un moment approprié est une hypothèse corroborée par les expériences de Broich et collaborateurs (1998) qui ont transféré un blastocyste ayant subi une cryopréservation chez une femelle en phase lutéale en octobre. Ce blastocyste a alors vécu une période de diapause réduite de 6 semaines avant de reprendre son développement et donner lieu à la naissance d'un faon fin mai. De plus, il a été démontré que des femelles gestantes, soumises à des conditions d'éclairement de type jours court durant deux ans (Sempere *et al.*, 1998), montraient un œstrus fertile en mai et que la parturition se produisait fin février, début mars, c'est à dire après une période de 10 mois. Ces résultats ont suggéré que le phénomène de diapause, persistant malgré l'absence de saisonnalité lumineuse, puisse dépendre d'un rythme endogène.

Durant les 5 mois de diapause embryonnaire, les taux de progestérone ne diffèrent pas significativement entre une femelle gestante et non ges-

tante (Lambert *et al.*, 2001) (figure 8). Si la femelle n'est pas gestante, le corps jaune régresse après 5 mois de persistance (Aitken, 1978, Flint, 1995). Ces faits suggèrent que 1/ le blastocyste n'intervient pas dans le maintien du corps jaune pendant les 5 premiers mois; 2/ les chevrettes maintiennent un environnement utérin optimal qu'elle soient ou non gestantes. En cas de gestation, et au sortir de la période de diapause, les taux de progestérone restent assez stables puis s'élèvent progressivement au moment de l'implantation, signe d'une reprise d'activité lutéale (Sempere, 1977) mais cette reprise d'activité lutéale n'est pas toujours évidente (Lambert *et al.*, 2001). Quoiqu'il en soit, l'origine de la progestérone reste incertaine: lutéale ou placentaire (Lambert *et al.*, 2001). De plus, ces auteurs ont montré que les œstrogènes plasmatiques s'élèvent lors de l'élongation du trophoblaste, sans pouvoir préciser leur origine, surrénalienne ou ovarienne. Le taux de prolactine reste stable et basal jusqu'à l'implantation et s'élève ensuite. Ces données suggèrent que le complexe hormonal progestérone, œstrogènes, prolactine ne semble pas constituer le signal maternel de réactivation du blastocyste.

Cependant, Lambert et collaborateurs (2001) suggèrent que les mêmes prélèvements hormonaux réalisés plus fréquemment, durant la période critique décembre-janvier, puissent induire une révision des conclusions émises par Enders et collaborateurs (1981), Dey et collaborateurs (1986) et Guillomot et collaborateurs (1991) concernant l'absence de signal endocrine de réactivation blastocyttaire.

La connaissance des mécanismes exacts présidant à la réactivation du blastocyste restent donc un sujet de recherche fascinant. La reprise de sécrétions blastocyttaire préalable à la reprise de sécrétions utérine suggère que ces sécrétions puissent initier la réactivation et la mesure des protéines associées à la gestation pourrait constituer une méthode d'approche intéressante pour les études ultérieures. L'acquisition de nouvelles connaissances dans ce domaine pourrait se révéler très importante pour l'amélioration des techniques de conservation embryonnaire et la réduction des pertes embryonnaires chez les mammifères domestiques.

REMERCIEMENTS:

- au Professeur Edward D. PLOTKA, Ph.D., HCLD, 11713 West Lane, Marshfield, WI 54449-5723- USA pour les autorisations relatives à l'utilisation de ses données.
- au Professeur Jimmy D. Neill, Ph.D., Distinguished Professor, Editor of Encyclopedia of reproduction, Department of Physiology & Biophysics, MCLM 812, University of Alabama Medical School, 1918 University Boulevard, Birmingham, AL 35294-0005, pour les autorisations délivrées concernant les données « d'Encyclopaedia of Reproduction » et l'aide à la communication fournie.
- à Madame Béatrice Bourgerly, Orléans, France, pour les autorisations délivrées concernant l'usage des photos issue de son site internet.
- à Madame Sabine Bertouille et Monsieur Alain Licoppe, de la station forestière de Gembloux, pour l'aide à la recherche des clichés de tractus génitaux femelles
- aux Professeurs Vandewalle et Libois (Université de Liège), pour leurs éclaircissements relatifs à la systématique.

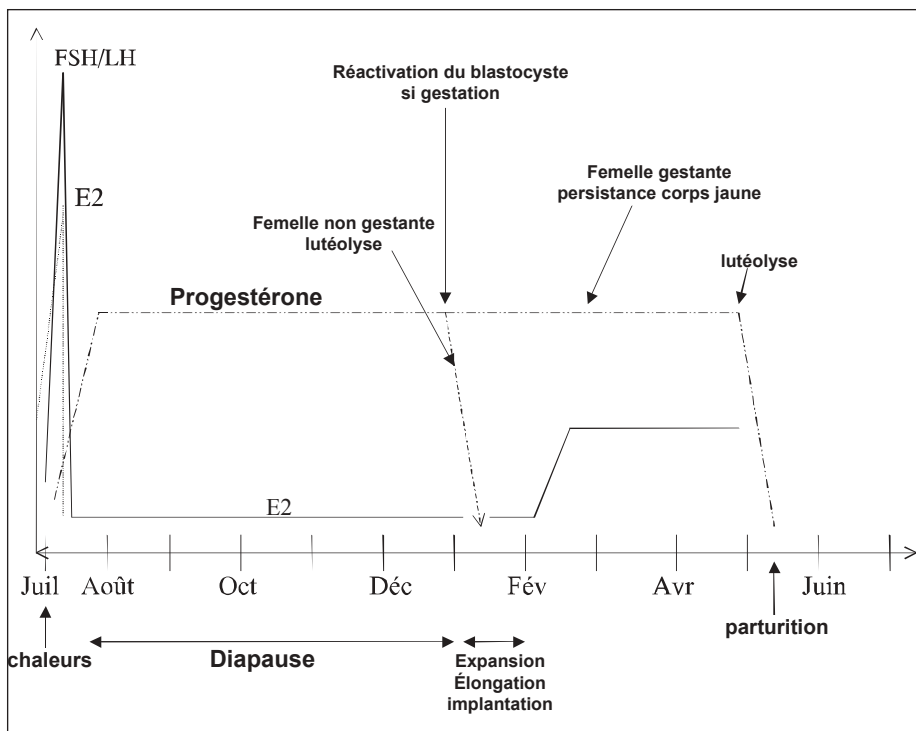


Figure 8: Séquences hormonales chez le chevreuil, à partir du retour en chaleurs (juillet). Imaginé d'après Lambert et collaborateurs, 2001. Volontairement, aucun taux hormonal n'est renseigné. La mise en place du corps jaune après l'ovulation donne lieu à une sécrétion progestéronique s'étendant sur 6 mois, qu'il y ait eu ou pas fécondation. Dans la négative, la lutéolyse survient début janvier par l'intermédiaire de prostaglandines F2 α d'origine endométriale. En cas de fécondation, le corps jaune qui assurait le maintien de l'embryon en phase de diapause durant les 6 premiers mois persiste encore 5 mois au cours desquels reprend et se poursuit la véritable gestation.

PHYSIOLOGY OF REPRODUCTION AND ENDOCRINOLOGY IN CERVIDS. A REVIEW.

Knowledge about cervids are rapidly growing. This work aims to present the more recent scientific information on reproductive physiology and endocrinology of the cervids: anatomy

of the genital tract, length of breeding season, parameters and endocrinology of the reproductive cycle, endocrinology of pregnancy. It also aims to highlight differences between cervids and domestic ruminants such as embryonic diapause observed in *Capreolus capreolus*.

BIBLIOGRAPHIE

- A.M.F. VALLI. Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme): nouvelles données paléontologiques (Cervidae, Bovinae) et taphonomiques. [en ligne] (14/05/2001) Adresse URL : <http://dlgl.univ-lyon1.fr/doc153.html> Consulté le 15 mars 2002.
- ADAM C.L., MOIR C.E., ATKINSON T. Plasma concentrations of progesterone in female red deer (*Cervus elaphus*) during the breeding season, pregnancy and anoestrus. *J. Reprod. Fertil.*, 1985, **74**, 631-636.
- AGENCE FRANCE PRESSE. La recherche. [en ligne] (sans date) Adresse URL : <http://www.larecherche.fr/zoologie/n020124192000.2c5r34pf.html> Consulté le 20 août 2002.
- AITKEN R.J., BURTON J., HAWKINS J., KERR-WILSON R., SHORT R.V., STEVEN D.H. Histological and ultrastructural changes in the blastocyst and reproductive tract of the roe deer, *Capreolus capreolus*, during delayed implantation. *J. Reprod. Fertil.*, 1973, **34**, 481-493.
- AITKEN R.J. Delayed implantation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1974, **39**, 225-233.
- AITKEN R.J. Ultrastructure of the blastocyst and endometrium of the roe deer (*Capreolus capreolus*) during delayed implantation. *J. Anat.*, 1975, **119**, 369-384.
- AITKEN R.J. The hormonal control of implantation. *Ciba Found. Symp.*, 1978, **64**, 53-83.
- AITKEN R.J. Aspects of delayed implantation in the roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, 1981, **29**, 83-95.
- ARGO C.M., JABBOUR H.N., GODDARD P.J., WEBB R., LOUDON A.S. Superovulation in red deer (*Cervus elaphus*) and Pere David's deer (*Elaphurus davidianus*), and fertilization rates following artificial insemination with Pere David's deer semen. *J. Reprod. Fertil.*, 1994, **100**, 629-636.
- ARMAN P. A note on parturition and maternal behaviour in captive red deer (*Cervus elaphus* L.). *J. Reprod. Fertil.*, 1974, **37**, 87-90.
- ASHER G.W. Oestrous cycle and breeding season of farmed fallow deer, *Dama dama*. *J. Reprod. Fertil.*, 1985, **75**, 521-529.
- ASHER G.W., BARRELL G.K., PETERSON A.J. Hormonal changes around oestrus of farmed fallow deer, *Dama dama*. *J. Reprod. Fertil.*, 1986, **78**, 487-496.
- ASHER G.W., DAY A.M., BARRELL G.K. Annual cycle of liveweight and reproductive changes of farmed male fallow deer (*Dama dama*) and the effect of daily oral administration of melatonin in summer on the attainment of seasonal fertility. *J. Reprod. Fertil.*, 1987, **79**, 353-362.
- ASHER G.W., BARRELL G.K., ADAM J.L., STAPLES L.D. Effects of subcutaneous melatonin implants on reproductive seasonality of farmed fallow deer (*Dama dama*). *J. Reprod. Fertil.*, 1988a, **84**, 679-691.
- ASHER G.W., PETERSON A.J., WATKINS W.B. Hormonal changes during luteal regression in farmed fallow deer, *Dama dama*. *J. Reprod. Fertil.*, 1988b, **84**, 379-86.
- ASHER G.W., PETERSON A.J., DUGANZICH D. Adrenal and ovarian sources of progesterone secretion in young female fallow deer, *Dama dama*. *J. Reprod. Fertil.*, 1989, **85**, 667-675.
- ASHER G.W., KRAEMER D.C., MAGYAR S.J., BRUNNER M., MOERBE R., GIAQUINTO M. Intrauterine insemination of farmed fallow deer (*Dama dama*) with frozen-thawed semen via laparoscopy. *Theriogenology*, 1990, **34**, 569-577.
- ASHER G.W., FISHER M.W., JABBOUR H.N., SMITH J.F., MULLEY R.C., MORROW C.J., VELDHUIZEN F.A., LANGRIDGE M. Relationship between the onset of oestrus, the preovulatory surge in luteinizing hormone and ovulation following oestrous synchronization and superovulation of farmed red deer (*Cervus elaphus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1992, **96**, 261-273.
- ASHER G.W., JABBOUR H.N., THOMPSON J.G.E., TERVIT H.R., MORROW C.J. Superovulation of farmed red deer (*Cervus elaphus*) and fallow deer (*Dama dama*): incidence of ovulation and changes in plasma hormone concentrations during the pre-ovulatory period in relation to ova recovery and fertilisation. *Anim. Reprod. Sci.*, 1994, **38**, 135-154.
- ASHER G.W., FISHER M.W., BERG D.K., WALDRUP K.A., PEARSE A.J. Luteal support of pregnancy in red deer (*Cervus elaphus*): Effect of cloprostenol, ovariectomy and lutectomy on the viability of the post-implantation embryo. *Anim. Reprod. Sci.*, 1996, **41**, 141-153.

- ASHER G.W., MONFORT S.L., WEMMER C. Comparative reproductive function in cervids: implications for management of farm and zoo populations. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, 1999, **54**, 143-156.
- ASHER G.W., O'NEILL K.T., SCOTT I.C., MOCKETT B.G., FISHER M.W. Genetic influences on reproduction of female red deer (*Cervus elaphus*): (1) seasonal luteal cyclicity. *Anim. Reprod. Sci.*, 2000, **59**, 43-59.
- AUGHEY E. Histology and histochemistry of the male accessory glands of the red deer, *Cervus elaphus* L. *J. Reprod. Fertil.*, 1969, **18**, 399-407.
- BADINAND F., BEDOUET J., COSSON J.L., HANZEN CH., VALLET A. Lexique des termes de physiologie et pathologie et performances de reproduction chez les Bovins. *Ann. Méd. Vét.*, 2000, **144**, 289-301
- BAINBRIDGE D.R., DAVIES M.H., SCARAMUZZI R.J., JABBOUR H.N. Exogenous interferon delays luteal regression in red deer hinds (*Cervus elaphus*) by suppressing steroid-induced endometrial oxytocin sensitivity. *Biol. Reprod.*, 1996, **55**, 883-888.
- BAINBRIDGE D.R., HUNTER M.G., CHAPPLE D.G., FLINT A.P., JABBOUR H.N. Role of estrogen and prostaglandin F2 alpha in premature luteal regression in monovulatory and superovulated red deer (*Cervus elaphus*). *Biol. Reprod.*, 1996, **54**, 347-354.
- BAINBRIDGE D.R., JABBOUR H.N. Effect of pregnancy and exogenous interferon on synchronous pulsatile release of oxytocin and luteolytic prostaglandin F2 alpha in red deer (*Cervus elaphus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1997, **111**, 299-307.
- BAINBRIDGE D.R., JABBOUR H.N. Source and site of action of anti-luteolytic interferon in red deer (*Cervus elaphus*): possible involvement of extra-ovarian oxytocin secretion in maternal recognition of pregnancy. *J. Reprod. Fertil.*, 1999, **116**, 305-313.
- BAKSI S.N., NEWBREY J.W. Bone metabolism during antler growth in female reindeer. *Calcif. Tissue Int.*, 1989, **45**, 314-317.
- BARTALUCCI A., WEINSTEIN B. Animal diversity Web, Alces alces, Moose. en ligne (05/2000) Adresse URL : [http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/alces/a_alces\\$%narrative.html](http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/alces/a_alces$%narrative.html) Consulté le 15 mars 2002.
- BARTLEWSKI P.M., BEARD A.P., RAWLINGS N.C. Ovarian function in ewes at the onset of the breeding season. *Anim. Reprod. Sci.*, 1999, **57**, 67-88.
- BARTOL F.F., ROBERTS R.M., BAZER F.W., LEWIS G.S., GODKIN J.D., THATCHER W.W. Characterization of proteins produced in vitro by periattachment bovine conceptuses. *Biol. Reprod.*, 1985, **32**, 681-693.
- BAZER F.W., THATCHER W.W., HANSEN P.J., MIRANDO M.A., OTT T.L., PLANTE C. Physiological mechanisms of pregnancy recognition in ruminants. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, 1991, **43**, 39-47.
- BECKERS J.F., ZARROUK A., BATALHA E.S., GARBAYO J.M., MESTER L., SZENCI O. Endocrinology of pregnancy: chorionic somatomammotropins and pregnancy-associated glycoproteins: review. *Acta Vet. Hung.*, 1998, **46**, 175-189.
- BECKERS J.F., DRION P.V., GARBAYO J.M., PERENYI Z., ZARROUK A., SULON J., REMY B., SZENCI O. Pregnancy associated glycoproteins in ruminants: inactive members of the aspartic proteinase family. *Acta Vet. Hung.*, 1999, **47**, 461-469.
- BERG DK, ASHER GW. New developments reproductive technologies in deer. *Theriogenology*, 2003, **59**, 189-205.
- BIERSCHWAL C.J., MATHER E.C., MARTIN C.E., MURPHY D.A., KORSCHGEN L.J. Some characteristics of deer semen collected by electroejaculation. *J. Am. Vet. Med. Assoc.*, 1970, **157**, 627-32.
- BLOM A.K., SJAASTAD O.V., JACOBSEN E. Plasma levels of progesterone and oestradiol-17 beta in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during pregnancy. *Acta Vet. Scand.*, 1983, **24**, 287-294.
- BLOTTNER S., HINGST O., MEYER H.H. Seasonal spermatogenesis and testosterone production in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1996, **108**, 299-305.
- BOURGIER Y. Les cerfs. [en ligne] (25/10/1999) Adresse URL : <http://cerfs.free.fr/index800.htm> Consulté le 15 mars 2002.
- BRETON C., DI SCALA-GUENOT D., ZINGG H.H. Oxytocin receptor gene expression in rat mammary gland: structural characterization and regulation. *J. Mol. Endocrinol.*, 2001, **27**, 175-189.
- BRINKLOW B.R., LOUDON A.S. Gestation periods in the Pere David's deer (*Elaphurus davidianus*) : evidence for embryonic diapause or delayed development. *Reprod. Fertil. Dev.*, 1993, **5**, 567-575.
- BRIOT JP. Le Cerf élaphe. [en ligne] (25/12/1998) Adresse URL : <http://members.aol.com/gemljpb/cerf.htm> Consulté le 15 mars 2002.
- BROICH A., GOERITZ F., LANGE A., GILLES M., HERMES R., LENGWINAT T., JEWGENOW K., BAUGATZ C., HILDEBRANDT T. Superovulation and embryo transfer in european roe deer (*Capreolus capreolus*). In: Zomborsky Z. (Ed), Advances in deer biology. Proceedings of the 4th international Biology of Deer Congress. Panon : University of Agriculture, Kaposvar, 1998, 160-163.
- BUBENIK G.A., SCHAMS D., WHITE R.J., ROWELL J., BLAKE J., BARTOS L. Seasonal levels of reproductive hormones and their relationship to the antler cycle of male and female reindeer (*Rangifer tarandus*). *Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol.*, 1997, **116**, 269-277.
- CALIFICE P. La Forêt, Sa Flore, Sa Faune, Sa Gestion. en ligne (sans date) Adresse URL : <http://www2.ecol.ucl.ac.be/lauzelle/notes/note20.html> Consulté le 15 mars 2002.
- CHAPPLE R.S. The biology and behaviour of Chital deer (*Axis axis*) in captivity (PhD Thesis). University of Sydney : Sydney, 1989, Australia.
- CHAPPLE R.S., ENGLISH A.W., MULLEY R.C. Characteristics of the oestrous cycle and duration of gestation in chital hinds (*Axis axis*). *J. Reprod. Fertil.*, 1993, **98**, 23-26.

- COLLIN B. Caribou. en ligne (sans date) Adresse URL: http://www.geocities.com/TheTropics/Shores/2706/fn_cari.htm Consulté le 15 mars 2002.
- COLLIN B. Petit dictionnaire de la médecine du gibier. Editions du Perron : Allour, 1992, 521p.
- CONCANNON P.W., MCCANN J.P., TEMPLE M. Biology and endocrinology of ovulation, pregnancy and parturition in the dog. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, 1989, **39**, 3-25.
- CORPORATION COMPUFORM. Parc safari Hemmingford. [en ligne] (10/06/2002) Adresse URL : <http://parc-safari.qc.ca/cerfpere.htm> Consulté le 20 août 2002.
- COWAN I.M. Life and times of the coast black-tailed deer. In: *The deer of North America* (W.P. Taylor, Ed). Stackpole, Harrisburg, PA (1956).
- CRIGEL M-H., BALLIGAND M., HEINEN E. Les bois de cerf : revue de littérature scientifique. *Ann. Méd. Vét.*, 2001, **145**, 25 – 38.
- CURLEWIS J.D., LOUDON A.S., COLEMAN A.P. Oestrous cycles and the breeding season of the Pere David's deer hind (*Elaphurus davidianus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1988, **82**, 119-126.
- CURLEWIS J.D., MCLEOD B.J., LOUDON A.S. LH secretion and response to GnRH during seasonal anoestrus of the Pere David's deer hind (*Elaphurus davidianus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1991, **91**, 131-138.
- DEMMERS K.J., DERECKA K., FLINT A. Trophoblast interferon and pregnancy. *Reproduction*, 2001, **121**, 41-49.
- DEMMERS K.J., JABBOUR H.N., DEAKIN D.W., FLINT A.P. Production of interferon by red deer (*Cervus elaphus*) conceptuses and the effects of roIFN-tau on the timing of luteolysis and the success of asynchronous embryo transfer. *J. Reprod. Fertil.*, 2000, **118**, 387-395.
- DEMMERS K.J., KALUZ S., DEAKIN D.W., JABBOUR H.N., FLINT A.P. Production of interferon by the conceptus in red deer *Cervus elaphus*. *J. Reprod. Fertil.*, 1999, **115**, 59-65.
- DEY S.K., JOHNSON D.C. Embryonic signals in pregnancy. *Ann. New York Acad. Sci.*, 1986, **476**, 49-62.
- DITCHKOFF S.S., SPICER L.J., MASTERS R.E., LOCHMILLER R.L. Concentrations of insulin-like growth factor-I in adult male white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): associations with serum testosterone, morphometrics and age during and after the breeding season. *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.*, 2001, **129**, 887-895
- DRIANCOURT M.A., CASTONGUAY F., BINDON B.M., PIPER L.R., QUIRKE J.F., HANRAHAN J.P. Ovarian follicular dynamics in lines of sheep (Finn, Merinos) selected on ovulation rate. *J. Anim. Sci.*, 1990, **68**, 2034-2041.
- DRION P.V., BECKERS J.F., DERKENNE F., HANZEN C. Le développement folliculaire chez la vache. 2. Mécanismes hormonaux au cours du cycle et du post-partum. *Ann. Méd. Vét.*, 2000, **144**, 385-404.
- DUBOIS T. Photos nature. en ligne sans date. Adresse URL: <http://www.chez.com/dth/dth/photo-nat.ht>. Consulté le 15 mars 2002.
- ECTORS F., BECKERS J.F., BALLMAN P., DERIVAUX J. Bovine 17-beta-estradiol during estrous cycle. *C.R. Acad. Sci. Hebd. Seances Acad. Sci.*, 1975, **281**(17), 1257-1260.
- ENDERS A.C. Embryonic diapauses : perspectives. *J. Reprod. Fertil.*, 1981, **29**, 229-241.
- FENESSEY P.F., ASHER G.W., BEATSON N.S., DIXON T.E., HUNTER J.W., BRINGANS M.J. Embryo transfer in deer. *Theriogenology*, 1994, **41**, 133-138.
- FISHER M.W., FENNESSEY P.F., HENDERSON K.M., NEWMAN R.E., MANLEY T.R. Induction of twin ovulations in red deer hinds with streoid-free bovine follicular fluid. *Proc. NZ Soc. An. Prod.*, 1994, **49**, 103-106.
- FLINT A.P., SHELDRIK E.L., MCCANN T.J., BRINKLOW B.R., LOUDON A.S. Prostaglandin-induced secretion of oxytocin and prolactin in red (*Cervus elaphus*) and Pere David's (*Elaphurus davidianus*) deer hinds: evidence for oxytocin of luteal origin. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 1991, **83**, 432-438.
- FLINT A.P., JABBOUR H.N., LOUDON A.S. Oxytocin stimulates uterine prostaglandin F2 alpha secretion in red deer *Cervus elaphus*. *Reprod. Fertil. Dev.*, 1994a, **6**, 269-271.
- FLINT A.P., KRZYWINSKI A., SEMPERE A.J., MAUGET R., LACROIX A. Luteal oxytocin and monoestry in the roe deer *Capreolus capreolus*. *J. Reprod. Fertil.*, 1994b, **101**, 651-656.
- FLINT A.P. Interferon, the oxytocin receptor and the maternal recognition of pregnancy in ruminants and non-ruminants: a comparative approach. *Reprod. Fertil. Dev.*, 1995, **7**, 313-318.
- GENTILE R., SCISCIOLI V., LENTI M., PASSANTINO G. Further observations and considerations on the biological and reproductive cycle of the roe buck (*Capreolus capreolus* L.). *Boll. Soc. Ital. Biol. Sper.*, 1989, **65**, 631-638.
- GIZEJEWSKI A., PEDICH M., JACZEWSKI Z., BARTECKI R. Ultrasonic control of ovarian function in red deer females during the oestrous cycle. In: Ohtaishi N., Sheng H.I (Eds), *Deer of China*. Elsevier : Tokyo, 1993, 432p.
- GODKIN J.D., BAZER F.W., MOFFATT J., SESSIONS F., ROBERTS R.M. Purification and properties of a major, low molecular weight protein released by the trophoblast of sheep blastocysts at day 13-21. *J. Reprod. Fertil.*, 1982, **65**, 141-150.
- GOSCH B., BARTOLOMAEUS T., FISCHER K. Light and scanning electron microscopy of fallow deer (*Dama dama*) spermatozoa. *J. Reprod. Fertil.*, 1989, **87**, 187-192.
- GOSCH B., FISCHER K. Seasonal changes of testis volume and sperm quality in adult fallow deer (*Dama dama*) and their relationship to the antler cycle. *J. Reprod. Fertil.*, 1989, **85**, 7-17.

- GUILLOMOT M., FLECHON J.E., LEROY F. Développement et implantation du blastocyste. In : Thibault C., Levasseur M.C. (Eds.), La reproduction chez les mammifères et l'homme. Ellipses : Paris, 1991, 377-401.
- GUINNESS F., LINCOLN G.A., SHORT R.V. The reproductive cycle of the female red deer, *Cervus elaphus* L. *J. Reprod. Fertil.*, 1971, **27**, 427-438.
- HAIGH J.C. The gestation length of wapiti (*Cervus elaphus*) revisited. *Anim. Reprod. Sci.*, 2001, **65**, 89-93.
- HAIGH J.C., CATES W.F., GLOVER G.J., RAWLINGS N.C. Relationships between seasonal changes in serum testosterone concentrations, scrotal circumference and sperm morphology of male wapiti (*Cervus elaphus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1984, **70**, 413-418.
- HAIGH J.C., DRADJAT A.S., ENGLISH A.W. Comparison of two extenders for the cryopreservation of Chital (*Axis axis*) semen. *J. Zoo Wildl. Med.*, 1993, **24**, 454-458.
- HANSEN P.J., ANTHONY R.V., BAZER F.W., BAUMBACH G.A., ROBERTS R.M. In vitro synthesis and secretion of ovine trophoblast protein-1 during the period of maternal recognition of pregnancy. *Endocrinology*, 1985, **117**, 1424-1430.
- HARDER J.D., MOORHEAD D.L. Development of corpora lutea and plasma progesterone levels associated with the onset of the breeding season in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Biol. Reprod.*, 1980, **22**, 185-191.
- HARDER J.D., WOOLF A. Changes in plasma levels of oestrone and oestradiol during pregnancy and parturition in white-tailed deer. *J. Reprod. Fertil.*, 1976, **47**, 161-163.
- HAUGEN A.O. Reproductive performance of white-tailed deer in iowa. *J. Mammal.*, 1975, **56**, 151-159.
- HAUGER R.L., KARSCH F.J., FOSTER D.L. A new concept for control of the estrous cycle of the ewe based on the temporal relationships between luteinizing hormone, estradiol and progesterone in peripheral serum and evidence that progesterone inhibits tonic LH secretion. *Endocrinology*, 1977, **101**, 807-817.
- HERZOG D. Le Daim. [en ligne] (4/12/1999) Adresse URL: <http://perso.wanadoo.fr/denis.herzog/> Consulté le 15 mars 2002.
- HOCHEREAU-DE REVIERS M.T., LINCOLN G.A. Seasonal variation in the histology of the testis of the red deer, *Cervus elaphus*. *J. Reprod. Fertil.*, 1978, **54**, 209-213.
- HOFFMAN B., BARTH D., KARG H. Progesterone and estrogen levels in peripheral plasma of the pregnant and nonpregnant roe deer (*Capreolus capreolus*). *Biol. Reprod.*, 1978, **19**, 931-935.
- HS NEW MEDIA GMBH. India, la faune. [en ligne] (2 janvier 2002) Adresse URL : <http://fr.india-tourism.com/nature/wildlife.html> Consulté le 15 mars 2002.
- HUANG F., COCKRELL D.C., STEPHENSON T.R., NOYES J.H., SASSER R.G. Isolation, purification, and characterization of pregnancy-specific protein B from elk and moose placenta. *Biol. Reprod.*, 1999, **61**, 1056-1061.
- HUFFMAN B. Moose, european Elk. en ligne (8/01/2002) Adresse URL <http://www.ultimateungulate.com/moose.html> Consulté le 15 mars 2002.
- INGRAM J.R., CROCKFORD J.N., MATTHEWS L.R. Ultradian, circadian and seasonal rhythms in cortisol secretion and adrenal responsiveness to ACTH and yarding in unrestrained red deer (*Cervus elaphus*) stags. *J. Endocrinol.*, 1999, **162**, 289-300.
- INSKEEP EK. Factors that affect fertility during oestrous cycles with short or normal luteal phases in postpartum cows. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, 1995, **49**, 493-503.
- JABBOUR H.N., VELDHUIZEN F.A., GREEN G., ASHER G.W. Endocrine responses and conception rates in fallow deer (*Dama dama*) following oestrous synchronization and cervical insemination with fresh or frozen-thawed spermatozoa. *J. Reprod. Fertil.*, 1993, **98**, 495-502.
- JABBOUR H.N., LINCOLN G.A. Prolactin receptor expression in the testis of the ram: localisation, functional activation and the influence of gonadotrophins. *Mol cell endocrinol.* 1999, **148**(1-2),151-161.
- JAINUDEEN M.R., WAHID H., HAFEZ E.S.E. Sheep and goats. In: Hafez E.S.E., Hafez B. (Eds.), Reproduction in farm animals. Lippincott W & W, Philadelphia, 2000, 172-181.
- KARAGIANNIDIS A., VARSAKELI S., KARATZAS G. Characteristics and seasonal variations in the semen of Alpine, Saanen and Damascus goat bucks born and raised in Greece. *Theriogenology*, 2000, **53**, 1285-1293.
- KEISLER D.H. Sheep and goats. In: Knobil E., Neill J.D. (Eds), Encyclopedia of Reproduction. Academic Press : London, 1998, 842-857.
- KELLY R.W., MCNATTY K.P., MOORE G.H. Hormonal changes about oestrus in female red deer. In: Fennessy P.F., Drews K.R. (Eds.), Biology of Deer reproduction, bulletin 22. Royal Society of New Zealand : Wellington, 1985.
- KELLY R.W., MCNATTY K.P., MOORE G.H., ROSS D., GIBB M. Plasma concentrations of LH, prolactin, oestradiol and progesterone in female red deer (*Cervus elaphus*) during pregnancy. *J. Reprod. Fertil.*, 1982, **64**, 475-483.
- KNOX W.M., MILLER K.V., MARCHINTON R.L. Recurrent estrous cycles in white tailed deer. *J. Mammal.*, 1988, **69**, 384-386.
- KRYZWINSKI A., NIEDEBALSKA A., KRZYWINSKA K. Collection and freezing semen of the moose bull. *Sweden Wildl. Res.*, 1987, **1**, 761-765.
- LAMBERT R.T., ASHWORTH C.J., BEATTIE L., GEBBIE F.E., HUTCHINSON J.S., KYLE D.J., RACEY P.A. Temporal changes in reproductive hormones and conceptus-endometrial interactions during

- embryonic diapause and reactivation of the blastocyst in European roe deer (*Capreolus capreolus*). *Reproduction*, 2001, **121**, 863-871.
- LANGE A., BROICH A., GILLES M., HERMES R., GLATZEL P., HILDEBRANDT T., GOERTIZ F. New approaches to embryonic development in European roe deer (*Capreolus capreolus*) using embryo transfer. *J. Reprod. Fert.*, 1998, **22**, 33.
- LASSOUED N., KHALDI G., COGNIE Y., CHEMINEAU P., THIMONIER J. Effect of progesterone on ovulation length and duration of the ovarian cycle induced by the male effect in the Barbarine ewe and the local Tunisian goat. *Reprod. Nutr. Dev.*, 1995, **35**, 415-426.
- LEADER-WILLIAMS N. Age-related changes in the testicular and antler cycles of reindeer, *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fert.*, 1979, **57**, 117-126.
- LENGWINAT T., MEYER H.H. Investigations of BrdU incorporation in roe deer blastocysts in vitro. *Anim. Reprod. Sci.*, 1996, **45**, 103-107.
- LENVIK D. Selection strategy in domestic reindeer. 6. Oestrous peak and Oestrous synchronization in domestic reindeer in Trondelag County Norway. *Nor. Landbruksforsk*, 1988, **2**, 163-174.
- LINCOLN G.A., GUINNESS F.E. The sexual significance of the rut in red deer. *J. Reprod. Fert. Suppl.*, 1973, **19**, 475-489.
- LINCOLN G.A., TYLER N.J. Role of gonadal hormones in the regulation of the seasonal antler cycle in female reindeer, *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fert.*, 1994, **101**, 129-138.
- LINCOLN G.A., TYLER N.J. Role of oestradiol in the regulation of the seasonal antler cycle in female reindeer, *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fert.*, 1999, **115**, 167-174.
- MANSELL W.D. Accessory corpora lutea in ovaries of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.*, 1971, **35**, 369-374.
- MC EWAN E.H., WHITEHEAD P.E. Reproduction in female reindeer and caribou. *Can J. Zool.*, 1972, **50**, 43-46.
- MC KEOWN B.A., SADLEIR R.M. Changes in gonadotrophin and ovarian hormone levels during the estrous cycle of black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). *Biochem. Exp. Biol.*, 1978, **14**, 215-220.
- MC LEOD B.J., MEIKLE L.M., FISHER M.W., MANLEY T.R., HEATH D.A., MCNATTY K.P. Variation in antral follicle development during the follicular phase of the oestrous cycle in red deer (*Cervus elaphus*) hinds. *Reproduction*, 2001, **121**, 697-705.
- MC NATTY K.P., GIBB M., DOBSON C., BALL K., COSTER J., HEATH D., THURLEY D.C. Preovulatory follicular development in sheep treated with PMSG and/or prostaglandin. *J. Reprod. Fert.*, 1982, **65**, 111-123.
- MC NATTY K.P., HEATH D.A., HENDERSON K.M., LUN S., HURST P.R., ELLIS L.M., MONTGOMERY G.W., MORRISON L., THURLEY D.C. Some aspects of thecal and granulosa cell function during follicular development in the bovine ovary. *J. Reprod. Fert.*, 1984, **72**, 39-53.
- MC NATTY K.P., HENDERSON K.M., LUN S., HEATH D.A., BALL K., HUDSON N.L., FANNIN J., GIBB M., KIEBOOM L.E., SMITH P. Ovarian activity in Booroola X Romney ewes which have a major gene influencing their ovulation rate. *J. Reprod. Fert.*, 1985, **73**, 109-120.
- MEAD R.A. Embryonic diapause in vertebrates. *J. Exp. Zool.*, 1993, **266**, 629-641.
- MEIKLE L.M., FISHER M.W. Regulation of reproductive seasonality in the red deer hind: oestradiol-dependent and -independent influences on the patterns of LH concentrations. *J. Reprod. Fert.*, 1996, **106**, 213-220.
- MIRARCHI R.E., HOWLAND B.E., SCANLON P.F., KIRKPATRICK R.L., SANFORD L.M. Seasonal variation in plasma LH, FSH, prolactin, and testosterone concentrations in adult male white-tailed deer. *Can. J. Zool.*, 1978, **56**, 121-127.
- MONFORT S.L., WEMMER C., KEPLER T.H., BUSH M., BROWN J.L., WILDT D.E. Monitoring ovarian function and pregnancy in Eld's deer (*Cervus eldi thamin*) by evaluating urinary steroid metabolite excretion. *J. Reprod. Fert.*, 1990, **88**, 271-281.
- MONFORT S.L., BROWN J.L., BUSH M., WOOD T.C., WEMMER C., VARGAS A., WILLIAMSON L.R., MONTALI R.J., WILDT D.E. Circannual inter-relationships among reproductive hormones, gross morphometry, behaviour, ejaculate characteristics and testicular histology in Eld's deer stags (*Cervus eldi thamin*). *J. Reprod. Fert.*, 1993, **98**, 471-480.
- MORRISON J.A. Ovarian characteristics of elk, of known breeding history. *J. Wildl. Manage.*, 1960, **24**, 297-307.
- MYLREA G.E., MULLEY R.C., ENGLISH A.W., EVANS G. Reproductive cycles of farmed female chital deer (*Axis axis*). *Reprod. Fert. Dev.*, 1999, **11**, 167-173.
- NOWAK R.M., PARADISO J.L. Walker's Mammals of the world. 4th Ed., Johns Hopkins University Press : Baltimore, 1983, 320p.
- OMNE VIVUM. Biologie, Taxonomie. [en ligne] (6/04/2002) Adresse URL: <http://www.omnevivum.com/b/3572.htm> Consulté le 20 août 2002.
- OSBORN D.A., BECKERS J.F., SULON J., GASSET J.W., WHITE L., MURPHY B.P., MILLER K.V., MARCHINTON R.L. Use of two pregnancy-associated glycoproteins RIA's for pregnancy diagnosis in White-Tailed Deer. *J. Wildl. Manage.*, 1996, **60**, 388-393.
- PEI K, LIU H.W. Reproductive biology of male formosan Reeve's Muntjac (*Muntiacus reevesi micrurus*). *J. Zool.*, 1994, **233**, 293-306.
- PLOTKA E.D., SEAL U.S., VERME L.J., OZOGA J.J. Reproductive steroids in deer. III. Luteinizing hormone, estradiol and progesterone around estrus. *Biol. Reprod.*, 1980, **22**, 576-581.
- PLOTKA E.D., SEAL U.S., VERME L.J., OZOGA J.J. Reproductive steroids in the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus borealis*). II. Progesterone and

- estrogen levels in peripheral plasma during pregnancy. *Biol. Reprod.*, 1977, **17**, 78-83.
- PLOTKA E.D., SEAL U.S., VERME L.J., OZOGA J.J. Reproductive steroids in white-tailed deer. IV. Origin of progesterone during pregnancy. *Biol. Reprod.*, 1982, **26**, 258-262.
- PLOTKA E.D. Deer. In: Knobill E., Neill J.D (Eds), Encyclopedia of Reproduction. Academic Press : New York, 1998, 842-857.
- RASMUSSEN R. Wildlife of the rockies. en ligne (18/08/2002) Adresse URL: <http://www.raysweb.net/wildlife/pages/01.html> Consulté le 5 septembre 2002.
- ROBERTS RM. Interferon-tau and pregnancy. *J. Interferon Cytokine Res.*, 1996, **16**, 271-273.
- ROPSTAD E. Reproduction in female reindeer. *Anim. Reprod. Sci.*, 2000, **60-61**, 561-570.
- ROPSTAD E., ELORANTA E., DAHL E., SAKKINEN K.H., KINDAHL H., HOLAND O., BECKERS J.F. Endocrine changes during pregnancy and early pregnancy detection in reindeer. In: 14th International Congress on Animal Reproduction, Stockholm, 2-6 juillet 2000 p.195.
- ROPSTAD E., FORSBERG M., SIRE J.E., KINDAHL H., NILSEN T., PEDERSEN O., EDQVIST L.E. Plasma concentrations of progesterone, oestradiol, LH and 15-ketodihydro-PGF₂ alpha in Norwegian semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during their first reproductive season. *J. Reprod. Fertil.*, 1995, **105**, 307-314.
- ROPSTAD E., JOHANSEN O., KING C., DAHL E., ALBON S.D., LANGVATN R.L., IRVINE R.J., HALVORSEN O., SASSER G. Comparison of plasma progesterone, transrectal ultrasound and pregnancy specific proteins (PSPB) used for pregnancy diagnosis in reindeer. *Acta Vet. Scand.*, 1999, **40**, 151-162.
- ROPSTAD E., KINDAHL H., NILSEN T., FORSBERG M., SIRE J.E., PEDERSEN O., EDQVIST L.E. The effect of Cloprostenol in non-pregnant and pregnant Norwegian semi-domestic reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.). *Anim. Reprod. Sci.*, 1996, **43**, 205-219.
- RYAN K.D., GOODMAN R.L., KARSCH F.J., LEGAN S.J., FOSTER D.L. Patterns of circulating gonadotropins and ovarian steroids during the first periovulatory period in the developing sheep. *Biol. Reprod.*, 1991, **45**, 471-417.
- SADLIER R.M.F.S. Reproduction in female cervids. In : Wemmer C.M. (Ed), Biology and Management of the Cervidae. Smithsonian Institution Press : Washington, 1987, 577p.
- SCHAMS D., BARTH D., KARG H. LH, FSH and progesterone concentrations in peripheral plasma of the female roe deer (*Capreolus capreolus*) during the rutting season. *J. Reprod. Fertil.*, 1980, **60**, 109-114.
- SEMPERE A. Plasma progesterone levels in the roe deer, *Capreolus capreolus*. *J. Reprod. Fertil.*, 1977, **50**, 365-366.
- SEMPERE A.J., MAUGET R., CHEMINEAU P. Experimental induction of luteal cyclicity in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1992, **96**, 379-384.
- SEMPERE A.J., MAUGET R., MAUGET C. Reproductive physiology of roe deer. In: Anderson R, Duncan P, Linnell J.D.C. (Eds), The European Roe Deer : the biology of Success. Scandinavian University Press : Oslo, 1998, 161-168.
- SERVICE CANADIEN DE LA FAUNE. Canada, espèces en péril. en ligne (2/02/2001) Adresse URL : <http://www.especesenperil.gc.ca/Species/Francais/SearchDetail.cfm?SpeciesID=7> Consulté le 15 mars 2002.
- SEVERINGHAUS C.W. NY, Fish game, 1995, **2**, p239.
- SHEMESH M. Actions of gonadotrophins on the uterus. *Reproduction*, 2001, **121**, 835-842.
- SHENG H., OHTAISHI N. The status of deer in China. In : Ohtaishi N., Sheng H.I. (Eds.), Deer of China. Elsevier : Tokyo, 1993, 432p.
- SHORT R.V., MANN T. The sexual cycle of a seasonally breeding mammal, the roebuck (*Capreolus capreolus*). *J. Reprod. Fertil.*, 1966, **12**, 337-351.
- SJAASTAD O.V., BLOM A.K., AUSTAD R., OEN E.O. Plasma progesterone in reindeer in relation to ovariectomy and hysterectomy. *Acta Vet. Scand.*, 1990, **31**, 45-51.
- SOCIÉTÉ RADIO-CANADA. Le Caribou. en ligne (24/02/2000) Adresse URL: <http://radio-canada.ca/jeunesse/betes/studio/253/fiche/> Consulté le 15 mars 2002.
- STRZEZEK J., KRZYWINSKI A., SWIDOWICZ K. Seasonal changes in the chemical composition of red deer (*Cervus elaphus*) semen. *Anim. Reprod. Sci.*, 1985, **9**, 195-204.
- SUTTIE J.M., FENNESSY P.F., CROSBIE S.F., CORSON I.D., LAAS F.J., ELGAR H.J., LAPWOOD K.R. Temporal changes in LH and testosterone and their relationship with the first antler in red deer (*Cervus elaphus*) stags from 3 to 15 months of age. *J. Endocrinol.*, 1991, **131**, 467-474.
- THOMAS D.C., COWAN I.M. The pattern of reproduction in female Columbian black-tailed deer, *Odocoileus hemionus columbianus*. *J. Reprod. Fertil.*, 1975, **44**, 261-272.
- THOMAS G.B., MARTIN G.B., FORD J.R., MOORE P.M., CAMPBELL B.K., LINDSAY D.R. Secretion of LH, FSH and oestradiol-17 beta during the follicular phase of the oestrous cycle in the ewe. *Aust. J. Biol. Sci.*, 1988, **41**, 303-308.
- THOMPSON J.G. Comparison between in vivo-derived and in vitro-produced pre-elongation embryos from domestic ruminants. *Reprod. Fertil. Dev.*, 1997, **9**, 341-354.
- TRAUGER D.L., HAUGEN A.O. Corpora lutea variations of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.*, 1965, **29**, 74-79.
- UNIVERSITÉ DE TOURS –DESCO. L'homme et la biodiversité. [en ligne] (26/11/2001) Adresse URL :

- <http://www.univ-tours.fr/desco/Biodiversite.htm>
Consulté le 15 mars 2002.
- UNIVERSITÉ DU HAVRE. Cervus elaphus. [en ligne] (01/07/2002) Adresse URL : <http://www.univ-lehavre.fr/cybernat/pages/cervelap.htm> Consulté le 20 août 2002.
- VERME L.J., OZOGA J.J. Sex ratio of white tailed deer and the estrous cycle. *J. Wildl. Manage.*, 1981, **45**, 710-715.
- VOLCELEST. Ma chasse. [en ligne] (13/01/2002). Adresse URL: <http://perso.infonie.fr/volcelest/cervus.htm>. Consulté le 15 mars 2002.
- WEISS-MESSER E., BER R., BARKEY R.J. Prolactin and MA-10 Leydig cell steroidogenesis: biphasic effects of prolactin and signal transduction. *Endocrinology*, 1996, **137**, 5509-5518.
- WEST N.O. The length of the estrous cycle in the Columbian black-tailed deer or coast deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) (BSc thesis). University of British Columbia : Vancouver, 1968.
- WEST N.O., NORDAN H.C. Hormonal regulation of reproduction and the antler cycle in the male Columbian black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Part II. The effects of methallibure and hormone treatment. *Can J. Zool.*, 1976, **54**, 1637-56.
- WILKER C., BALL B., REIMERS T., SASSER G., BRUNNER M., ALEXANDER B., GINQUINTO M. Use of pregnancy-specific protein B and estrone sulfate for determination of pregnancy status on day 49 in fallow deer (*Dama dama*). *Theriogenology*, 1993, **40**, 307-312.
- WILLARD S.T., SASSER R.G., JAQUES J.T., WHITE D.R., NEUENDORFF D.A., RANDEL R.D. Early pregnancy detection and the hormonal characterization of embryonic-fetal mortality in fallow deer (*Dama dama*). *Theriogenology*, 1998, **49**, 861-869.
- ZOMBORSZKY Z., SUGAR L., FEHER T. Serum progesterone, oestrone and oestradiol in pregnant and non-pregnant red deer hinds. *Acta Vet. Hung.*, 1992, **40**, 161-164.