

DYNAMIQUE DE L'OVOGENÈSE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA PHASE DE GRAND ACCROISSEMENT DES FOLLICULES CHEZ LA POULE DOMESTIQUE

PAR

L. LACASSAGNE ⁽¹⁾

Station de Recherches Avicoles, C. N. R. Z., Jouy-en-Josas.

De nombreux auteurs ont étudié soit le nombre et le poids des follicules en évolution sur la grappe ovarienne par autopsie d'animaux normaux (STIEVE 1918 et FAURE-FREMIET 1928 chez la poule, CHOMKOVIC 1928 chez le canard), soit la durée d'évolution et le taux d'accroissement d'un follicule défini par la méthode des colorants liposolubles (WARREN et CONRAD 1939, BARKOVSKAYA 1955).

Toutes ces études nous renseignent sur l'état de la grappe ovarienne à un moment donné ou sur le mode d'évolution d'un follicule particulier au cours de sa phase de grand accroissement mais aucun de ces travaux ne porte sur la dynamique de l'ovogenèse considérée dans son ensemble. Le phénomène semble pourtant intéressant à analyser tant à cause de ses rapports avec le déterminisme de la série qu'avec ses possibilités d'application dans le domaine de la génétique.

Nous nous bornerons dans cette étude à la phase de grand accroissement des follicules telle qu'elle a été définie par de nombreux auteurs (RIDDLE 1916, STIEVE 1918, MARZA 1938).

Méthode.

La méthode des colorants liposolubles, déjà employée dans l'étude de la durée et du mode d'évolution d'un follicule au cours de sa dernière phase d'accroissement, nous a semblé offrir de nouvelles possibilités à condition d'employer non plus un seul colorant mais plusieurs qui, par leur répartition dans le vitellus cuit, permettent de reconstruire le diagramme

(1) Avec la collaboration technique de M^{lle} M. GATE.

de la grappe ovarienne à un moment bien déterminé et défini par l'heure d'administration du colorant.

Après essai de l'écarlate R « Geigy », du soudan noir basique, du soudan III, du bleu Victoria B et du bleu pour gras B « Ciba », nous n'avons retenu que les deux premiers qui donnent des raies nettes et d'intensité optimum pour une bonne lecture. L'écarlate R a cependant tendance à s'étaler un peu plus que le soudan noir basique qui se dépose en un temps légèrement moindre.

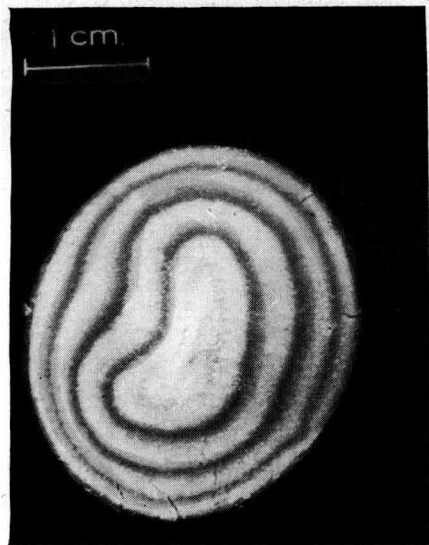
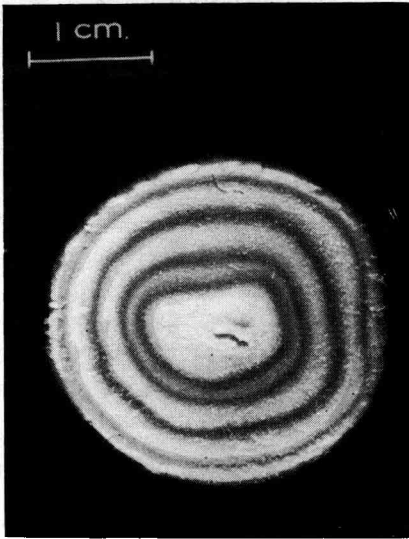
Pour obtenir une plus grande précision dans leurs résultats, WARREN et CONRAD injectaient le soudan III par voie intraveineuse après l'avoir mis en suspension colloïdale dans l'eau. Cette technique offre une grande précision car le colorant est visible sur la grappe ovarienne dans les 30 minutes qui suivent l'injection. Il est cependant difficile de faire durant très longtemps des piqûres dans les veines humérales à cause des cicatrices qui se produisent à chaque injection.

Afin de pouvoir suivre les mêmes animaux durant plusieurs mois nous sommes revenus aux méthodes par ingestion employées antérieurement à WARREN et CONRAD mais en y apportant quelques modifications. Les colorants, enfermés dans une capsule en gélatine furent donnés aux poules le soir à la même heure, juste avant l'extinction de la lumière.

Après de nombreux essais les doses qui donnent les raies les plus nettes, pour des poules dont l'intensité de ponte varie de 50 à 80 p. 100, sont de 15 mg pour le soudan noir basique et 15 mg pour le rouge écarlate. Les raies ainsi observées sont plus larges que celles obtenues par la technique de WARREN et CONRAD (1939) mais obéissent aux mêmes lois. La largeur des raies, variable avec la localisation et l'intensité de ponte de la poule, oscille entre 0,5 et 1 mm. Cette épaisseur trop grande pour une analyse quantitative de la production de vitellus est largement suffisante pour reconstituer le diagramme de la vitellogenèse.

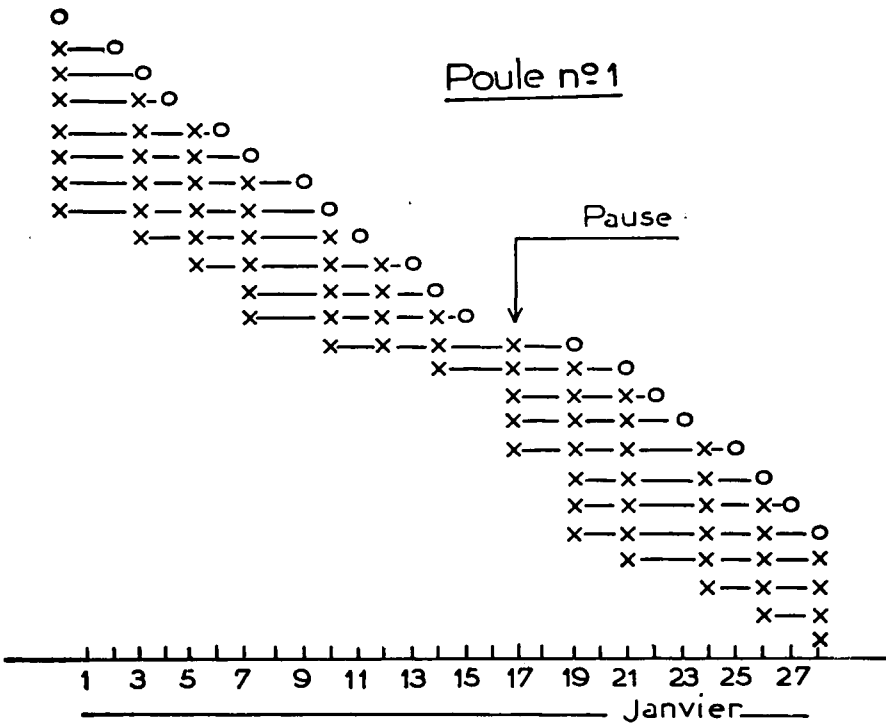
La détermination du temps de latence qui sépare l'ingestion du colorant de son dépôt dans le vitellus a été faite par la méthode des autopsies successives. Seule le soudan noir basique a été expérimenté car l'administration simultanée de ce soudan et du rouge écarlate ne donne qu'une seule raie de couleur sensiblement violette à bords légèrement rosés. Avant l'administration du colorant ces animaux furent maintenus durant 8 jours dans une salle conditionnée à 14 heures de lumière à fin d'acclimatation. Le temps de latence ainsi obtenu oscille entre 7 et 11 heures suivant les animaux.

Deux poules âgées de 8 mois et de caractéristiques de ponte différentes furent maintenues dans une chambre à température et lumière conditionnées (température : 12°C, durée d'éclairage : 14 heures) deux mois avant le début de l'expérience, puis observées durant 17 semaines à l'aide de la méthode précédemment décrite, à raison de trois administra-



Coupes médianes de jaunes cuits montrant les zones colorées. Sur les cinq raies visibles trois au plus sont de la même couleur.

Ces raies de différentes couleurs nous ont permis de retracer, à partir des œufs pondus, le nombre d'ovocytes en phase de grand accroissement durant la période de 8 à 10 jours précédant l'ovulation. L'établissement du diagramme a été effectué comme le montre le graphique partiel reporté ci-après : nous avons pris un intervalle moyen de 26 heures entre la ponte et l'ovulation.



o. — ovocytes dont l'ovulation a eu lieu durant la journée reportée sur l'axe des abscisses.
 x. — ovocyte en évolution au lendemain de l'administration de colorant. — La durée d'évolution d'un même follicule est représentée par les lignes horizontales. — Les lignes verticales donnent le nombre de follicules en évolution au lendemain de l'administration de colorant.

Graphique 1

tions de colorant par semaine. La phase de grand accroissement des ovocytes a été seule étudiée. MARZA (1938) divise cette phase en deux : l'étape « III e A » et l'étape « III e B ». L'étape « III e A » est caractérisée par la disparition de l'ovoplasme cortical et l'apparition du vitellus extravacuolaire. L'étape « III e B » correspond au dépôt de larges couches de vitellus jaune qui repoussent vers le centre les couches de vitellus blanc antérieurement formées. Morphologiquement MARZA délimite de 6 à 9 mm le diamètre des ovocytes correspondant à l'étape « III e A » et de 10 à 35 mm le diamètre des ovocytes se rapportant à l'étape « III e B ».

RIDDLE (1916) fait commencer la phase d'accroissement rapide à 6 mm ce qui correspond approximativement aux chiffres de ROMANOFF (1931) fondés sur le changement du pourcentage de matière sèche dans le vitellus. STIEVE (1918) fait débiter le dépôt de vitellus jaune à 9 mm.

Pratiquement, nous avons fait commencer la phase de grand accroissement à 8 mm, taille qui donne une raie nette au moment de la coupe du vitellus. Au-dessous de 8 mm le colorant est le plus souvent diffus et la raie toujours déformée, fait déjà signalé par WARREN et CONRAD (1939).

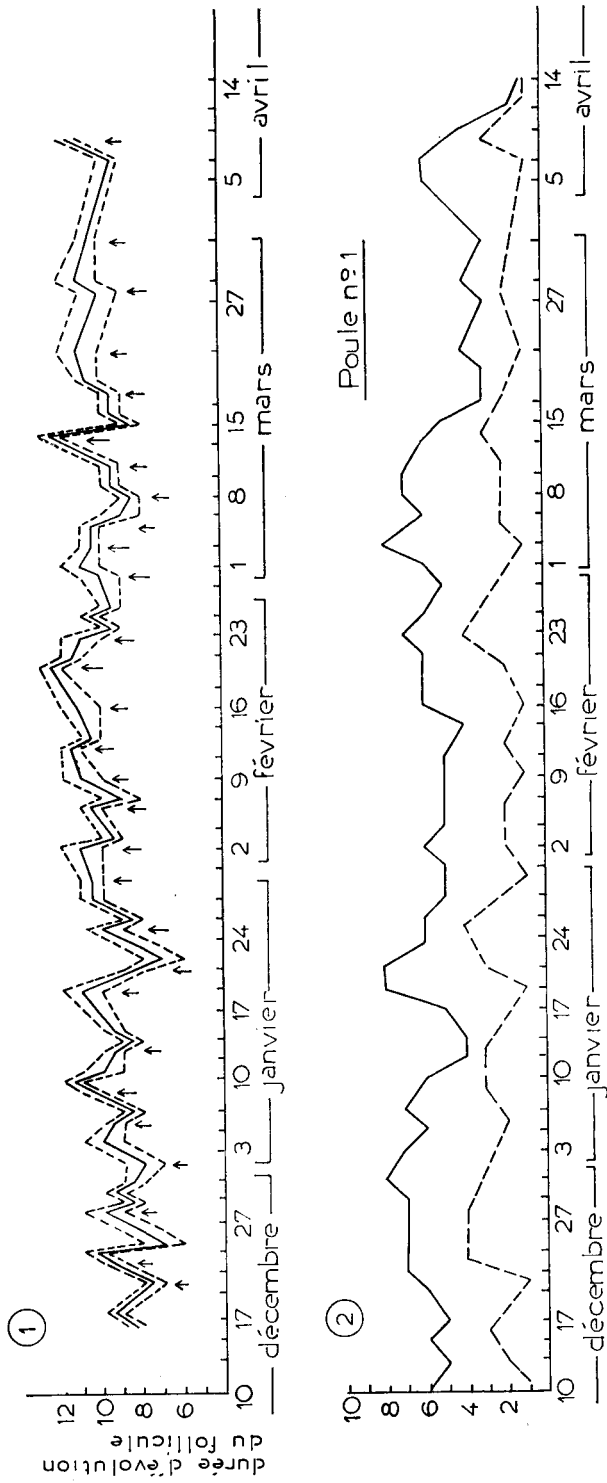
Résultats.

Nombre de follicules en évolution. — L'intensité de ponte définie comme le rapport du nombre d'œufs pondus au nombre de jours d'observation est de 56 p. 100 pour la poule 1 et de 75 p. 100 pour la poule 2. Le nombre de follicules en évolution sur la grappe ovarienne est fonction de cette intensité de ponte et s'établit en moyenne à $5,5 \pm 0,2$ pour la poule 1 et $6,4 \pm 0,2$ pour la poule 2. Ces deux chiffres sont significativement différents au seuil de 1 p. 100.

	Poule 1	Poule 2
Intensité.....	0,56	0,75
Nombre moyen de follicules en évolution sur la grappe ovarienne.....	5,5	6,4
Écart-type.....	0,2	0,2

Les courbes ci-après (graphiques 2 et 3) représentent le nombre de follicules en phase de grand accroissement en fonction du temps pour chacun des deux animaux. Sur ces mêmes graphiques figurent le nombre d'œufs de chaque série, cumulé au premier jour de la série, de même que la durée d'évolution de chaque follicule rapportée à la date d'ovulation de ce follicule.

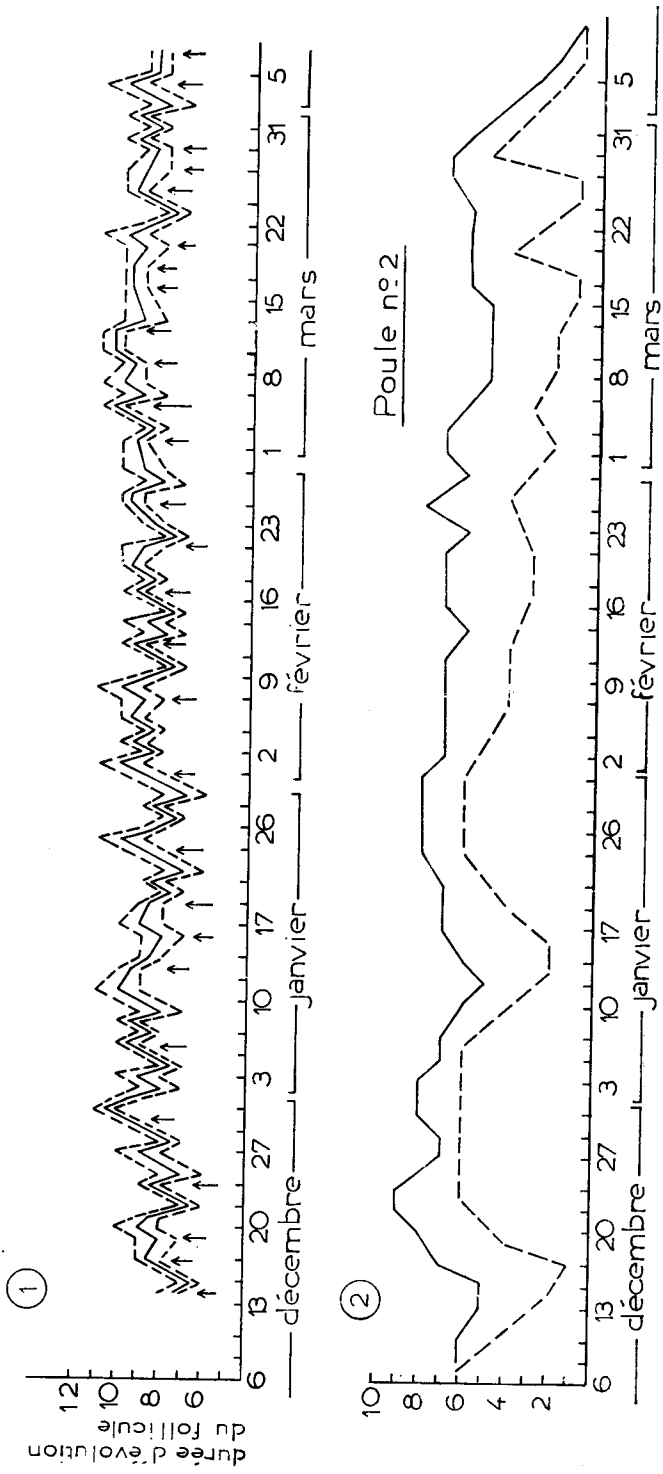
L'examen de ces courbes nous montre que le nombre de follicules en évolution varie constamment en fonction du temps et que l'ovogénèse, au stade « III e B » de MARZA, se fait par poussées successives de durée variable. Le nombre de follicules en évolution peut varier



Graphique II

Légende 1. — En trait plein : durée moyenne d'évolution de chaque ovocyte portée au jour de son ovulation. — En pointillé : limites des erreurs maximum faites sur la détermination de la durée moyenne d'évolution. — Les flèches : indiquent les follicules C_1 de chaque série.

Légende 2. — En trait plein : nombre d'ovocytes en évolution sur la grappe ovarienne. — En pointillé : nombre d'œufs par série, cumulé au jour d'ovulation du premier œuf de la série.



Poule n° 2

Graphique III

Légende 1. — En trait plein : durée moyenne d'évolution de chaque ovocyte portée au jour de son ovulation. — En pointillé : limites des erreurs maximum faites sur la détermination de la durée moyenne d'évolution. — Les flèches : indiquent les follicules C₁ de chaque série.

Légende 2. — En trait plein : nombre d'ovocytes en évolution sur la grappe ovarienne. — En pointillé : nombre d'œufs par série, cumulé au jour d'ovulation du premier œuf de la série.

du simple au double sans que la ponte se trouve forcément interrompue. Remarquons cependant que les pauses de trois jours observées chez la poule 1 du 15 au 19 janvier (graphique 1) et du 16 au 20 février sont consécutives à un abaissement à 4 du nombre des follicules en évolution.

Longueur des séries. — Chez ces deux animaux, à modules de ponte différents, la longueur des séries apparaît comme essentiellement fonction du nombre de follicules en évolution. Ceci nous amène à penser qu'une intensité de ponte plus élevée proviendrait non pas d'un taux de croissance plus rapide de follicules donnés mais essentiellement d'un nombre plus important d'ovocytes en évolution sur la grappe ovarienne. Ceci est en accord avec les hypothèses de WARREN et CONRAD (1939) qui après une étude statistique du taux de dépôt du vitellus dans l'ovocyte pensaient « qu'il semblait tout à fait possible qu'aucune liaison étroite ne puisse être trouvée entre le taux de croissance de l'ovule et le taux de ponte ». Les séries trouveraient donc leur origine dans l'interaction de l'arrivée à maturité des follicules et du cycle de libération de L. H., chacune de ces deux fonctions étant soit indépendante, hypothèse de BASTIAN et ZARROW (1955), soit liée, hypothèse de FRAPS (1954).

Durée d'évolution d'un follicule pris isolément. — Pour la poule 1 et la poule 2 les durées moyennes d'évolution sont de $9,9 \pm 0,28$ et $8,9 \pm 0,15$ respectivement. Les moyennes n'incluent pas les ovocytes faisant leur apparition hors d'un intervalle de 3 jours et sont significativement différentes au seuil de 1 p. 100. L'ensemble de toutes les données nous donne pour la poule 1 une moyenne de 9,8 et pour la poule 2 une moyenne de 8,8. Ces chiffres nous montrent donc que la meilleure pondeuse possède des follicules dont la durée d'évolution est moins longue. Cette variation du temps de formation du vitellus en fonction du nombre de follicules en évolution et donc de l'intensité de ponte se retrouve chez la même poule si l'on compare deux périodes de production différentes comme le montre le tableau suivant.

	Durée d'évolution du follicule	Intensité de ponte	Poids moyen des ovules en g	Quantité quotidienne moyenne de vitellus produit en g
Poule 1	33 premiers œufs $9,26 \pm 0,20$	67,34 %	19,754	13,3
	32 derniers œufs $10,34 \pm 0,18$	48,5 %	21,718	10,5
	Différence = 1,08 significative à 0,1 %			
Poule 2	44 premiers œufs $8,50 \pm 0,14$	83,0 %	16,865	14,0
	44 derniers œufs $9,09 \pm 0,13$	69,8 %	18,314	12,8
	Différence = 0,59 significative à 1 %			

Le temps nécessaire à un follicule pour atteindre sa maturité est donc lié au nombre de follicules en évolution.

Le calcul du coefficient de corrélation : poids du vitellus, durée d'évo-

lution, nous donne pour la poule 1 la valeur 0,29 et la poule 2 la valeur 0,33. Valeurs significatives au seuil de 2,5 p. 100. Ces faibles valeurs du coefficient de corrélation semblent indiquer que la corrélation est essentiellement due aux modifications saisonnières des processus de ponte. Les intervalles de détermination sont trop grands pour mettre en évidence une durée de croissance différente entre plusieurs follicules. S'il en était autrement les fluctuations de la vitellogenèse enregistrées sur les graphiques 2 et 3 seraient beaucoup plus accusées en considérant la quantité totale de vitellus produite par la poule en 24 heures et non plus le nombre d'ovocytes en phase de grand accroissement.

Dans leur rapport de 1939 WARREN et CONRAD pensent que les variations de poids du vitellus ne sont pas dues à une différence dans la vitesse de dépôt du vitellus, ce qui revient à supposer que la croissance des ovocytes les plus lourds s'effectue durant une période plus longue. Les résultats reportés ci-dessus nous prouvent que chez un même animal l'accroissement en poids du vitellus au cours du vieillissement de l'animal est associé à une durée de croissance plus grande. Il en est de même si l'on compare les animaux 1 et 2, ce qui peut expliquer la corrélation négative souvent calculée entre le taux de ponte et le poids des œufs.

Résumé.

Une nouvelle technique d'ingestion de colorants liposolubles a été utilisée pour préciser l'évolution de la vitellogenèse au cours de la période de ponte et déterminer les variations au niveau de l'ovaire du nombre de follicules en phase de grand accroissement.

Le nombre de follicules en évolution sur la grappe ovarienne est, chez un même animal essentiellement fluctuant dans le temps.

Le nombre de ces follicules est étroitement associé à la longueur de la série.

L'augmentation du poids de vitellus par ovocyte, au cours du vieillissement de l'animal, est corrélative d'un allongement de la durée d'évolution du follicule. Ce phénomène, vrai chez un même individu entre deux périodes de ponte éloignées, semble se retrouver chez des animaux à intensité de ponte différente.

Une intensité de ponte élevée apparaît donc comme associée à un plus grand nombre de follicules en phase de grand accroissement et à une durée d'évolution moindre des follicules pris isolément.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARKOVSKAYA (O. V.). — Détermination de la vitesse de formation du jaune dans les œufs de poule. *Rev. Physiol. Setchenov.*, **40**, 722-26, 1955.
- BASTIAN (J. W.) and ZARROW (M. X.). — New hypothesis for the asynchronous ovulatory cycle of the domestic hen (*Gallus domesticus*). *Poul. Sci.*, **34**, 776-788, 1955.
- CHOMKOVIC (G.). — L'étude de la formation de l'œuf chez les canards. II^e partie : croissance des follicules et la formation du jaune. *Sbornik Ceskoslovenske Akademie Zemedelske*, **3**, 35-62, 1928.
- CHOMKOVIC (G.) et KRIZENECKY (J.). — Contribution à l'étude des conditions internes de la formation du jaune de l'œuf chez le canard. *C. R. Soc. Biol.*, **98**, 1036-1037, 1928.
- CONRAD (R. M.), and WARREN (D. C.). — The alternate white and yellow layers of yolk in hen's ova. *Poul. Sci.*, **18**, 220-224, 1939.
- FAURE FREMIET et LAURA KAUFMAN. — La loi de décroissance progressive du taux de la ponte chez la poule. *Annales de Physiol.*, **4**, 64-122, 1928.
- FRAPS (R. M.). — Neural basis of diurnal periodicity in release of ovulation-inducing hormone in fowl. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **40**, 348-356, 1954.
- MARZA (V. D.). — Histophysiologie de l'ovogenèse. *Actualités Scientifiques et Industrielles*. Hermann et Cie, 6, rue de la Sorbonne, Paris, 1938.
- RIDDLE (O.). — Studies on the physiology of reproduction in birds. I. The occurrence and measurement of a sudden change in the rate of growth of avian ova. *The Amer. J. Physiol.*, **41**, 387-396, 1916.
- ROMANOFF (A. L.). — Growth and chemical composition of ovum of functioning fowls ovary (*Gallus domesticus*). *The Biochemical Journal*, **25**, 994-996, 1931.
- STIEVE (H.). — Ueber experimentell, durch viränderte äussere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes (*Gallus domesticus*). *Arch. Entwicklungsmech. Organ.*, **44**, 530-588, 1918.
- WARREN (D. C.) and CONRAD (R. M.). — Growth of the hen's ovum. *Journal of Agricultural Research*, **58**, 875-893, 1939.