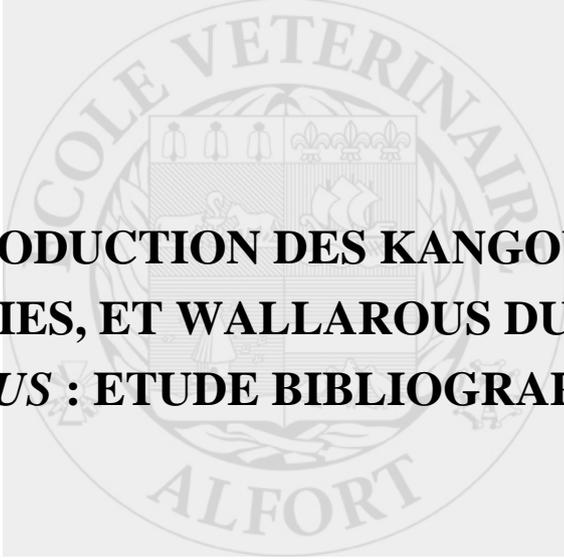


Année 2010



**LA REPRODUCTION DES KANGOUROUS,  
WALLABIES, ET WALLAROUS DU GENRE  
*MACROPUS* : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE**

THESE

Pour le

DOCTORAT VÉTÉRINAIRE

Présentée et soutenue publiquement devant

LA FACULTE DE MEDECINE DE CRETEIL

le.....

par

**Véronique, Anne, DONZEAUX**

Née le 13 février 1970 à Chenôve(Côte-d'Or)

**JURY**

**Président :**

Professeur à la Faculté de Médecine de Créteil

**Membres**

Directeur : M. Alain Fontbonne

Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

Assesseur : M. Pascal Arné

Maître de conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort



**LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT**

Directeur : M. le Professeur MIALOT Jean-Paul

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs MORAILLON Robert, PARODI André-Laurent, PILET Charles, TOMA Bernard

Professeurs honoraires: MM. BRUGERE Henri, BUSSIERAS Jean, CERF Olivier, CLERC Bernard, CRESPEAU François  
LE BARS Henri, MOUTHON Gilbert, MILHAUD Guy, ROZIER Jacques,

**DEPARTEMENT DES SCIENCES BIOLOGIQUES ET PHARMACEUTIQUES (DSBP)**

**Chef du département : Mme COMBRISSON Hélène, Professeur - Adjoint : Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences**

<p><b>- UNITE D'ANATOMIE DES ANIMAUX DOMESTIQUES</b> Mme CREVIER-DENOIX Nathalie, Professeur M. DEGUEURCE Christophe, Professeur Mme ROBERT Céline, Maître de conférences M. CHATEAU Henry, Maître de conférences*</p> <p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE GENERALE MICROBIOLOGIE, IMMUNOLOGIE</b> Mme QUINTIN-COLONNA Françoise, Professeur* M. BOULOUIS Henri-Jean, Professeur M. FREYBURGER Ludovic, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE PHYSIOLOGIE ET THERAPEUTIQUE</b> Mme COMBRISSON Hélène, Professeur* M. TIRET Laurent, Maître de conférences Mme STORCK-PILOT Fanny, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE PHARMACIE ET TOXICOLOGIE</b> Mme ENRIQUEZ Brigitte, Professeur M. TISSIER Renaud, Maître de conférences* M. PERROT Sébastien, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : ETHOLOGIE</b> M. DEPUTTE Bertrand, Professeur</p>	<p><b>-UNITE D'HISTOLOGIE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE</b> M. FONTAINE Jean-Jacques, Professeur * Mme BERNEX Florence, Maître de conférences Mme CORDONNIER-LEFORT Nathalie, Maître de conférences M. REYES GOMEZ Edouard, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE VIROLOGIE</b> M. ELOIT Marc, Professeur * Mme LE PODER Sophie, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE GENETIQUE MEDICALE ET MOLECULAIRE</b> M. PANTHIER Jean-Jacques, Professeur Mme ABITBOL Marie, Maître de conférences*</p> <p><b>- UNITE DE BIOCHIMIE</b> M. MICHAUX Jean-Michel, Maître de conférences* M. BELLIER Sylvain, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : ANGLAIS</b> Mme CONAN Muriel, Professeur certifié</p> <p><b>- DISCIPLINE : EDUCATION PHYSIQUE ET SPORTIVE</b> M. PHILIPS, Professeur certifié</p>
--	---

**DEPARTEMENT D'ELEVAGE ET DE PATHOLOGIE DES EQUIDES ET DES CARNIVORES (DEPEC)**

**Chef du département : M. POLACK Bruno, Maître de conférences - Adjoint : M. BLOT Stéphane, Professeur**

<p><b>- UNITE DE MEDECINE</b> M. POUCHELON Jean-Louis, Professeur* Mme CHETBOUL Valérie, Professeur M. BLOT Stéphane, Professeur M. ROSENBERG Charles, Maître de conférences Mme MAUREY Christelle, Maître de conférences Mme BENCHEKROUN Ghita, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE CLINIQUE EQUINE</b> M. DENOIX Jean-Marie, Professeur M. AUDIGIE Fabrice, Professeur* Mme GIRAUDET Aude, Praticien hospitalier Mlle CHRISTMANN Undine, Maître de conférences Mme MESPOULHES-RIVIERE Céline, Maître de conférences contractuel Mme PRADIER Sophie, Maître de conférences contractuel M. CARNICER David, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE DE REPRODUCTION ANIMALE</b> Mme CHASTANT-MAILLARD Sylvie, Professeur (rattachée au DPASP) M. NUDELMANN Nicolas, Maître de conférences M. FONTBONNE Alain, Maître de conférences* M. REMY Dominique, Maître de conférences (rattaché au DPASP) M. DESBOIS Christophe, Maître de conférences Mme CONSTANT Fabienne, Maître de conférences (rattachée au DPASP) Mme DEGUILLAUME Laure, Maître de conférences contractuel (rattachée au DPASP)</p> <p><b>- DISCIPLINE : URGENCE SOINS INTENSIFS</b> Mme Françoise ROUX, Maître de conférences</p>	<p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE CHIRURGICALE</b> M. FAYOLLE Pascal, Professeur * M. MOISSONNIER Pierre, Professeur M. MAILHAC Jean-Marie, Maître de conférences M. NIEBAUER Gert, Professeur contractuel Mme VIATEAU-DUVAL Véronique, Maître de conférences Mme RAVARY-PLUMIOEN Bérangère, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. ZILBERSTEIN Luca, Maître de conférences M. JARDEL Nicolas, Praticien hospitalier</p> <p><b>- UNITE D'IMAGERIE MEDICALE</b> Mme BEGON Dominique, Professeur* Mme STAMBOULI Fouzia, Praticien hospitalier</p> <p><b>- DISCIPLINE : OPHTALMOLOGIE</b> Mme CHAHORY Sabine, Maître de conférences</p> <p><b>- UNITE DE PARASITOLOGIE ET MALADIES PARASITAIRES</b> M. CHERMETTE René, Professeur * M. POLACK Bruno, Maître de conférences M. GUILLOT Jacques, Professeur Mme MARIIGNAC Geneviève, Maître de conférences Mme HALOS Lénaïg, Maître de conférences (rattachée au DPASP) M. HUBERT Blaise, Praticien hospitalier</p> <p><b>- UNITE DE MEDECINE DE L'ELEVAGE ET DU SPORT</b> M. GRANDJEAN Dominique, Professeur * Mme YAGUIYAN-COLLIARD Laurence, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- DISCIPLINE : NUTRITION-ALIMENTATION</b> M. PARAGON Bernard, Professeur</p>
---	--

**DEPARTEMENT DES PRODUCTIONS ANIMALES ET DE LA SANTE PUBLIQUE (DPASP)**

**Chef du département : M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences - Adjoint : Mme DUFOUR Barbara, Professeur**

<p><b>- UNITE DES MALADIES CONTAGIEUSES</b> M. BENET Jean-Jacques, Professeur* Mme HADDAD/ HOANG-XUAN Nadia, Professeur Mme DUFOUR Barbara, Professeur Melle PRAUD Anne, Maître de conférences contractuel</p> <p><b>- UNITE D'HYGIENE ET INDUSTRIE DES ALIMENTS D'ORIGINE ANIMALE</b> M. BOLNOT François, Maître de conférences * M. CARLIER Vincent, Professeur Mme COLMIN Catherine, Maître de conférences M. AUGUSTIN Jean-Christophe, Maître de conférences</p> <p><b>- DISCIPLINE : BIostatISTIQUES</b> M. DESQUILBET Loïc, Maître de conférences contractuel</p>	<p><b>- UNITE DE ZOOTECHNIE, ECONOMIE RURALE</b> M. COURREAU Jean-François, Professeur M. BOSSE Philippe, Professeur Mme GRIMARD-BALLIF Bénédicte, Professeur Mme LEROY Isabelle, Maître de conférences M. ARNE Pascal, Maître de conférences M. PONTER Andrew, Professeur*</p> <p><b>- UNITE DE PATHOLOGIE MEDICALE DU BETAIL ET DES ANIMAUX DE BASSE-COUR</b> M. MILLEMANN Yves, Maître de conférences Mme BRUGERE-PICOUX Jeanne, Professeur (rattachée au DSBP) M. MAILLARD Renaud, Maître de conférences M. ADJOU Karim, Maître de conférences * M. BELBIS Guillaume, Maître de conférences contractuel</p>
---	---

\* Responsable de l'Unité

# **REMERCIEMENTS**

**Au Professeur de la Faculté de Médecine de Créteil,**

**Qui m'a fait l'honneur de présider mon jury de thèse**

**Hommage respectueux.**

**A Monsieur le Docteur Alain Fontbonne,**

**Qui m'a fait l'honneur de diriger cette thèse**

**Merci pour toute l'attention et la bienveillance que vous m'avez apportées.**

**Sincères remerciements.**

**A Monsieur le Docteur Pascal Arné,**

**Qui m'a fait l'honneur de faire partie de mon jury de thèse.**

**Merci pour votre aide et votre sympathie à mon égard.**

**Sincères remerciements.**



**A Madame Grison, ainsi qu'à toute l'équipe de la bibliothèque d'Alfort,**

**Pour leur aide précieuse et leur grande gentillesse.**

**Sincères remerciements.**



**A ma Maman Danièle,**

**Pour ton soutien sans faille et pour toute l'aide que tu m'as apportée.**

**Pour toute l'énergie que tu as dépensée et les sacrifices que tu as faits**

**afin que je réalise mes rêves d'enfant.**

**Merci de tout cœur.**

**A mes grands-parents Roger et Anna,**

**Je pense que vous auriez été fiers de moi.**

**Vous serez toujours présents dans mon cœur.**

**A Hugo, l'homme de ma vie,**

**Pour ton soutien et tes conseils toujours avisés, mais surtout pour tout**

**ce qui se passe de mots....**

**A mes enfants chéris, Caroline, Thomas et Bastien,**

**Vous êtes les meilleurs des moteurs pour avancer dans la vie.**

**Merci pour tous les bonheurs que vous nous apportez.**

**A Ginette,**

**Merci pour ta gentillesse et ton dévouement.**

**A ma famille et mes amis, à Paul et Colette, Fabrice Jean-Jacques et Jeannine,**

**Denise et René, et tous les autres....**



# SOMMAIRE

<b>SOMMAIRE</b> .....	1
<b>TABLE DES ILLUSTRATIONS</b> .....	6
<b>INTRODUCTION</b> .....	11
<b>PREMIERE PARTIE : les kangourous, wallabies et wallarous du genre <i>Macropus</i> : caractères généraux</b> .....	13
<b>A. TAXONOMIE</b> .....	15
A. 1. Embranchement des Chordés .....	15
A. 2. Sous-embranchement des Vertébrés .....	15
A. 3. Classe des Mammifères .....	15
A. 4. Sous-classe des Thériens .....	15
A. 5. Infra-classe des Métathériens.....	15
A. 6. Super-ordre des Marsupiaux .....	15
A. 7. Ordre des <i>Diprotodontia</i> .....	16
A. 8. Super famille des <i>Phalangeroidea</i> .....	16
A. 9. Famille des <i>Macropodidae</i> .....	16
A. 10. Sous-famille des <i>Macropodinae</i> .....	16
A. 11. Genre <i>Macropus</i> .....	16
<b>B. CARACTERES GENERAUX</b> .....	18
B.1. Morphologie.....	18
B.1. 1. Conformation.....	18
B.1. 2. Taille et poids .....	19
B.1. 3. Pelage.....	20
B. 2. Habitat et mode de vie.....	30
B. 2. 1. Habitat.....	30
B. 2. 2. Mode de vie.....	30
B. 3. Organisation sociale .....	30
<b>C. REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET STATUT</b> .....	33
C. 1. Répartition géographique .....	33
C. 1. 1. L'Australie .....	33
C. 1. 2. Répartition géographique des espèces de <i>Macropus</i> .....	34
C. 2. Statut .....	36
<b>DEUXIEME PARTIE : physiologie sexuelle</b> .....	39
<b>A. ANATOMIE DE L'APPAREIL GENITAL</b> .....	41

A. 1. Anatomie de l'appareil génital femelle .....	41
A. 1. 1. Le tractus reproducteur .....	41
A. 1. 2. La poche marsupiale .....	45
A. 1. 3. La glande mammaire .....	46
A. 2. Anatomie de l'appareil génital mâle .....	47
<b>B. GAMETOGENESE .....</b>	<b>51</b>
B. 1. Folliculogénèse .....	51
B. 1. 1. Cycle ovarien .....	51
B. 1. 2. Endocrinologie .....	52
B. 1. 2. 1. Axe hypothalamo-hypophysaire .....	52
B. 1. 2. 2. Hormones ovariennes .....	52
B.1.3. Caractéristiques de l'ovocyte .....	54
B. 2. Spermatogénèse .....	54
B. 2. 1. Elaboration du sperme .....	54
B. 2. 1.1. Phase testiculaire .....	54
B. 2. 1.2. Maturation dans l'épididyme .....	55
B. 2. 1. 3. Sécrétions des glandes accessoires .....	56
B. 2. 2. Endocrinologie .....	56
B. 2. 2. 1. Hormones testiculaires .....	56
B. 2. 2. 2. Axe hypothalamo-hypophysaire .....	58
B. 2. 3. Caractéristiques du sperme .....	58
B. 2. 3. 1. Volume .....	58
B. 2. 3. 2. Composition .....	58
B. 2. 3. 3. Propriétés .....	58
B. 2. 3. 4. Facteurs de variation .....	59
<b>C. PUBERTE ET MATURITE SEXUELLE .....</b>	<b>60</b>
C. 1. Puberté et maturité sexuelle chez la femelle .....	60
C. 2. Puberté et maturité sexuelle chez le mâle .....	61
<b>D. CYCLE OESTRAL .....</b>	<b>62</b>
D. 1. Durée du cycle œstral .....	62
D. 2. Caractéristiques du cycle .....	63
D. 3. Modifications constatées au cours du cycle œstral .....	63
D. 3. 1. Modifications utérines .....	63
D. 3. 2. Modifications vaginales .....	63
D. 3. 3. Modifications de l'orifice uro-génital .....	64
D. 3. 4. Modifications de la marsupie .....	64
D. 3. 5. Modifications des mamelles .....	65
D. 4. Facteurs influençant le cycle œstral .....	65
D. 4. 1. Influence de la gestation .....	65
D. 4. 2. Influence de la lactation .....	65
D. 4. 3. Influence des conditions environnementales .....	66
D. 4. 4. Influence de la saison .....	66
<b>E. ACCOUPLEMENT .....</b>	<b>68</b>
E. 1. Détection de l'œstrus par le mâle .....	68
E. 2. Manœuvres d'approche .....	68
E. 3. Accouplement .....	68

<b>F. GESTATION .....</b>	<b>70</b>
F. 1. Durée de la gestation.....	70
F. 2. Déroulement de la gestation .....	71
F. 2. 1. Fécondation.....	71
F. 2. 2. Migration dans l'oviducte.....	71
F. 2. 3. Développement embryonnaire .....	71
F. 2. 4. Organogénèse.....	73
F. 3. Placentation et annexes embryonnaire.....	73
F. 3. 1. Sac vitellin et placentation chorio-vitelline .....	74
F. 3. 2. Allantoïde .....	74
F. 4. Endocrinologie .....	74
F. 4. 1. Hormones d'origine ovarienne.....	74
F. 4. 2. Hormones d'origine foëto-placentaire .....	75
F. 5. Modifications physiques constatées.....	75
F. 6. Diapause embryonnaire.....	75
F. 6. 1. Définition .....	75
F. 6. 2. Circonstances d'apparition .....	75
F. 6. 3. Arrêt de la diapause .....	76
F. 6. 4. Durée .....	77
F. 6. 5. Facteurs de régulation.....	77
F. 6. 6. Intérêts de la diapause .....	78
<b>G. MISE BAS ET ELEVAGE DES JEUNES .....</b>	<b>79</b>
G. 1. Mise bas.....	79
G. 1. 1. Epoque de la parturition.....	79
G. 1. 2. Déroulement de la mise bas .....	79
G. 1. 2. 1. Préparation de la mise bas.....	79
G. 1. 2. 2. Expulsion du nouveau né .....	80
G. 1. 2. 3. Migration jusqu'à la poche marsupiale .....	80
G. 1. 3. Facteurs de régulation de la mise bas .....	81
G. 1. 4. Caractéristiques du nouveau-né .....	83
G. 2. Elevage des jeunes .....	84
G. 2. 1. Arrivée dans la poche marsupiale.....	84
G. 2. 2. Séjour dans la poche .....	85
G. 2. 3. Sortie de la poche.....	85
G. 3. La lactation chez les animaux du genre <i>Macropus</i> .....	87
G. 3. 1. Particularités de la lactation chez les Macropodidés .....	87
G. 3. 2. Composition du lait .....	87
G. 3. 3. Facteurs de régulation de la lactation .....	88
G. 3. 4. Sevrage .....	88
<b>H. PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION.....</b>	<b>90</b>
H. 1. Dystocies.....	90
H. 2. Pathologie infectieuse .....	90
H. 2. 1. Infections de la poche .....	90
H. 2. 2. Vaginites et métrites traumatiques .....	90
H. 2. 3. Herpès viroses .....	90
H. 3. Pathologie tumorale.....	91
H. 4. Troubles alimentaires et métaboliques .....	91

H. 5. Expulsions prématurées de la poche.....	91
<b>TROISIEME PARTIE : reproduction assistée.....</b>	<b>93</b>
<b>A. REPRODUCTION EN CAPTIVITE .....</b>	<b>95</b>
A. 1. Favoriser la reproduction en captivité .....	95
A. 1. 1. Conditions d'élevage.....	95
A. 1. 1. 1. Limiter le surpoids.....	95
A. 1. 1. 2. Limiter la pression microbienne et parasitaire .....	95
A. 1. 1. 3. Limiter l'impact des conditions climatiques .....	96
A. 1. 1. 4. Limiter les facteurs de stress .....	97
A. 1. 1. 5. Optimiser la composition du groupe .....	97
A. 1. 2. Elevage à la main.....	97
A. 1. 2. 1. Circonstances impliquant l'élevage à la main .....	97
A. 1. 2. 2. Mise en œuvre.....	98
A. 1. 2. 3. Résultats.....	99
A. 1. 3. Transfert de jeune à une autre femelle que sa mère.....	99
A. 1. 3. 1. Animaux concernés .....	99
A. 1. 3. 2. Mise en œuvre du transfert.....	100
A. 1. 3. 3. Intérêts de la méthode .....	100
A. 2. Limiter la reproduction .....	100
A. 2. 1. Méthodes médicales .....	101
A. 2. 1. 1. Contraception médicale chez la femelle .....	101
A. 2. 1. 2. Contraception médicale chez le mâle .....	102
A. 2. 2. Méthodes chirurgicales .....	102
A. 2. 2. 1. Protocoles anesthésiques.....	102
A. 2. 2. 2. Technique de stérilisation des femelles.....	102
A. 2. 2. 3. Technique de castration des mâles .....	103
<b>B. REPRODUCTION ASSISTEE AU SENS STRICT .....</b>	<b>104</b>
B. 1. Induction de la réactivation blastocystaire .....	104
B. 2. Induction de l'ovulation et de la super ovulation .....	104
B. 3. Prélèvement et conservation des gamètes.....	105
B. 3. 1. Prélèvement et conservation des spermatozoïdes.....	105
B. 3. 2. Prélèvement et conservation des ovocytes .....	106
B. 4. Insémination artificielle .....	107
B. 4. 1. Définition .....	107
B. 4. 2. Mise en œuvre chez les <i>Macropus</i> .....	107
B. 4. 3. Résultats .....	107
B. 5. Fécondation in-vitro .....	107
B. 5. 1. Définition .....	107
B. 5. 2. Mise en œuvre et résultats chez les <i>Macropus</i> .....	108
B. 6. Culture embryonnaire .....	111
B. 7. Autres techniques.....	111
<b>CONCLUSION .....</b>	<b>113</b>

**BIBLIOGRAPHIE ..... 115**

**ANNEXES ..... 141**

# TABLE DES ILLUSTRATIONS

## FIGURES

<b>Figure 1</b> : schéma en anatomie externe d'un kangourou roux ( <i>Macropus rufus</i> ) mâle adulte .....	18
<b>Figure 2</b> : <i>Macropus rufus</i> .....	20
<b>Figure 3</b> : <i>Macropus giganteus</i> .....	21
<b>Figure 4</b> : <i>Macropus fuliginosus</i> .....	21
<b>Figure 5</b> : <i>Macropus rufogriseus</i> .....	22
<b>Figure 6</b> : <i>Macropus agilis</i> .....	22
<b>Figure 7</b> : <i>Macropus parma</i> .....	23
<b>Figure 8</b> : <i>Macropus parryi</i> .....	23
<b>Figure 9</b> : <i>Macropus eugenii</i> .....	24
<b>Figure 10</b> : <i>Macropus irma</i> .....	24
<b>Figure 11</b> : <i>Macropus dorsalis</i> .....	25
<b>Figure 12</b> : <i>Macropus greyi</i> .....	25
<b>Figure 13</b> : <i>Macropus antilopinus</i> .....	26
<b>Figure 14</b> : <i>Macropus bernardus</i> .....	26
<b>Figure 15</b> : <i>Macropus robustus</i> .....	27
<b>Figure 16</b> : l'Australie : territoires et zones climatiques.....	33
<b>Figure 17</b> : appareil génital femelle des <i>Macropodinae</i> : configuration générale schématique .....	41
<b>Figure 18</b> : appareil génital femelle de <i>Macropus giganteus</i> : configuration schématique en vue latérale.....	42
<b>Figure 19</b> : appareil génital femelle de <i>Macropus major</i> gestante en vue ventrale ....	43
<b>Figure 20</b> : femelles <i>Macropus giganteus</i> .....	44

<b>Figure 21</b> : représentation schématique de l'intérieur de la poche marsupiale d'un jeune <i>Macropus</i> .....	45
<b>Figure 22</b> : mamelon inférieur de Kangourou partiellement ouvert .....	46
<b>Figure 23</b> : schéma de l'appareil génital mâle de <i>Macropus rufogriseus</i> en vue dorsale.....	47
<b>Figure 24</b> : représentations photographiques de l'appareil génital mâle de <i>Macropus eugenii</i> .....	49
<b>Figure 25</b> : kangourou mâle ( <i>Macropus rufus</i> ).....	50
<b>Figure 26</b> : kangourou mâle ( <i>Macropus giganteus</i> ) .....	50
<b>Figure 27</b> : représentation schématique de l'évolution du follicule dans l'ovaire.....	51
<b>Figure 28</b> : follicules ovariens de <i>Macropus eugenii</i> .....	52
<b>Figure 29</b> : cycle œstral et profils hormonaux chez <i>Macropus eugenii</i> .....	53
<b>Figure 30</b> : vues au microscope à contraste de phase de spermatozoïdes de <i>Macropus eugenii</i> en cours de maturation.....	55
<b>Figure 31</b> : variations de la teneur en hormones des testicules en fonction de l'âge chez <i>Macropus eugenii</i> .....	56
<b>Figure 32</b> : profils hormonaux des mâles <i>Macropus eugenii</i> .....	57
<b>Figure 33</b> : femelle <i>Macropus rufus</i> en œstrus .....	64
<b>Figure 34</b> : intérieur de la marsupie de <i>Macropus eugenii</i> en œstrus post-partum .....	65
<b>Figure 35</b> : accouplement de deux wallabies.....	69
<b>Figure 36</b> : premiers stades de développement d'un embryon de <i>Macropus eugenii</i> .....	72
<b>Figure 37</b> : embryon de <i>Macropus sp.</i> et annexes embryonnaires .....	73
<b>Figure 38</b> : femelle kangourou roux ( <i>Macropus rufus</i> ) accompagnée d'un petit marsupialisé et de son aîné.....	76
<b>Figure 39</b> : diapause embryonnaire : schéma de synthèse .....	77
<b>Figure 40</b> : femelle wallaby ( <i>Macropus rufogriseus</i> ) assise en position adaptée à la mise bas .....	79

<b>Figure 41</b> : nouveau né <i>Macropus</i> migrant depuis la vulve en direction de la marsupie.....	81
<b>Figure 42</b> : profils hormonaux de <i>Macropus eugenii</i> au moment de la mise-bas.....	82
<b>Figure 43</b> : schéma d'un <i>Macropus</i> nouveau-né en anatomie externe.....	83
<b>Figure 44</b> : nouveau-né <i>Macropus</i> fixé à une tétine.....	85
<b>Figure 45</b> : <i>Macropus rufogriseus</i> dans la neige durant l'hiver austral.....	96
<b>Figure 46</b> : mise en œuvre d'une fécondation par injection intra-cytoplasmique (ICSI) chez <i>Macropus eugenii</i> .....	109
<b>Figure 47</b> : développement d'un embryon après une fécondation par injection intra-cytoplasmique (ICSI) chez <i>Macropus eugenii</i> .....	110
<b>Figure 48</b> : pourcentage de poursuite de développement d'un embryon après une fécondation par injection intra-cytoplasmique (ICSI) chez <i>Macropus eugenii</i> selon l'origine de l'ovocyte.....	111

# TABLEAUX

<b>Tableau 1</b> : espèces du genre <i>Macropus</i> : noms scientifiques, noms communs anglo-saxons, et noms communs français.....	17
<b>Tableau 2</b> : poids et mensurations des individus adultes du genre <i>Macropus</i> .....	19
<b>Tableau 3</b> : variations de pelage des espèces du genre <i>Macropus</i> .....	28
<b>Tableau 4</b> : climats, reliefs et types de végétation associés de façon préférentielle à chaque espèce de <i>Macropus</i> .....	31
<b>Tableau 5</b> : répartition Géographique des espèces du genre <i>Macropus</i> .....	34
<b>Tableau 6</b> : âge à la maturité sexuelle de la femelle de quelques espèces de <i>Macropus</i> .....	60
<b>Tableau 7</b> : âge à la maturité sexuelle du mâle de quelques espèces de <i>Macropus</i> .....	61
<b>Tableau 8</b> : durée en jours du cycle œstral chez différentes espèces du genre <i>Macropus</i> .....	62
<b>Tableau 9</b> : délai de réapparition de l'œstrus après éjection du petit de la poche ....	66
<b>Tableau 10</b> : durée de la gestation chez les animaux du genre <i>Macropus</i> .....	70
<b>Tableau 11</b> : âge de la première libération de la tétine et de la sortie de la tête hors de la poche chez quelques espèces de <i>Macropus</i> .....	86
<b>Tableau 12</b> : âge de la première sortie de la poche et de la sortie définitive chez quelques espèces de <i>Macropus</i> .....	86
<b>Tableau 13</b> : âge du sevrage chez quelques espèces de <i>Macropus</i> .....	89
<b>Tableau 14</b> : paramètres relatifs à l'élevage artificiel de jeunes <i>Macropus Rufogriseus</i> .....	98
<b>Tableau 15</b> : exemple de composition d'un lait artificiel adapté à un jeune <i>Macropus Rufogriseus</i> .....	99
<b>Tableau 16</b> : voltages utilisés lors des protocoles d'électro-éjaculation chez <i>Macropus eugenii</i> .....	105



# INTRODUCTION

Les kangourous et leurs parents proches, les wallabies et les wallarous, ont toujours intrigué leurs observateurs. Petits et grands, scientifiques ou grand public, tous s'étonnent et s'amuse de leur mode de déplacement par sauts. Mais plus encore que leur locomotion, la présence des petits dans la poche de leur mère n'a de cesse d'étonner. Ces animaux appartiennent au taxon *Macropus*, un sous groupe du super-ordre des Marsupiaux qui se caractérise notamment par son mode de reproduction unique. Les caractéristiques du développement des petits, les particularités anatomiques et physiologiques de l'appareil reproducteur de ses animaux en font des sujets d'études passionnants. L'objectif de cet ouvrage est d'effectuer une synthèse des connaissances actuelles concernant la reproduction des kangourous et des espèces apparentées.

Dans une première partie, nous situerons le genre *Macropus* au sein du règne animal, et nous en préciserons les caractères principaux. Leur morphologie, leur répartition géographique, et leur milieu de vie seront abordés. La deuxième partie de cette étude sera consacrée à la physiologie de la reproduction de ces Marsupiaux. Enfin, une dernière partie abordera l'intervention humaine dans la reproduction des kangourous et des wallabies. La reproduction en captivité sera évoquée et nous ferons le point sur les connaissances actuelles dans le domaine de la reproduction assistée.



**PREMIERE PARTIE : les  
kangourous, wallabies et  
wallarous du genre *Macropus* :  
caractères généraux.**



Afin de bien comprendre les particularités de la reproduction des marsupiaux du genre *Macropus*, il convient d'en rappeler les caractéristiques générales, d'en évoquer le mode de vie, mais en premier lieu de les situer au sein du règne animal.

## **A. TAXONOMIE [9, 40]**

### **A.1. Embranchement des Chordés**

Parmi les 36 embranchements que distingue la classification dite "classique" au sein du règne animal, le genre *Macropus* se situe dans l'embranchement des Chordés.

### **A.2. Sous-embranchement des Vertébrés**

Les wallabies, wallarous et kangourous sont des Vertébrés, groupe qui se caractérise par la présence d'une colonne vertébrale.

### **A.3. Classe des Mammifères**

Le genre *Macropus* appartient à la classe des Mammifères dont les petits sont nourris par du lait produit par des glandes mammaires. Ces animaux se caractérisent également par la présence de poils, par leur système de régulation thermique (homéotherme), par leur denture hétérodonte, ainsi que leur maxillaire constitué d'un seul os.

### **A.4. Sous-classe des Thériens**

Les kangourous et wallabies font partie des Thériens (vivipares), par opposition à la sous classe des Non-Thériens (mammifères ovipares). Les Non-Thériens ne comportent que 3 espèces dont les échidnés (des genres *Tachyglossus* et *Zaglossus*) qui appartiennent à la famille des *Tachyglossidae*.

### **A.5. Infra-classe des Métathériens**

Au sein de la sous-classe des Thériens on distingue deux Infra-classes : les Euthériens et les Métathériens. Les Euthériens ou Placentaires sont de loin les plus représentés. Contrairement aux Métathériens, leur fœtus suit un développement très abouti *in utero*. Le placenta sert d'intermédiaire aux échanges entre la mère et le fœtus.

### **A.6. Super-ordre des Marsupiaux**

Il s'agit du seul super ordre représentant les Métathériens. Les Marsupiaux se caractérisent surtout par leur mode de reproduction particulièrement original au sein du règne animal. Chez ces animaux la gestation est particulièrement brève. La nutrition du fœtus se fait à partir du sac vitellin, et non par l'intermédiaire d'un véritable placenta. Après la mise-bas le nouveau-né (dont le stade de développement est très peu avancé) gagne la poche marsupiale dans laquelle il achève son développement accroché à une mamelle.

### **A.7. Ordre des *Diprotodontia***

Les kangourous et les espèces apparentées font partie de l'Ordre des *Diprotodontia* qui se caractérise pour l'essentiel par sa denture et le caractère syndactyle de deux de ses doigts [170].

### **A.8. Super famille des *Phalangeroidea***

L'ordre des *Diprotodontia* comporte 3 super familles dont celle des wombats (famille des *Vombatidae*) et des koalas (famille des *Phascolarctidae*) ainsi que la super-famille des *Phalangeroidea* qui comprend entre autres les kangourous.

### **A.9. Famille des *Macropodidae***

Les animaux du genre *Macropus* appartiennent à la famille des *Macropodidae* dont la caractéristique principale est le développement particulièrement important de ses membres postérieurs qui implique des déplacements par sauts bipèdes, la queue servant de point d'appui et de balancier. Cette famille comprend deux sous-familles dont celle des rats-kangourous (*Potorinae*) et les Macropodinés.

### **A.10. Sous-famille des *Macropodinae***

Il s'agit de la famille dont les membres sont les plus disproportionnés.

### **A.11. Genre *Macropus***

Le genre *Macropus* est l'un des 10 genres que regroupe la sous famille des *Macropodinae*. Ce taxon est représenté par les kangourous, les wallabies et les wallarous, dont les 14 espèces sont présentées dans le tableau 1.

**Tableau 1 : espèces du genre *Macropus* : noms scientifiques, noms communs anglo-saxons, et noms communs français. [9, 40, 42, 67]**

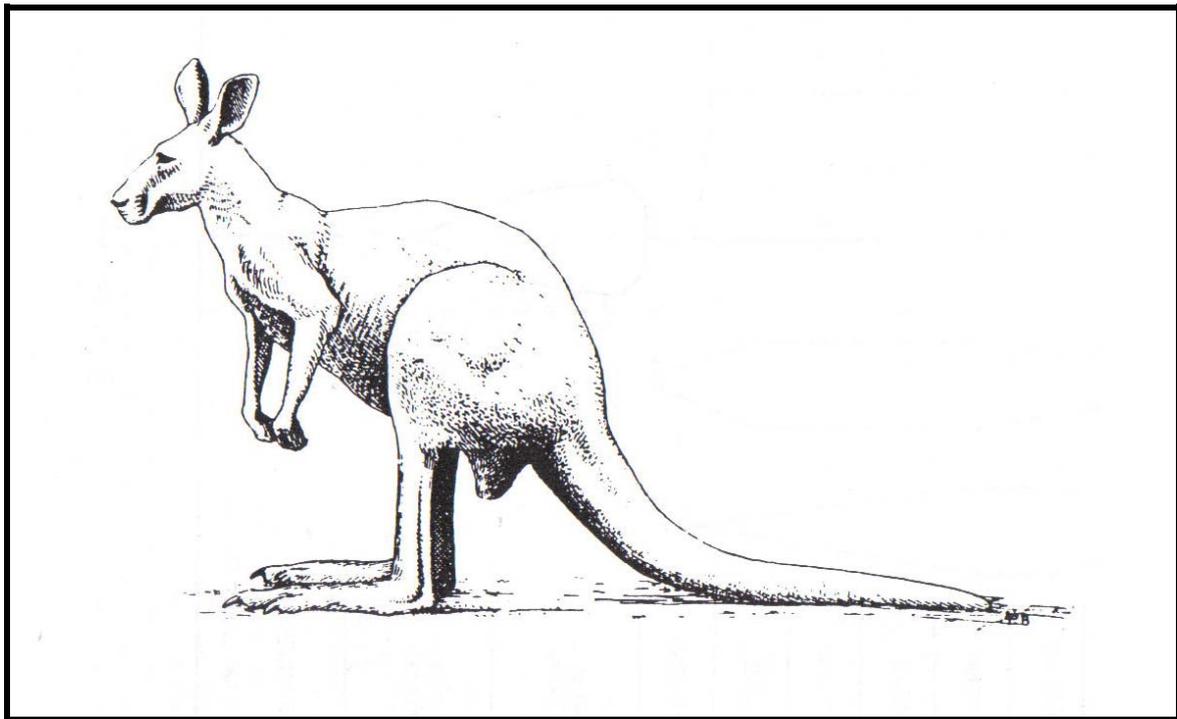
<b>Nom scientifique (synonyme)</b>	<b>Noms communs anglais</b>	<b>Noms communs français</b>
<b><i>Macropus rufus</i></b> ( <i>Megaleia rufa</i> )	Red kangaroo, plains kangaroo marloo	Kangourou roux
<b><i>Macropus giganteus</i></b> ( <i>Macropus major</i> )	Eastern grey kangaroo, great grey kangaroo,	Kangourou géant, kangourou gris oriental
<b><i>Macropus fuliginosus</i></b> ( <i>M. major fuliginosus</i> , <i>M. maj. ocydromus</i> , <i>M. ocydromus</i> , <i>M. melanops</i> )	Western grey kangaroo, black-faced kangaroo, mallee kangaroo, kangaroo island kangaroo	Kangourou gris occidental
<b><i>Macropus rufogriseus</i></b> ( <i>wallabia rufogrisea</i> , <i>M. ruficolis</i> , <i>Protemnodon rufogrisea</i> )	Bennett's wallaby, red-necked wallaby brush wallaby, eastern brush wallaby	Wallaby de Bennett insulaire ou tasmanien, wallaby à cou rouge
<b><i>Macropus agilis</i></b> ( <i>Wallabia agilis</i> , <i>Protemnodon agilis</i> )	Agile wallaby, sandy wallaby, Kimberley wallaby, jungle wallaby,	Wallaby agile
<b><i>Macropus parma</i></b> ( <i>Thylogale parma</i> , <i>wallabia parma</i> )	Parma wallaby, white-throated wallaby, white-throated pademelon	Wallaby de Parma, wallaby à gorge blanche, padémélon à gorge blanche
<b><i>Macropus parryi</i></b> ( <i>Wallabia elegans</i> )	Whiptail wallaby, pretty-face wallaby, grey faced wallaby, grey or blue flier,	Wallaby de Parryi, wallaby à belle face
<b><i>Macropus eugenii</i></b> ( <i>Thylogale eugenii</i> , <i>Th. flinders</i> , <i>Protemnodon eugenii</i> )	Tammar wallaby, dama wallaby, Kangaroo Island wallaby	Wallaby de l'île d'Eugène, dama, wallaby de l'île Kangourou
<b><i>Macropus irma</i></b>	Western brush wallaby	Wallaby d'Irma, wallaby en brosse de l'ouest
<b><i>Macropus dorsalis</i></b> ( <i>wallabia dorsalis</i> )	Black-striped wallaby	Wallaby à raie noire
<b><i>Macropus greyi</i></b>	Toolache wallaby, grey's wallaby, monkey face, onetwo	Wallaby toolache wallaby gris, face de singe
<b><i>Macropus antilopinus</i></b> ( <i>Osphranter antilopinus</i> )	Antilopine wallaroo	Kangourou antilope
<b><i>Macropus bernardus</i></b>	Black wallaroo	Wallarou noir
<b><i>Macropus robustus</i></b> ( <i>Osphranter robustus</i> , <i>O. erubescens</i> , <i>O. isabellinus</i> , <i>O. antilopinus woodwardii</i> )	Wallaroo, euro, red wal., Roan wal., Barrow island wallaroo, hill kangaroo	Wallarou

## B. CARACTERES GENERAUX

### B.1. Morphologie

#### B.1. 1.Conformation [9, 40, 67, 170]

**Figure 1** : schéma en anatomie externe d'un kangourou roux (*Macropus rufus*) mâle adulte [d'après 60].



Les wallabies, kangourous et wallarous (c'est-à-dire les kangourous au sens large du terme) ont des caractères morphologiques très proches et diffèrent surtout par la taille, le poids et le pelage.

Comme nous le montre la figure 1, les kangourous sont pourvus d'une tête proportionnellement petite par rapport au reste du corps. Elle est fine et présente un museau allongé. Les oreilles en revanche sont de grande taille.

Le tronc, quant à lui, est très mince au niveau de la poitrine et s'élargit considérablement vers l'arrière du corps à la base des membres postérieurs. Il se rétrécit ensuite pour former la base de la queue.

Cette dernière est exceptionnellement développée. Très large et musclée à l'avant, la queue des kangourous est relativement souple chez les petites espèces et plus rigide chez les grands individus. Elle est non préhensile et assure un rôle important dans la locomotion tant au niveau de la propulsion que pour l'équilibre. Elle sert également de béquille et peut supporter la totalité du poids du corps.

Les membres antérieurs sont très courts mais très mobiles. Ils assurent un rôle de préhension, mais également de moyen d'attaque et de défense. Les mains comportent 5 doigts presque égaux pourvus de griffes crochues et puissantes.

Les membres postérieurs sont très adaptés à la locomotion par sauts bipèdes. Ils sont très allongés (jusqu'à une fois et demi la longueur du rachis) et particulièrement puissants. Les pieds sont longs et étroits. Ils ont d'ailleurs donné le

nom à la famille des kangourous : *Macropodidae* signifie " grand pied" dans son étymologie hellénique. Ils sont pourvus de 4 doigts très inégaux. Le premier fait défaut. Le second et le troisième, de très petite taille, sont enveloppés d'une même gaine de peau. Ils possèdent, en revanche, chacun une griffe et servent à la toilette de l'animal. Le quatrième est très long et très fort. Il possède un ongle acéré utilisé en attaque ou défense. La face plantaire de ce doigt est recouverte jusqu'au talon d'un épais coussinet charnu. Enfin, le cinquième doigt est de petite taille, très légèrement supérieure aux doigts II et III. Il est néanmoins pourvu d'une griffe assez développée.

Les *Macropus* femelles possèdent une poche ventrale caractéristique nommée marsupie. Cette dernière renferme 4 mamelles dont l'anatomie sera développée dans un prochain chapitre (deuxième partie chapitre A. 1. 3.).

Les mâles ne possèdent pas de mamelles, même à l'état de reliquat. Les testicules sont en position extra-abdominale suprapubienne. Le scrotum est recouvert d'une mince couche de poils. Visible en anatomie externe, il est accroché à la paroi ventrale du corps par un mince pédoncule.

### B.1. 2.Taille et poids [9, 11, 40, 170]

Le poids et la taille des individus subissent de grandes variations en fonction de l'espèce. Le tableau 2 récapitule les données disponibles à ce sujet.

**Tableau 2 : poids et mensurations des adultes du genre *Macropus* [9].**

Espèces	Longueur de la tête et du corps (cm) (1)		Longueur de la queue (cm) (2)		Poids (kg)	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
<i>M. rufus</i>	85-105	130-160	65-85	100-120	17-35	23-95
<i>M. giganteus</i>	85-120	105-140	45-84	95-109	15-40	35-95
<i>M. fuliginosus</i>	85-120	105-140	60-82	95-100	14,5-35	30-85
<i>M.rufogriseus</i>	66-74	71-92	62-78	69-86	11-15,5	15-27
<i>M. agilis</i>	59-72	72-93	59-70	69-85	9-16	16-27
<i>M. parma</i>	45-53	48-53	41-51	49-54	3,2-4,8	4,1-5,9
<i>M. parryi</i>	< 75	< 92	73-86	86-105	7-15	14-26
<i>M. eugenii</i>	52-63	59-68	33-44	38-45	4-6	4-10
<i>M. irma</i>	78-120	78-120	54-97	54-97	7-9	7-9
<i>M. dorsalis</i>	env.70	env. 80	54-62	60-83	6-11	18-20
<i>M. greyi</i>	env. 84	80-81	env. 71	71-72	env. 8	env.8
<i>M. antilopinus</i>	78-100	97-140	68-70	78-89	16-20	30-60
<i>M. bernardus</i>	env. 65	59-72	env. 575	54-64	env. 13	19-22
<i>M. robustus</i>	75-100	100-140	60-75	80-90	16-25	25-55

(1) mesure prise du bout du nez à la naissance de la queue, animal couché sur le dos.

(2) mesure prise de la naissance au dernier segment osseux de la queue.

Les wallabies sont généralement plus petits et légers que les kangourous. Les wallarous présentent des mensurations intermédiaires.

Les plus grands spécimens de *Macropus rufus* ou *Macropus giganteus* peuvent mesurer jusqu'à 2,10 mètres lorsqu'ils se dressent sur leur queue. Leur poids peut atteindre 95 kg pour les mâles.

Les wallabies mâles pèsent en moyenne 20 kg contre 12 kg environ pour les femelles. Les wallabies de Parma et les wallabies de l'île d'Eugène font exception avec des mensurations nettement plus modestes.

La différence entre mâles et femelles d'une même espèce est due au fait que la croissance des mâles se poursuit longtemps après la puberté, contrairement à celle des femelles [9, 67, 170].

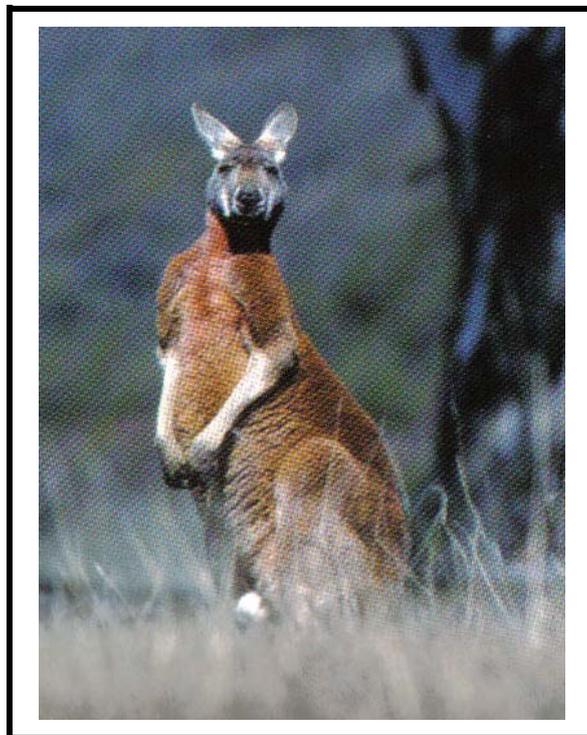
La relative variabilité au sein d'une même espèce serait due à la grande diversité des localisations géographiques des individus et à des conditions alimentaires très disparates [9].

### B.1.3. Pelage

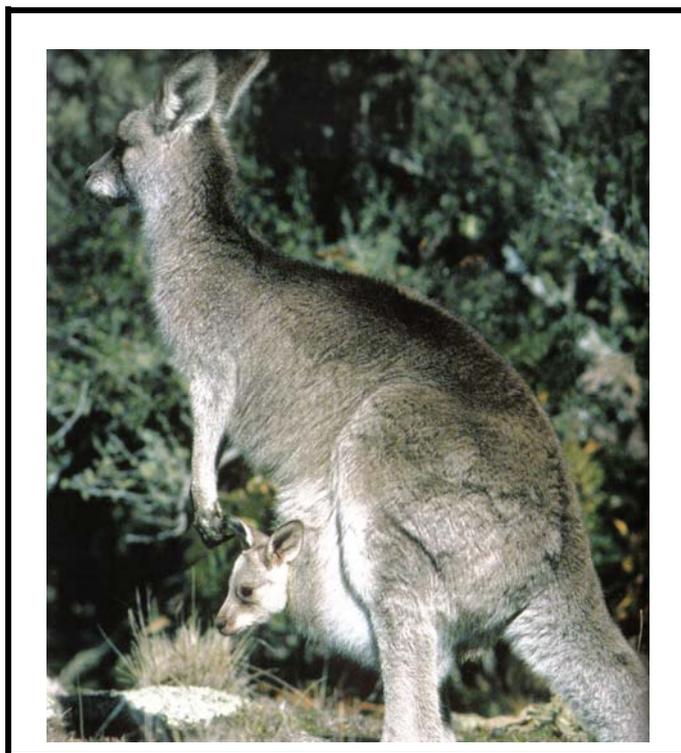
Les kangourous (au sens large) possèdent une fourrure souvent courte mais dense, à l'exception des wallarous qui ont le poil long et hirsute. Selon l'espèce, il existe une grande variabilité de couleurs qui va du beige-roux au gris, voire au noir. Par ailleurs certaines espèces présentent un dimorphisme sexuel marqué.

Les figures 2 à 15 sont les représentations picturales ou photographiques des différentes espèces que regroupe le genre *Macropus*. Le tableau 3 nous résume les principales variations de couleurs de pelage des différentes espèces rencontrées, ainsi que leurs caractères particuliers.

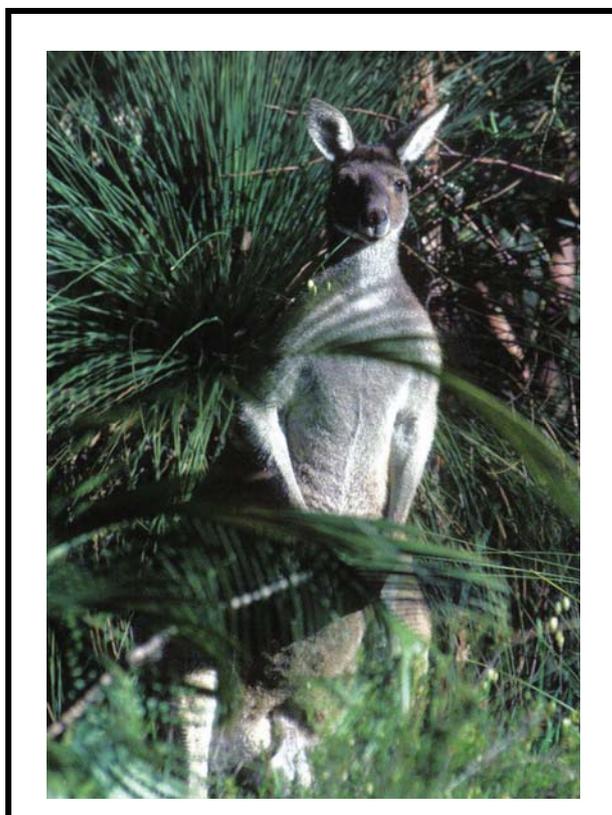
**Figure 2 : *Macropus rufus* [d'après 37]**



**Figure 3 : *Macropus giganteus* [d'après 37]**



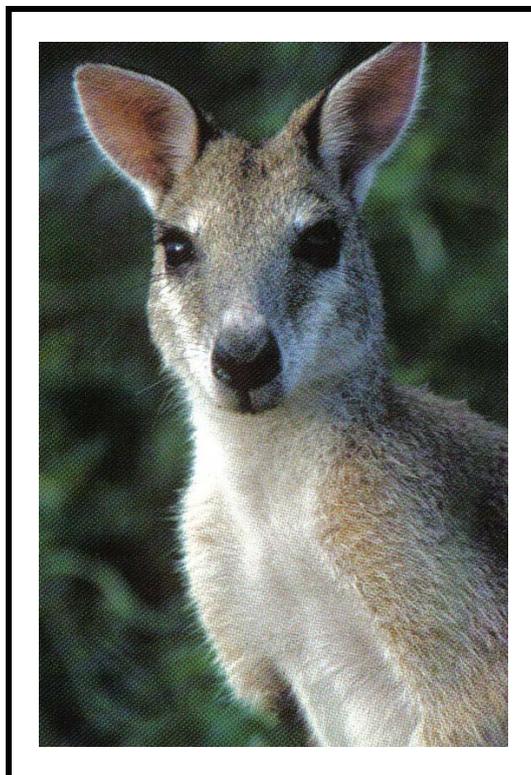
**Figure 4 : *Macropus fuliginosus* [d'après 37]**



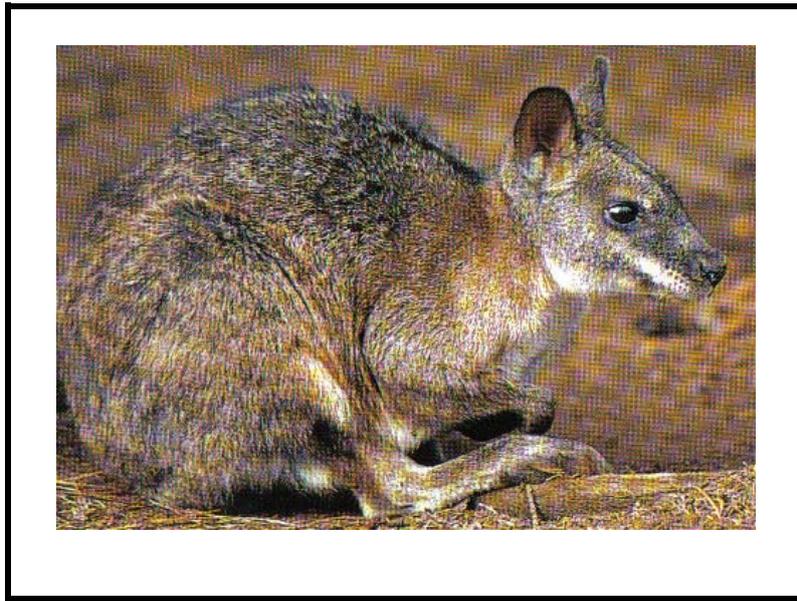
**Figure 5 : *Macropus rufogriseus* [photographie personnelle]**



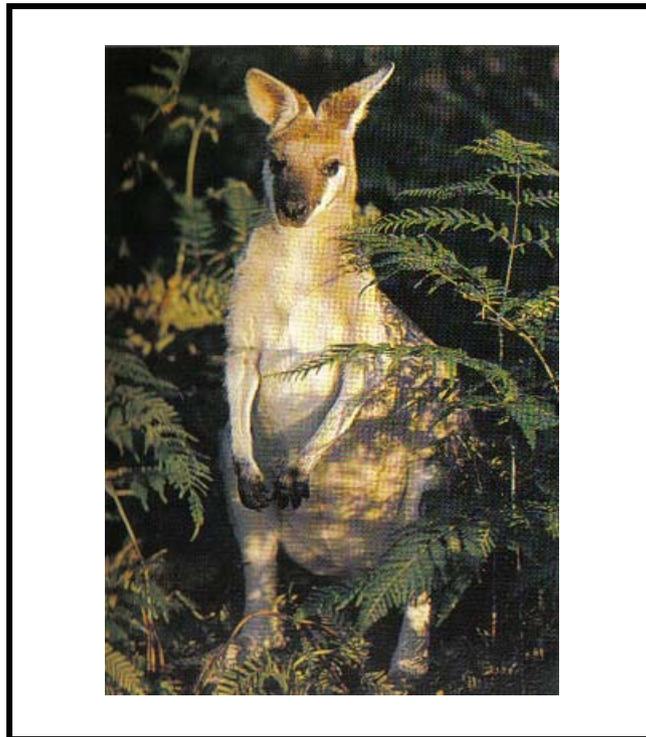
**Figure 6 : *Macropus agilis* [d'après 37]**



**Figure 7 : *Macropus parma* [d'après 42]**



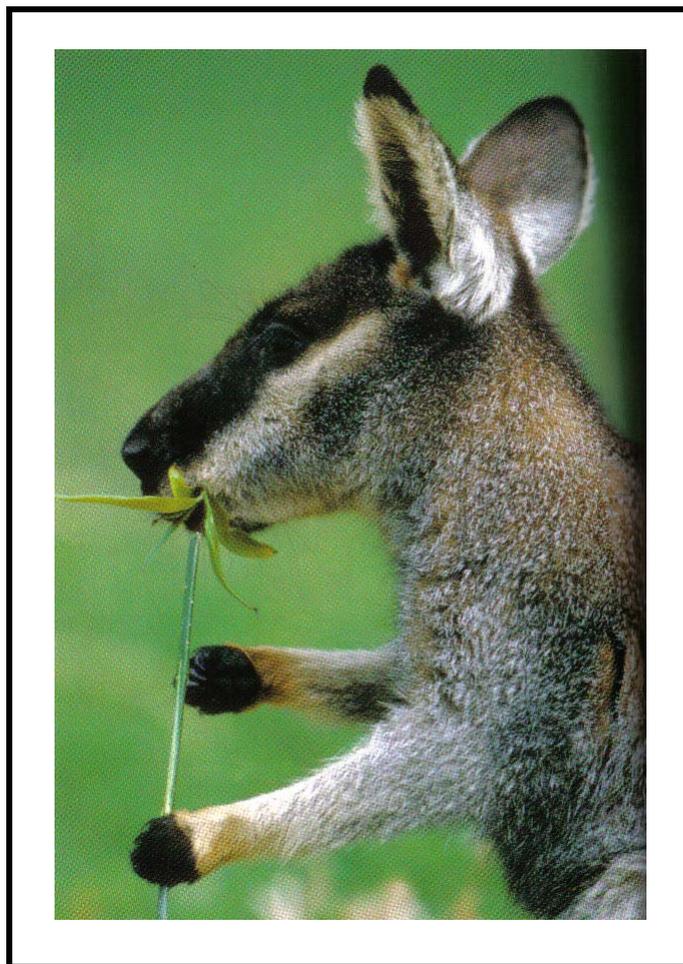
**Figure 8 : *Macropus parryi* [d'après 42]**



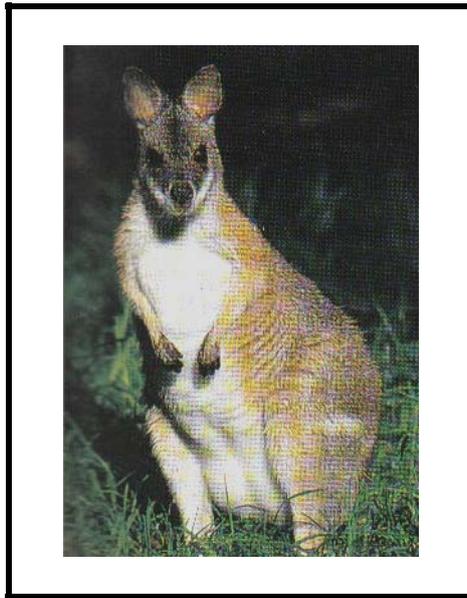
**Figure 9: *Macropus eugenii* [d'après 37]**



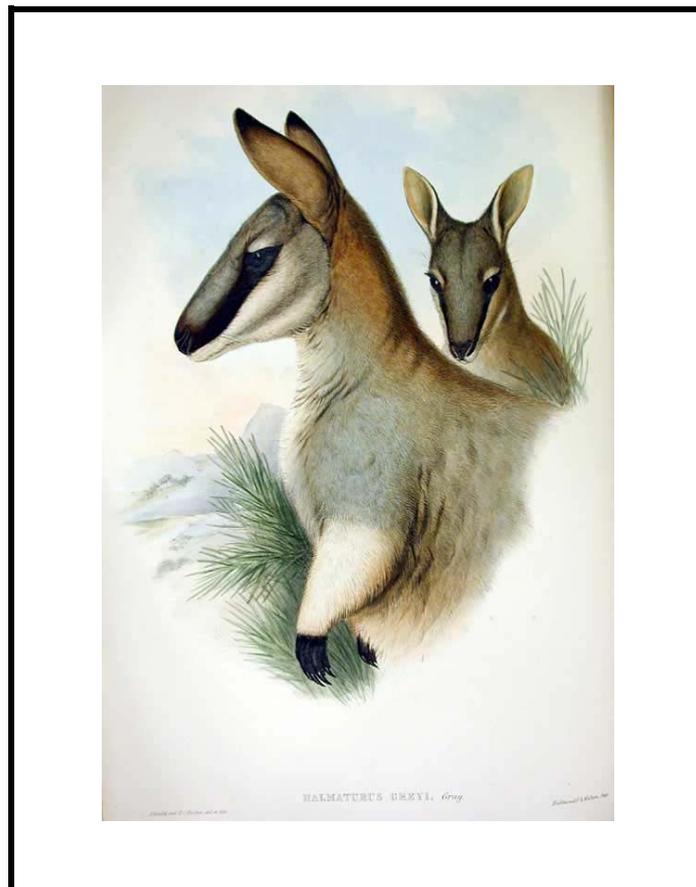
**Figure 10 : *Macropus irma* [d'après 37]**



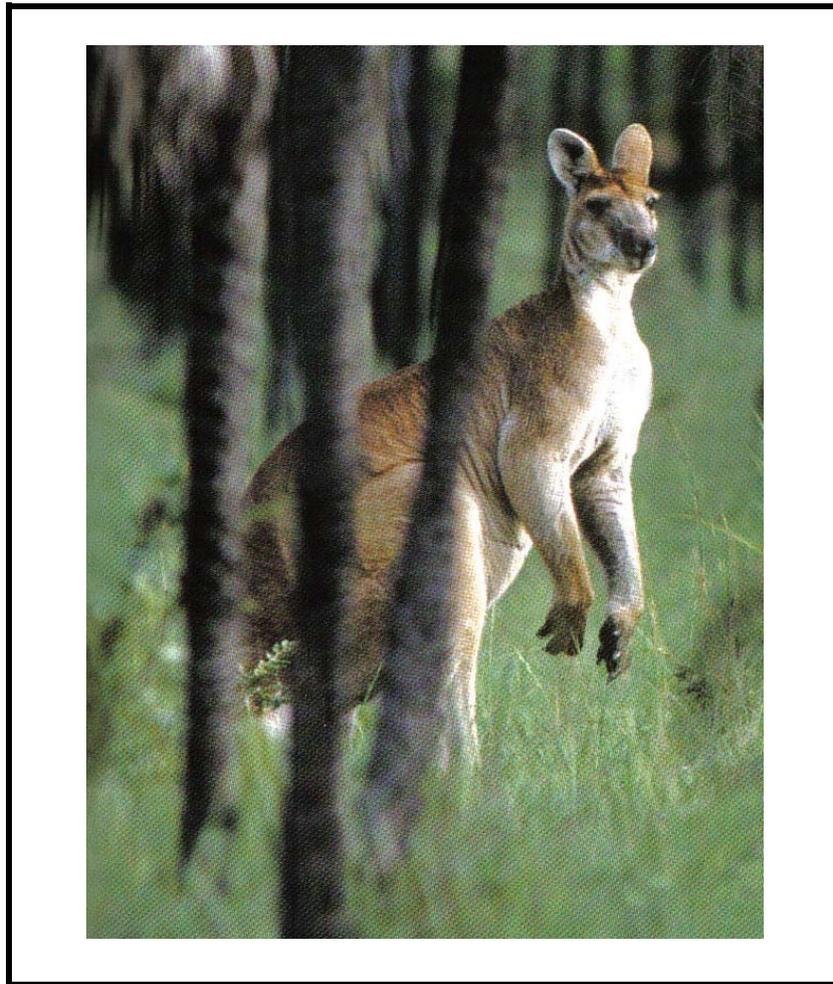
**Figure 11 : *Macropus dorsalis* [d'après 42]**



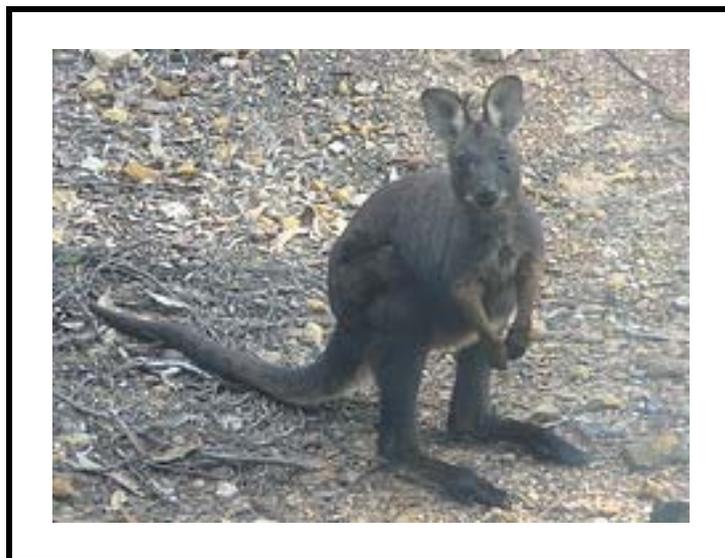
**Figure 12 : *Macropus greyi* [d'après 274]**



**Figure 13 : *M. antilopinus* [d'après 37]**



**Figure 14 : *M. bernardus* [d'après 275]**



**Figure 15 : *M. robustus* [d'après 37]**



**Tableau 3 : variations de pelage des espèces du genre *Macropus* [9, 40, 42, 67, 170].**

<b>Espèces</b>	<b>Couleur du pelage</b>	<b>Caractères particuliers</b>	<b>Dimorphisme sexuel</b>
<i>Macropus rufus</i>	- Mâles : brun-roux à roux vif - Femelles : grises - Parties déclives claires	- Dessus du museau velu - Taches faciales noires et blanches - Pattes claires à extrémité noire - Bout de la queue clair	- Couleur - Mensurations (poids du mâle parfois double de celui de la femelle)
<i>Macropus giganteus</i>	- Gris argenté à gris-roux - Zones déclives plus claires	- Museau allongé - Œil souligné d'une rayure foncée et surmonté d'un arc clair - Extrémité de la queue noire	- Taille du mâle très supérieure à celle de la femelle
<i>Macropus fuliginosus</i>	- Brun grisé à chocolat - Zones déclives grises à blanches	- Tache foncée sur le front - Museau un peu velu	- Poids des mâles très supérieur à celui des femelles
<i>Macropus rufogriseus</i>	- Gris-brun - Cou et épaules avec reflets roux - Parties déclives gris pâle	- Museau sans poils - Extrémités des oreilles, du museau et des pattes noires	- Mensurations des mâles légèrement supérieures - Coloris plus ternes des femelles
<i>Macropus agilis</i>	- Brun jaunâtre	- Hanches et joues pourvues d'une raie blanche - Museau peu poilu	- Mensurations des mâles très supérieures à celles des femelles
<i>Macropus parma</i>	- Brun - Parties déclives blanches	- Museau sans poils - Raies blanches sur les joues - Raie foncée médiane du cou aux épaules	- Mâles un peu plus grands
<i>Macropus parryi</i>	- Gris pâle en hiver à brun en été - Ventre blanc-gris	- Raie blanche très nette du nez aux yeux - Raie brun foncé médiane du cou aux épaules - Croissant blanc sur les hanches - Queue effilée noire - Oreilles blanches à extrémité et base foncée - Museau noir sans poils	- Mensurations des mâles supérieures

<i>Macropus eugenii</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Gris-brun</li> <li>- Reflets roux sur les épaules et les membres</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Museau non velu</li> <li>- Queue grise à bout noir</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Peu de différences de taille</li> <li>- Coloris plus roux des mâles</li> </ul>
<i>Macropus irma</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Gris-bleu</li> <li>- Zones déclives plus claires</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Raie blanche sur la face</li> <li>- Peu de poils sur le museau</li> <li>- Crête de poils noirs sur la queue</li> <li>- Oreilles noires et blanches</li> <li>- Extrémité des membres noire</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Pas de dimorphisme ni de taille ni de couleur</li> </ul>
<i>Macropus dorsalis</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Brun gris à flancs clairs</li> <li>- Ventre blanc</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Queue grise à bout noir très touffue</li> <li>- Raie dorsale foncée très marquée</li> <li>- Hanches pourvues d'une raie blanche</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Poids des mâles plus élevé</li> </ul>
<i>Macropus. greyi</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Gris fauve</li> <li>- Parties déclives blanc grisâtre</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Oreilles noires et blanches</li> <li>- Raie faciale blanche</li> <li>- Plusieurs rayures grises sur la croupe</li> <li>- Crête de poils clairs sur la queue</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Pas de dimorphisme</li> </ul>
<i>Macropus antilopinus</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Beige à roux ou gris bleuté</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Poils très courts et peu denses</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Mâles jusqu'à deux fois plus lourds que les femelles</li> </ul>
<i>Macropus bernardus</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Mâles bruns presque noirs</li> <li>- Femelles gris clair</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Très petites oreilles</li> <li>- Queue foncée à la base</li> <li>- Membres noirs</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Couleurs très différentes</li> <li>- Mensurations supérieures des mâles</li> </ul>
<i>Macropus. robustus</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Roux à gris bleu très foncé</li> <li>- Parties déclives gris clair</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Museau nu</li> <li>- membre noirs</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Mâles nettement plus foncés (presque noirs)</li> <li>- Poids des mâles supérieur</li> </ul>

## **B.2. Habitat et mode de vie**

### **B.2.1. Habitat**

L'Australie est un pays très vaste présentant de grandes disparités tant en ce qui concerne le climat que la végétation ou le relief. Il véhicule l'image d'un pays chaud, sec et désertique alors qu'en fait de grandes variations existent sur ce territoire grand comme 18 fois la France. Le nord, tropical, possède des forêts primaires plutôt humides alors que le centre, très aride, présente une végétation très réduite. Certaines zones montagneuses du sud du pays peuvent se couvrir de neige durant l'hiver austral, et un territoire comme la Tasmanie peut durablement présenter des températures particulièrement froides. La pluviométrie est très variable selon les régions et selon les années. Une sécheresse sévit actuellement en Australie, provoquant depuis quelques années une augmentation significative des incendies ainsi que de profondes modifications de la végétation naturelle. Les cultures sont également affectées et on ne sait dire s'il s'agit de phénomènes cycliques transitoires ou d'un durable bouleversement du climat.

Les marsupiaux vivant en Australie sont donc confrontés à des habitats particulièrement variés auxquels ils se sont adaptés. Le tableau 4 récapitule les biotopes (climat, relief et végétation) associés à chacune des espèces de *Macropus*.

Il faut par ailleurs noter qu'un même individu peut changer d'habitat en fonction de la saison et des conditions climatiques, et que dans l'ensemble, les kangourous et espèces apparentées préfèrent des habitats hétérogènes, mêlant forêts, taillis et pâturages en lisière [9, 40, 170].

### **B.2.2. Mode de vie**

Les kangourous (au sens large) sont des animaux dont le mode de vie est surtout crépusculaire voire nocturne. Ils passent l'essentiel de la journée à dormir, ne se déplaçant que lorsqu'ils sont dérangés ou se sentent menacés par un prédateur.

Ils broutent et s'abreuvent tôt, le matin, et en soirée évitant ainsi les heures les plus chaudes. Ils sont donc bien adaptés au climat particulier du continent australien [9, 40, 42, 67, 170].

## **B.3. Organisation sociale**

Les animaux du genre *Macropus* peuvent présenter des degrés d'organisation très divers. La plupart d'entre eux sont néanmoins grégaires (*Macropus parryi*, *Macropus rufus*, *Macropus antilopinus*, *Macropus giganteus*, *Macropus dorsalis*, *Macropus fuliginosus*). La taille des groupes est très variable, de 10 à 80 individus, et varie en fonction des conditions climatiques et alimentaires. Le grégarisme est un atout facilitant la reproduction, limitant la surveillance individuelle de l'environnement, et facilitant la recherche d'abris et de nourriture. En revanche, le groupe est plus facilement repéré par un prédateur qu'un individu isolé. Il peut être à l'origine de compétitions alimentaires (notamment en cas de ressources réduites) et de rivalités en termes de reproduction.

Certaines espèces comme *Macropus rufogriseus*, *Macropus robustus*, *Macropus irma*, *Macropus bernardus* et *Macropus parma* sont, elles, plutôt solitaires.

**Tableau 4 : climats, reliefs et types de végétation associés de façon préférentielle à chaque espèce de *Macropus* [9].**

<b>Espèces</b>	<b>Climat</b>	<b>Relief</b>	<b>végétation</b>
<i>Macropus rufus</i>	Semi désertique, aride ou semi-aride. températures supérieures à 40°C	Plat à accidenté	Terrains ouverts végétation peu dense désert avec quelques arbustes
<i>Macropus. giganteus</i>	Maritime, semi aride ou semi-humide	Plat ou ondulé	Forêts d' <i>Eucalyptus</i> , taillis, savanes, cultures, plantations
<i>Macropus fuliginosus</i>	Tempéré à semi-humide avec précipitations constantes	Plat ou ondulé	Hétérogène avec forêts, taillis et plaines inondables
<i>Macropus rufogriseus</i>	Maritime tropical à tempéré	Collines, vallées	Forêts d' <i>Eucalyptus</i> avec taillis denses, landes côtières et brousses
<i>Macropus agilis</i>	Tropical	Plat ou peu ondulé	Forêts tropicales, plaines et dunes avec hautes herbes
<i>Macropus parma</i>	Tempéré humide	Ravins	Forêts denses et humides d' <i>Eucalyptus</i> , palmiers et fougères clairières
<i>Macropus parryi</i>	Semi-aride à tropical	Montagneux, accidenté	Forêts peu denses d' <i>Eucalyptus</i> avec sous-bois herbeux
<i>Macropus eugenii</i>	Maritime, semi-aride à tempéré voire froid	Plat	Brousses peu denses, forêts ouvertes
<i>Macropus irma</i>	Maritime, semi-aride à semi-humide	Plat	Forêts d'eucalyptus ouvertes, taillis landes, plaines sableuses
<i>Macropus dorsalis</i>	Maritime et tropical		Jungle, lisières forêts humides, zones de culture
<i>Macropus greyi</i>	Tempéré humide voire marécageux	Plat ou ondulé	Bois peu dense d' <i>Eucalyptus</i> , prairies
<i>Macropus antilopinus</i>	Tropical	Terrain plat à collines	Forêts tropicales, savane arbres épars
<i>Macropus bernardus</i>	Tropical	Montagnes escarpées	Jungle, forêts d' <i>Eucalyptus</i> , steppes
<i>Macropus robustus</i>	Aride à semi-aride, températures parfois supérieures à 40°C	Montagnes, zones escarpées	Plaines arides, forêts peu denses, zones sableuses

A l'exception des mères accompagnées de jeunes on rencontre surtout des individus isolés.

Enfin, *Macropus agilis* et *Macropus eugenii* ont une organisation sociale variable, intermédiaire, parfois constituée de petits groupes de moins de 10 individus [9, 40, 170].

## C. REPARTION GEOGRAPHIQUE ET STATUT

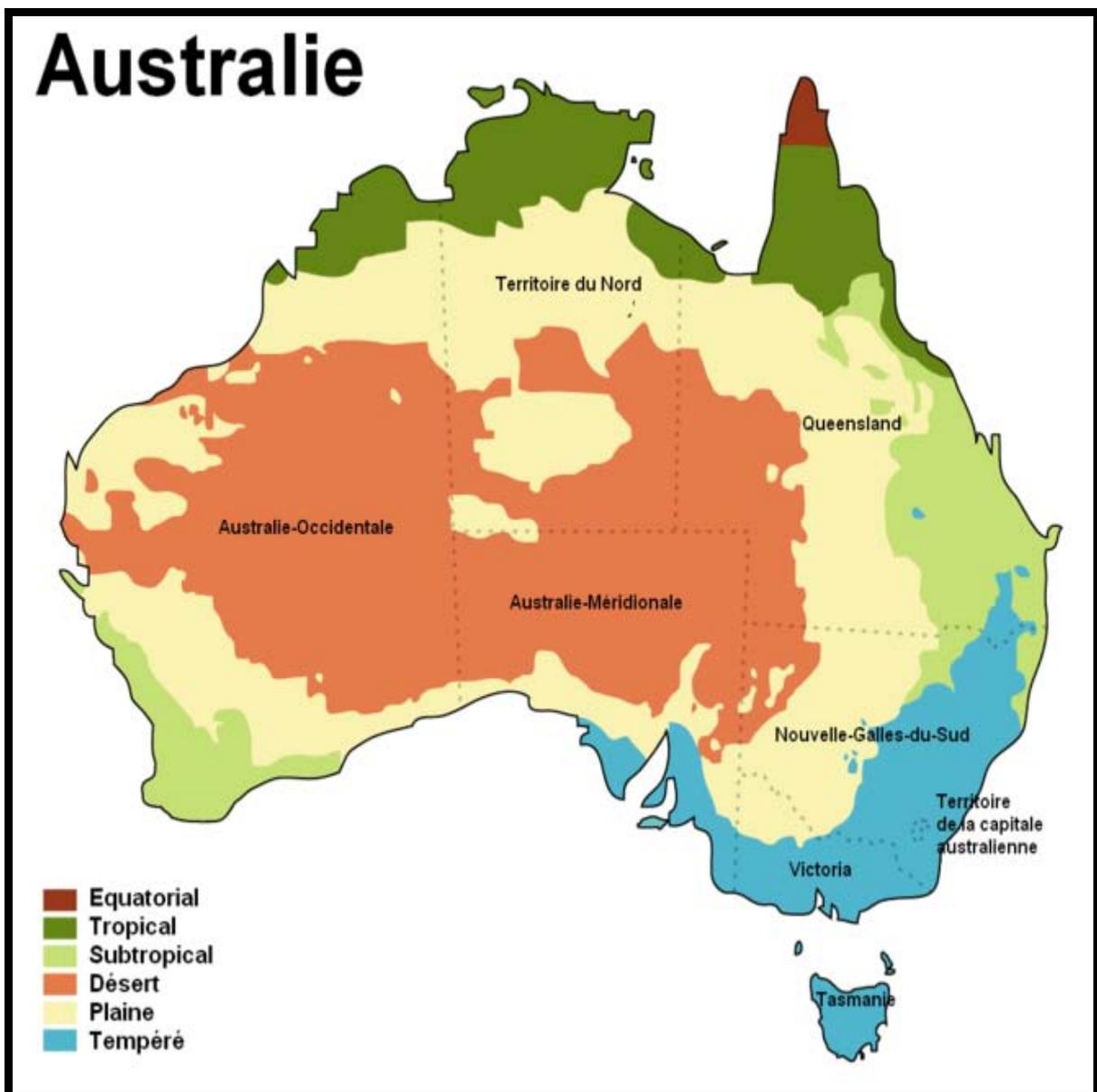
### C.1. Répartition géographique

#### C.1.1. L'Australie

A l'exception des animaux vivant en captivité, les kangourous, wallabies et wallarous vivent tous en Australie, Tasmanie en sur quelques petites îles avoisinantes.

Située dans l'hémisphère sud et traversée par le Tropique du Capricorne, l'Australie est une île gigantesque de plus de 7,5 millions de km<sup>2</sup>. Comme nous le montre la figure 16, ce pays présente une grande variété de climats.

**Figure 16 :** l'Australie : territoires et zones climatiques [d'après 270].



L'Australie se compose de trois grandes régions géomorphologiques :

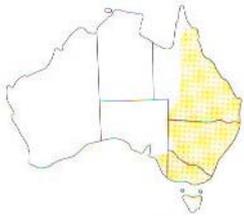
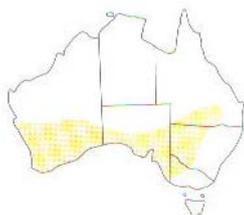
- le Bouclier australien, immense plateau désertique central représentant les deux tiers du territoire,
- une chaîne montagneuse ("Great Dividing Range") longeant la côte est,
- une vaste zone de plaines alluviales au centre-est.

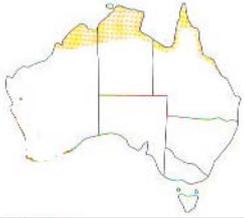
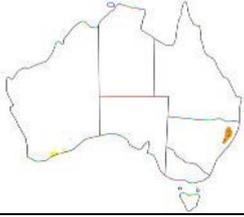
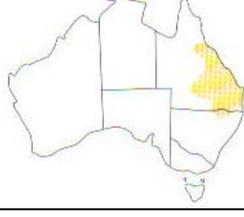
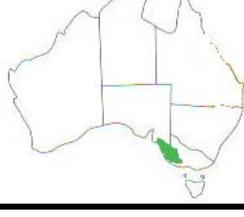
Il s'agit du continent le plus sec au monde bien qu'il possède des zones de climat tropical et équatorial au nord et à l'extrême nord [270].

### C. 1. 2. Répartition géographique des différentes espèces de *Macropus*.

Le tableau 5 nous résume la répartition des différentes espèces de kangourous, wallabies et wallarous sur le territoire australien. Il faut noter que chaque km<sup>2</sup> de ce vaste pays abrite au moins une espèce de kangourou.

**Tableau 5 : répartition géographique des espèces du genre *Macropus* [9, 40, 42, 170]**

Espèce	Régions habitées	Carte
<i>Macropus rufus</i>	Toute l'Australie sauf l'extrême nord, le littoral est et l'extrême sud ouest	
<i>Macropus giganteus</i>	Nouvelles-Galles du Sud, Victoria, est et centre du Queensland, nord et est de la Tasmanie, île Kangourou, extrême sud-est de l'Australie méridionale	
<i>Macropus fuliginosus</i>	Du sud-ouest de l'Australie occidentale au sud-ouest de Nouvelles-Galles du Sud, île Kangourou, ouest de Victoria	
<i>Macropus rufogriseus</i>	Régions littorales de l'est, Tasmanie, îles du détroit de Bass	

<i>Macropus agilis</i>	Nord et est du Queensland, sud de la Nouvelle Guinée, nord du Territoire du Nord, nord-est de l'Australie occidentale	
<i>Macropus parma</i>	Nord-est de Nouvelles-Galles du Sud	
<i>Macropus parryi</i>	Nord-est de Nouvelles-Galles du Sud, est du Queensland	
<i>Macropus eugenii</i>	Sud de l'Australie méridionale, sud-ouest de l'Australie occidentale, Iles Greenly, Kangourou, St Peter, Abrolhos et autres petites îles	
<i>Macropus irma</i>	Sud-ouest de l'Australie occidentale	
<i>Macropus dorsalis</i>	Est de la Nord-est de Nouvelles-Galles du Sud, sud-est du Queensland	
<i>Macropus greyi</i>	Jadis, sud-ouest de Victoria et sud-est de l'Australie méridionale	

<i>Macropus antilopinus</i>	Nord du Territoire du Nord, du Queensland, nord-est de l'Australie occidentale	
<i>Macropus bernardus</i>	Ouest et centre de la Terre d'Arnhem (Territoire du Nord)	
<i>Macropus robustus</i>	Presque toute l'Australie sauf l'extrême nord, extrême sud et la Tasmanie	

## C.2. Statut

L'IUCN (International Union for Conservation of Nature : Union Internationale pour la Conservation de la Nature ) établit chaque année une liste rouge des espèces menacées ou éteintes, les classant selon le degré de danger d'extinction encouru (voir en annexe 1 les différentes catégories définies dans cette "red list").

Plusieurs espèces de *Macropus* figurent dans cette liste :

- *Macropus greyi* est classé parmi les espèces éteintes (EX, "Extinct"). Le dernier individu sauvage a été vu en 1924, et quelques individus ont subsisté en captivité jusqu'en 1937. Depuis, malgré plusieurs campagnes de recherche, aucun individu n'a été trouvé,
- *Macropus bernardus*, quant à lui est passé en 2008 du statut de faible risque (LR, "Low risk") à presque menacé (NT, "Near Threatened ") d'extinction. Bien que difficile à estimer, sa population pourrait être inférieure à 10 000 individus adultes, et l'augmentation récente des incendies de forêts pourrait constituer une menace à terme,
- *Macropus parma*, est lui aussi passé du statut de faible risque à presque menacé (NT, "Near Threatened "),
- *Macropus agilis*, *Macropus antilopinus*, *Macropus dorsalis*, sont classés LC ("Least Concern") c'est à dire moins inquiétant soit peu en danger bien que leur population tende à décroître,
- *Macropus eugenii* et *Macropus irma*, classés presque menacés (NT) en 1996, sont depuis 2008 considérés comme peu en danger (LC) du fait des programmes de conservation mis en œuvre, et notamment du contrôle de la population des renards (*Vulpes vulpes*),

- *Macropus rufus*, *Macropus giganteus*, *Macropus parryi*, *Macropus rufogriseus*, et *Macropus robustus* sont peu en danger avec une population importante et stable,
- *Macropus fuliginosus*, classé peu en danger (LC) a une population qui tend à augmenter [269].

Aucun des animaux du genre *Macropus* ne figure sur la liste de la CITES (Convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction) [268].



# **DEUXIEME PARTIE : physiologie sexuelle**



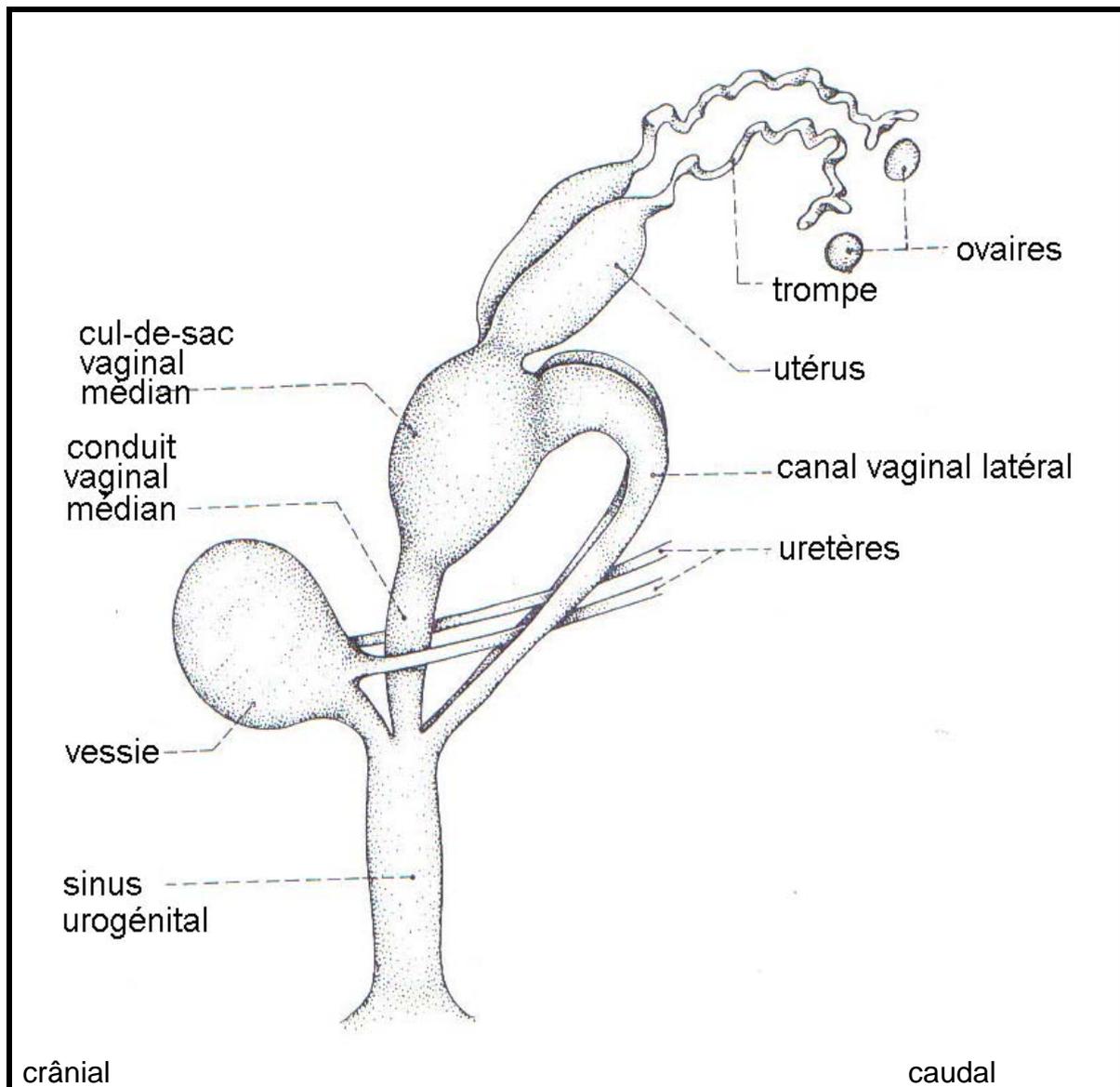
# A. ANATOMIE DE L'APPAREIL GENITAL

## A.1. Anatomie de l'appareil génital femelle

### A.1.1. Le tractus reproducteur

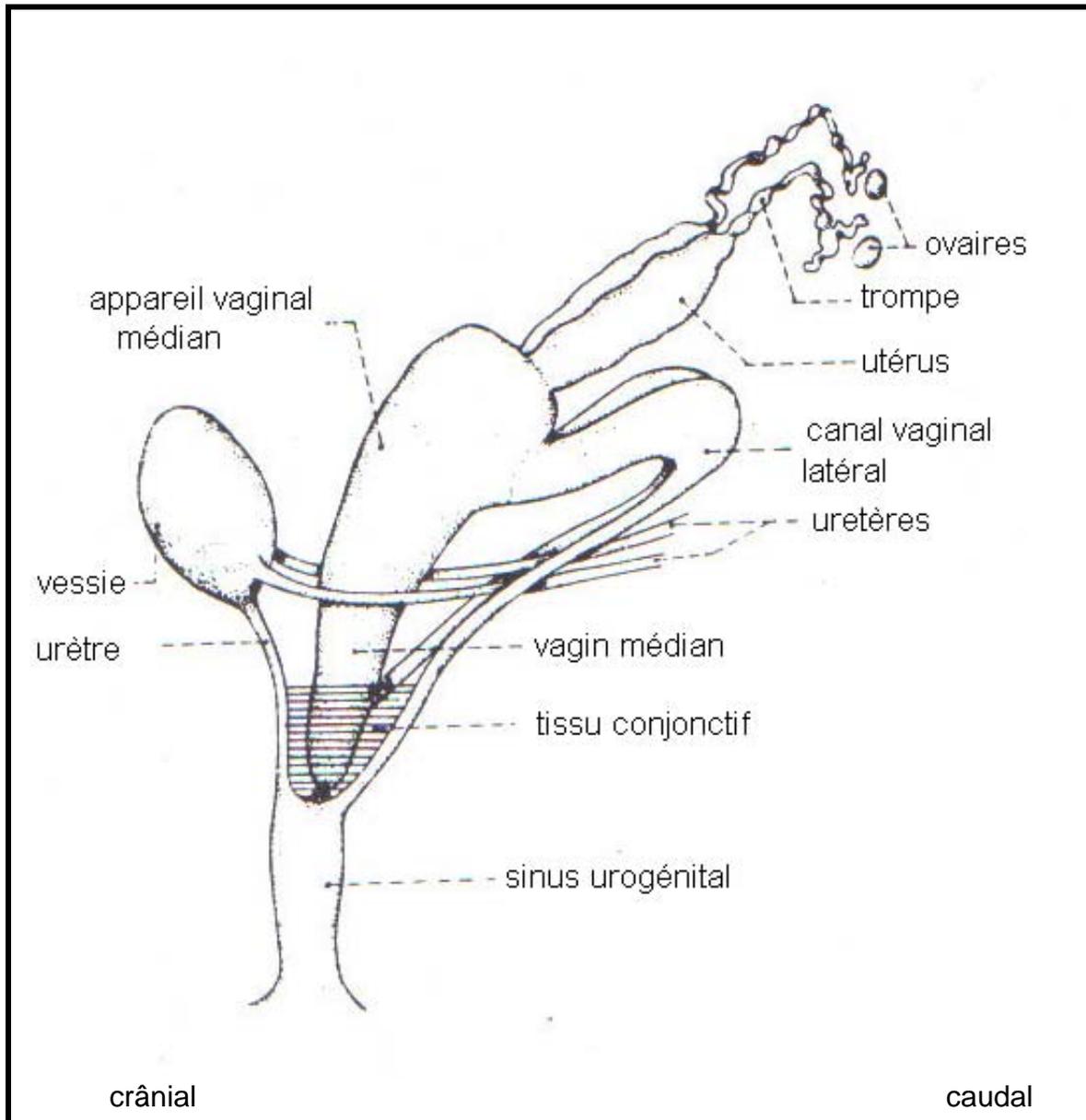
La figure 17 nous montre la configuration type de l'appareil génital femelle des *Macropodinae*. Les figures 18 et 19 nous présentent deux exemples d'appareils génitaux femelles de *Macropus*.

**Figure 17 :** appareil génital femelle des *Macropodinae* : configuration générale schématique [d'après 61].

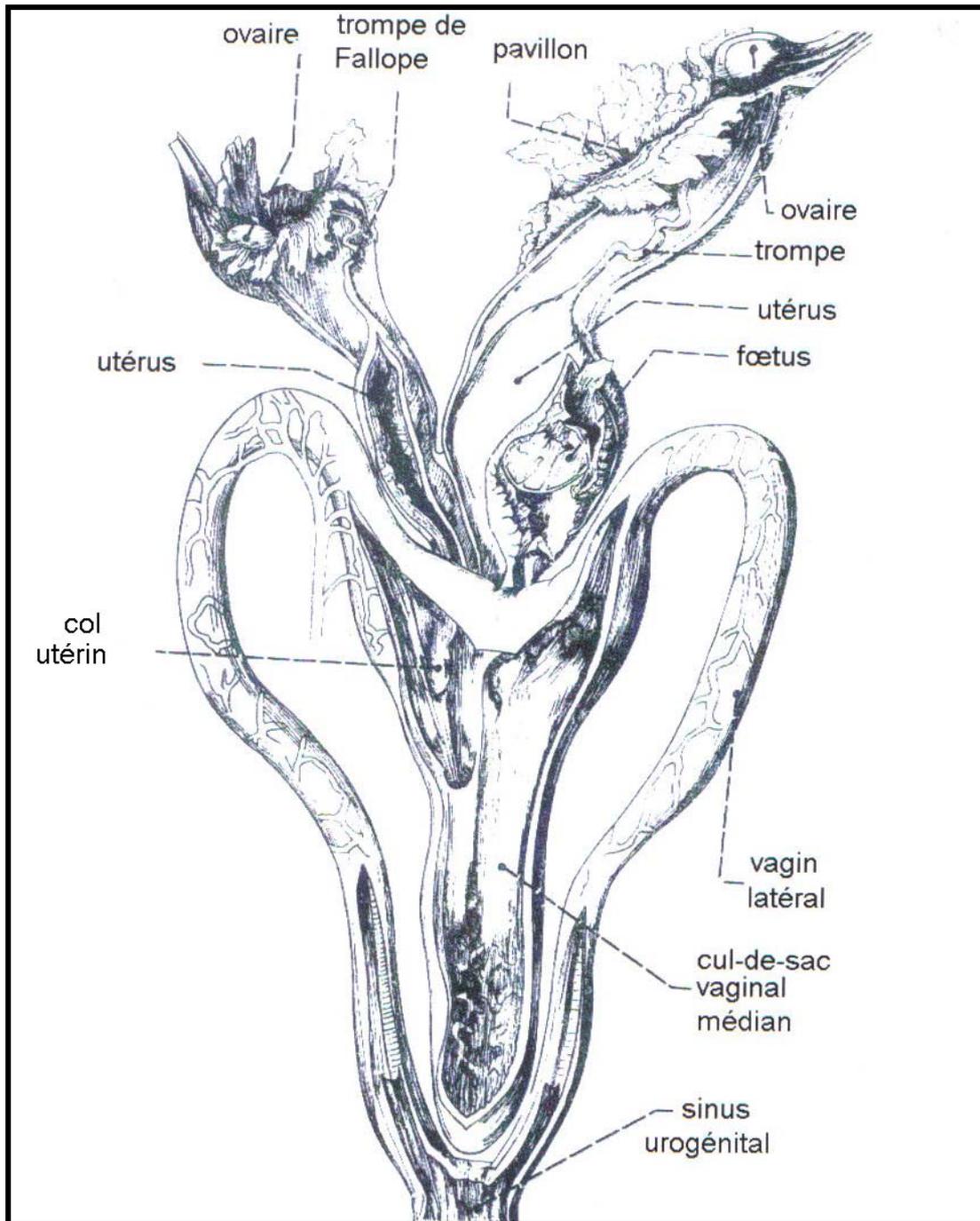


La conformation de l'appareil génital des marsupiaux, et en particulier celle des kangourous, est fortement influencée par le développement embryologique médian des uretères par rapport aux canaux de Müller. Les voies génitales femelles présentent donc une duplication à l'origine de leur qualification de "didelphes" par les anatomistes [60, 62].

**Figure 18 :** appareil génital femelle de *Macropus giganteus* : configuration schématique en vue latérale [d'après 61].



**Figure 19 : appareil génital femelle de *Macropus major* gestante en vue ventrale [d'après 61].**



Les deux ovaires sont de forme ovoïde et sont entourés d'un réseau vasculaire complexe enchevêtré.

Le tractus génital se poursuit ensuite par les deux trompes de Fallope qui aboutissent dans deux utérus de taille réduite reliés entre eux dorsalement par du tissu conjonctif. Trompes de Fallope et utérus sont dérivés des canaux de Müller.

Ces deux utérus se rétrécissent ensuite en deux cols dont l'ouverture se fait dans un cul de sac vaginal médian volumineux issu d'une expansion médiane du canal de Müller. Ce cul de sac vaginal porte également le nom de sinus vaginal

antérieur ou d'appareil vaginal médian. Il se situe entre les deux uretères et se rétrécit, chez la plupart des *Macropodinae*, pour former un conduit vaginal médian relié au sinus uro-génital. Chez certains individus, en revanche, le cul de sac vaginal se termine en un *caecum* situé dorsalement au sinus uro-génital. Toujours issus du canal de Müller, deux conduits recourbés en forme d'anse d'amphore partent dorsalement au cul de sac vaginal. Il s'agit des canaux vaginaux latéraux, ou vagins latéraux dont le trajet est latéral aux uretères correspondants. Ils aboutissent dans la partie dorso-latérale du sinus uro-génital.

Le sinus uro-génital contient le clitoris, peu volumineux et dépourvu d'os. Il est englobé dans le cordon uro-génital, constitué de tissu conjonctif et de muscles, qui s'étend de la base du cul de sac vaginal à la vulve. En plus du sinus urogénital, ce cordon entoure également l'urètre et le tiers distal des vagins latéraux. L'orifice vulvaire, entouré de poils, apparaît crânio-ventralement à la queue (voir figure 20, deux femelles *Macropus* dont la vulve est visible sur le cliché) [60, 61].

**Figure 20 : femelles *Macropus giganteus* [276]**



En dehors de ce descriptif général, il existe des variantes interspécifiques voire individuelles pour une espèce donnée.

Chez *Macropus giganteus* (représenté sur la figure 18) on rencontre un septum partiel dans la partie supérieure du cul de sac vaginal. Ce dernier ne s'ouvre pas dans le sinus uro-génital qui lui est contigu. La communication entre les deux cavités n'est que temporaire et obtenue par déchirure lors du part. Chez certaines femelles en revanche, la communication existe d'emblée en permanence [60, 251].

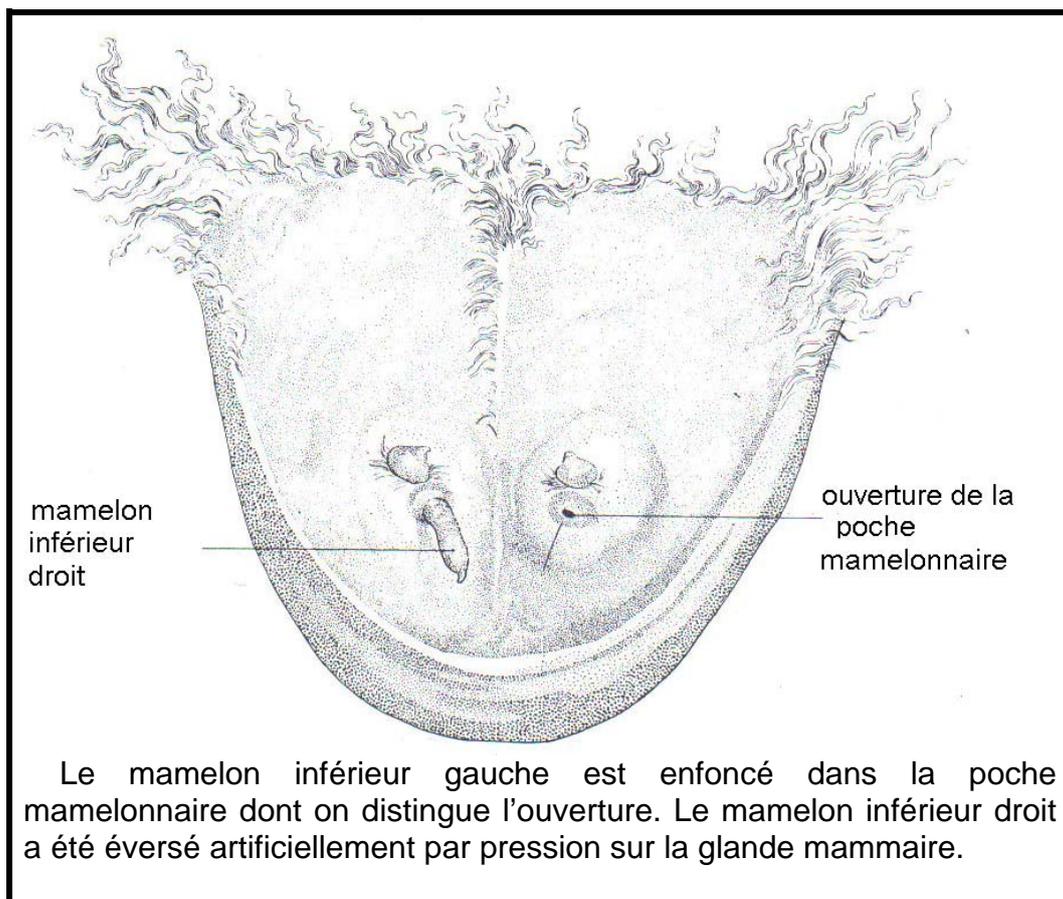
Chez *Macropus robustus* et *Macropus rufus*, la communication se crée après la première mise bas et reste définitivement ouverte. Elle est à l'origine de la formation d'un véritable vagin médian assez comparable, sur un plan anatomique, avec celui des placentaires

Dans le cas de *Macropus rufogriseus*, les vagins latéraux se réunissent dans leur portion distale et s'ouvrent dans le sinus uro-génital par un unique orifice. Seules quelques rares femelles de cette espèce possèdent un septum entre les deux cavités, mais l'ouverture se fait spontanément lors de la puberté [60, 61].

### A.1.2. La poche marsupiale

La poche marsupiale, ou *marsupium*, est une dépression de contour ovale ou rond située sur la paroi ventrale de la femelle, non loin de l'orifice uro-génital. Bien développée chez tous les *Macropodinae*, elle est délimitée par un repli cutané et son ouverture, orientée vers le haut, est entourée par un muscle : le *sphincter marsupii*. Ce muscle assure le soutien de la paroi du *marsupium*. Il permet de fermer l'ouverture de la poche et joue un rôle de compression de la mamelle lors de l'allaitement [9,61].

**Figure 21 :** représentation schématique de l'intérieur de la poche marsupiale d'un jeune *Macropus* [61].



La taille et la structure de la poche sont très variables selon l'état sexuel de la femelle. De taille très réduite chez les femelles immatures, elle se développe sous l'influence notamment des œstrogènes lors de la puberté [171]. Lorsqu'elle est

occupée par un jeune, la poche marsupiale s'agrandit au fil du temps et de la croissance du petit.

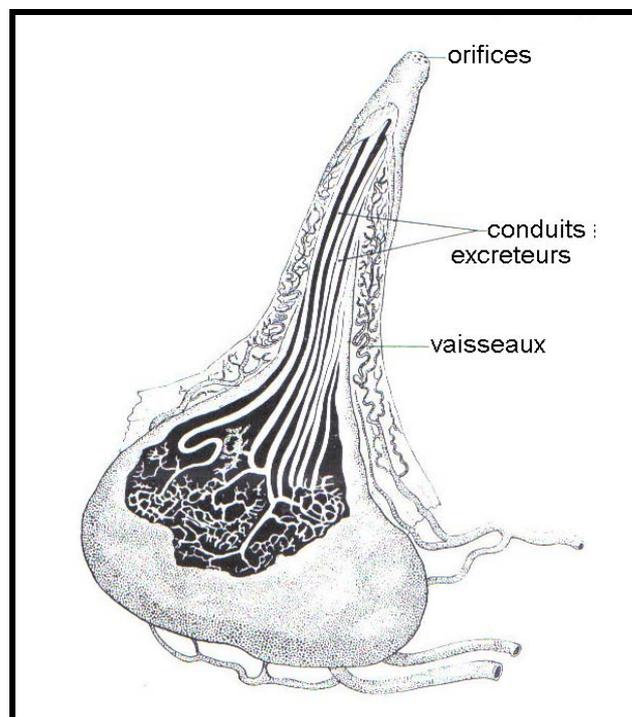
Le *marsupium* est garni de poils fins et sa paroi interne est tapissée de glandes sébacées et sudoripares qui s'hypertrophient au moment de l'œstrus puis continuent à se développer durant la gestation puis l'occupation par le petit (voir figure 20) [61].

### A.1.3. La glande mammaire

Situés au fond du *marsupium*, sur sa paroi dorsale, les mamelons sont au nombre de quatre chez les *Macropus* (voir la figure 20). Avant la puberté, ils sont invaginés au fond d'une dépression nommée poche mamelonnaire. Ils s'évaginent et deviennent saillants au moment de la puberté [171].

Chaque mamelon est parcouru dans sa longueur par les conduits excréteurs de la glande mammaire correspondante. Ces conduits sont au nombre de 20 chez les animaux du genre *Macropus*. Ils s'ouvrent séparément à l'apex du mamelon et sont entourés par des fibres musculaires longitudinales constituant le muscle compresseur du mamelon ou *compressor mammae*. Ce muscle participe au soutien du mamelon, et joue probablement un rôle dans son éversion. Il semble également participer à la projection de lait dans la cavité buccale des nouveau-nés incapables à la succion [251].

**Figure 22:** représentation schématique d'un mamelon inférieur de *Macropus* partiellement ouvert [d'après 61]

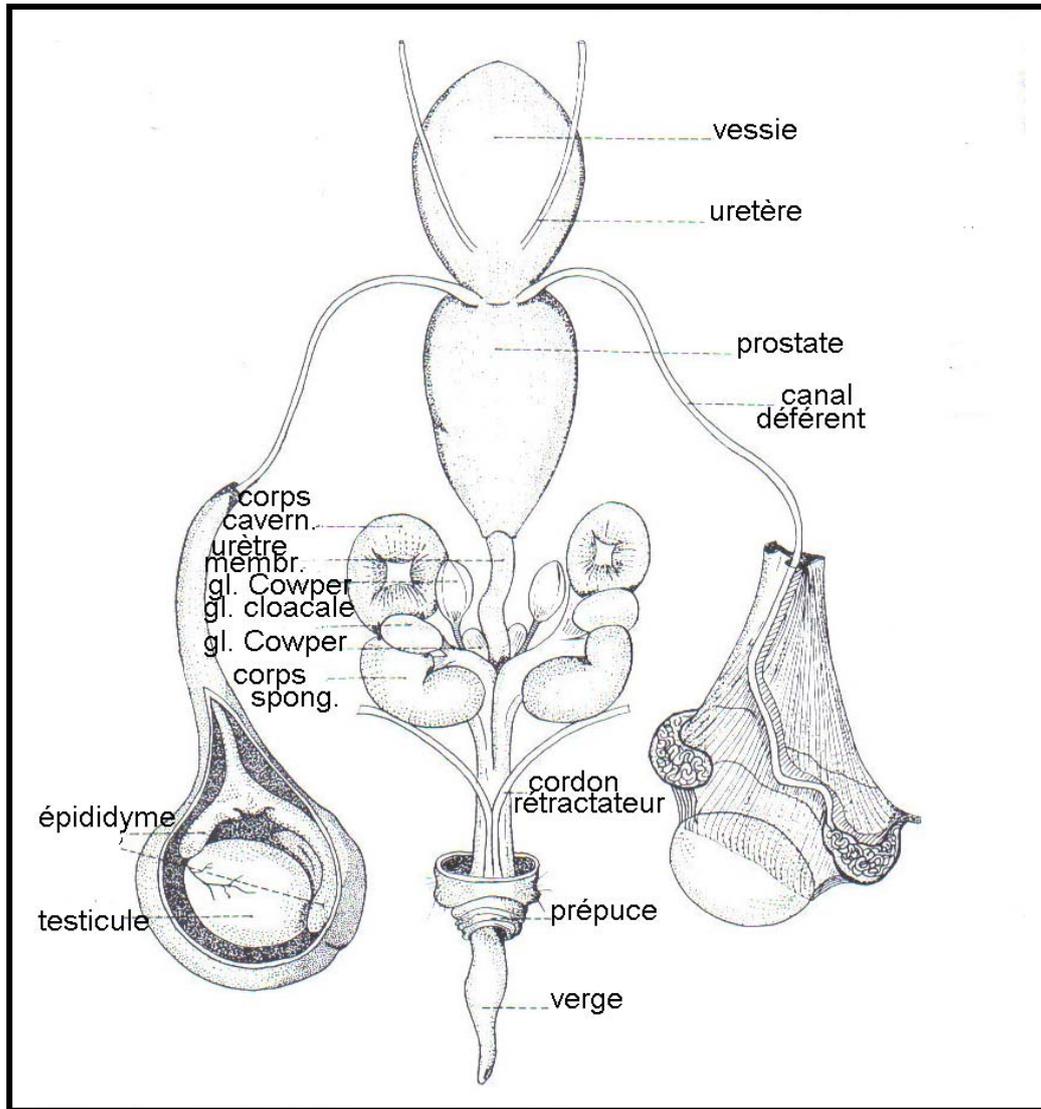


Les glandes mammaires ont une structure très voisine de celle des placentaires. Il s'agit de glandes composées de type tubulo-alvéolaire (voir figure 22). Les mâles ne possèdent pas de mamelles, même à l'état d'ébauche [61].

## A.2. Anatomie de l'appareil génital mâle

L'appareil génital de *Macropus rufogriseus* est représenté sur la figure 23. Il est très représentatif des *Macropus* en général.

**Figure 23:** schéma de l'appareil génital mâle de *Macropus rufogriseus* en vue dorsale [d'après 61].



Les deux testicules sont en position extra-abdominale, pré-pénienne, supra-pubienne. De forme ellipsoïde, ils sont entourés d'un *scrotum* dépourvu de raphé, dont la peau est fine et recouverte de poils très clairsemés (voir figures 24 et 25). Le tissu sous-cutané scrotal possède des fibres musculaires lisses, analogues du dartos. Il entoure la vaginale qui est pigmentée chez *Macropus eugenii*, *M. fuliginosus*, *M. giganteus* et *M. rufogriseus*. Les testicules comportent chacun de 2 à 5 veines et artères internes. Les tubes séminifères sont très circonvoリューションnés et d'une structure histologique comparable à celle des euthériens. Le *rete testis* est en forme de fer à cheval. Il s'étend à mi chemin du hile et comporte 12 à 16 longs

canaux efférents. L'épididyme est de grande taille (jusqu'à 35 m de longueur chez *M. eugenii*) et est attaché de façon assez lâche [17, 60, 61, 251].

Le *scrotum* est relié par un fin pédoncule à la paroi ventrale du corps. Son col étroit contient deux cordons spermatiques comportant chacun le canal déférent correspondant, ainsi qu'un réseau de très fines artères (près de 120 chez *M. robustus*), de plus larges veines (jusqu'à 100 chez *M. robustus*) et de vaisseaux lymphatiques. Ce réseau joue un rôle primordial dans le maintien de la gonade à une température inférieure de 4 à 5 °C à celle du corps. En cas d'échauffement, le flux sanguin peut être multiplié jusqu'à 3 par rapport à la normale. Le tout est entouré par un puissant muscle crémaster. Ce dernier se relâche lorsqu'il fait chaud, et au contraire il se contracte en ramenant les testicules près du corps lorsqu'il fait froid ou quand l'animal saute.

Les canaux déférents, après leur trajet dans la base pédiculée du *scrotum*, traversent les anneaux inguinaux et aboutissent dans l'abdomen. Latéralement aux urètres, ils décrivent une courbe avant de s'aboucher dans la paroi urétrale dorsale juste après le col vésical. Aucune dilatation ampullaire n'est présente à cet endroit.

L'urètre est divisé en trois parties :

- l'urètre glandulaire,
- l'urètre membraneux,
- l'urètre caverneux ou urètre pénien.

La paroi du large urètre glandulaire se compose de multiples glandes prostatiques tubulaires ramifiées. La prostate comporte elle-même trois segments :

- le segment antérieur, le plus large, brun orangé,
- le segment central de couleur rosée,
- le segment postérieur, le plus fin, translucide aux reflets

verdâtres.

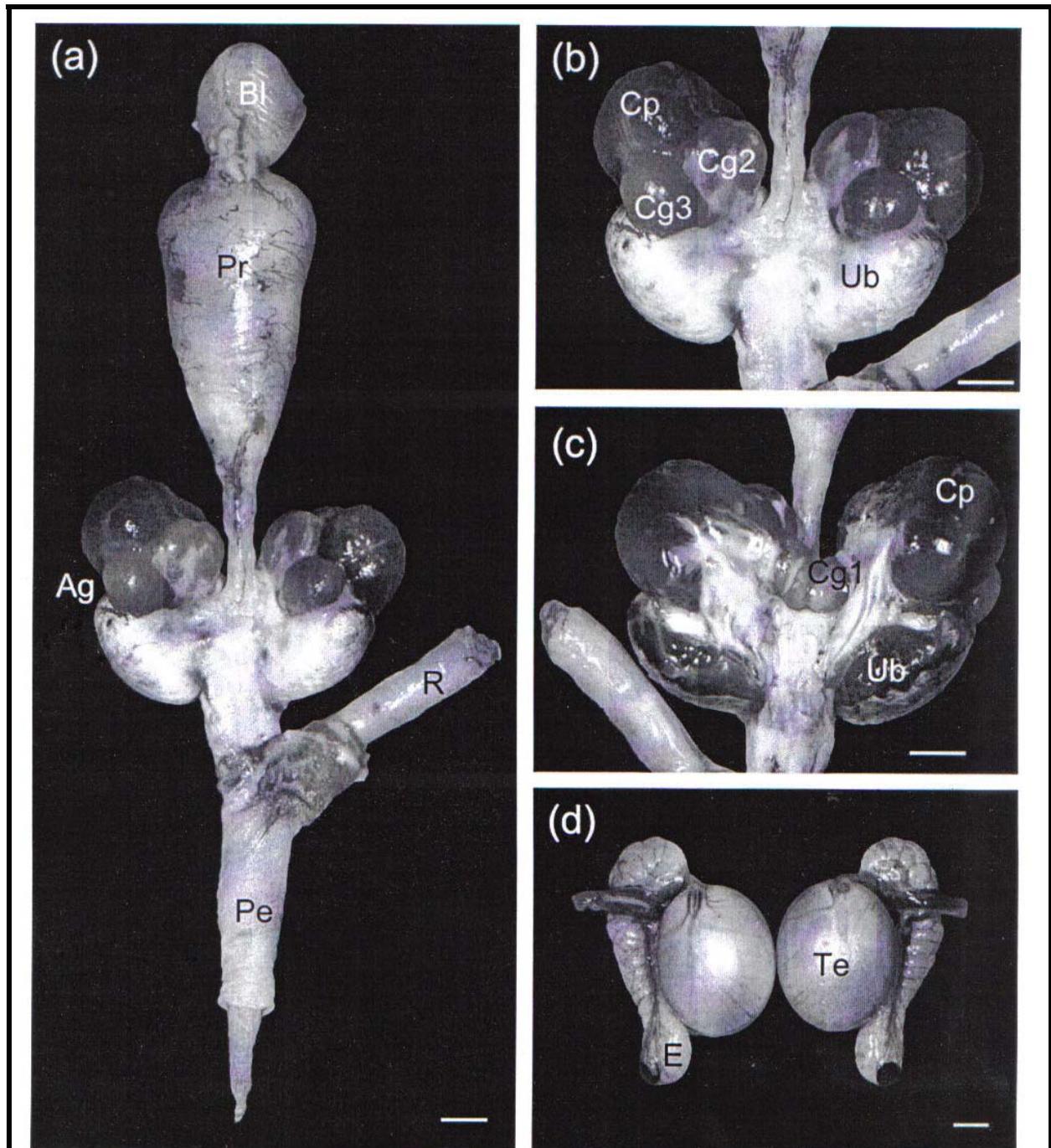
La prostate est entourée par la *tunica propria* qui comporte des fibres musculaires lisses.

L'urètre membraneux contient les glandes bulbo-urétrales. Il est très court et très fin. A sa jonction avec l'urètre caverneux on trouve trois paires des volumineuses glandes de Cowper. Deux de ces paires de glandes tubulaires sont placées latéralement au bulbe. La troisième est dorsale. Toutes comportent une lumière irrégulière entourée d'un manteau de fibres musculaires striées. Avec la prostate, elles constituent les seules glandes accessoires de l'appareil génital mâle des kangourous qui ne comportent ni glandes coagulantes, ni glandes ampullaires, ni vésicules séminales.

Les corps caverneux et spongieux sont séparés chacun en deux parties latérales terminées par deux paires de bulbes recouverts chacun de muscles ischio-caverneux et ischio-bulbeux.

Le pénis présente au repos la forme d'un S et est recouvert d'un sac préputial dont l'orifice s'ouvre vers l'arrière (voir figure 26). Le pénis est bifide chez la plupart des marsupiaux, mais pas dans le genre *Macropus*. Le gland est de forme conique, allongé et présente deux sillons urétraux médians [16, 26, 27, 28, 50, 60, 61, 96, 205, 251].

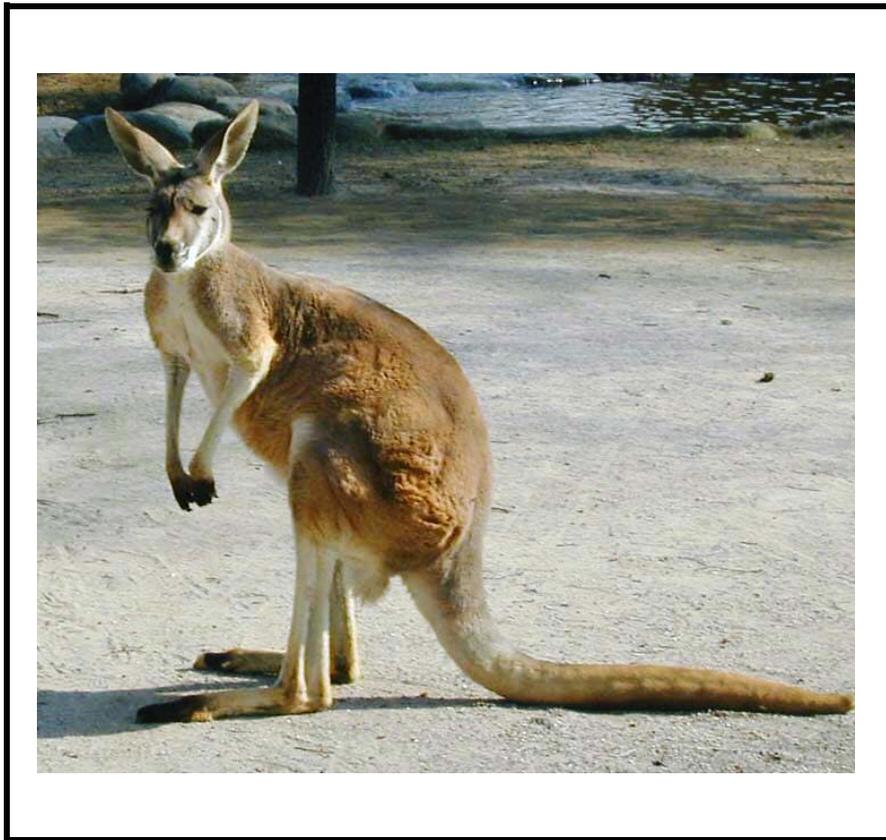
**Figure 24 : représentations photographiques de l'appareil génital mâle de *Macropus eugenii* [d'après 173].**



**(a) vue dorsale du tractus mâle ; (b) vue dorsale et (c) vue ventrale des glandes accessoires ; (d) testicules et épидидymes.**

**Ag : glandes accessoires ; Bl : vessie ; Cg : glandes de Cowper ; Cp : *crus penis* ; E : épидидyme ; Pe : pénis ; Pr : prostate ; R : rectum ; Te : testicule ; Ub : bulbe urétral. Echelle : trait blanc = 1cm.**

**Figure 25:** kangourou mâle (*Macropus rufus*) [276].



**Figure 26 :** kangourou mâle (*Macropus giganteus*) [277].



## B. GAMETOGENESE

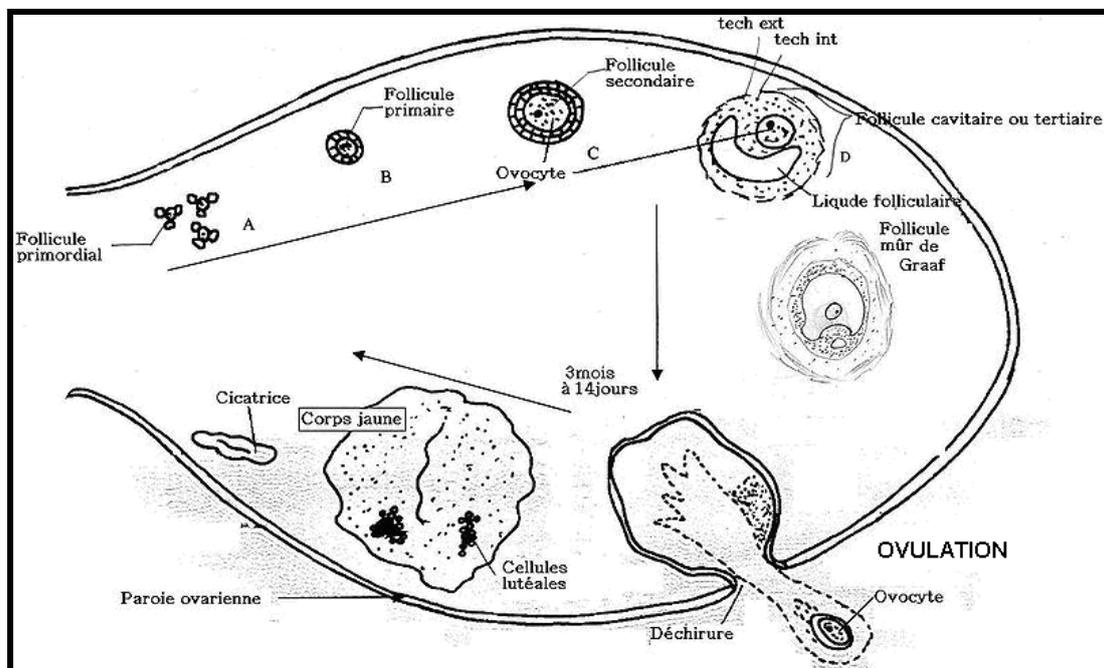
### B.1. Folliculogénèse

#### B.1.1. Cycle ovarien

Le cycle ovarien comporte deux phases : une phase de croissance et de maturation folliculaire et une phase lutéale qui représente près de 90 % de la durée du cycle.

Le processus de maturation des follicules primordiaux aboutissant à la libération de l'ovule, ainsi que l'évolution du corps jaune sont globalement comparables chez les Marsupiaux et les Euthériens (schématisé sur la figure 23). [246]

**Figure 27** : représentation schématique de l'évolution du follicule dans l'ovaire [272]

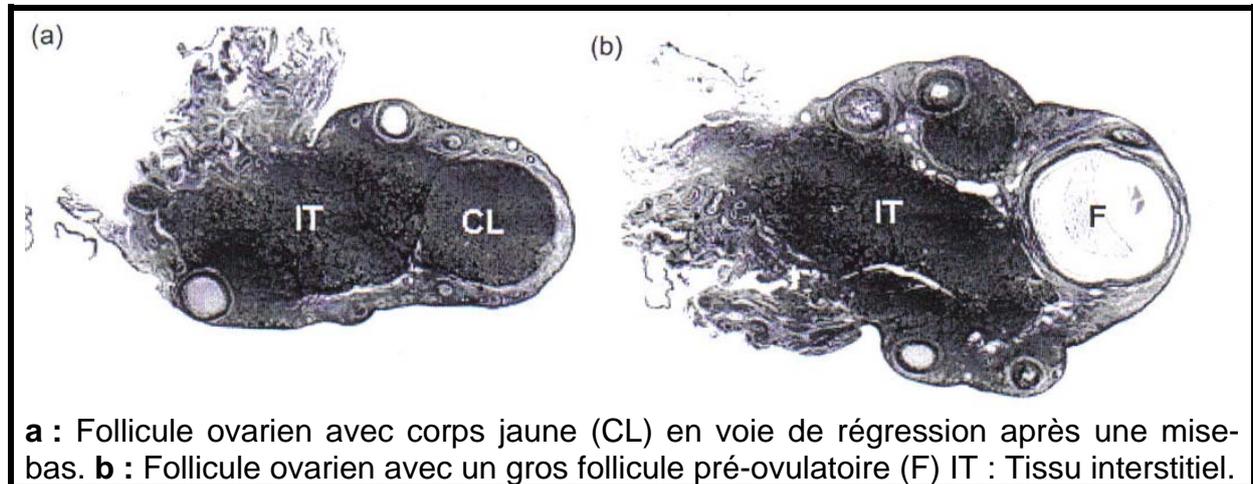


Au début de la saison de reproduction la taille des ovaires s'accroît. Des follicules primordiaux évoluent en follicules primaires puis secondaires. Certains dégénèrent, et au moment de l'œstrus un seul follicule de Graaf est totalement mature. Ce processus demande une dizaine de jours chez *Macropus rufus*. Chez les *Macropodidae* les follicules mûrs ou en cours de maturation ne possèdent pas de *corona radiata*.

Chez la majorité des *Macropus* l'ovulation se produit un jour ou deux après l'œstrus. Elle est spontanée et unique et se produit alternativement sur l'ovaire gauche ou le droit. Certaines espèces de *Macropus* présentent un œstrus entre 8 heures et 2 jours *post-partum*. Chez ces animaux, l'activité folliculaire gamétogène se déroule alors que l'embryon est encore *in-utero* (voir figure 28).

Le corps jaune se forme ensuite à partir de cellules du follicule rompu. Il se compose d'une trame conjonctive, de vaisseaux sanguins et lymphatiques et des cellules endocrines lutéiniques. Ces dernières dégèrent à l'approche du *proœstrus* [9, 21, 50, 62, 196, 245, 251].

**Figure 28** : follicules ovariens de *Macropus eugenii* [d'après 77].



**a** : Follicule ovarien avec corps jaune (CL) en voie de régression après une mise-bas. **b** : Follicule ovarien avec un gros follicule pré-ovulatoire (F) IT : Tissu interstitiel.

### B.1.2. Endocrinologie (voir figure 29)

La régulation hormonale du fonctionnement des ovaires a surtout été étudiée chez *Macropus eugenii* [251].

#### B.1.2.1. Axe hypothalamo-hypophysaire

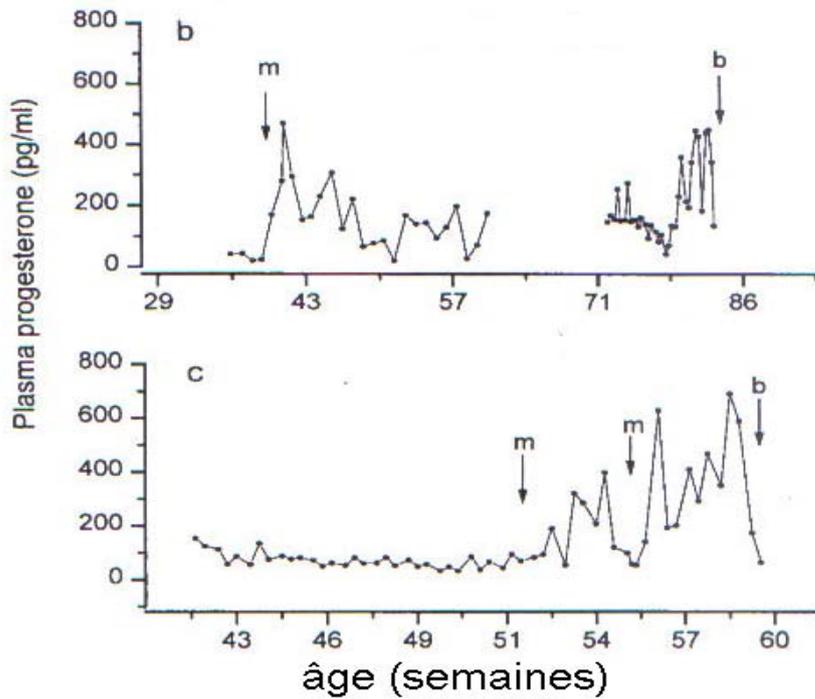
D'origine hypophysaire la LH (hormone lutéinisante) et la FSH (hormone folliculo-stimulante) sont produites par les cellules gonadotropes sous influence de la GnRH (gonadolibérine) hypothalamique. La FSH stimule la maturation folliculaire et la production d'œstrogènes la LH active la formation du corps jaune et la transformation des cellules de la *granulosa* en cellules lutéales productrices de progestérone. Les pics plasmatiques de LH et FSH sont à l'origine de l'ovulation [7, 71, 241, 251].

La prolactine est également d'origine hypophysaire. Outre ses effets sur la glande mammaire, elle possède une action lutéotrope et contribue à la survenue rapide d'un œstrus *post-partum*. Sa courbe fait apparaître un pic qui précède de peu la mise-bas [251].

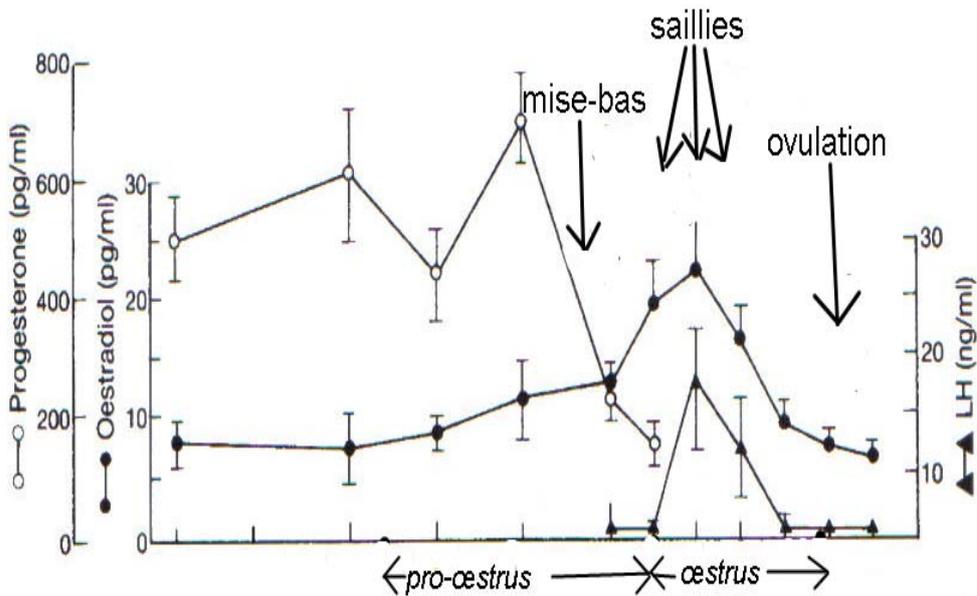
#### B.1.2.2. Hormones d'origine ovarienne

Les ovaires sont à l'origine de la production d'œstradiol (17- $\beta$ -œstradiol). L'œstradiol exerce différents rôles, notamment au moment de la puberté. Lutéotrope, il est par ailleurs à l'origine d'un rétro-contrôle sur l'hypophyse entraînant le pic de LH pré-ovulatoire [70, 94, 201, 223].

**Figure 29 : cycle œstral et profils hormonaux chez *Macropus eugenii* [245, 262].**



**Progéstéronémie à la puberté : avec diapause saisonnière en haut et sans diapause en bas (m = saillie, b = naissance) [d'après 262]**



**Profil hormonal d'un cycle suivant une gestation [d'après 69]**

Le corps jaune produit de la progestérone durant la phase lutéale. Sa formation est induite par l'augmentation des taux de LH et d'œstrogènes plasmatique, mais sa persistance et son évolution échappent au contrôle de l'hypophyse [114, 196, 245, 251]. La progesterone, en dehors de son rôle sur l'utérus, exerce un rétro-contrôle négatif sur l'hypophyse en inhibant la sécrétion de LH et FSH. Elle s'oppose ainsi à la survenue d'une nouvelle ovulation. Le corps jaune est aussi à l'origine de la sécrétion de relaxine en fin de gestation [246, 251].

### **B.1.3. Caractéristiques de l'ovocyte**

L'ovocyte des *Macropodidae* est de grande taille avec un diamètre moyen d'environ 250 micromètres.

Il est dépourvu de *membrana granulosa* et possède plus de vitellus qu'un ovule de Placentaire. Il est relativement proche de la structure de l'œuf de reptilien [62, 143, 196, 245, 251].

## **B.2. Spermatogénèse**

### **B.2.1. Elaboration du sperme**

La durée séparant la première division cellulaire de la libération du spermatozoïde mature est d'environ 70 jours (72 chez *Macropus eugenii* et 71,4 jours chez *M. rufogriseus*) [106]. L'élaboration du sperme se fait en plusieurs étapes tout au long du tractus génital.

La spermatogénèse testiculaire suit un cycle de 16 jours chez *Macropus eugenii* et de 17 jours pour *M. rufogriseus*.

Le développement des cellules germinales se fait au niveau des tubes séminifères selon un processus comparable à celui des euthériens et qui est schématisé sur la figure 25.

Les cellules souches ou spermatogonies (Sp B) subissent de multiples mitoses puis se développent pour aboutir aux spermatocytes I (SP I, à 2 n chromosomes). Ces derniers après une méiose donnent les spermatocytes II (SP II, à n chromosomes) puis des spermatides qui se rapprochent de la lumière des tubes séminifères. La spermiogénèse est la phase finale de transformation des spermatides en spermatozoïdes. Les cellules de Sertoli assurent un rôle essentiel de soutien et de nutrition des futurs spermatozoïdes.

La différence principale entre les Placentaires et les Marsupiaux réside dans la forme de la tête des spermatozoïdes. Chez les Marsupiaux cette dernière forme un angle d'environ 90° avec l'axe de la queue. La tête est courte et de forme conique avec un acrosome de petite taille ne couvrant que partiellement le noyau, lui-même de forme aplatie [50, 106, 205, 239, 251].

#### **B.2.1.1. Phase testiculaire**

Les spermatozoïdes sont émis avec une sécrétion testiculaire liquidienne (selon un débit de 0,25ml/h pour environ 80 millions de spermatozoïdes par ml chez *Macropus eugenii*). Outre les cellules germinales immatures, ce liquide contient une forte concentration d'acides aminés, du sodium, du potassium, des chlorures ainsi

que peu de glucose et de protéines (mais pas d'inositol, contrairement aux euthériens) [50, 106, 205, 239, 251]

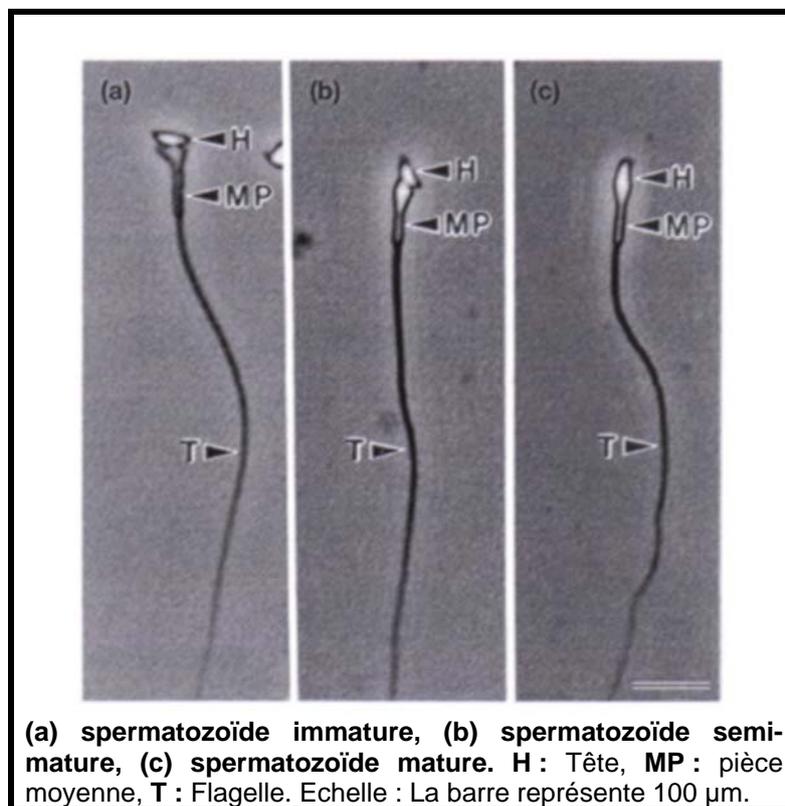
### B.2.1.2. Maturation dans l'épididyme

Cette phase a principalement été étudiée chez *Macropus eugenii*. Les spermatozoïdes deviennent matures et acquièrent leur mobilité au niveau de la tête et du corps de l'épididyme durant une phase qui dure environ 12 jours.

Une grande partie (environ 90 %) du liquide de la sécrétion testiculaire est réabsorbée au niveau des canaux efférents situés dans la tête de l'épididyme.

L'acrosome acquiert une forme ovoïde et la tête du spermatozoïde tourne de 90° par rapport à son point d'attache (voir figure 30). Son axe devient alors parallèle au flagelle. La gouttelette cytoplasmique située ventralement à la tête disparaît. La pièce intermédiaire acquiert des spires membranaires [108, 118, 119, 217].

**Figure 30** : vues au microscope à contraste de phase de spermatozoïdes de *Macropus eugenii* en cours de maturation [118].



Des protéines sont sécrétées par la tête de l'épididyme et se fixent aux membranes du spermatozoïde. Ce dernier devient mobile et apte à la fécondation de l'ovule. La phase finale de la capacitation du spermatozoïde semble en revanche intervenir tardivement dans l'oviducte de la femelle saillie [228, 229].

Le stockage se fait ensuite au niveau de la queue de l'épididyme et peut durer près de 28 jours [18, 22,50, 106, 107, 239, 242, 260].

### B.2.1.3. Sécrétions des glandes accessoires

La prostate des kangourous et des espèces apparentées produit une grande quantité de liquide dont la composition diffère quelque peu de celle des Euthériens. Il contient une grande quantité de glucose, produit dans son segment postérieur, mais pratiquement pas de fructose. Une grande quantité de N-acétylglucosamine, sécrétée par le segment central y est également présente. L'ensemble confère au sperme un aspect laiteux.

La sécrétion prostatique possède une fonction d'excipient nécessaire à la libération des spermatozoïdes auxquels elle sert, par ailleurs de substrat métabolique. Elle semble également avoir un rôle au sein des voies génitales femelles.

Les glandes de Cowper sécrètent du mucus [106, 239, 245, 251].

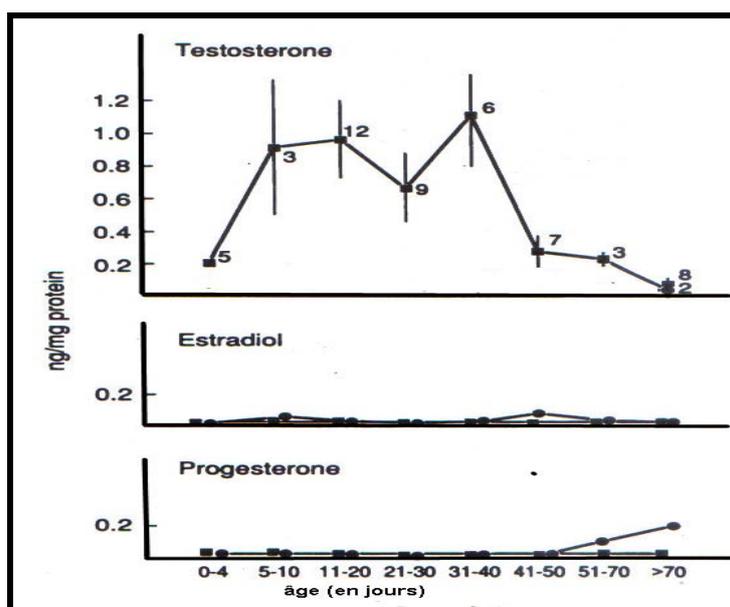
### B.2.2. Endocrinologie (voire figures 31 et 32)

#### B.2.2.1. Hormones testiculaires

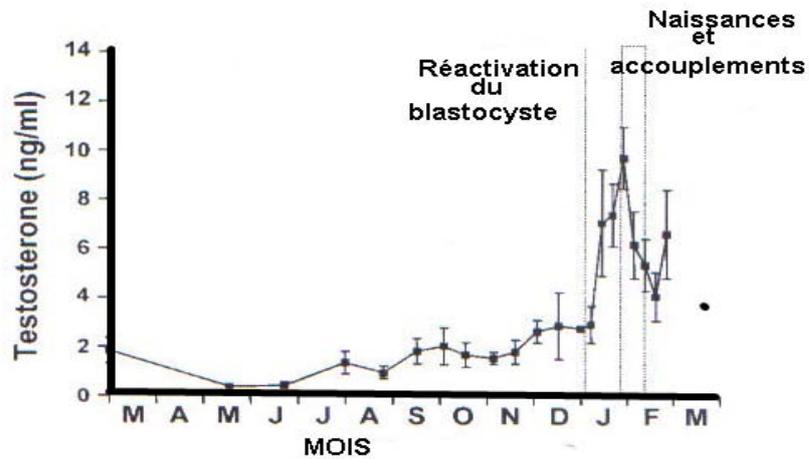
Les cellules de Leydig, présentes dans le tissu interstitiel conjonctif du testicule produisent de la testostérone qui est le principal androgène trouvé chez les *Macropodidae*. Les taux circulants ainsi que le rythme de sécrétion sont comparables à ceux rencontrés chez des Euthériens comme le bélier (*Ovis aries*) [106].

La testostérone stimule la production de spermatozoïdes par son action sur les cellules de Sertoli et sur les spermatogonies. Elle joue également un rôle stimulant dans la fonction prostatique. Ses taux circulants sont plus élevés en période de reproduction. Ils s'accroissent environ 3 semaines avant que les femelles ne soient en œstrus. [263].

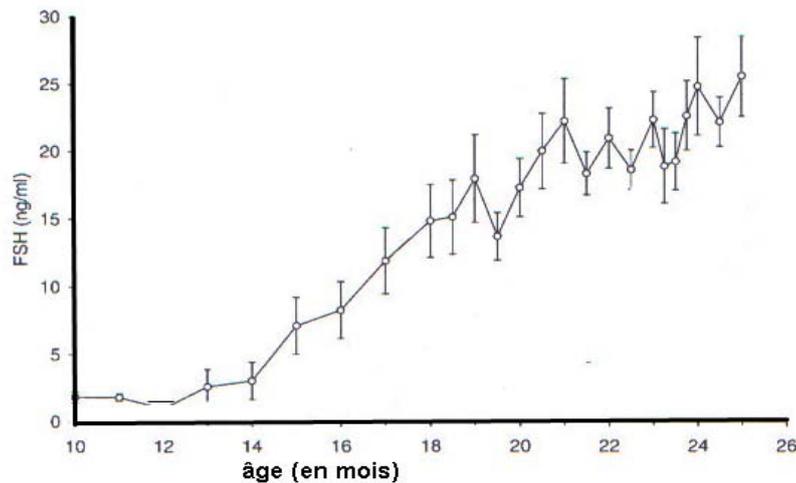
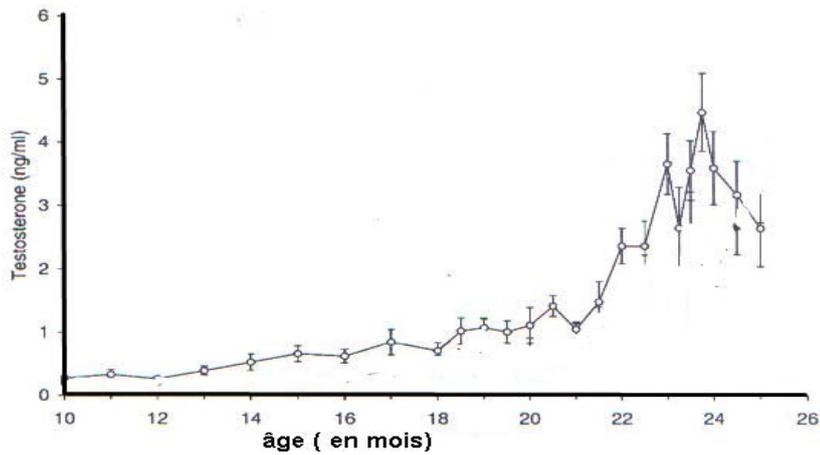
**Figure 31 : variations de la teneur en hormones des testicules en fonction de l'âge [202]**



**Figure 32: profils hormonaux des mâles *Macropus eugenii* [79, 97].**



**Variations de la testostérone plasmatique au cours de l'année. [97]**



**Variations de la testostérone et de la FSH plasmatiques en fonction de l'âge. [79]**

Une hormone de croissance, influant sur les mitoses lors de la gamétogénèse a également été mise en évidence dans le liquide sécrété par le *rete testis* des kangourous (au sens large) [106].

### **B.2.2.2. Axe hypothalamo-hypophysaire**

Les testicules des *Macropodidae*, comportent des récepteurs spécifiques à la folliculo-stimuline (FSH) ainsi qu'à l'hormone lutéinisante (LH) produites par les cellules gonadotropes de l'hypophyse antérieure sous contrôle de la GnRH hypothalamique [7,19, 74, 251, 263, 271].

La LH stimule la production de testostérone par les cellules de Leydig. Quand à la FSH, elle agit au niveau des cellules de Sertoli et des spermatogonies en favorisant l'assimilation de la testostérone. Des hypophysectomies pratiquées sur des wallabies ont entraîné l'atrophie des testicules, des glandes accessoires et la disparition progressive des spermatozoïdes dans les voies génitales.

La testostérone exerce un rétrocontrôle négatif sur la production de LH et de FSH dont les taux s'accroissent fortement après castration [7, 74, 75, 239, 251, 263]

### **B.2.3. Caractéristiques du sperme**

#### **B.2.3.1. Volume**

Le volume de l'éjaculat est de l'ordre de 2,5 à 5 ml chez les grands kangourous (*Macropus rufus* et *M. robustus*) soit une valeur proche du taureau (*Bos taurus*) ou du bélier. Ce volume ne varie pas chez les animaux âgés [9, 106].

#### **B.2.3.2. Composition**

La concentration en spermatozoïdes est en revanche plutôt faible, de l'ordre de 160 000 spermatozoïdes par ml chez *Macropus robustus* et environ 110 000 pour *M. rufus* ce qui est nettement inférieur aux valeurs habituellement rencontrées chez les Euthériens. Ces chiffres diminuent chez les vieux animaux. Pour les espèces à reproduction saisonnière (voir chapitre D. 4. 4.), la concentration en spermatozoïdes baisse à la fin de la période des accouplements. Le phénomène serait lié à un épuisement du stock de gamètes associé à un volume plus élevé de l'éjaculat.

Le sperme des *Macropus* contient de le N-acétylglucosamine, du glucose, mais très peu de fructose. [106, 154, 172, 173, 245, 260].

#### **B.2.3.3. Propriétés**

Le sperme des macropodidés présente la particularité de coaguler très peu de temps après l'éjaculation, formant une sorte de bouchon. Ce phénomène est du à la présence de protéines dans le liquide séminal. En cela il peut être comparé à celui des rongeurs [106, 205].

La durée de survie des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles est au maximum d'une semaine chez *Macropus eugenii*. Les observations chez les autres espèces semblent comparables [260].

#### B.2.3.4. Facteurs de variation

Une température ambiante excessive peut être à l'origine d'une altération de la qualité du sperme, notamment si les conditions d'alimentation et d'abreuvement sont déjà altérées. Le maintien d'une température testiculaire inférieure à la température corporelle fait appel à plusieurs mécanismes et techniques. Le léchage du *scrotum* en fait baisser la température, de même que des modifications vasculaires testiculaires qui accroissent les échanges thermiques. L'évaporation liée à la transpiration de la peau du *scrotum* permet également une diminution de la température testiculaire [206, 239, 245, 251].

Pour les espèces dont la reproduction présente un caractère saisonnier (voir chapitre D.4.4) on constate une modification de la qualité du sperme lors de la période durant laquelle un maximum de femelles est en *œstrus*. Le volume des éjaculats et la coagulabilité sont plus importants, et les spermatozoïdes plus mobiles. En revanche on a constaté une baisse de la concentration en spermatozoïdes résultant peut-être d'un effet de dilution, d'un épuisement des stocks dans l'épididyme du fait d'une activité sexuelle intense ou encore d'une captation plus marquée par le *coagulum* [101, 173].

## C. PUBERTE ET MATURITE SEXUELLE

### C.1. Puberté et maturité sexuelle chez la femelle

L'âge de la puberté chez les femelles *Macropus* présente une assez grande variabilité. Il semble que les facteurs alimentaires et climatiques aient une plus grande influence chez les femelles que chez les mâles. En cas de sécheresse durable, accompagnée de baisse des ressources alimentaires, l'âge moyen à la puberté des femelles est augmenté par rapport à la moyenne des années précédentes [9, 171, 262, 251].

Au moment de la puberté, sous l'influence des œstrogènes d'origine ovarienne, on constate une augmentation de la taille de l'ouverture de la poche marsupiale. Les tétines des mamelles, qui jusqu'alors étaient invaginées dans des fosses peu profondes, s'éversent et les mamelles perdent leurs poils. L'éversion peut prendre entre 4 et 21 jours selon l'espèce et même selon l'individu au sein d'une même espèce. On constate également des modifications de l'appareil génital. On note un accroissement de la taille des ovaires et un développement des vagins latéraux. Chez certains individus, la communication entre les vagins latéraux et le sinus uro-génital ne devient effective qu'à ce moment là.

La puberté précède généralement de quelques semaines à quelques mois la maturité sexuelle (voir tableau 6). La puberté peut intervenir à n'importe quelle période de l'année, y-compris chez les espèces à reproduction saisonnière. La maturité sexuelle, en revanche, n'intervient que durant la saison de reproduction [9, 150, 151, 181, 182, 239, 251].

**Tableau 6: âge à la maturité sexuelle de la femelle de quelques espèces de *Macropus* [9].**

Espèce	Age de la maturité sexuelle (en mois)
<i>Macropus eugenii</i>	8 à 12
<i>Macropus parryi</i>	18 à 25
<i>Macropus parma</i>	12 à 36
<i>Macropus rufogriseus</i>	11 à 21
<i>Macropus dorsalis</i>	14 à 20
<i>Macropus agilis</i>	11 à 16
<i>Macropus fuliginosus</i>	14 à 36
<i>Macropus robustus</i>	15 à 27
<i>Macropus rufus</i>	14 à 61
<i>Macropus giganteus</i>	16 à 36
<i>Macropus antilopinus</i>	24

## C.2. Puberté et maturité sexuelle chez le mâle

Les kangourous, wallabies et wallarous mâles sont généralement moins précoces que les femelles. Leur croissance dure plus longtemps, et ils atteignent l'âge de la puberté environ 1 an avant d'avoir leur taille définitive. La maturité sexuelle intervient également plus tardivement que chez les femelles de la même espèce [9, 182, 251].

Le tableau 7 nous indique la fourchette d'âges à la maturité sexuelle des mâles (libres ou en captivité). Il s'agit de l'âge auquel on constate les premières saillies fécondantes. Il ne s'agit que de chiffres indicatifs car la puberté peut être retardée si les conditions climatiques ou alimentaires ne sont pas idéales, en cas de sécheresse notamment [148, 152, 170]. Par ailleurs, chez les espèces présentant une reproduction saisonnière, les mâles pubères ne se reproduiront que lorsque la saison favorable sera venue. Enfin, certains mâles pubères ne se reproduisent pas tant qu'ils n'ont pas la stature pour dominer les mâles plus âgés [9, 251].

**Tableau 7 : âge à la maturité sexuelle du mâle de quelques espèces de *Macropus* [9].**

<b>Espèce</b>	<b>Age de la maturité sexuelle (en mois)</b>
<i>Macropus eugenii</i>	24
<i>Macropus parryi</i>	18 à 29
<i>Macropus parma</i>	11 à 25
<i>Macropus rufogriseus</i>	13 à 22
<i>Macropus dorsalis</i>	20
<i>Macropus agilis</i>	12 à 14
<i>Macropus fuliginosus</i>	29 à 36
<i>Macropus robustus</i>	22 à 25
<i>Macropus rufus</i>	20 à 43
<i>Macropus giganteus</i>	20 à 48

## D. CYCLE OESTRAL

Il s'agit du cycle comportemental de la femelle. Il comprend différentes phases articulées autour de l'œstrus, période durant laquelle la femelle accepte l'accouplement. La femelle *Macropus* en chaleurs n'a pas un comportement très modifié. Elle se laisse progressivement approcher par le ou les mâles puis finit par placer sa queue sur le côté afin de se faire saillir. L'ovulation est spontanée. Elle se produit généralement à la fin de l'œstrus, parfois un peu après (24 heures). L'œstrus est précédé du *pro-œstrus*, période durant laquelle on peut constater quelques modifications comportementales chez la femelle. Si un jeune l'accompagne, elle s'éloigne provisoirement de lui. L'œstrus est suivi du *post-œstrus* et une phase inactive d'*anœstrus* sépare deux cycles. Le déroulement du cycle œstral est en corrélation directe avec le cycle ovarien [246, 251].

### D.1. Durée du cycle œstral

Le tableau 8 nous indique les durées constatées du cycle œstral chez les différentes espèces de *Macropus*. Il s'agit de données recueillies chez des femelles non gestantes et non allaitantes. La durée du cycle correspond à l'intervalle entre deux chaleurs en absence de fécondation ou d'*anœstrus* saisonnier.

**Tableau 8 : durée en jours du cycle œstral chez différentes espèces du genre *Macropus* [9].**

Espèce	Durée en jours du cycle œstral (moyenne)
<i>M. rufus</i>	31-36 (34,8)
<i>M. giganteus</i>	26-55 (45,5)
<i>M. fuliginosus</i>	25-55 (34,9)
<i>M. rufogriseus</i>	28-40 (32,9)
<i>M. agilis</i>	28,5-41 (32,4)
<i>M. parma</i>	40-45 (41,8)
<i>M. parryi</i>	41-44
<i>M. eugenii</i>	28-30
<i>M. irma</i>	non connu
<i>M. dorsalis</i>	non connu
<i>M. antilopinus</i>	36-44
<i>M. bernardus</i>	non connu
<i>M. robustus</i>	<i>M. r. robustus</i> : 26-36 (32,8) ; <i>M. r. erubescens</i> : 45

La durée d'un cycle œstral chez les kangourous et espèces apparentées est généralement de 30 à 40 jours. Il existe néanmoins une très grande variabilité au sein d'une même espèce, et parfois pour le même individu selon la saison (en particulier chez *Macropus giganteus*) [9, 245].

La durée de l'œstrus varie de quelques heures à une demi-journée. Le *pro-œstrus*, qui correspond à la phase de maturation folliculaire dure moins de 10 % du

cycle, le temps restant représente le *post-œstrus* qui correspond à la phase lutéinique de l'ovaire [48, 206, 239, 251].

## **D.2. Caractéristiques du cycle.**

On distingue au sein du genre *Macropus* deux groupes dont les cycles œstraux sont sensiblement différents.

Le premier groupe comprend *Macropus rufogriseus*, *M. eugenii*, *M. agilis*, *M. dorsalis*, *M. irma*, *M. rufus*, *M. antilopinus*, *M. bernardus*, *M. robustus*. Pour ces animaux, les cycles sexuels sont mono-ovulatoires et poly-œstriens. Ils présentent un *œstrus* et une ovulation *post-partum*. S'il y a eu fertilisation l'embryon entre en diapause au stade de blastocyste et ce tant que dure l'allaitement du jeune précédent. S'il n'y a pas fécondation, le cycle suivant se déroule normalement. Plusieurs cycles peuvent se succéder sans interruption dans l'année.

Le second groupe est composé de *M. giganteus*, *M. fuliginosus*, *M. parryi* et *M. parma*. Ces animaux ont également des cycles mono-ovulatoires et poly-œstriens mais ne présentent pas d'*œstrus* et d'ovulation *post-partum* durant la lactation. [9, 40, 246, 251].

## **D.3. Modifications constatées au cours du cycle œstral**

### **D.3.1. Modifications utérines**

On constate une hypertrophie ainsi qu'une hyperplasie glandulaire de l'utérus situé du côté de l'ovaire qui présente un follicule en cours de maturation. Ce phénomène, lié à l'augmentation de la progestéronémie, débute à la fin du *pro-œstrus* et s'accroît ensuite pour culminer au début de la phase lutéinique. L'asymétrie est en rapport avec une synthèse de récepteurs à la progestérone plus active du côté de l'ovaire où se produit l'ovulation.

Les cellules de l'épithélium glandulaire deviennent cuboïdes puis cylindriques durant la phase lutéinique. Ensuite elles involuent et sont phagocytées. Un épithélium renouvelé est mis en place lors du *pro-œstrus* suivant [50, 245, 251].

### **D.3.2. Modifications vaginales**

Du *pro-œstrus* à l'*œstrus*, on constate une hypertrophie massive des vagins latéraux qui deviennent turgescents et se remplissent d'un liquide ressemblant à de la lymphe. Leur épithélium s'épaissit puis se kératinise en partie postérieure.

Le sinus uro-génital se tuméfie puis ses cellules kératinisées se desquament et forment une masse blanchâtre.

A partir de la phase lutéinique, qu'il y ait ou non gestation, la taille des vagins diminue et leur contenu évolue en une masse caséuse constituée cellules épithéliales.

Les frottis vaginaux ne sont pas fréquemment pratiqués. La mise bas sert généralement de repère pour détecter les chaleurs puisqu'elle est souvent suivie d'un *œstrus* [9, 50, 183, 245, 251].

### D.3.3. Modifications de l'orifice uro-génital

On constate une tuméfaction de l'orifice uro-génital au moment de l'*œstrus*. Il apparaît rose et enflé (voir figure 33). Une masse gluante de sperme peut être visible sur les poils entourant le sinus lorsqu'il y a eu accouplement [150, 152, 183].

**Figure 33** : femelle *Macropus rufus* en *œstrus* [276]



### D.3.4. Modifications de la marsupie

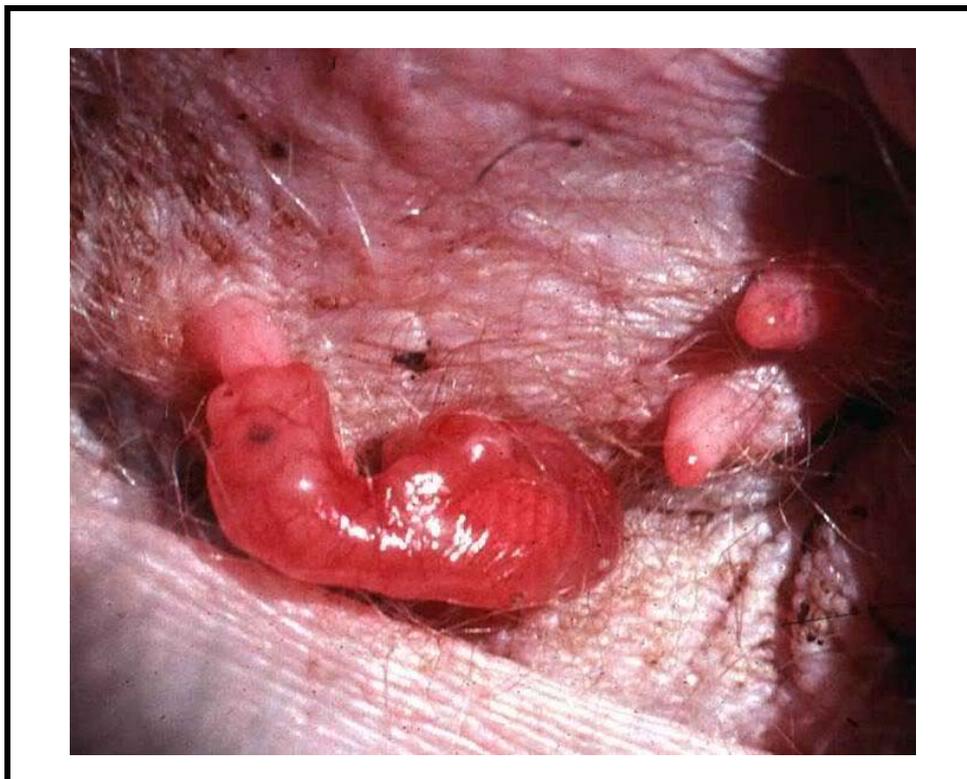
Chez les multipares, avant l'*œstrus*, la poche marsupiale contient un exsudat de teinte brune ainsi qu'une grande quantité de squames noirâtres. Durant le *pro-œstrus*, la femelle se lèche et nettoie la poche.

Au moment de l'*œstrus*, on constate un épaissement et une congestion des parois de la marsupie (voir figure 34).

Au moment de l'ovulation puis lors de la phase lutéinique, l'activité des glandes sébacées et sudoripares s'accroît considérablement, de même que la vascularisation de la poche. Cette dernière devient plus profonde et plus humide [50, 149, 183, 251].

En cas d'*œstrus* post-natal la poche se réduit du fait de contractions des fibres musculaires lisses liées aux prostaglandines [245].

**Figure 34** : intérieur de la marsupie de *Macropus eugenii* en œstrus post-partum [276].



#### **D. 3. 5. Modifications des mamelles**

On constate une congestion des mamelles dans les deux semaines entourant l'œstrus. Des sécrétions sont présentes en faible quantité.

Lors de la phase lutéinique le développement mammaire s'accroît, et ce d'autant plus que la femelle est gestante. Leur volume est alors multiplié par 5. En absence de gestation les mamelles se développent néanmoins suffisamment pour qu'une femelle même nullipare puisse allaiter un petit placé artificiellement dans sa poche [151, 183, 211, 245, 251].

#### **D. 4. Facteurs influençant le cycle œstral**

##### **D. 4. 1. Influence de la gestation**

La gestation a généralement une durée inférieure à celle du cycle œstral. Dans la très grande majorité des cas, chez les animaux appartenant au genre *Macropus*, la gestation ne modifie pas le déroulement du cycle. Chez *Macropus rufogriseus*, *M. eugenii*, et *M. agilis*, le cycle œstral est légèrement raccourci en cas de gestation [9, 152,170, 208].

##### **D. 4. 2. Influence de la lactation**

Selon les espèces et même parfois selon l'individu au sein d'une même espèce, la lactation peut inhiber l'œstrus et l'ovulation. Chez *Macropus parma*, *M. parryi*, *M. giganteus*, *M. fuliginosus*, et *M. antilopinus* on ne rencontre pas d'œstrus

post-natal. Dans le cas de *Macropus eugenii*, *M. rufogriseus*, *M. irma*, *M. dorsalis*, *M. agilis*, *M. robustus* et *M. rufus* un œstrus a lieu dans les heures ou au maximum dans les deux jours suivant la mise-bas [9, 245, 251].

En revanche, la lactation inhibe systématiquement le développement du corps jaune. Elle interrompt le bon déroulement de la phase lutéinique. A l'état naturel, pour les multipares, lorsque le séjour du petit dans la marsupie se déroule sans incident l'intervalle entre deux œstrus varie entre 230 et 260 jours. Ceci correspond à la durée du séjour du jeune dans la poche. L'influence de la lactation est confirmée par la réapparition rapide d'un œstrus après expulsion du petit de la poche, qu'elle soit artificielle ou naturelle en cas de mortalité (Voir le tableau 9) [9, 152, 170, 183, 208, 251].

**Tableau 9 : délai de réapparition de l'œstrus après expulsion du petit de la poche [d'après 9].**

Espèce	Délai de réapparition de l'œstrus (en jours)
<i>M. rufus</i>	33 à 35 (moyenne 34)
<i>M. giganteus</i>	3 à 23 (moyenne 10,9)
<i>M. fuliginosus</i>	3 à 30 (moyenne 8,3)
<i>M. rufogriseus</i>	24,5 à 32 (moyenne 28,1)
<i>M. agilis</i>	26,5 à 31,5 (moyenne 26,7)
<i>M. parma</i>	moyenne 9,5
<i>M. parryi</i>	6 à 10
<i>M. eugenii</i>	26 à 28
<i>M. irma</i>	non connu
<i>M. dorsalis</i>	non connu
<i>M. antilopinus</i>	non connu
<i>M. bernardus</i>	non connu
<i>M. robustus</i>	28,5 à 36,5 (moyenne 31,9)

#### D. 4. 3. Influence des conditions environnementales

Lorsque les conditions climatiques ou alimentaires ne sont pas favorables l'apparition de l'œstrus peut être décalée et intervenir de façon imprévisible. C'est le cas notamment lors de périodes de sécheresse durable [211, 245, 251].

#### D. 4. 4. Influence de la saison

Chez certains kangourous, comme *Macropus rufus*, la saison n'influence pas le déroulement du cycle œstral [40, 50, 163]. Chez d'autres, dont font partie *Macropus rufogriseus* et *M. eugenii*, la photopériode a une influence majeure sur le cycle œstral. Ces animaux présentent une reproduction saisonnière qui débute peu après le solstice d'été et s'interrompt au moment du solstice d'hiver. Entre ces deux périodes les femelles présentent un anœstrus saisonnier. La sécrétion hypophysaire de mélatonine joue un rôle majeur dans ce phénomène de quiescence saisonnière

de par son influence sur la libération de la prolactine [14, 15, 85, 88, 91,122, 130,131, 132, 133, 248, 249, 252].

## E. ACCOUPLEMENT

Les différentes séquences conduisant à l'accouplement ont été décrites chez la plupart des espèces de *Macropus* à l'état sauvage et en captivité. Elles sont très comparables d'une espèce à l'autre.

### E. 1. Détection de l'œstrus par le mâle

Les mâles pubères d'un groupe, et en particulier le mâle dominant, évaluent une à plusieurs fois par jour les femelles du groupe. La fréquence de ces examens est rendue indispensable par la brièveté de l'œstrus.

Le mâle commence par renifler les lieux occupés par une femelle. Il s'approche ensuite d'elle et sent son cloaque voire sa poche marsupiale. Il appuie enfin légèrement sur le cloaque afin de provoquer une miction. Il place ensuite son museau directement sous le jet d'urine puis le retire en relevant sa babine supérieure (flehmen). Il se lèche les lèvres et secoue la tête. L'ensemble de ce processus le conduit à déceler la présence des phéromones associées à l'œstrus [9, 43, 196, 209, 214, 218, 245].

### E. 2. Manœuvres d'approche

Plusieurs mâles (entre 3 et 10 selon le groupe et selon l'espèce) tentent généralement d'approcher la femelle réceptive. Ils se placent derrière elle à la queue leu-leu et la pourchassent pendant une dizaine de minutes en tapant des pieds. Ils restent généralement à plusieurs mètres d'elle.

Lorsqu'elle s'arrête, tous se précipitent sur elle en gloussant et tentent de l'agripper par la queue voire de la chevaucher. Le mâle dominant repousse alors les autres prétendants qu'il impressionne en se tenant dans une posture érigée et menaçante. Lorsque les autres mâles reviennent à la charge il se produit parfois des bagarres qui occasionnent des blessures plus ou moins sérieuses mais parfois mortelles. Après plusieurs tentatives d'approche les mâles dominés abandonnent la partie et observent le couple à distance.

Le futur géniteur escorte ensuite sa femelle et parade devant elle en gloussant doucement. Il ne s'éloigne jamais de plus d'un ou deux mètres de son élue.

Les deux reproducteurs se toilettent ensuite mutuellement, se frottent l'un à l'autre puis le mâle tente d'immobiliser sa compagne. Lorsque cette dernière soulève la croupe, le mâle lui lèche la sphère génitale puis tente de la saillir. Cette tentative peut se solder par un échec si le couple est interrompu par d'autres prétendants ou si la femelle n'est pas encore prête à s'accoupler. Le mâle renouvèle alors ses tentatives jusqu'à ce qu'elles aboutissent [9, 97, 196, 218, 251].

### E. 3. Accouplement (voir la figure 35)

La femelle se laisse généralement saillir une ou deux fois, par le même mâle, durant la période de deux à trois jours où elle est consentante. Parfois le mâle dominant monte la femelle une première fois mais d'autres saillies ont lieu ensuite par d'autres mâles. Des analyses effectuées dans des populations élevées en captivité ont montré que le mâle dominant n'était le père que de la moitié des petits [97].

L'accouplement a souvent lieu en fin d'après-midi ou au crépuscule. Lorsque le mâle l'immobilise, la femelle baisse la tête et pose les antérieurs sur le sol en position de soumission. Dos arqué, elle pousse alors de petits cris. Le mâle la saisit de ses antérieurs au niveau des cuisses ou de la taille. Il plaque son menton entre les épaules de sa partenaire et frotte sa tête contre son cou en émettant des glossements rauques. La femelle reste passive alors que le mâle s'introduit par d'importantes poussées pelviennes. Après plusieurs intromissions, la femelle met fin à l'accouplement en bondissant vers l'avant tout en grognant ou en sifflant. Elle refuse en général toute autre tentative d'approche du mâle. Le sperme émis coagule alors rapidement formant une sorte de bouchon au niveau de l'orifice uro-génital de la femelle. Cette dernière se débarrasse de ce coagulat à l'aide de ses incisives assez rapidement après l'accouplement [9, 183, 196, 211, 218].

Si la femelle était accompagnée d'un jeune, ce dernier se tient à l'écart et n'interrompt pas l'accouplement. Il revient ensuite vers sa mère [9].

**Figure 35 : accouplement de deux kangourous gris occidentaux *Macropus fuliginosus* [273].**



## F. GESTATION

### F. 1. Durée de la gestation

Le tableau 10, ci-dessous indique les durées de gestation des espèces du genre *Macropus*. Il s'agit des durées constatées en l'absence de diapause embryonnaire.

Les différences au sein d'une même espèce s'expliquent par le délai variable entre la saillie et l'ovulation ainsi que par une fluctuation de la durée de la phase pré-implantatoire. Mais, malgré ces variations, on constate que la durée de la gestation chez les Macropodidés est nettement inférieure à celle des Euthériens de même format [9, 245, 251].

**Tableau 10 :** durée de la gestation chez les animaux du genre *Macropus* [d'après 9].

Espèce	Durée de la gestation (en jours)
<i>M. rufus</i>	32 à 34 (moyenne 33)
<i>M. giganteus</i>	29 à 40 (moyenne 36,4)
<i>M. fuliginosus</i>	27 à 37 (moyenne 30,5)
<i>M. rufogriseus</i>	29 à 41 (moyenne 29,4)
<i>M. agilis</i>	28 à 33 (moyenne 29,4)
<i>M. parma</i>	moyenne 35
<i>M. parryi</i>	34 à 38 (moyenne 36,3)
<i>M. eugenii</i>	26 à 29,3 (moyenne 28,3)
<i>M. irma</i>	non connu
<i>M. dorsalis</i>	33 à 35 (moyenne 34)
<i>M. antilopinus</i>	34
<i>M. bernardus</i>	non connu
<i>M. robustus</i>	31 à 35 (moyenne 32,3)

En ce qui concerne la durée de la gestation on distingue deux groupes au sein du genre *Macropus* :

- le groupe I comprend des animaux dont la gestation a une durée quasi équivalente à celle du cycle œstral (94 à 109 % de la durée du cycle) Elle se termine pendant le *pro-œstrus* du cycle suivant. Un *œstrus* postnatal (voire juste prénatal) suivi d'une ovulation (toujours postnatale) ont fréquemment lieu. Ce groupe comporte *Macropus rufogriseus*, *M. rufus*, *M. eugenii*, *M. agilis*, et *M. robustus* ;

- le groupe II concerne *Macropus giganteus*, *M. parma*, *M. parryi*, et *M. fuliginosus*. Chez ces animaux, la gestation est proportionnellement plus courte : elle représente 80 à 88 % de la durée du cycle œstral. Elle s'étend uniquement durant la phase lutéinique et l'*œstrus* postnatal est très rarement présent [251].

La reproduction des autres espèces (*Macropus irma*, *M. dorsalis*, *M. antilopinus* et *M. bernardus*) n'a pas été suffisamment étudiée pour les classer dans l'une ou l'autre de ces deux catégories.

## **F. 2. Déroulement de la gestation**

### **F. 2. 1. Fécondation**

Les spermatozoïdes migrent dans les voies génitales femelles en quelques heures (d'une demi-heure à 5 heures environ). Ils suivent un trajet qui les mène par les vagins latéraux, qui se contractent fortement, aux culs-de-sac vaginaux. Ils atteignent ensuite les utérus puis les oviductes. La fécondation se déroule dans la partie supérieure des trompes de Fallope.

La fine zone pellucide de l'ovule est pénétrée par un seul spermatozoïde. L'œuf est alors activé et il libère une assez grande quantité de liquide périvitellin. Son volume peut alors se réduire d'environ 20%. Il reste néanmoins de grande taille (de l'ordre de 200 µm) par rapport à celui des Euthériens [9, 61, 62, 191, 206, 245, 251].

### **F. 2. 2. Migration dans l'oviducte**

Grâce aux contractions péristaltiques des trompes et aux mouvements des cils vibratiles de leur épithélium, l'ovocyte fécondé suit l'oviducte et rejoint l'utérus ipsilatéral en 24 heures environ.

Il subit des modifications lors de ce trajet. Dans l'oviducte supérieur il se forme une membrane constituée de plusieurs couches concentriques de mucopolysaccharides qui forme un manteau mucoïde. Ce dernier renferme les spermatozoïdes résiduels. Une membrane coquillière kératinisée plus externe se forme ensuite dans la partie inférieure de l'oviducte voire dans l'utérus. Epaisse d'environ 7 micromètres, cette membrane protéique a la même structure que la couche basale des œufs de Monotrèmes ou de Reptiles. Elle semble avoir un rôle immunoprotecteur protégeant l'œuf et constituant une frontière entre les tissus maternels et foetaux [9, 61, 62, 172, 191, 206, 220, 245, 251].

### **F. 2. 3. Développement embryonnaire**

L'embryon subit plusieurs séries de division cellulaires qui aboutissent à la formation d'un blastocyste (voir figure 36). En premier lieu, trois divisions méridiennes et une division équatoriale aboutissent à la formation de deux anneaux cellulaires qui entourent le vitellus. Puis des divisions asynchrones conduisent à la formation d'une seule couche externe de 60 à 80 cellules totipotentes qui constituent un blastocyste unilaminaire. Celui-ci est toujours entouré de la membrane coquillière et ne pénètre pas dans la paroi utérine. Il ne se forme pas de trophoblaste à ce stade du développement.

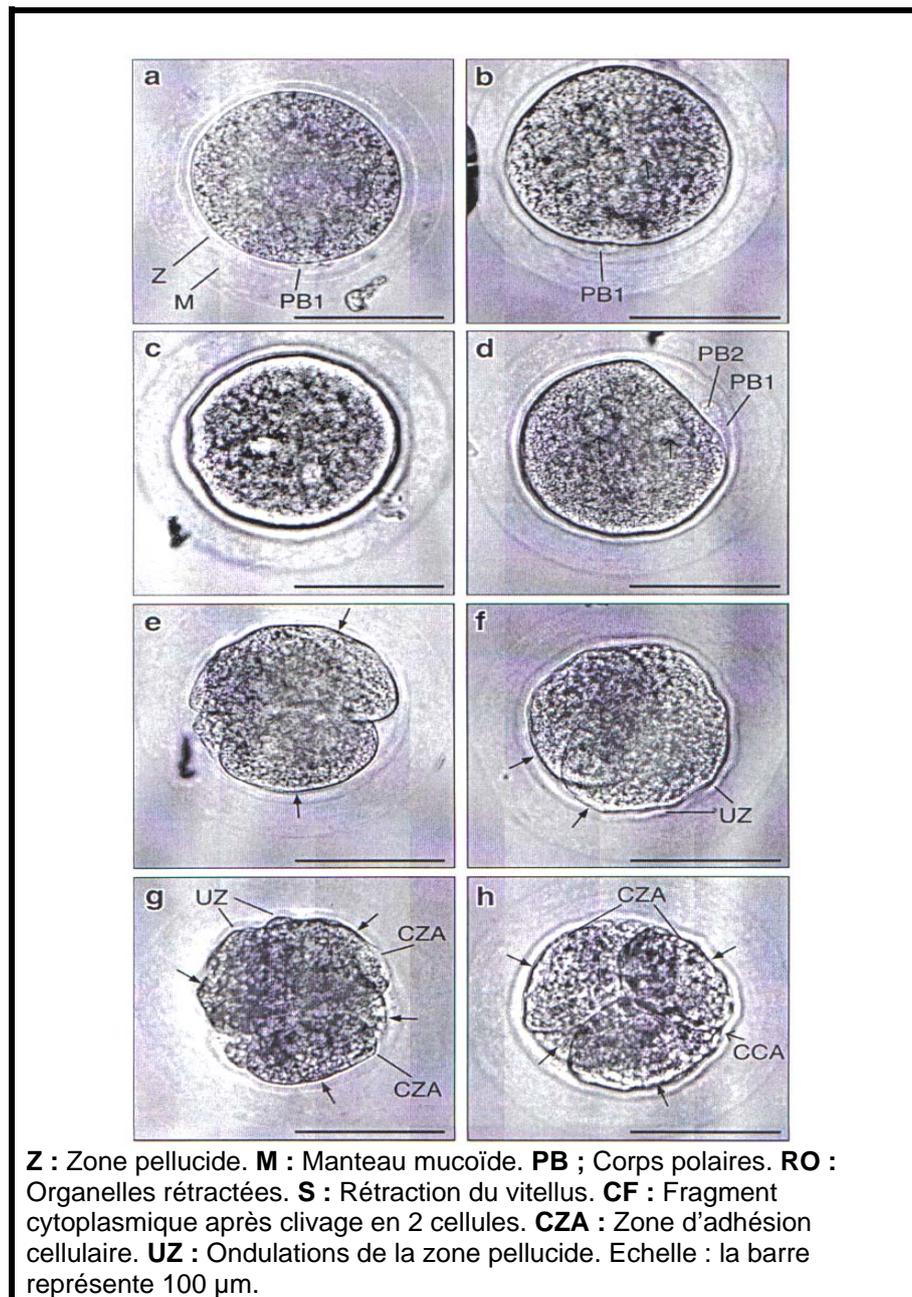
Le blastocyste évolue ensuite en blastocyste bilaminaire dont la taille s'accroît sensiblement. Des cellules mères endodermiques se détachent du protoderme. Libérées dans le blastocœle, elles viennent ensuite tapisser la surface interne du protoderme dont elles induisent la transformation en cellules cuboïdes à l'origine de la future plaque médullaire. A ce stade, le développement est très semblable à celui des poussins. L'embryon flotte dans les sécrétions utérines avec lesquelles des

échanges se font par l'intermédiaire de la membrane coquillère. Les réserves vitellines sont épuisées et les couches mucopolysaccharidiques ont disparu.

L'étape suivante correspond au développement de la plaque médullaire. Le mésoderme s'étend de part et d'autre de la ligne primitive puis s'immisce entre protoderme et endoderme. La neurulation s'effectue de façon comparable aux autres amniotes.

Cette phase d'embryogénèse préimplantatoire représente environ deux tiers de la durée de la gestation [9,61, 62, 180, 185, 186, 187, 206, 245, 251].

**Figure 36 : premiers stades de développement d'un embryon de *Macropus eugenii* [d'après 204].**



#### F. 2. 4. Organogénèse

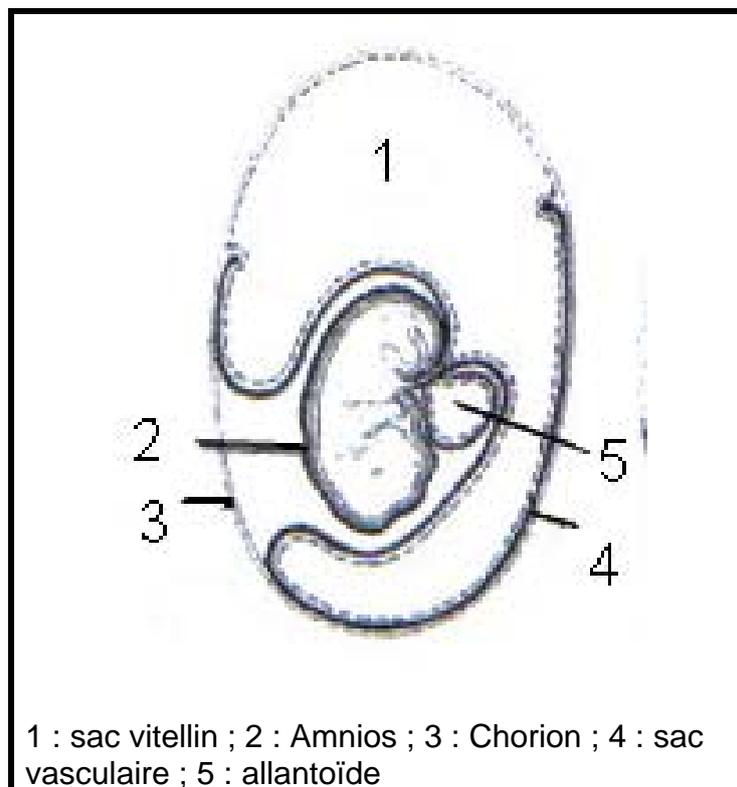
L'organogénèse est une phase très brève (environ 8 jours chez les marsupiaux) qui commence vers le 20<sup>ème</sup> jour de gestation et durant laquelle la croissance et le développement des organes sont particulièrement rapides. La membrane coquillière se rompt permettant ainsi la nidation au sein de l'endomètre. Le développement fœtal est très comparable à celui des Euthériens à l'exception de la position médiane des uretères par rapport aux conduits génitaux.

Le petit prêt à naître est néanmoins très loin d'avoir achevé son organogénèse. La fin du développement aura lieu après la mise bas, dans la poche marsupiale [251].

#### F. 3. Placentation et annexes embryonnaires (voir figure 37)

Chez les marsupiaux, l'amnios et le chorion sont issus de deux replis de la somatopleure qui se soulève latéralement et en avant de l'embryon selon un mode proche des Oiseaux, Reptiles et Monotrèmes. Cependant quelques points relatifs aux annexes embryonnaires et à la placentation diffèrent du développement des Vertébrés ovipares [62, 245].

**Figure 37** : embryon de *Macropus sp.* et annexes embryonnaires [d'après 246].



### **F. 3. 1. Sac vitellin et placentation chorio-vitelline**

Le sac vitellin est particulièrement développé chez les Marsupiaux. Il comporte un pôle supérieur vascularisé, formé de trois couches et dont la fonction est surtout respiratoire. Sa partie inférieure, bi-lamellaire est avasculaire. Il joue un rôle majeur dans la nutrition de l'embryon servant d'intermédiaire lors du transport de nutriments (monosaccharides, acides aminés et protéines) mais aussi d'immunoglobulines depuis la muqueuse utérine. C'est grâce à ses microvillosités que les échanges (passifs et actifs) ont lieu entre l'embryon dans son liquide vitellin et les sécrétions utérines [51, 52, 196, 245].

Par ailleurs, au sein du genre *Macropus*, on distingue deux types de nidation. Chez les individus du premier groupe (*Macropus rufogriseus*, *M. parma*, *M. robustus* et *M. giganteus*) il n'y a pas de réelle nidation. Les parois du sac vitellin et l'épithélium utérin restent intacts. Des résidus de membrane coquillère peuvent même persister. La paroi vasculaire du sac vitellin est au contact de la partie postérieure de l'utérus, alors que le pôle avasculaire jouxte sa partie crâniale. Chez *Macropus eugenii*, en revanche, une implantation a bien lieu, quoique rudimentaire. Chez ces animaux les tissus maternels et fœtaux sont reliés par le *sinus terminalis*, un gros vaisseau situé au niveau du pôle vitellin vasculaire. Cette nidation est tardive : elle se situe aux environs du 20<sup>ème</sup> jour de gestation. Au fil du développement, la membrane coquillère disparaît et la partie avasculaire du sac vitellin se réduit au profit de sa portion vascularisée. La composition du contenu liquidien du sac varie donc très nettement après l'implantation puisque les échanges vasculaires avec le sérum maternel deviennent prépondérants. On se trouve face à une omphaloplacentation diffuse et non invasive épithélio-choriale et chorio-vitelline [41, 62, 196, 245, 251].

### **F. 3. 2. Allantoïde**

Enveloppée par le sac vitellin, l'allantoïde est beaucoup moins développée chez les Marsupiaux que chez les Reptiles, Oiseaux, et Monotrèmes. Peu vascularisée, elle joue un rôle d'annexe du sac vitellin et sert de lieu de stockage des déchets (notamment l'urée) accumulés en cours de gestation [9, 50, 62, 243, 251].

## **F. 4. Endocrinologie** (voir figure 29, page 58)

### **F. 4. 1. Hormones d'origine ovarienne**

La progestérone et les œstrogènes produits par le corps jaune sont à l'origine du développement de l'endomètre ce qui permet la croissance de l'embryon. Une ablation du corps jaune durant la phase lutéinique entraîne la mort de l'embryon, alors qu'après la phase lutéinique cette ablation est sans effet sur la poursuite de la gestation. De plus, le corps jaune subit un développement identique que la femelle soit gravide ou non. Il ne semble pas subir d'influence d'hormones gonadotrope d'origine placentaires ou d'origine embryonnaire [69, 72, 73, 83, 87, 114, 190, 195, 197, 250, 257, 259, 266].

Par ailleurs, son activité hormonale stimule le développement de la glande mammaire et la synthèse des récepteurs à la prolactine [250].

## F. 4. 2. Hormones d'origine fœto-placentaire

La partie avasculaire du sac vitellin stimule le développement de l'utérus gravide probablement par voie endocrinienne. Ce phénomène est particulièrement marqué dans la seconde moitié de la gestation. De plus, la membrane du sac joue un rôle dans la synthèse et le catabolisme de stéroïdes comme la progestérone [62, 251].

Par ailleurs il semblerait que soit le placenta, soit le fœtus joue un rôle dans la survenue de la lutéolyse en fin de lactation car les chaleurs post-lactation interviennent de façon plus précoce chez les femelles gestantes. Peu de données sont disponibles à ce sujet dans la littérature [250, 251].

## F. 5. Modifications physiques constatées

Durant la gestation on constate des modifications au niveau des glandes mammaires et de la poche marsupiale mais pas de changement de la silhouette générale de la future mère dont l'abdomen n'est pas distendu [62, 245].

Les glandes mammaires subissent un développement intense. Les tubules se ramifient et développent des bourgeons cellulaires qui s'organisent autour de lumières et d'ébauches d'alvéoles. On constate une évagination des mamelons [44].

Les glandes sébacées et sudoripares de la marsupie s'hypertrophient. Peu de temps avant la mise-bas la future mère nettoie la poche des squames qui s'y étaient accumulées [245].

## F. 6. Diapause embryonnaire

### F. 6. 1. Définition

La diapause embryonnaire, chez les *Macropodidae*, consiste en un arrêt du développement de la vésicule embryonnaire au stade de blastocyste unilaminaire. Lors de cette phase de repos total, la vésicule flotte dans la lumière d'une crypte utérine et le corps jaune devient lui aussi quiescent. C'est un phénomène comparable à la diapause chez les insectes et assez proche de la nidation retardée des Rongeurs. Elle ressemble également au processus de nidation différée rencontrée chez les Artiodactyles, Fissipèdes et Pinnipèdes [9, 50, 63, 189, 236, 251].

### F. 6. 2. Circonstances d'apparition (voir figure 40)

La diapause embryonnaire ne concerne jamais les primipares mais uniquement les femelles ayant déjà un petit dans la poche. Elle s'effectue généralement sur un blastocyste issu de la fécondation survenue juste après la mise-bas précédente. Pour cette raison, la diapause embryonnaire est un phénomène extrêmement rare chez les espèces qui, comme *Macropus giganteus*, sont dépourvues d'œstrus post-natal [9, 170].

La diapause est provoquée et maintenue par la tétée du jeune déjà présent dans la poche. Chez les espèces à reproduction saisonnière, comme *Macropus*

*rufogriseus* et *M. eugenii*, elle est également induite par la modification de la photopériode au moment de l'*anœstrus* saisonnier. Le blastocyste subit d'abord une quiescence lactationnelle puis un repos saisonnier qui s'achève au début de la nouvelle saison de reproduction. Enfin, la diapause semble pouvoir être prolongée par d'un stress intense, lors d'une capture par exemple [50, 63, 92, 208].

**Figure 38** : femelle kangourou roux (*Macropus rufus*) accompagnée d'un petit marsupialisé et de son aîné [275].

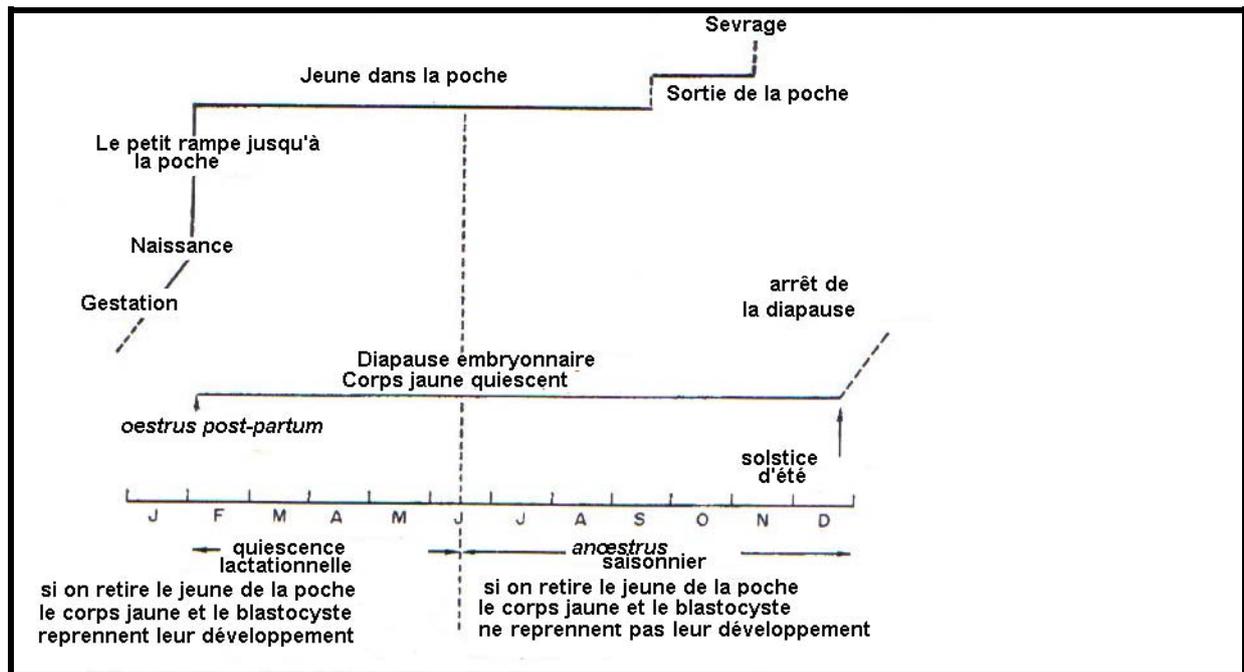


### F. 6. 3. Arrêt de la diapause

L'arrêt de la diapause embryonnaire se produit lorsque l'allaitement du petit précédent devient moins intense. Lorsque ce dernier commence à sortir occasionnellement de la poche et à se nourrir de végétaux, il tète moins. Le blastocyste quiescent reprend alors son développement et la naissance a lieu environ 30 jours plus tard, c'est-à-dire 1 à 3 jours après l'abandon définitif de la poche par l'aîné. Ce dernier continue néanmoins à téter durant environ 4 mois. Chez les animaux présentant un *œstrus* post-natal, la femelle a donc fréquemment un petit dans la poche, tout en continuant à allaiter son aîné qui la suit à pieds (voir figure 38). Elle porte également simultanément un blastocyste quiescent [67, 152, 170, 189, 194, 211, 251].

Chez les animaux dont la reproduction présente un caractère saisonnier, l'arrêt de la diapause embryonnaire se produit lorsque l'aîné tète moins et que la durée de la photopériode annonce la prochaine saison de reproduction, c'est-à-dire 3 à 15 jours après le solstice d'été [56, 63, 208].

**Figure 39 : diapause embryonnaire : schéma de synthèse [d'après 246].**



#### F. 6. 4. Durée

La durée de la diapause embryonnaire est très variable d'une espèce à l'autre voire d'un individu à l'autre. Elle dépend, bien-sûr, de la persistance de l'allaitement du petit précédent. En l'absence d'éjection prématurée de la poche (naturelle ou artificielle), les durées de diapause constatées varient de 60 jours chez *Macropus giganteus* et *M. parryi* à près d'un an chez *M. rufogriseus*. La diapause embryonnaire peut atteindre 11 mois chez *M. eugenii* si la fécondation a eu lieu à la fin de l'été austral (c'est-à-dire fin janvier) [9, 63, 191, 208, 245, 251, 258].

#### F. 6. 5. Facteurs de régulation

La diapause est essentiellement régulée par l'allaitement. La succion répétée de la tétine par le jeune marsupialisé stimule la sécrétion de prolactine par l'antéhypophyse ce qui inhibe le développement du corps jaune et suspend l'évolution du blastocyste. Lorsque l'allaitement diminue sensiblement, le corps jaune se développe à nouveau et l'endomètre entre en phase lutéale. Son développement permet la réactivation du blastocyste puis sa nidation et la gestation se termine. Des injections répétées de progestérone à une femelle allaitante produisent le même effet [8, 46, 47, 49, 59, 112, 188, 200, 216, 237, 247].

L'ocytocine, dont la production est également stimulée par la succion semble avoir un effet comparable à celui de la prolactine. En effet, des injections d'ocytocine chez une femelle à laquelle on a retiré le petit de la poche prolongent la durée de la diapause [110, 203, 245, 251].

Le stress, par l'intermédiaire de décharges de vasopressine, aurait également un rôle dans le prolongement de la diapause [50, 218].

Enfin, la photopériode joue un rôle primordial dans le maintien de la diapause hors de la période de reproduction chez les marsupiaux à reproduction saisonnière comme *Macropus eugenii*. [30, 31, 32, 63, 82, 212, 221, 251]

#### **F. 6. 6. Intérêts de la diapause**

L'existence de la diapause embryonnaire permet de raccourcir le délai nécessaire au remplacement d'un jeune marsupialisé disparu prématurément. Grâce à la quiescence blastocystaire, ce délai est diminué d'un mois environ.

Par ailleurs, la diapause permet aux animaux dont le territoire est vaste de réaliser deux fécondations lors des rassemblements d'individus [50, 189, 236].

Enfin, le repos embryonnaire semble être une bonne adaptation au climat aride, et notamment à la succession de sécheresses de courte durée car il évite une longue interruption du cycle de reproduction. Pour les espèces à reproduction saisonnière, la diapause augmente la probabilité d'avoir un jeune allaité durant la courte saison de reproduction [9, 245].

## G. MISE BAS ET ELEVAGE DES JEUNES

### G. 1. Mise-bas

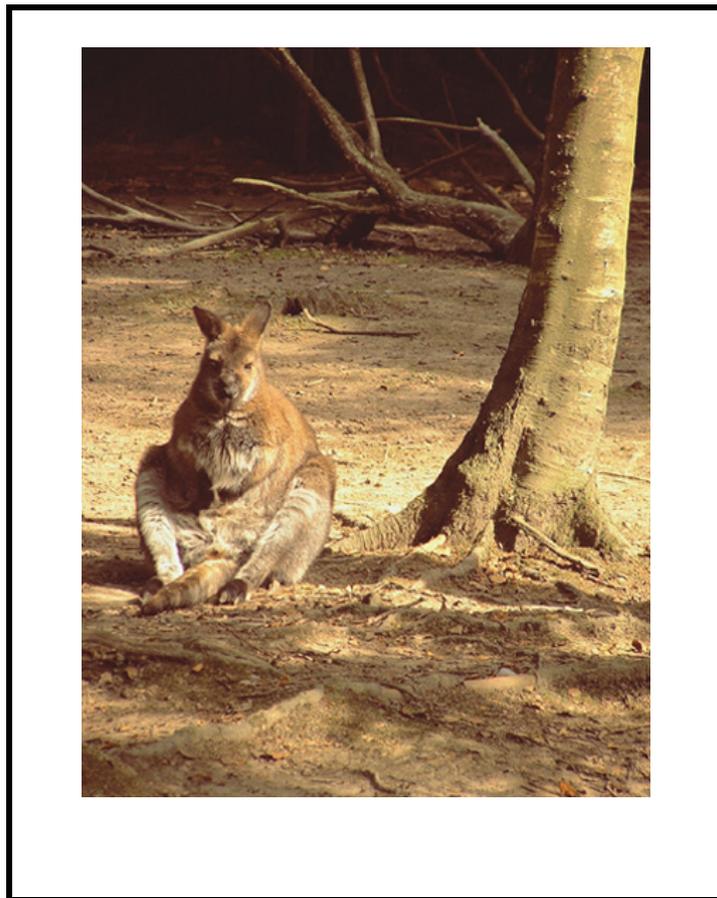
#### G. 1. 1. Epoque de la parturition

La mise-bas chez la plupart des kangourous et des espèces apparentées peut se faire tout au long de l'année. Seuls *Macropus eugenii* et *M. rufogriseus rufogriseus* mettent bas de façon systématique à une seule période de l'année : de mi-janvier à mi-février pour le premier, et surtout en février et mars pour le second. Pour les espèces dont la reproduction n'est pas strictement saisonnière, il existe néanmoins des périodes préférentielles pour la mise-bas en fonction de l'habitat, de la région géographique et des ressources qui y sont associées [67, 245].

#### G. 1. 2. Déroulement de la mise-bas

##### G. 1. 2. 1. Préparation de la mise-bas

**Figure 40** : femelle wallaby (*Macropus rufogriseus*) assise en position adaptée à la mise bas [d'après 272].



Environ une semaine avant la naissance, la femelle nettoie la marsupie en se léchant. Cette toilette s'accroît 24 heures avant le part et devient encore plus intense

dans les deux heures avant le part. Les mamelles, qui se sont beaucoup développées dans les 48 heures précédentes commencent à sécréter du *colostrum*.

La future mère adopte ensuite une position particulière qu'elle gardera jusqu'à la fin de la parturition : elle s'assied sur la base de sa queue, cette dernière étant passée entre ses postérieurs (voir la figure 40). Si nécessaire elle s'adosse à un arbre ou un rocher. On remarque un œdème marqué de la région du cloaque. La mise-bas peut alors commencer [40, 50, 245].

### **G. 1. 2. 2. Expulsion du nouveau-né**

L'expulsion du petit *Macropus* est rapide. Elle est précédée par l'apparition au niveau de l'orifice uro-génital d'un liquide jaune et visqueux. Il s'agit de la rupture du sac vitellin qui est suivie par la libération de l'allantoïde. Cette dernière se rompt ou est libérée intacte sous forme d'une poche flasque d'environ 2 cm de diamètre et remplie d'un liquide filant translucide.

Dans les voies génitales de la femelle, sous l'effet des contractions utérines, le petit rejoint le cul de sac vaginal médian dont la paroi postérieure se rompt à la zone de contact avec le pseudo-vagin. Le petit n'emprunte donc pas les vagins latéraux trop étroits. Une cavité remplie de liquide se forme, située dans le tissu conjonctif du cordon uro-génital, entre les deux uretères. Cette cavité s'ouvre enfin dans le sinus uro-génital par rupture de sa paroi antérieure. Il s'est alors formé un canal pseudo-vaginal médian, ou canal de naissance, qui sert de voie d'expulsion au petit marsupial. Le canal de naissance est temporaire chez *Macropus giganteus* et il est déjà en place chez les femelles *Macropus rufogriseus* impubères. A ces exceptions près, chez toutes les autres espèces, il se forme à la première mise-bas et reste ensuite ouvert en permanence.

Des contractions de l'orifice uro-génital, espacées de 2 à 4 secondes aboutissent rapidement à l'expulsion du petit entouré de l'amnios et rattaché à l'allantoïde par un long cordon ombilical. Le petit, qui se présente tête la première, se libère de l'amnios grâce à ses membres antérieurs crochus et c'est la mère qui rompt le cordon ombilical et débarrasse le petit des membranes vitellines qui apparaissent en dernier [56, 61, 62, 192, 218, 239, 244, 245, 251].

### **G. 1. 2. 3. Migration jusqu'à la poche marsupiale**

Après sa libération de l'amnios, le petit rampe sur le ventre de sa mère du cloaque à la poche marsupiale (voir figure 41). Il se tient la face ventrale contre l'abdomen de la mère, fermement attaché par ses membres antérieurs griffus qu'il déplace alternativement. Il progresse ainsi rapidement vers la marsupie. Le trajet prend en général de 1 à 4 minutes sauf chez *Macropus rufus* (jusqu'à 15 mn) et *M. giganteus* (30 mn).

Différentes hypothèses ont été émises concernant les moyens d'orientation du petit, mais l'olfaction semble jouer un rôle primordial. Des substances produites par les glandes sudoripares de la marsupie ainsi que les traces de léchage par la mère semblent guider le jeune marsupial [50, 56, 57, 62, 196, 210].

**Figure 41** : nouveau né *Macropus* migrant depuis la vulve en direction de la marsupie [276].



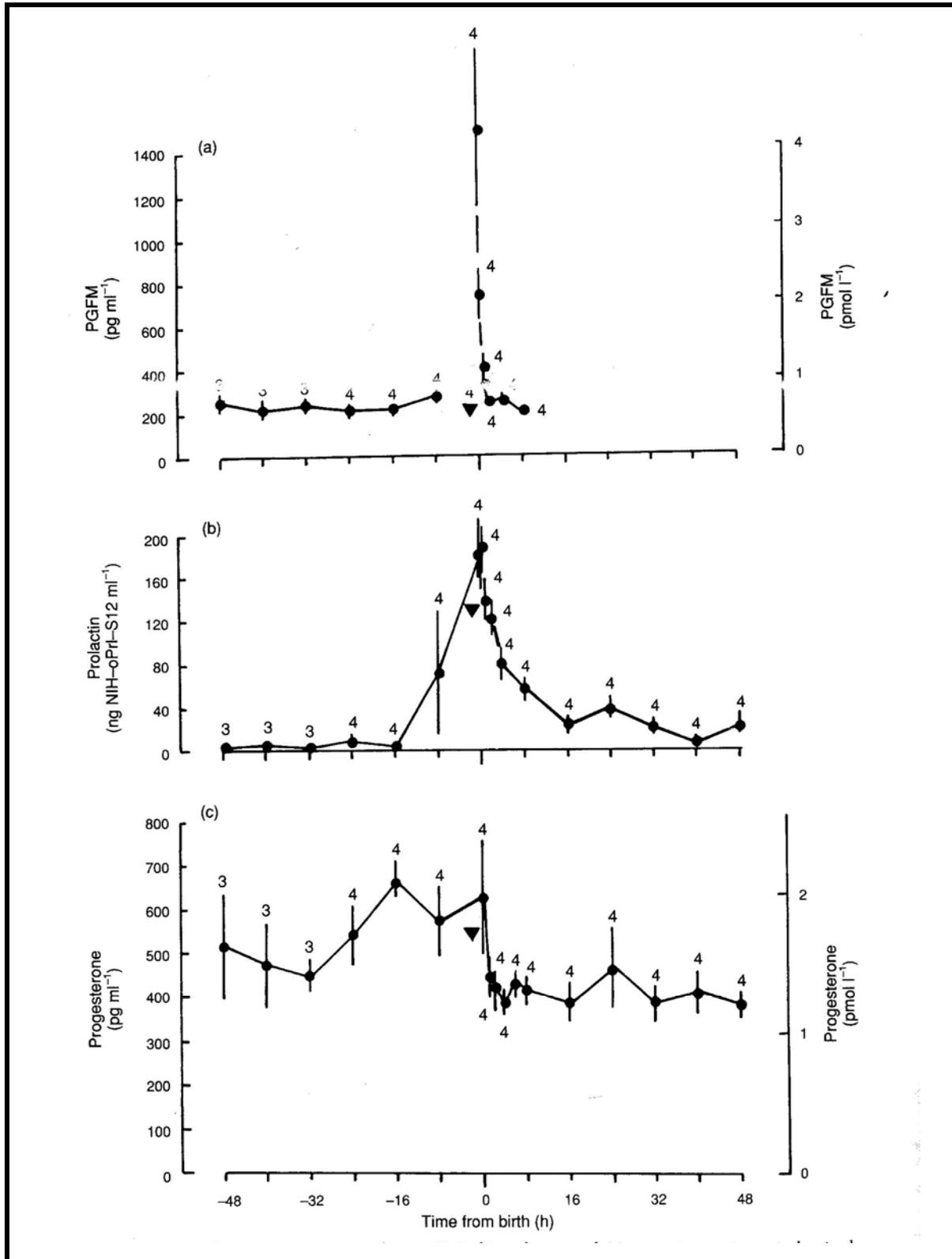
### **G. 1. 3. Facteurs de régulation de la mise bas** (voir figure 43)

Le déclenchement et le déroulement de la mise bas semblent dépendre des mêmes facteurs chez les Marsupiaux et chez les Euthériens [9, 40, 117].

Chez *Macropus eugenii* mais probablement aussi chez les autres kangourous, le rôle majeur des prostaglandines dans le part a clairement été établi. Les prostaglandines PGF<sub>2</sub> $\alpha$  et PGE<sub>2</sub> sécrétée par l'utérus et les annexes embryonnaires présentent un pic assez bref peu avant le part, déclenchant ainsi les contractions utérines et l'expulsion du petit. L'augmentation des prostaglandines est corrélée avec celle des corticoïdes plasmatiques et foetaux enregistrée peu avant la mise bas. [48, 83, 84, 93, 100, 117, 179, 199, 219, 222, 224, 225, 253, 254]

La relaxine, dont l'origine est à la fois ovarienne (issue du corps jaune) et placentaire, faciliterait le cheminement du fœtus dans l'utérus et dans le canal de naissance de par son activité myorelaxante. Une injection de relaxine permet la mise-bas dans le cas d'une femelle ovariectomisée. Sans cette injection on aurait assisté à une rétention du fœtus [4, 176, 177, 196, 245, 251].

**Figure 42: profils hormonaux de *Macropus eugenii* au moment de la mise-bas [83].**



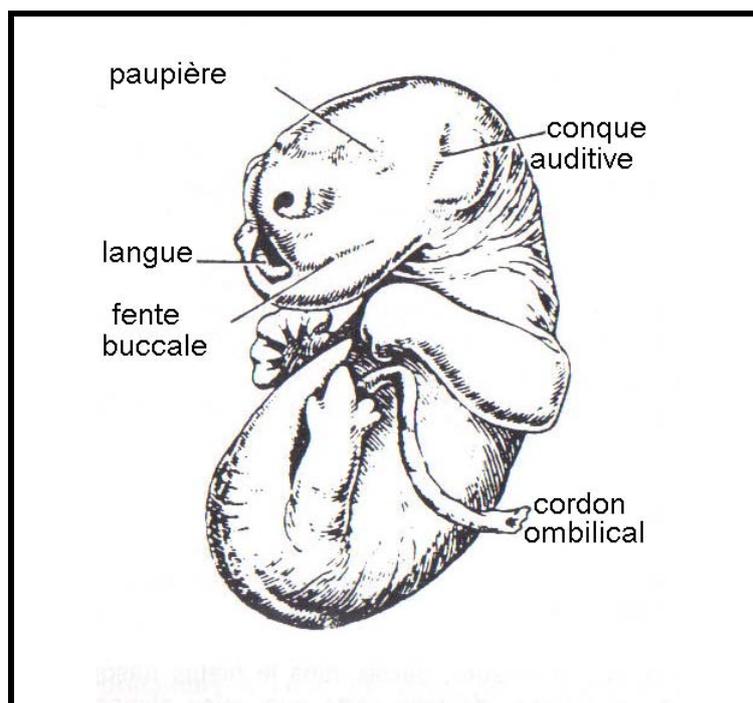
Enfin, l'ocytocine (sous forme de mésotocine chez les Macropodidés) semble avoir les mêmes actions chez les Marsupiaux que chez les mammifères Euthériens. Synthétisée dans l'hypothalamus et sécrétée par la neuro-hypophyse, elle accroît les contractions des fibres musculaires lisses de l'utérus et favorise à la fois l'expulsion du petit mais également l'évacuation des membranes placentaires. Elle n'a cependant pas la même activité sur l'utérus selon qu'il est ou non gravide. Elle n'induit aucune contraction sur un organe vide ce qui laisse à penser que l'utérus gestant subit des influences locales (de son ovaire, du fœtus ou du placenta) qui le sensibilisent à l'action de la mésotocine. L'accroissement important du nombre de récepteurs à la mésotocine en fin de gestation ne se produit que du côté occupé par le fœtus. La distension de l'utérus pourrait également avoir son importance dans l'accroissement du nombre de récepteurs [99, 175, 178, 179, 198, 215, 230, 231, 232].

#### G. 1. 4. Caractéristiques du nouveau-né

Le petit *Macropus* naît à un stade très peu avancé de développement. Il comporte des organes encore à l'état embryonnaire et d'autres déjà fonctionnels.

Comme nous le montre la figure 43, le nouveau-né présente un aspect vermiforme. De consistance molle, il pèse entre 0,35 g et 1 g soit moins de 0,02 % de la masse de sa mère. Sa taille est d'environ 20 mm. Sa peau est glabre et très fine ce qui permet de voir son réseau sanguin par transparence. Les membres postérieurs ne sont pas développés, contrairement aux antérieurs bien articulés et munis de griffes. C'est grâce à ses membres antérieurs déjà fonctionnels que le petit peut s'accrocher au pelage de sa mère et ramper jusqu'à la marsupie. La tête est bien développée mais les yeux et les oreilles sont clos. Le scrotum ou la poche marsupiale ne sont pas encore visibles [50, 54, 55, 60, 62, 63, 67, 149, 152].

**Figure 43 :** schéma d'un *Macropus* nouveau-né en anatomie externe [d'après 60].



La cavité buccale du nouveau-né est très développée. La langue est de grande taille, très musclée et innervée. Elle est creusée d'une cavité hémisphérique dans laquelle se loge le mamelon. L'estomac et le duodénum sont bien formés et aptes à digérer le lait maternel. Concernant l'appareil cardio-vasculaire, le septum inter-atrial est incomplet et le canal de Botal ne se comble que dans les deux jours suivant la naissance. L'appareil respiratoire est apte à fonctionner, mais il est encore à un stade de développement peu abouti. Quant à l'appareil uro-génital, il est très peu évolué. Les orifices génitaux et urinaires ne sont pas encore réunis en un cloaque. La poche marsupiale et les gonades ne sont pas encore différenciées. Les yeux et les oreilles ne sont encore que des bourgeons embryonnaires. [9, 50, 58, 113, 124, 202, 250, 251]

Le jeune marsupial dans la poche bénéficie d'un système immunitaire immature mais il est en partie protégé par les immunoglobulines du lait maternel. Des récepteurs macrophagiques aux lipopolysaccharides des membranes bactériennes ont été mis en évidence chez des *Macropus eugenii* indiquant l'existence d'une certaine compétence immunitaire très précoce [33, 34, 35, 36, 38, 39].

En conclusion, à sa naissance le petit kangourou (au sens large) en est à un stade d'évolution comparable à un Euthérien en fin de phase embryonnaire, les systèmes respiratoire, digestif, et immunitaire exceptés.

## **G. 2. Elevage des jeunes**

### **G. 2. 1. Arrivée dans la poche marsupiale**

Le petit *Macropus* qui vient d'arriver dans la marsupie dispose de 4 mamelles si la femelle est primipare, et uniquement de 3 si il a un aîné encore allaité. Une dizaine de minutes après son arrivée, il saisit dans sa bouche une des mamelles disponibles et l'enfonce profondément dans sa cavité buccale. Un bulbe se forme par gonflement de l'extrémité distale du mamelon qui épouse une échancrure hémisphérique formée entre le palais dur et la langue. Les lèvres se serrent fortement autour de la mamelle dont la taille double dans les deux heures suivant la première succion. Passés les deux premiers jours seule cette mamelle sera apte à produire du lait, alors que durant les premières 48 heures on peut artificiellement décrocher le petit et le changer de mamelon. Le jeune kangourou restera attaché à cette mamelle durant ses deux premiers mois (voir la figure 44) [20, 50, 54, 60, 62, 120, 151, 196, 210, 211, 245, 251, 252, 260].

**Figure 44:** jeune *Macropus* de 2 semaines fixé à une tétine [40].



### **G. 2. 2. Séjour dans la poche**

Le séjour du petit marsupial comporte plusieurs phases. Durant la première phase il est en permanence accroché à sa mamelle nourricière. Ensuite il acquiert la possibilité de s'en décrocher volontairement. Plus tard il commence à sortir la tête de la poche puis fait de brefs séjours à l'extérieur. Enfin, il quitte définitivement la poche mais continue à suivre sa mère. Les âges auxquels ces différents événements se produisent sont détaillés dans les tableaux 11 et 12.

Dans la première période de la vie du petit marsupial, ce dernier est aveugle, glabre et poïkilotherme. Il se trouve comme en incubation, protégé et nourri dans la poche dont la température est stable (de l'ordre de 36,5°C) et dont l'humidité relative est proche de 85 %. Le jeune kangourou suit une courbe de croissance d'abord lente puis plus rapide.

Ensuite, la morphologie de sa cavité buccale se modifie et la maturation de son système nerveux lui permet alors, vers l'âge de 3 mois, de se détacher volontairement de la tétine pour la reprendre plus tard. C'est également l'âge auquel apparaissent les premiers sous-poils et où les yeux commencent à s'ouvrir.

Environ 1 mois plus tard, le petit commence à sortir la tête hors de la poche, pour scruter brièvement ce qui l'entoure. Le jeune marsupial, couvert de son pelage est alors apte à se tenir debout. Il s'enhardit et commence à brouter de l'herbe depuis la poche lorsque sa mère se penche pour s'alimenter [5, 54, 60, 62, 123,151, 196, 210, 211, 245, 250].

### **G. 2. 3. Sortie de la poche**

Entre 5 et 6 mois chez les petites espèces et 8 à 10 mois chez les grands kangourous, le petit commence à sortir entièrement de la poche. Son pelage est alors complètement développé et il est devenu homéotherme. Il est déjà capable de sauter, et s'éloigne de plus en plus de sa mère. Il passe cependant encore la

majeure partie de son temps dans la poche et s'y réfugie en cas de danger. Il peut téter dans la poche ou depuis l'extérieur.

L'âge de l'abandon définitif de la poche est très variable selon l'espèce, l'individu et la saison. Il se situe dans une fourchette de 7 mois à 1 an. Pour les espèces à reproduction saisonnière, le petit quitte définitivement la marsupie au printemps austral. Lorsque le jeune marsupial quitte définitivement la poche, son poids se situe entre 17 et 25 % du poids de la mère. Il a atteint un développement assez comparable à celui d'un Placentaire nouveau-né. Il est néanmoins plus immunocompétent et a déjà un régime alimentaire mixte combinant lait maternel et végétaux.

**Tableau 11 : âge à la première libération de la tétine et de la sortie de la tête hors de la poche chez quelques espèces de *Macropus* [d'après 9].**

Espèce	Age de la première libération volontaire de la tétine (en jours)	Age de la première sortie de la tête hors de la poche (en jours)
<i>Macropus rufus</i>	70	150-175
<i>M. giganteus</i>	Non connu	199-217
<i>M. parma</i>	111-120	146
<i>M. parryi</i>	161	180-210
<i>M. eugenii</i>	95-115	160
<i>M. robustus</i>	120	180-210

**Tableau 12 : âge de la première sortie de la poche et de la sortie définitive chez quelques espèces de *Macropus* [d'après 12].**

Espèce	Age de la première sortie de la poche (en jours)	Age de la sortie définitive de la poche (en jours)
<i>M. rufus</i>	180-222	220-270 (moyenne 235)
<i>M. giganteus</i>	247-290	240-348 (moyenne 312)
<i>M. fuliginosus</i>	243-320	294-360 (moyenne 319)
<i>M. rufogriseus</i>	230-237	270-290
<i>M. agilis</i>	176-211	210-240 (moyenne 219)
<i>M. parma</i>	160-175	207-218 (moyenne 212)
<i>M. parryi</i>	240	259-295 (moyenne 262)
<i>M. eugenii</i>	190-210	245-270 (moyenne 250)
<i>M. dorsalis</i>	Non connu	210
<i>M. antilopinus</i>	Non connu	270
<i>M. robustus</i>	210	231-270 (moyenne 256)

Le sevrage se fait de 2 à 6 mois plus tard mais le jeune reste aux cotés de sa mère dont il ne se sépare vraiment qu'au moment de la puberté [9, 54, 60, 62, 151, 196, 210, 211, 245].

En conclusion de ce chapitre consacré au post-partum chez les kangourous, wallabies et wallarous, on retiendra que si la gestation est courte et demande peu d'investissements à la mère, la présence et le développement du petit dans la marsupie sont beaucoup plus éprouvants. La mère doit supporter le poids du jeune, l'allaitement long et enchaîner sur la fin de la gestation suivante, pour accueillir rapidement le prochain petit. Sur 100 naissances, 95 petits atteignent la poche et 80 atteignent l'âge de la quitter définitivement. Une femelle peut produire entre 1 et 1,8 petit par an [54, 210, 211].

### **G. 3. La lactation chez les animaux du genre *Macropus***

#### **G. 3. 1. Particularités de la lactation chez les Macropodidés**

La lactation chez les kangourous et les espèces apparentées présente un certain nombre de particularités parmi lesquelles la possibilité chez une femelle non gestante, voire nullipare, d'amorcer une lactation normale si on place dans sa poche un nouveau-né. Il faut que son cycle en soit au même stade que si elle avait été fécondée et venait de mettre bas. Le nouveau-né de l'autre mère va alors se fixer sur une mamelle et initier une lactation normale grâce à la seule succion. Ce transfert peut s'effectuer chez une receveuse d'une autre espèce de *Macropus* [44, 45, 211, 225, 238, 245, 260].

Par ailleurs, contrairement aux Euthériens, les femelles de certaines espèces de *Macropus* (*M. eugenii*, *M. rufogriseus*, *M. agilis*, *M. fuliginosus*, *M. rufus* et *M. giganteus*) peuvent produire deux laits très différents sur deux mamelles adjacentes. Le premier lait, produit en grande quantité et très concentré en nutriments, est destiné à l'aîné déjà sorti de la poche mais pas encore sevré. Le lait produit par l'autre mamelle en activité est, lui, destiné au nouveau-né tout juste arrivé dans la marsupie. Ce lait est produit en quantité nettement moindre et est moins riche [45, 115, 121, 151, 166, 168, 211, 245, 251].

#### **G. 3. 2. Composition du lait [62, 66, 102, 151, 153, 245, 246, 252]**

Les premières sécrétions, produites au cours des trente à 48 premières heures suivant la naissance, sont claires et séreuses. Il s'agit du *colostrum* qui contient des immunoglobulines (IgG). [246]

Ensuite, le véritable lait est produit. Sa composition et la quantité délivrée vont beaucoup varier au cours de l'allaitement du jeune marsupial [36, 38, 39, 116].

La matière sèche est d'abord faible, de l'ordre de 10 %, et correspond à un lait très dilué. En fin de lactation elle atteint 25 % chez les espèces pour lesquelles le sevrage est tardif à 50 % pour celles dont l'allaitement est plus bref.

La fraction lipidique passe, elle de 2 % au début à 15 % lorsque le sevrage approche. Ceci correspond à l'accroissement intense des dépenses énergétiques du petit qui commence à se déplacer en sautant. La majeure partie (environ 75 %) des lipides du lait est composée de triglycérides. Ils sont composés, pour l'essentiel, d'acide palmitique saturé, prédominant en début de lactation et d'acide oléique insaturé majoritaire à la fin. Le lait des marsupiaux contient également des phospholipides des acides gras libres et du cholestérol [65, 141].

Concernant les glucides, en début de lactation le lactose domine et représente environ 3 % du poids du lait frais. Ensuite le lactose fait place à des oligosaccharides

qui représentent près de 15 % du poids du lait avant la diversification alimentaire. Lorsque le petit commence à brouter des végétaux les teneurs en hexoses décroissent fortement pour ne plus représenter qu'1 % [25, 155, 156, 157, 256].

La fraction protéique évolue entre 4 et 8 % au cours de l'allaitement. On distingue de la caséine, des  $\alpha$ -globulines, des  $\beta$ -globulines, des acides aminés et une protéine de fin de lactation utilisée à des fins énergétiques via la néoglucogenèse. Cette protéine dite LLP (late lactation protein) apparaît alors que les dépenses du jeune sorti de la poche s'accroissent et que la teneur en glucides du lait diminue sensiblement [6, 10, 13, 23, 24, 36, 64, 136, 141, 167, 169, 226].

La composition en minéraux du lait évolue également au fil de l'allaitement. Les taux de calcium et de phosphore augmentent de même que le taux de magnésium et de potassium. En revanche, la teneur en sodium décroît de même que les concentrations en cuivre et en fer.

Quant aux vitamines, leur teneur est relativement proche des valeurs rencontrées chez les Euthériens. On peut mettre en évidence de la vitamine B5, de l'acide nicotinique, de la riboflavine, des caroténoïdes et du rétinol en quantités supérieures aux autres mammifères [184].

Le contenu énergétique du lait passe d'environ 250 à 1150 kJ/100 g entre le 7<sup>ème</sup> et le 250<sup>ème</sup> jour de lactation [151, 153].

Il faut noter que la plupart des chiffres ci-dessus est issue d'études réalisées chez *Macropus eugenii* et *Macropus rufogriseus*. Plusieurs études sont en cours pour préciser le déterminisme génétique de la synthèse des différents composants du lait et de leur variation au cours de l'allaitement. Il s'agit en effet d'une des clés de la poursuite du développement du petit marsupial hors de l'utérus.

### G. 3. 3. Facteurs de régulation de la lactation

La régulation de la lactation chez les Marsupiaux semble obéir aux mêmes règles que chez les Euthériens.

La succion joue un rôle primordial à la fois dans l'amorçage et dans l'entretien de la lactation. Durant les 12 premières semaines d'allaitement la succion semble stimuler la synthèse au niveau de la glande mammaire de récepteurs à la prolactine. Ensuite elle pourrait contribuer à la nette augmentation de la prolactinémie qui passe de 40 à 100 ng/ml [10, 12, 86, 88].

Produite au niveau de l'antéhypophyse, la prolactine possède à la fois un effet mammothrope et une activité lactogénique. Elle semble présenter chez les marsupiaux les mêmes propriétés que chez les autres Mammifères [69, 102, 151, 245, 250, 251].

L'ocytocine stimule l'éjection du lait, en particulier en début de lactation [151, 250, 251].

### G. 3. 4. Sevrage

L'âge du sevrage définitif du jeune marsupial est très variable. Le tableau 13, ci-dessous, récapitule les données disponibles à ce sujet.

**Tableau 13** : âge du sevrage chez quelques espèces de *Macropus* [9].

Espèce	Age du sevrage (en jours)
<i>Macropus rufus</i>	360-410
<i>M. giganteus</i>	540-560 (moyenne 510)
<i>M. fuliginosus</i>	540
<i>M. rufogriseus</i>	360-527
<i>M. agilis</i>	300-372 (moyenne 328)
<i>M. parma</i>	231-320 (moyenne 300)
<i>M. parryi</i>	420-465
<i>M. eugenii</i>	270-360
<i>M. dorsalis</i>	300-360
<i>M. antilopinus</i>	360-450
<i>M. robustus</i>	360-420

D'une manière générale, les grandes espèces présentent un sevrage plus tardif que les petits wallabies. Ainsi, un jeune *Macropus giganteus* peut téter sa mère jusqu'à 18 mois environ alors qu'un petit *Macropus eugenii* sera sevré vers l'âge de 9 à 11 mois.

Néanmoins, quelle que soit l'espèce, le sevrage du jeune marsupial est beaucoup plus tardif que chez la plupart des autres Mammifères. Lorsqu'il cesse définitivement de téter, le jeune marsupial a atteint un poids relatif situé entre 10 et 60 % du poids maternel, avec une moyenne constatée de 35 %. Les variations sont fonction des espèces alors qu'au sein d'une même espèce ces valeurs sont plutôt proches. Le poids relatif au moment du sevrage semble comparable à celui d'un petit Euthérien de même format [151, 245, 250, 251].

## H. PATHOLOGIE DE LA REPRODUCTION

Très peu d'observations relatives à la pathologie de la reproduction des *Macropus* ont été effectuées dans leur milieu naturel. Pour l'essentiel, les données présentées ci-après sont issues d'animaux maintenus en captivité.

### H. 1. Dystocies

Les petits *Macropus* pèsent généralement entre 460 mg et 1 g à la naissance. Compte tenu de cette très petite taille, ils ne rencontrent pas de difficultés lors de la sortie des voies génitales femelles. Les problèmes de dystocie ne sont donc pas décrits chez les kangourous et espèces apparentées [40, 103].

### H. 2. Pathologie infectieuse

#### H. 2. 1. Infections de la poche

Les infections de la poche marsupiale sont assez fréquentes chez les animaux vivant en captivité.

Elles se détectent par l'odeur nauséabonde qui se dégage de la marsupie ainsi que par la présence de poils collés et humides autour de son ouverture. Le contenu de la poche devient marron et suintant. Le diagnostic clinique est aisé et doit s'appuyer sur des prélèvements réalisés en vue d'un examen bactériologique et d'un antibiogramme.

Plusieurs germes peuvent être mis en évidence, parmi lesquels *Pseudomonas aeruginosa* est, de loin, le plus fréquemment rencontré.

Le traitement fait appel à une antibiothérapie systémique ainsi qu'à des soins locaux. Le matériel souillé est délicatement retiré de la poche dont l'intérieur est nettoyé à l'aide de chlorhexidine diluée. Une antibiothérapie locale est également mise en place.

Le stress et le manque d'exercice dans un enclos trop exigü seraient des facteurs favorisant de ce type d'infection [40, 103].

#### H. 2. 2. Vaginites et métrites traumatiques

A la suite d'un coït trop agressif, des vaginites et des métrites traumatiques peuvent se produire. Néanmoins très peu de cas ont été recensés. Une péritonite secondaire a été décrite. Dans ce cas, le pronostic était très défavorable et l'animal est mort. Aucune autre cause de métrite voire de pyomètre n'est décrite dans la littérature [104].

#### H. 2. 3. Herpès-virose

Les infections dues aux *Herpesvirus* sont fréquemment rencontrées chez les kangourous et les wallabies en captivité [95].

Les agents en cause sont les *Herpesvirus* des Macropodidés de type 1 ou 2 (MaHV-1 et MaHV-2) [1].

Ces virus présentent un tropisme pour différents organes dont les appareils génitaux mâles et femelles (en particulier chez *Macropus eugenii*). Les signes

cliniques peuvent donc être très variés, voire absents en cas de portage latent. Le stress ou l'immunodépression liée à l'usage des corticoïdes peuvent réactiver le virus.

La transmission se fait par voie respiratoire ou transcutanée, mais l'hypothèse d'une transmission vénérienne est probable.

En cas d'atteinte de l'appareil reproducteur, on constate des ulcérations des organes génitaux et une baisse de la fertilité [1, 68, 95].

Un écouvillonnage de la région du cloaque peut permettre la mise en évidence du virus.

Aucun traitement n'est mis en place chez les Macropodidés, mais les animaux atteints sont isolés et des mesures générales d'hygiène sont alors appliquées [40].

### **H. 3. Pathologie tumorale**

Très peu de cas de néoplasies sont décrits chez les animaux du genre *Macropus*. Il s'agit souvent de découvertes fortuites faites à l'occasion d'une autopsie.

Chez des femelles captives, on a décrit des adénocarcinomes mammaires, des tumeurs du stroma ovarien chez *Macropus rufus* ainsi que des carcinomes malpighiens utérins et vaginaux chez *M. parma* (pour moins de 10 cas au total)

Deux cas de sertolinomes ont été décrits chez *Macropus rufus* [240].

### **H. 4. Troubles alimentaires et métaboliques**

L'obésité est fréquemment rencontrée chez les kangourous et wallabies vivant en captivité. L'excès de nourriture associé au manque d'exercice conduit souvent ces animaux à un état de surpoids qui est à l'origine d'une baisse de la fertilité chez les mâles comme chez les femelles [53].

L'hypovitaminose A, liée à une carence alimentaire, est à l'origine de problèmes tégumentaires mais également d'une diminution de la fertilité [40].

### **H. 5. Expulsions prématurées de la poche**

L'expulsion prématurée de la poche est fréquemment rencontrée en captivité mais parfois également à l'état sauvage.

Elle peut avoir plusieurs origines dont un nettoyage excessif de la poche par une mère stressée, une chute accidentelle lors d'une tentative de capture, ou l'expulsion par un jeune plus âgé qui tête toujours. Dans la nature, elle peut être la conséquence d'une fuite d'une mère paniquée en cas de danger. C'est le cas notamment lors d'incendies ou en présence d'un prédateur. Dans ce cas la mère se débarrasse parfois volontairement du petit pour retarder l'agresseur.

Lorsque l'expulsion se produit en captivité on peut tenter de remettre le petit dans la poche. L'ouverture de la marsupie est réduite avec de la bande adhésive chirurgicale ou quelques points de suture. La femelle est alors isolée au calme afin de limiter le stress. En cas de récurrence, on peut tenter d'élever le jeune à la main [40, 103].

En conclusion de cette partie consacrée à la physiologie de la reproduction chez les kangourous et les espèces apparentées, on retiendra la brièveté de la gestation dont la durée est sensiblement équivalente à celle d'un cycle œstral. Le petit, très immature à sa naissance poursuit son développement dans la poche marsupiale si caractéristique de ces espèces. Cette particularité ainsi que l'existence chez beaucoup de *Macropus* du phénomène de diapause embryonnaire, permet la production très rapide d'un nouveau petit en cas de perte du premier. La coexistence possible d'un petit dans la poche, d'un jeune non sevré et d'un embryon *in-utero* rend le cycle de reproduction des kangourous très productif. En cela ils sont particulièrement bien adaptés à leur environnement dont le climat peut être particulièrement rude et inhospitalier et où les sécheresses de plusieurs mois voire de plusieurs années sont monnaie courante [227, 246].

# **TROISIEME PARTIE :** **reproduction assistée**



La troisième partie de cette étude concerne l'intervention de l'homme dans la reproduction des kangourous et des espèces apparentées. La reproduction en captivité est d'abord évoquée suivie de la reproduction assistée au sens strict du terme.

## **A. REPRODUCTION EN CAPTIVITE**

Les stratégies concernant la reproduction des kangourous, wallabies et wallarous en captivité varient du tout au tout selon l'espèce et les conditions de détention. Pour les individus dont l'effectif à l'état sauvage est faible, on va chercher à favoriser la reproduction. Il en est de même pour les animaux d'élevages destinés à la vente en tant que nouveaux animaux de compagnie (N.A.C.). En revanche, pour certains animaux vivant dans des parcs zoologiques et dont l'effectif sauvage est suffisamment important, il convient de limiter la reproduction afin d'éviter la surpopulation et les bagarres qui en résultent.

### **A. 1. Favoriser la reproduction en captivité**

Les animaux du genre *Macropus* se reproduisent, en général, assez facilement en captivité. On peut néanmoins chercher à optimiser les conditions de reproduction et même intervenir au niveau de l'élevage des jeunes marsupiaux.

#### **A. 1. 1. Conditions d'élevage**

Afin d'optimiser leur reproduction, il est capital que les animaux soient détenus dans les meilleurs conditions possibles. Sans entrer dans les détails, il convient de rappeler un certain nombre de points essentiels.

##### **A. 1. 1. 1. Limiter le surpoids**

En premier lieu, il faut éviter l'obésité qui est fréquemment rencontrée chez ces animaux lorsqu'ils sont captifs. Le surpoids est en effet à l'origine d'une baisse de la fertilité. L'alimentation doit être adaptée au régime herbivore et distribuée en quantités raisonnables. Il faut éviter les excès de "friandises" comme le pain sec et les fruits. Par ailleurs, il convient de faciliter l'exercice et donc de limiter le surpoids en maintenant les animaux dans des enclos suffisamment spacieux. Ainsi, pour un enclos d'environ 170 m<sup>2</sup>, la densité maximale recommandée est de trois kangourous ou six wallabies [40, 54, 55].

##### **A. 1. 1. 2. Limiter les pressions microbiennes et parasitaires**

Afin de faciliter la reproduction, il convient bien-sûr que l'état sanitaire des animaux soit satisfaisant. Cela concerne la pathologie de l'appareil reproducteur, comme l'herpès-virose, mais également toutes les affections microbiennes ou parasitaires dont l'impact est plus indirect. En effet des animaux malades auront des taux de reproduction nettement moindres que des animaux sains. Les chances de survie des jeunes seront également compromises par un mauvais état sanitaire [3,

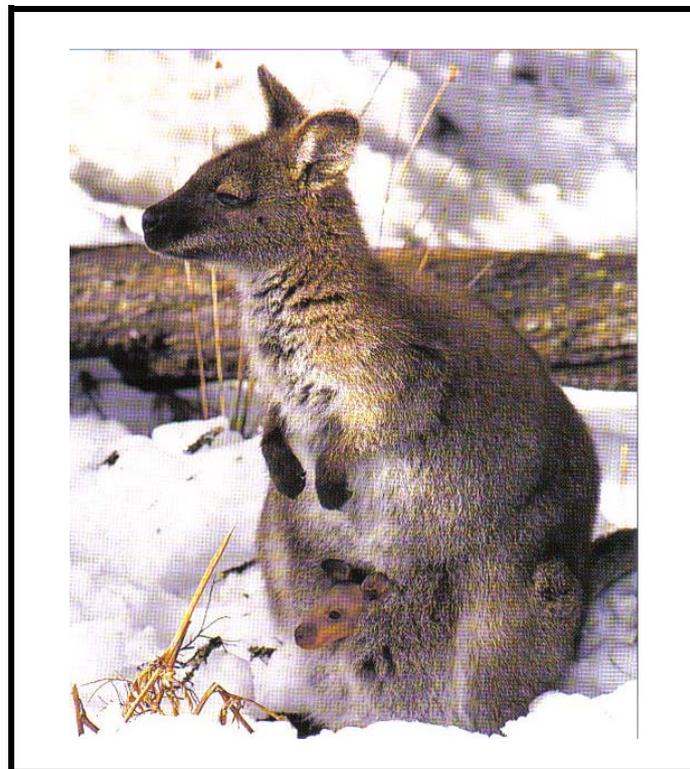
54, 55].

Il faut donc limiter la surpopulation et la promiscuité en disposant d'enclos de taille suffisante. Les bâtiments fermés doivent être entretenus et nettoyés soigneusement et régulièrement. Les animaux malades doivent, si possible, être isolés afin de prévenir toute contagion. Par ailleurs, il est souhaitable de traiter préventivement l'ensemble de l'effectif à l'aide d'antiparasitaires. Enfin, la ration alimentaire doit être équilibrée afin d'éviter les carences. Elle ne doit pas être distribuée à même le sol de façon à limiter les contaminations oro-fécales [40, 54, 55].

### A. 1. 1. 3. Limiter l'impact des conditions climatiques

Dans leur milieu naturel, les kangourous supportent des températures très élevées. En revanche, seules quelques espèces du genre *Macropus* vivent dans des régions d'Australie où il peut geler. En captivité, ils doivent pouvoir s'abriter du chaud et du froid dans des bâtiments adaptés. Dans le cas contraire, leur reproduction voire leur survie même peuvent être compromises par un climat inadapté. Pour *Macropus rufogriseus* qui est présent dans des régions froides de l'Australie comme la Tasmanie, le climat français ou nord-américain ne pose pas de problèmes du moment que l'animal dispose d'un abri (voir figure 45). La reproduction en captivité est aisée. *M. agilis*, en revanche, ne tolère pas de températures inférieures à 7° C. Il est peu aisé de le conserver sous nos climats et encore moins de le faire reproduire de façon optimale [40, 53, 67].

**Figure 45:** *Macropus rufogriseus* dans la neige durant l'hiver austral [d'après 42].



#### **A. 1. 1. 4. Limiter les facteurs de stress**

Il est souhaitable d'éviter de stresser les kangourous et wallabies captifs. En dehors des risques importants de mort subite ou de blessures en cas de panique, le stress est particulièrement défavorable aux mères possédant un petit dans la marsupie. Ce dernier risque en effet d'être prématurément éjecté, soit lors de sauts désordonnés soit par des toilettages compulsifs de sa mère. Dans tous les cas, sa survie sera compromise.

Il faut donc limiter les manipulations des animaux en captivité et éviter le contact avec des animaux au potentiel prédateur comme les chiens (*Canis familiaris*). Que ce soit à l'état sauvage avec les dingos (*Canis lupus dingo*) ou en milieu clos, les animaux du genre *Macropus* sont particulièrement stressés par les canidés [40, 53, 54, 55, 67].

#### **A. 1. 1. 5. Optimiser la composition du groupe**

La composition du groupe a évidemment une influence sur le succès de la reproduction en captivité. Le groupe idéal est composé d'un seul mâle pour plusieurs femelles d'une même espèce. La présence de plusieurs mâles rend en effet les conflits et les blessures fréquents. Le *sex-ratio* idéal est d'un mâle pour six femelles voire pour deux à quatre femelles chez *M. parma*. Si l'effectif de femelles est trop important un seul mâle ne peut toutes les fertiliser. Il est alors souhaitable de constituer deux groupes si cela est réalisable [9, 40, 54, 262].

Par ailleurs, il faut limiter les accouplements consanguins qui à terme aboutissent à une diminution de la fertilité, à la naissance d'individus malformés ou à des mortalités précoces de petits dans la marsupie. Il n'est donc pas souhaitable d'établir une colonie à partir d'un seul couple [9].

Les *Macropus* de plusieurs espèces peuvent cohabiter dans un même enclos. Il faut cependant se méfier des hybridations qui sont possibles entre individus de formats comparables. Les produits obtenus sont souvent stériles [21, 92, 134, 135, 170].

#### **A. 1. 2. Elevage à la main**

L'élevage dit "à la main" ou artificiel consiste à élever un jeune hors de la poche marsupiale. Il peut être mis en œuvre dans différents cas de figure.

##### **A. 1. 2. 1. Circonstances impliquant l'élevage à la main**

On peut être amené à élever artificiellement un jeune marsupial lorsque sa mère est décédée. Cela peut se produire en captivité si la mère meurt accidentellement ou de maladie. Dans leur milieu naturel, des petits kangourous orphelins sont souvent recueillis par les patrouilles de rangers qui les confient alors à des centres de soins. Il s'agit la plupart du temps de jeunes trouvés vivants dans la poche d'une mère morte, heurtée par un véhicule, ou tuée par un prédateur :Dingo (*Canis lupus dingo*), chien errant (*Canis familiaris*) ou renard (*Vulpes vulpes*).

On peut également être amené à élever un jeune marsupial à la main lorsqu'il est éjecté trop précocement de la marsupie. En captivité, il s'agit souvent d'un petit expulsé volontairement par une mère stressée et pour lequel les tentatives de

remises dans la poche se sont soldées par un échec. Dans la nature il s'agit souvent de jeunes éjectés accidentellement par leur mère fuyant un prédateur ou un incendie. Lorsqu'ils ont la chance d'être découverts rapidement et dans un état satisfaisant ils peuvent être confiés à un centre de sauvegarde de la faune en vue d'un élevage à la main.

Enfin, dans certains élevages de wallabies, on enlève volontairement le petit à sa mère afin de mieux l'habituer au contact de l'Homme pour en faire un véritable animal de compagnie. Cette pratique est fréquente dans les élevages nord-américains [40].

### A. 1. 2. 2. Mise en œuvre

Dans le cadre d'un élevage à la main il convient de surveiller attentivement la température corporelle et l'état d'hydratation du jeune animal. Plus il est jeune et moins bien il régule sa température. Les marsupiaux de moins de 120 jours, dépourvus de pelage, se refroidissent et se déshydratent particulièrement rapidement mais les animaux plus âgés restent incapables de réguler leur température jusqu'à 220 jours (pour *M. rufogriseus*). Ils doivent par conséquent être placés dans un incubateur dont la température varie selon l'âge du jeune (voir tableau 14). Enfin, on peut fabriquer une sorte de poche artificielle à l'aide d'une chaussette chez les très petits individus, ou avec une serviette pour les plus grands. Le jeune marsupial doit être maintenu dans un environnement calme, sombre et relativement humide (85 % d'humidité environ). Il doit être nettoyé, et ses fonctions d'élimination de l'urine et des fèces doivent être stimulées par massage de la région du cloaque.

**Tableau 14:** paramètres relatifs à l'élevage artificiel de jeunes *Macropus rufogriseus* [40, 103].

Age	Température ambiante souhaitable	Nombre de repas par 24 heures
Moins de 120 jours	34 ° à 35 °C	6 à 8
120 à 170 jours	32 ° à 34 °C	4 à 5
170 à 220 jours	28 °C	3 à 4
Plus de 220 jours	Température ambiante	1 à 2

Concernant l'alimentation, lors d'un élevage artificiel il faut fournir un lait pauvre en lactose sous peine de provoquer des intolérances digestives ou d'induire une cataracte juvénile. Il existe dans le commerce spécialisé destiné aux parcs

zoologiques des laits de substitution dont la formulation est adaptée à l'âge du marsupial. Si on ne peut en disposer, on peut utiliser du lait de vache ou du lait de chienne appauvri en lactose auquel on ajoute divers compléments vitaminiques et énergétiques (voir tableau 15). Les quantités à distribuer et le rythme à respecter sont fonction de l'espèce et de l'âge de l'individu. On se base sur 10 à 20 % de la masse corporelle par 24 heures. Ainsi un jeune *Macropus giganteus* d'un mois ingère 14 ml répartis en 8 repas par 24 heures alors qu'un petit de 5 mois prendra 96 ml en 5 repas. Peu avant le sevrage cette quantité est doublée et répartie sur seulement deux repas [9, 40, 103].

### A. 1. 2. 3. Résultats

Sans disposer de données chiffrées précises, on peut signaler que les chances de survie sont quasi nulles lors de l'élevage à la main d'un très jeune marsupial dépourvu de pelage et dont les yeux sont fermés et les oreilles non formées. En revanche, plus l'animal est âgé plus ses chances de survie sont élevées [40, 104].

**Tableau 15 : exemple de composition d'un lait artificiel adapté à un jeune *Macropus rufogriseus* [40, 103].**

Ingrédient	Quantité
Lait de vache appauvri en lactose	70 ml
Jaune d'œuf	2 cuillères à café
Huile végétale	3 ml
Yaourt	1 cuillère à café

### A. 1. 3. Transfert de jeune à une autre femelle que sa mère

Cette manipulation consiste à retirer un jeune marsupialisé à sa mère naturelle et à le placer dans la poche d'une autre femelle qui lui sert de mère de substitution [50].

#### A. 1. 3. 1. Animaux concernés

La mère de substitution peut appartenir à la même espèce de *Macropus* ou à une espèce différente. Elle peut même appartenir à un autre genre de marsupial proche de *Macropus*. Dans ce cas, l'espèce receveuse doit posséder des mensurations et des rythmes de croissance proches de ceux de la mère naturelle. Par ailleurs, la mère de substitution doit être facilement abordable, d'un caractère docile et calme. Il est possible de transférer un petit à une mère qui en allaitait déjà un de même stade de développement. Il est également possible que la mère

receveuse ne soit pas allaitante, voire qu'elle n'ait jamais été fécondée.

Le petit transféré, quant à lui, peut être d'âge variable mais plus il est jeune plus les chances de réussite sont élevées. Si la mère de remplacement était allaitante, le jeune transféré doit être approximativement du même âge que celui dont il prend la place. L'idéal est une différence d'âge inférieure à 5 jours. Entre 5 et 20 jours d'écart le transfert reste possible, mais au delà le petit transféré ne survivra pas [20, 103, 151, 211, 245, 250, 276].

### **A. 1. 3. 2. Mise en œuvre du transfert**

La future mère adoptive doit, si possible, être isolée des mâles. Si elle a déjà un jeune dans la marsupie, celui-ci lui est retiré. Dans le cas contraire, s'il est apte à se décrocher et à saisir volontairement la tétine, les deux petits peuvent cohabiter et se partager la tétine produisant le lait. Cependant, les chances de succès du transfert seront moindres c'est pourquoi, dans la pratique on retire systématiquement le petit légitime de la mère de substitution [50, 104].

Le jeune marsupial à transférer est retiré en douceur, par de douces tractions, de la tétine de sa mère. S'il est glabre, sa peau est enduite d'huile végétale afin de la protéger de la dessiccation. Il est ensuite enveloppé dans un sac de tissu doux (de type flanelle) et entouré de bouillottes. S'il est très jeune, on lui fait boire de l'eau tiédie à l'aide d'un compte gouttes. L'emploi d'un lait de substitution n'est pas indiqué sous peine de voir apparaître une diarrhée osmotique.

Le transfert doit avoir lieu dès que possible, dans la limite de 30 heures au maximum. Le jeune *Macropus* est placé dans la poche de la mère adoptive. En général il trouve seul et assez facilement la mamelle. Dans le cas contraire on peut l'aider. Il convient ensuite d'inspecter la marsupie de la femelle receveuse quotidiennement au cours des quelques jours suivant le transfert [104].

### **A. 1. 3. 3. Intérêts de la méthode**

Le transfert de jeunes marsupialisés est, en général couronné de succès. Il s'agit d'une méthode plus efficace que l'élevage artificiel et qui présente surtout un intérêt pour la sauvegarde d'espèces menacées. En effet on peut faire élever les petits dont l'espèce est en voie d'extinction par des femelles d'une espèce très représentée. La mère naturelle revient très vite en *œstrus* après retrait de son petit et elle peut enchaîner les gestations. Ceci peut permettre un accroissement rapide des effectifs des espèces rares [20, 41, 92, 250].

Chez des espèces très menacées de marsupiaux voisines des *Macropus* cette technique a d'ors et déjà permis d'accroître des effectifs en déclin depuis plus de 200 ans. Ainsi des jeunes "Victorian Brush-Tailed Rock wallabies" (*Petrogale penicilata*) ont été transférés avec succès dans la poche marsupiale de Tammar wallabies (*Macropus eugenii*). Ce programme a permis d'obtenir d'une même mère jusqu'à 6 petits par an au lieu d'un au maximum [276].

## **A. 2. Limiter la reproduction**

S'il est utile de favoriser la reproduction en captivité de certains kangourous, wallabies et wallarous, il peut être nécessaire dans certains cas d'en limiter la prolifération. Dans les parcs et jardins zoologiques, il est souhaitable d'éviter la

surpopulation ainsi que les bagarres ou la pathologie qui en découle. Par ailleurs, les techniques de contraception utilisées chez des animaux captifs peuvent être appliquées aux populations sauvages dont on souhaite limiter la prolifération [164, 165]. Des méthodes chirurgicales, mais aussi médicales peuvent être employées.

### A. 2. 1. Méthodes médicales

Plusieurs méthodes de contraception médicale peuvent être employées chez les Macropodidés, mâles ou femelles.

#### A. 2. 1. 1. Contraception médicale chez la femelle

La première méthode consiste à inhiber les cycles œstraux par administration de desloréline sous forme d'un implant sous cutané à libération progressive. Agoniste de la GnRH, cette substance inhibe le développement folliculaire mais pas la réactivation du blastocyste quiescent déjà présent. Chez un *Macropus eugenii* femelle, un implant dosé à 5 mg de desloréline suffit à inhiber la reproduction pour un à deux ans. Aucun effet secondaire de ce traitement n'a été rapporté et il présente l'avantage d'être totalement réversible. Ces implants n'ont montré aucun effet contraceptif sur les mâles aux dosages testés jusqu'à présent [40, 77, 78, 79, 80].

Une autre méthode utilise des implants sous cutanés de levonorgestrel. Testée sur des populations captives et sauvages de *Macropus eugenii* et *M. giganteus*, l'utilisation de ce progestatif permet d'inhiber l'œstrus sans répercussions sur la réactivation du blastocyste déjà conçu et sans incidence sur la lactation. Il semble que cette substance empêche la survenue du pic de LH précédant l'œstrus. Sa durée d'action peut atteindre 5 ans, et on n'a pas noté d'effet secondaire jusqu'à présent [98, 164, 165].

Un autre mode de contraception consiste à inhiber la réactivation du corps jaune quiescent après la sortie de la poche du jeune précédent. Expérimentée chez *Macropus rufogriseus*, la méthode consiste à injecter quotidiennement de la prolactine ou de la dompéridone. Antagoniste de la dopamine, cette dernière substance entraîne la libération de prolactine endogène et donc la persistance du corps jaune. Il n'y a donc pas d'ovulation après l'arrêt de la lactation. Il s'agit cependant d'une méthode contraignante de part les manipulations quotidiennes qu'elle requiert. Elle n'est donc utilisée qu'à des fins expérimentales [14, 40, 122].

Utilisée pour réduire la population australienne de renards (*Vulpes vulpes*) ou de chats sauvages (*Felis catus*) la cabergoline entraîne chez ces animaux des avortements et de la mortalité néo-natale. Comme elle est distribuée sous forme d'appâts, elle est susceptible d'être ingérée par des kangourous ou des wallabies. Son action a donc été étudiée chez ces marsupiaux pour lesquels elle s'est montrée inactive aux doses habituelles présentes dans les appâts. A forte dose, par voie injectable, elle compromet la lactation et la survie du jeune en inhibant la prolactine. [76, 142].

Enfin, des études ont montré qu'il était potentiellement possible d'inhiber l'œstrus par des techniques d'immunocontraception utilisant des sérums anti zone pellucide d'origine porcine [111].

### **A. 2. 1. 2. Contraception médicale chez le mâle**

Des méthodes d'immunocontraception ont également été expérimentées avec succès chez des *Macropus eugenii* mâles. Le principe consiste à fabriquer un sérum contenant des IgG anti-spermatozoïdes homologues. Après injection, les immunoglobulines se fixent sur les spermatozoïdes de l'animal traité et en bloquent les antigènes de surface ce qui inhibe la fécondation [2].

### **A. 2. 2. Méthodes chirurgicales**

Chez le mâle, comme chez la femelle, il est possible de castrer définitivement l'animal par des méthodes chirurgicales pratiquées sous anesthésie générale. Chez le mâle, la vasectomie est possible mais non pratiquée sur les individus vivant dans les parcs animaliers. Elle ne limite pas les bagarres entre mâles, contrairement à la castration [103, 104].

#### **A. 2. 2. 1. Protocoles anesthésiques**

Différents protocoles sont disponibles pour anesthésier un *Macropus* en vue de sa stérilisation (Voir annexe 2). Bien qu'une anesthésie fixe soit possible, un protocole d'anesthésie gazeuse est fortement conseillé. En effet, même à jeûn, les Macropodidés courent un risque important de régurgitations.

Afin de diminuer les risques encourus, il est souhaitable de limiter le stress lié à la capture. Pour des animaux peu habitués à être manipulés, l'usage de la télé-anesthésie peut être recommandé.

Quel que soit le protocole choisi, on conseille d'intuber l'animal. Cette manœuvre n'est cependant pas aisée compte-tenu de la conformation de la cavité buccale des Macropodidés.

Durant l'anesthésie la profondeur de la sédation, la fréquence cardiaque, la fréquence respiratoire et la température seront particulièrement surveillés [40].

#### **A. 2. 2. 2. Technique de stérilisation des femelles**

Chez les femelles on peut pratiquer soit l'ovario-hystérectomie, soit l'ovario-vagino-hystérectomie. La seconde technique est la moins usitée car elle nécessite une dissection fine des uretères qui sont difficiles à isoler, particulièrement chez les individus obèses fréquemment rencontrés en captivité.

Après avoir anesthésié l'animal, on pratique une incision médiane de la paroi ventrale de l'abdomen. La meilleure voie d'abord est la paroi interne de la poche marsupiale, en prenant garde de ne pas léser les mamelles. Après ouverture de la paroi abdominale, on ligature les vaisseaux ovariens puis on pratique une incision située entre les ligatures et les gonades qui sont ainsi séparées de leur site d'insertion. Dans le cas d'une ovario-hystérectomie, l'étape suivante consiste à clamber, à ligaturer, puis à sectionner l'utérus au niveau de sa jonction avec les canaux vaginaux. S'il est possible d'isoler et de disséquer finement les uretères, on peut pratiquer une ovario-vagino-hystérectomie. Dans ce cas la ligature et la section se feront non sur l'utérus mais sur le vagin médian, le plus près possible de la jonction entre le sinus uro-génital la vessie. L'intervention se termine par la suture de la paroi abdominale en distinguant les plans musculaire et sous cutané. Il est souhaitable de ne pas laisser de points apparents au niveau de la peau sous peine

qu'ils soient léchés, voire grignotés et qu'un abcès de paroi ne se forme. On conseille l'usage d'analgésiques post-opératoires [40, 104].

### **A. 2. 2. 3. Technique de castration des mâles**

Chez les *Macropus* mâles, après avoir anesthésié l'individu, rasé puis désinfecté le site, on pratique une incision médiane de la peau du *scrotum*. Les cordons spermatiques sont alors isolés, clampés puis ligaturés près de la paroi abdominale. La section des cordons en aval des ligatures permet de retirer les testicules, recouverts de leurs enveloppes. Le site est refermé à l'aide de points sous-cutanés et des analgésiques sont utilisés durant la phase post-opératoire [40, 103].

## **B. REPRODUCTION ASSISTEE AU SENS STRICT**

Au sens strict du terme, la reproduction assistée correspond aux différents actes ayant trait à la reproduction pour lesquels l'homme intervient directement sur les gamètes ou les embryons. Un certain nombre de techniques ont été mises en œuvre ou sont actuellement expérimentées chez les Macropodidés.

La reproduction assistée a pour objectif de faire progresser les connaissances fondamentales sur la reproduction, mais aussi d'améliorer les chances de conservation des espèces menacées [105, 163].

### **B. 1. Induction de la réactivation blastocystaire**

Il est possible de réactiver artificiellement un blastocyste en utilisant différentes méthodes.

#### **B. 1. 1. Quiescence lactationnelle**

S'il s'agit d'une quiescence d'origine lactationnelle, il suffit de retirer le jeune de la poche marsupiale. Dans le cas de *Macropus eugenii*, la *blastula* reprend son développement 5 à 6 jours plus tard et la naissance d'un nouveau petit intervient 26 jours après [29, 59, 89, 90, 92, 206].

#### **B. 1. 2. Quiescence saisonnière**

Si la quiescence est d'origine saisonnière, on peut agir à différents niveaux. Chez *Macropus eugenii* et *M. rufogriseus* une injection unique intramusculaire de 5 mg/kg de bromocriptine, agoniste de la dopamine, entraîne une réactivation du blastocyste. La reprise de développement se fait alors qu'il y ait ou non un petit allaité dans la poche [29, 32, 122].

On peut également simuler les conditions de la photopériode favorables à la reprise de la reproduction en enfermant les animaux dans un local éclairé artificiellement. Chez *Macropus eugenii* on utilise deux lampes fluorescentes de 40 Watts simulant la lumière du jour et placées à 1 m 80 au dessus des animaux. Des intensités de 40 à 360 lux sont notées et des zones d'ombre sont ménagées. Un éclairage de 15 heures par jour entraîne la reprise du développement du blastocyste puis une mise bas suivie d'un *œstrus post-partum*. Dans la pratique, cependant, les kangourous et wallabies s'adaptent mal à la vie en espace confiné [30, 31].

Enfin, l'administration de mélatonine sous forme injectable de 400 ng/kg en fin d'après midi sur 3 à 5 jours consécutifs, permet de lever la quiescence saisonnière [14, 122].

### **B. 2. Induction de l'ovulation et de la super-ovulation**

Différentes méthodes de stimulation hormonale ont été testées afin de favoriser l'ovulation des femelles *Macropus* voire d'aboutir à des super-ovulations. Ces études ont à la fois un but purement expérimental (accroître la quantité de matériel de recherche) et un intérêt dans le cadre de la préservation des espèces menacées [2, 90, 140].

Les premières techniques utilisées ont recouru à des injections de PMSG induisant la croissance de plusieurs follicules, suivies d'injections de GnRH provoquant la maturation des ovocytes et l'ovulation. A l'heure actuelle, les protocoles les plus employés font appel à des injections de FSH suivies d'une injection de LH d'origine porcine. Chez *Macropus eugenii*, 8 injections de 6 mg de FSH porcine sont pratiquées à 12 heures d'intervalle 4 jours de suite. Le 5<sup>ème</sup> jour, une injection unique de 4 mg de LH porcine est pratiquée. L'ovulation multiple se produit 36 h plus tard et permet de recueillir de 7 à 13 ovules contre 2 à 3 avec les méthodes précédentes. Par ailleurs ce type de stimulation est efficace que la femelle soit ou non en période de reproduction et est active sur les deux ovaires, contrairement aux méthodes plus anciennes [140, 159, 206, 207].

### B. 3. Prélèvement et conservation des gamètes

#### B. 3. 1. Prélèvement et conservation des spermatozoïdes

Le prélèvement des gamètes mâles se fait principalement selon deux méthodes. Toutes deux se pratiquent sous anesthésie générale gazeuse. La première et la plus couramment employée est la technique de l'électro-éjaculation. La seconde méthode, plus récente, consiste à prélever les spermatozoïdes par ponction au niveau de l'épididyme. Les deux techniques donnent de bons résultats en termes de viabilité et de motilité. Elles sont mises en œuvre chez des wallabies (*Macropus eugenii*) comme chez les grands kangourous (*Macropus giganteus*) [105, 126, 127, 128, 129, 162, 174].

Les protocoles d'électro-éjaculation sont bien connus chez *Macropus eugenii*. On utilise une sonde rectale d'un diamètre de 10 mm dont les électrodes de 30 mm sont orientées longitudinalement et reliées à un générateur de 20 Hz. Le pénis, soigneusement nettoyé, est placé dans un tube stérile contenant le milieu de conservation. La sonde est introduite dans le *rectum* sur une longueur d'environ 10 cm et des impulsions électriques entrecoupées de périodes de repos de 30 secondes sont appliquées. Des séries de 10 impulsions de 3 secondes à des voltages croissants sont pratiquées (voir tableau 16) [174]

**Tableau 16: voltages utilisés lors des protocoles d'électro-éjaculation chez *Macropus eugenii* [d'après 174]**

séries	Voltages utilisés		
	1 et 2	2 V	3 V
3	3 V	4 V	5 V

Les volumes d'éjaculat obtenus varient entre 1,2 et 5 ml. La motilité se situe dans une fourchette de 73 à 95 % et la concentration en spermatozoïdes entre 5,8 et 113 millions de spermatozoïdes par ml [174].

La conservation à court terme des spermatozoïdes peut se faire dans différents milieux. Dilué dans une solution saline additionnée de glucose et de jaune d'œuf, et maintenu à 5 °C le sperme se conserve environ 48 heures. La conservation à plus long terme pose un certain nombre de problèmes. Des études récentes portent sur les effets de la cryoconservation sur l'intégrité des membranes, les fonctions mitochondriales et la motilité des spermatozoïdes après décongélation. Différents cryoprotecteurs ont été expérimentés dont le glycérol, le plus fréquemment employé, mais qui présente une certaine cytotoxicité. A l'heure actuelle l'usage d'autres substances comme le diméthylsulfoxyde et le diméthylacétamide semble être des alternatives intéressantes à l'emploi du glycérol [105, 126, 127, 128, 129, 145, 158, 161].

Le recueil des spermatozoïdes des kangourous et des wallabies a plusieurs objectifs. Le premier est l'étude de leur anatomie et de leur ultrastructure. Ces dernières années les techniques d'examen se sont beaucoup améliorées permettant des observations de plus en plus fines. A l'heure actuelle, beaucoup d'études portent sur la structure et les propriétés de l'acrosome ainsi que sur leurs conséquences sur les techniques de reproduction assistée. La seconde utilité de ces prélèvements est l'évaluation de la fertilité des mâles via le nombre, la forme et la motilité des gamètes recueillis. Cette évaluation est utile dans le cadre d'essai de protocoles de contraception médicale, mais également dans l'étude du caractère saisonnier de la qualité du sperme de certaines espèces de *Macropus*. Enfin, depuis quelques années, le recueil des gamètes est utilisé à des fins de recherche dans les domaines de l'insémination artificielle et de fécondation *in-vitro* [158, 174, 212, 233, 234, 235, 255, 267].

### **B. 3. 2. Prélèvement et conservation des ovocytes**

Les ovocytes sont le plus souvent prélevés chirurgicalement. Après une anesthésie générale gazeuse, une laparotomie est pratiquée permettant un accès aux follicules ovariens. On peut également procéder par coelioscopie. Compte tenu du caractère invasif de la méthode, le prélèvement d'ovocytes de Marsupiaux intervient généralement suite à un protocole de superovulation. L'ensemble de ces manœuvres n'affecte pas la carrière reproductive ultérieure des femelles donneuses [146].

Il est également possible de collecter des ovocytes après ovulation. Dans ce cas ils sont recueillis dans l'oviducte de la femelle donneuse. Ces ovocytes présentent la particularité d'être recouverts de leur manteau mucoïde ce dont on doit en tenir compte dans leur utilisation future [2, 137, 138, 140, 204].

Les oocytes prélevés peuvent être mis en incubation dans des milieux de culture conservés à 35 °C. Ils peuvent, si nécessaire, achever leur maturation *in-vitro*. Cependant ils ne se conservent pas plus de quelques jours. Il est possible de congeler du tissu ovarien ou des oocytes et un certain nombre d'études actuelles portent sur les modalités de la cryoconservation [144, 147].

## **B. 4. Insémination artificielle**

### **B. 4. 1. Définition**

L'insémination artificielle est une méthode de reproduction assistée qui consiste à déposer de la semence directement dans les voies génitales d'une femelle sans qu'il y ait coït. Le but recherché est d'obtenir une fécondation, suivie d'une gestation. La technique se déroule en plusieurs étapes dont la première est d'induire un *œstrus* chez une ou plusieurs femelles. La seconde consiste à recueillir de la semence mâle puis à l'introduire dans les voies génitales femelles afin de provoquer une rencontre fécondante avec le ou les ovocytes produits. Peu de tentatives d'insémination artificielle chez des *Macropus* sont citées dans la littérature [160, 174].

### **B. 4. 2. Mise en œuvre chez les *Macropus***

Chez les Marsupiaux comme chez les Euthériens, les expériences ont porté sur un certain nombre de facteurs de variation dans la méthode. Le premier a été le type de semence à utiliser : Fraîche, réfrigérée ou congelée, obtenue par ponction épидидymaire ou par électro-éjaculation. Le second point à définir a été le meilleur moment pour pratiquer l'insémination ainsi que le site optimal de dépôt de la semence dans les voies génitales de la femelle (sinus uro-génital, cul de sac vaginal, utérus par cathétérisme trans-cervical ou par injection directe). En effet, chez les Macropodidés, l'obtention d'un *œstrus* est une démarche relativement simple car on peut profiter de l'*œstrus* qui a lieu *post-partum*. En premier lieu on retire le petit de la poche d'une ou plusieurs femelles. La réactivation blastocystaire qui suit cette manœuvre entraîne la naissance d'un petit 26 jours plus tard et un *œstrus* dans les heures qui suivent la naissance [160, 174].

### **B. 4. 3. Résultats**

Les techniques d'insémination artificielle ont longtemps été infructueuses chez les kangourous et les wallabies. Les premiers, et seuls jeunes issus d'une insémination artificielle ne sont nés qu'en 2004. Les 3 petits obtenus l'ont tous été par insémination intra-utérine (sous laparoscopie) avec du sperme frais recueilli par électro-éjaculation ou issu de ponction au niveau de l'épididyme. L'insémination avait eu lieu 18 heures *post-partum* pour une des femelles, et respectivement 43 et 47 heures après pour les deux autres [174].

Auparavant, en 1998, des ovules fécondés et des embryons avaient été obtenus après insémination intra-utérine de sperme frais obtenu par électro-éjaculation. Les femelles avaient toutes subi un protocole de super-ovulation et ont été inséminées dans les 4 à 6 heures précédant théoriquement l'ovulation. Aucune n'a mis bas [160].

## **B. 5. Fécondation *in-vitro***

### **B. 5. 1. Définition**

La fécondation *in-vitro* (FIV) dite conventionnelle, consiste à mettre en présence, un ovocyte mature et des spermatozoïdes ayant acquis leur capacitation.

Le but de la technique est d'obtenir une fécondation en dehors du corps de la femelle. On peut ensuite implanter les embryons obtenus dans l'utérus de la femelle donneuse ou d'une autre femelle. On peut aussi les mettre en culture, voire les congeler.

En dehors de cette méthode "classique", d'autres techniques ont vu le jour dont l'injection intra-cytoplasmique de sperme ou ICSI (IntraCytoplasmic Sperm Injection). Il s'agit là d'injecter un seul spermatozoïde dans le cytoplasme de l'ovocyte. Une méthode alternative dite SUZI (SUBZonale Insemination) pratique cette injection dans la zone pellucide de l'ovocyte [137, 138, 204].

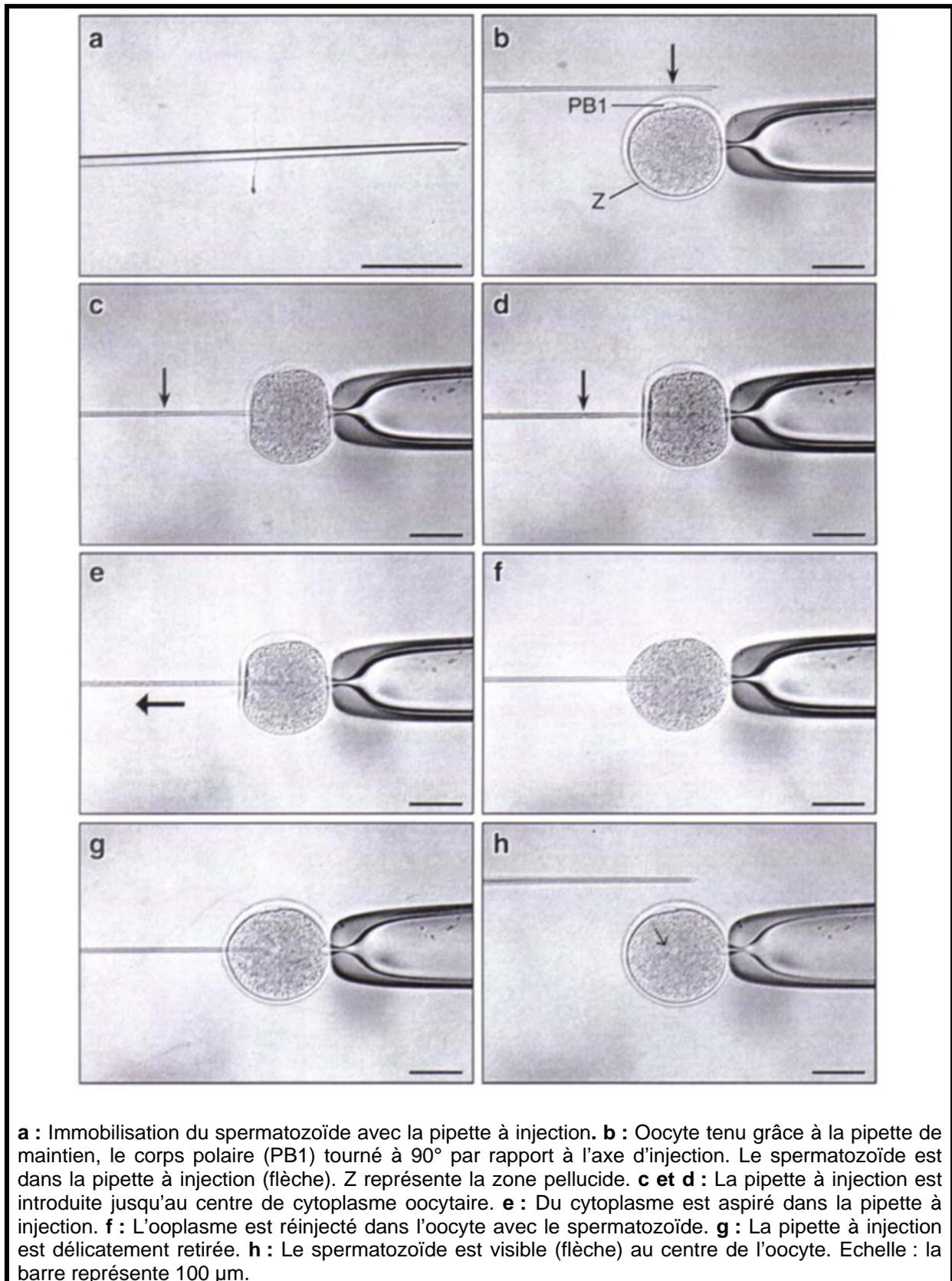
### **B. 5. 2. Mise en œuvre et résultats chez les *Macropus***

La fécondation *in-vitro* par les méthodes dites conventionnelles a toujours été un échec chez les Marsupiaux. La plus grande difficulté rencontrée est liée à l'absence d'agrégation entre l'ovocyte et le spermatozoïde. En revanche, des fécondations par injection intra-cytoplasmique de spermatozoïde (ICSI) ont été expérimentées avec succès ces dernières années (voir la figure 46).

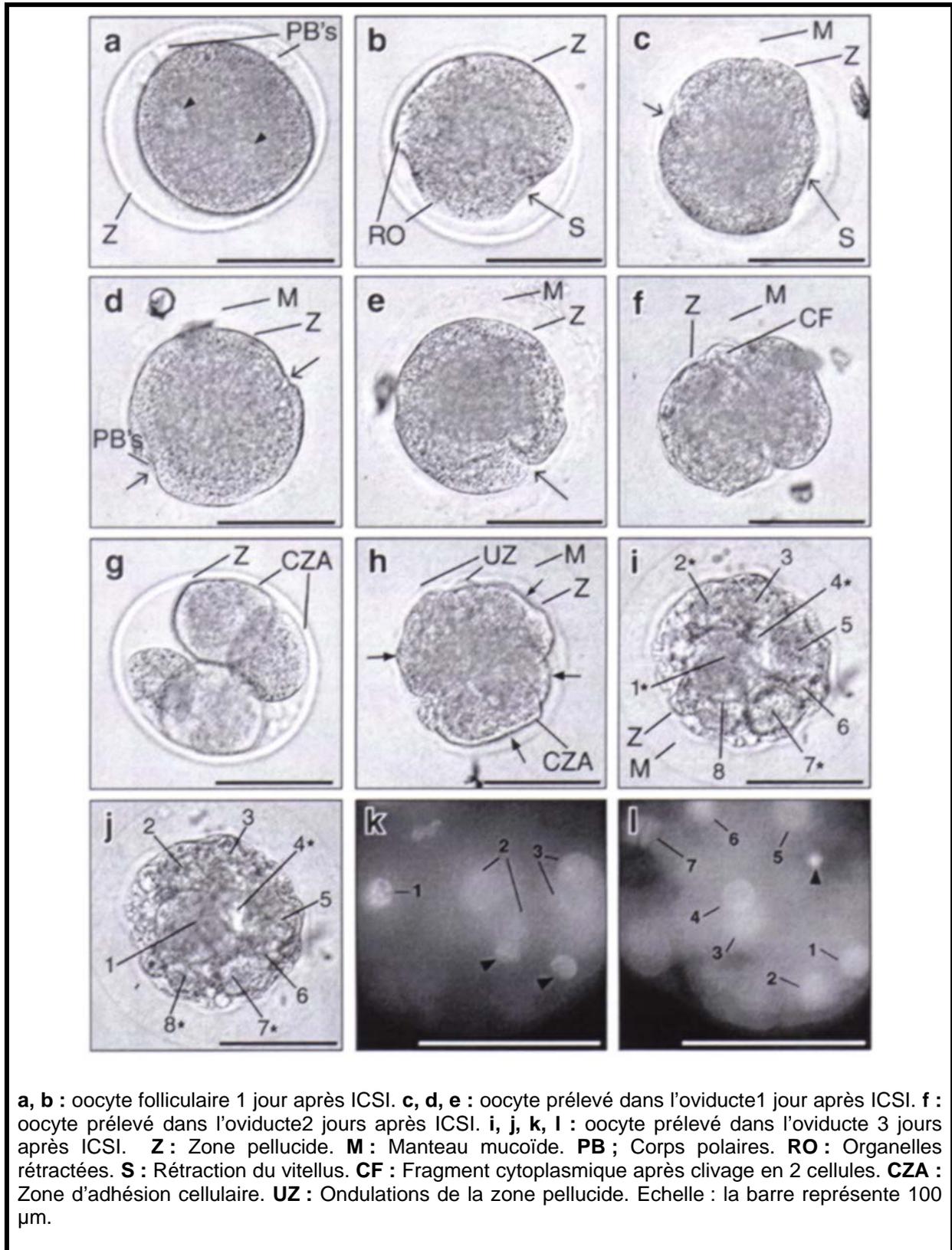
Elles ont montré des taux de réussite variables mais non nuls. Dans le cadre de ces techniques il est possible d'utiliser des oocytes prélevés dans les follicules de Graaf ou dans les oviductes. Dans ce dernier cas, la présence du manteau mucoïde n'affecte pas le taux de réussite de l'opération. Le fait que les oocytes aient été prélevés matures ou qu'ils aient fini leur maturation *in-vitro* n'a pas non plus de conséquence sur le succès de ce mode de fécondation (voir figures 46, 47 et 48).

Jusqu'à présent, les produits issus de ces fécondations *in-vitro* ne sont pas allés au-delà des stades primitifs à 8 cellules [137, 138, 204].

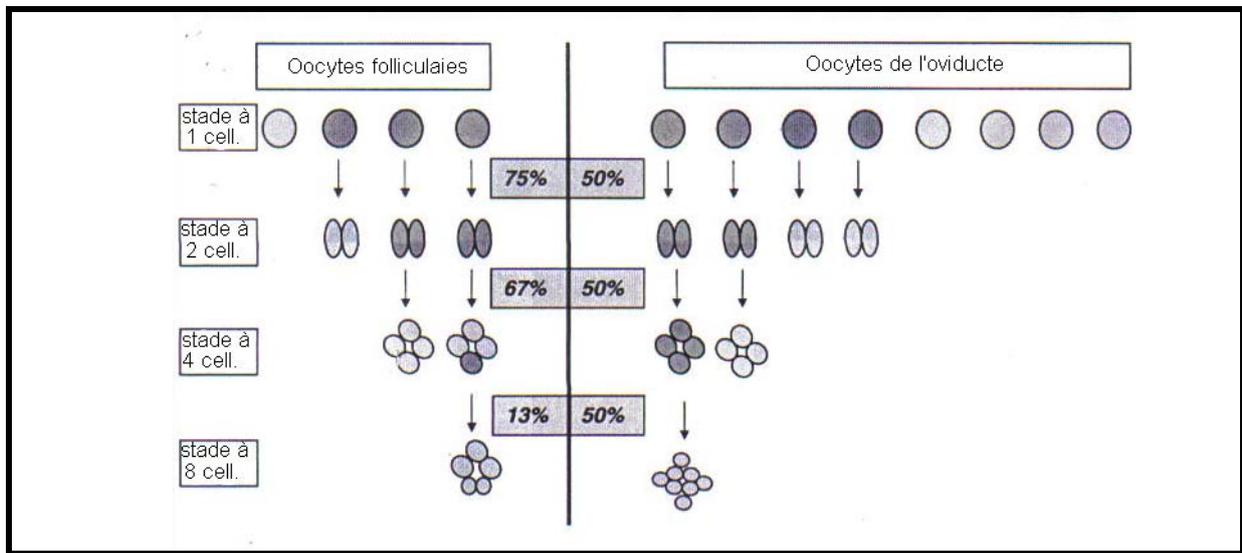
**Figure 46 :** mise en œuvre d'une fécondation par injection intra-cytoplasmique (ICSI) chez *Macropus eugenii* [d'après 204].



**Figure 47 : développement d'un embryon après une fécondation par injection intra-cytoplasmique (ICSI) chez *Macropus eugenii* [d'après 204].**



**Figure 48: pourcentage de poursuite de développement d'un embryon après une fécondation par injection intra-cytoplasmique (ICSI) chez *Macropus eugenii* selon l'origine de l'ovocyte [d'après 204].**



## B. 6. Culture embryonnaire

Des cultures d'embryons de *Macropus eugenii* ont été récemment mises en œuvre avec succès. Elles ne sont cependant pas allées au-delà d'une survie de 78 heures. A l'heure actuelle, différents protocoles et milieux de culture sont à l'étude afin d'améliorer les résultats de ces techniques très récentes chez les marsupiaux [81, 172].

## B. 7. Autres techniques

Des greffes hétérologues de tissu ovarien de *Macropus eugenii* sur des receveurs Euthériens (des souris, *Mus musculus*) ont été réalisées. La technique a consisté à prélever du tissu ovarien sur des jeunes femelles de 50 jours encore dans la poche puis à le congeler. Après décongélation, le tissu gonadique a été greffé à des souris chez lesquelles il s'est développé. Des follicules sont arrivés à maturité et des corps jaunes se sont formés. Des hormones ovariennes ont été produites influant sur l'animal receveur. Ces techniques, outre leur intérêt purement théorique, pourraient faire partie des pistes à explorer dans le cadre de la sauvegarde des espèces menacées [147].

Aucune donnée concernant la congélation ou le transfert d'embryons n'est disponible chez les espèces de *Macropus*.

A l'heure actuelle, l'intervention de l'homme dans la reproduction des Marsupiaux poursuit plusieurs objectifs majeurs. Le premier vise au maintien voire à l'augmentation des effectifs des espèces menacées. Cela passe par l'amélioration de l'élevage en captivité, l'amélioration des techniques de transfert de jeunes, ainsi que la poursuite de la mise au point des techniques de reproduction assistée. Le second pôle d'intervention se situe dans le contrôle de la surpopulation sauvage ou captive de certaines espèces de kangourous et wallabies. Les méthodes de contraception

offrent une alternative aux anciennes mesures d'abattage des individus en surnombre.

# CONCLUSION

Les wallabies, les kangourous et les wallarous sont les représentants du genre *Macropus*. Il s'agit d'animaux dont le mode de reproduction est très différent de celui des Euthériens. Certains de ces Marsupiaux australiens ainsi que certaines espèces proches sont actuellement considérés comme menacés. La compréhension de leur mode de reproduction et de ses particularités constitue donc un enjeu majeur dans le cadre de leur conservation. En effet, la mise en œuvre d'un certain nombre de méthodes de reproduction assistée a pour préalable la parfaite connaissance des différents processus de la physiologie et de la chimie de la reproduction. Bien que les connaissances dans ces domaines aient beaucoup progressé au cours de ces dernières années, il reste encore beaucoup à étudier. La pathologie de la reproduction est très mal connue et peu étudiée.

Par ailleurs, si certains représentant du genre *Macropus* semblent actuellement menacés, d'autres en revanche sont en net surnombre. Dans les zones de culture, les dégâts qu'ils engendrent poussent les autorités à les supprimer par des campagnes d'abattage de moins en moins populaires. Les études actuelles sur les méthodes de contraception utilisables chez les Kangourous sauvages représentent l'avenir du contrôle de leurs populations. Il reste donc beaucoup à faire dans ce domaine.

Enfin, l'étude du mode de reproduction des Macropodidés s'inscrit dans l'étude plus générale des facteurs de l'adaptation de ces animaux au milieu parfois très hostile qui les environne.

La reproduction des kangourous, des wallabies, des wallarous mais également des autres Marsupiaux est un sujet déjà bien cerné. Mais les connaissances dans ce domaine ne demandent qu'à être affinées dans les années qui viennent.



# BIBLIOGRAPHIE

**1. ACLAND H.M.**

Parma wallaby *herpesvirus* infection. *J Wildlife Dis.* 1981, **17**(3), 471-477.

**2. ASQUITH K.L., KITCHENER A.L., KAY D.J.**

Immunisation of the male tammar wallaby (*Macropus eugenii*) with spermatozoa elicits epididymal antigen-specific antibody secretion and compromised fertilisation rate. *J Reprod Immunol.* 2006, **69**(2):127-47.

**3. BASSO W., VENTURINI M.C., MORE G., QUIROGA A., BACIGALUPE D., UNZAGA J.M., LARSEN A., LAPLACE R., VENTURINI L.**

Toxoplasmosis in captive Bennett's wallabies (*Macropus rufogriseus*) in Argentina. *Vet Parasitol.* 2007, **144**(1-2):157-61.

**4. BATHGATE R.A., SIEBEL A.L., TOYOTE P., CLAASZ A., MACRIS M., TREGEAR G.W., PARRY L.J.**

Purification and characterization of relaxin from the tammar wallaby (*Macropus eugenii*): bioactivity and expression in the corpus luteum. *Biol Reprod.* 2002, **67**(1):293-300.

**5. BAUDINETTE R.V., GANNON B.J., RYALL R.G., FRAPPEL P.B.**

Changes in metabolic rates and blood respiratory characteristics during pouch development of a marsupial, *Macropus eugenii*. *Respir Physiol.* 1988, **72**(2):219-28.

**6. BELL K., Mc KENZIE H.A., MULLER V., SHAW D.C.**

Comparative studies of alpha-lactalbumin and lysozyme: the proteins of kangaroo (*Megaleia rufa* and *Macropus giganteus*) and horse (*Equus caballus*). *Mol Cell Biochem.* 1980, **29**(1):3-9.

**7. BELOV K., HARRISON G.A., COOPER D.W.,**

Cloning of the red kangaroo (*Macropus rufus*) follicle stimulating hormone beta subunit. *Reprod Fertil Dev.* 1998, **10**(3):289-91.

**8. BERGER P.J., SHARMAN G.B.**

Progesterone-induced development of dormant blastocysts in the tammar wallaby, *Macropus eugenii* Desmarest; *Marsupialia*. *J Reprod Fertil.* 1969, **(2)**:201-10.

**9. BERTHET-JULIER C.**

Les kangourous: genre *Macropus* et *Wallabia*. Th. : Med. Vet. : Faculté de médecine de Créteil, 1993-ALFORT-97, 417 p.

**10. BIRD P.H., HENDRY K.A., SHAW D.C., WILDE C.J., NICHOLAS K.R.**

Progressive changes in milk protein gene expression and prolactin binding during lactation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Mol Endocrinol.* 1994, **13**(2):117-25.

**11. BOUSSARIE D., SCHILLIGER L., RIVAL F.**

*Vade-mecum* d'anesthésie des NAC. Paris, éditions MED'COM, 2002, 128 p.

**12. BRENNAN A.J., SHARP J.A., DIGBY M.R., NICHOLAS K.R.**

The tammar wallaby: a model to examine endocrine and local control of lactation. *IUBMB Life*. 2007, **59**(3):146-50.

**13. BREW K., STEINMAN H.M., HILL R.L.**

A partial amino acid sequence of -lactalbumin-I of the grey kangaroo (*Macropus giganteus*). *J Biol Chem*. 1973, **248**(13):4739-42.

**14. BRINKLOW B.R., LOUDON A.S.**

Effect of exogenous prolactin and bromocriptine on seasonal reproductive quiescence in the Bennett's wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*). *J Endocrinol*. 1989, **120**(2):189-93.

**15. BRINKLOW B.R., LOUDON A.S.**

Evidence for a circannual rhythm of reproduction and prolactin secretion in a seasonally breeding macropodid marsupial, the Bennett's wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*). *J Reprod Fertil*. 1993, **98**(2):625-30.

**16. BUTLER C.M., SHAW G., RENFREE M.B.**

Development of the penis and clitoris in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Anat Embryol (Berl)*. 1999, **199**(5):451-7.

**17. CHATURAPANICH G., JONES R.C.**

Morphometry of the epididymis of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*, and estimation of some physiological parameters. *Reprod Fertil Dev*. 1991, **3**(6):651-8.

**18. CHATURAPANICH G., JONES R.C., CLULOW J.**

Role of androgens in survival of spermatozoa in epididymis of tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil*. 1992, **95**(2):421-9.

**19. CHEUNG T.C., HEARN J.P.,**

Molecular cloning and tissue expression of the gonadotrophin-releasing hormone receptor in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Reprod Fertil Dev*. 2002, **14**(3-4):157-64.

**20. CLARK M.J.**

Growth of pouch-young of the red kangaroo in the pouches of fosters mothers of the same species. *Int Zoo Yb*. 1968, **8**, 102-106.

**21. CLOSE R.L., LOWRY P.S.**

Hybrids in marsupial research. *Aust J Zool*. 1990, **37**(2-4), 259-267.

**22. CLULOW J., JONES R.C., MURDOC R.N.**

Maturation and regulation of the motility of spermatozoa in the epididymis of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil*. 1992, **94**(2):295-303.

- 23. COLLET C., JOSEPH R., NICHOLAS K.**  
Molecular cloning and characterization of a novel marsupial milk protein gene. *Biochem Biophys Res Commun.* 1989, **164**(3):1380-3.
- 24. COLLET C., JOSEPH R., NICHOLAS K.**  
Cloning, cDNA analysis and prolactin-dependent expression of a marsupial alpha-lactalbumin. *Reprod Fertil Dev.* 1990, **2**(6):693-701.
- 25. COLLINS J.G., BRADBURY J.H., TRIFONOFF E., MESSER M.**  
Structures of four new oligosaccharides from marsupial milk, determined mainly by <sup>13</sup>C-n.m.r. spectroscopy. *Carbohydr Res.* 1981, **92**(1):136-40.
- 26. COVENEY D., SHAW G., RENFREE M.B.**  
Effects of oestrogen treatment on testicular descent, inguinal closure and prostatic development in a male marsupial, *Macropus eugenii*. *Reproduction.* 2002, **124**(1):73-83.
- 27. COVENEY D., SHAW G., HUTSON J.M., RENFREE M.B.**  
The development of the *gubernaculum* and inguinal closure in the marsupial *Macropus eugenii*. *J Anat.* 2002, **201**(3):239-56.
- 28. COVENEY D., SHAW G., HUTSON J.M., RENFREE M.B.**  
Effect of an anti-androgen on testicular descent and inguinal closure in a marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Reproduction.* 2002, **124**(6):865-74.
- 29. CURLEWIS J.D., LOUDON A.S.**  
Experimental manipulations of prolactin following removal of pouch young or bromocriptine treatment during lactational quiescence in the Bennett's wallaby. *J Endocrinol.* 1988, **119**(3):405-11.
- 30. CURLEWIS J.D., LOUDON A.S.**  
The role of refractoriness to long daylength in the annual reproductive cycle of the female Bennett's Wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*). *J Exp Zool.* 1989, **252**(2):200-6.
- 31. CURLEWIS J.D., WHITE A.S., LOUDON A.S.**  
The onset of seasonal quiescence in the female Bennett's wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*). *J Reprod Fertil.* 1987, **80**(1):119-24.
- 32. CURLEWIS J.D., WHITE A.S., LOUDON A.S., Mc NEILLY A.S.**  
Effects of lactation and season on plasma prolactin concentrations and response to bromocriptine during lactation in the Bennett's wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*). *J Endocrinol.* 1986, **110**(1):59-66.
- 33. DALY K.A., LEFEVRE C., NICHOLAS K., DEANE E., WILLIAMSON P.**  
Characterization and expression of Peroxiredoxin 1 in the neonatal tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol.* 2008 **149**(1):108-19.

- 34. DALY K.A., LEFEVRE C., NICHOLAS K., DEANE E., WILLIAMSON P.**  
CD14 and TLR4 are expressed early in tammar (*Macropus eugenii*) neonate development. *J Exp Biol.* 2008, **211**(Pt 8):1344-51.
- 35. DALY K.A., DIGBY M.R., LEFEVRE C., NICHOLAS K.R., DEANE E.M., WILLIAMSON P.**  
Identification, characterization and expression of cathelicidin in the pouch young of tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol.* 2008, **149**(3):524-33.
- 36. DALY K.A., DIGBY M., LEFEVRE C., MAILER S., THOMSON P., NICHOLAS K., WILLIAMSON P.**  
Analysis of the expression of immunoglobulins throughout lactation suggests two periods of immune transfer in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Vet Immunol Immunopathol.* 2007, **120**(3-4):187-200.
- 37. DARMANGEAT P.**  
Les kangourous. Artémis éditions. 2005, 61 p.
- 38. DEANE E.M., COOPER D.W.,**  
Immunology of pouch young marsupials. I. Levels of immunoglobulin transferrin and albumin in the blood and milk of euros and wallaroos (hill kangaroos: *Macropus robustus, marsupialia*). *Dev Comp Immunol.* 1984, **8**(4):863-76.
- 39. DEANE E.M., COOPER D.W., RENFREE M.B.**  
Immunoglobulin G levels in fetal and newborn tammar wallabies (*Macropus eugenii*). *Reprod Fertil Dev.* 1990, **2**(4):369-75.
- 40. DEBIN S.**  
Gestion et pathologie en captivité des kangourous, wallabies et wallarous du genre *Macropus*. Th. Med. Vet. : Université Paul Sabatier de Toulouse, 2006-TOULOUSE-3, 131 p.
- 41. DENKER H.W., TYNDALE-BISCOE C.H.**  
Embryo implantation and proteinase activities in a marsupial (*Macropus eugenii*). Histochemical patterns of proteinases in various gestational stages. *Cell Tissue Res.* 1986, **246**(2):279-91.
- 42. EGERTON L., DICKMAN C., PHIPPS G., COGGER H., EDGAR G., TAIT N.**  
Encyclopedia of Australian Wildlife. 1<sup>st</sup> ed. Reader's Digest (Australia). 1997, 10-81.
- 43. EWEN K.R., TEMPLE-SMITH P.D., BOWDEN D.K., MARINOPOULOS J., RENFREE M.B., YAN H.**  
DNA fingerprinting in relation to male dominance and paternity in a captive colony of tammar wallabies (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1993, **99**(1):33-7.
- 44. FINDLAY L.**  
The mammary glands of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) during pregnancy and lactation. *J Reprod Fertil.* 1982, **65**(1):59-66.

**45. FINDLAY L., WARD K.L., RENFREE M.B.**

Mammary gland lactose, plasma progesterone and lactogenesis in the marsupial *Macropus eugenii*. *J Endocrinol.* 198, **97**(3):425-36.

**46. FLETCHER T.P., RENFREE M.B.**

Effects of corpus luteum removal on progesterone, estradiol-17 beta and LH in early pregnancy of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1988, **83**(1):185-91.

**47. FLETCHER T.P., JETTON A.E., RENFREE M.B.**

Influence of progesterone and oestradiol-17 beta on blastocysts of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) during seasonal diapause. *J Reprod Fertil.* 1988, **83**(1):193-200.

**48. FLETCHER T.P., SHAW G., RENFREE M.B.**

Effects of bromocriptine at parturition in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil Dev.* 1990, **2**(1):79-88.

**49. FLINT A.P., RENFREE M.B.**

Oestradiol-17 beta in the blood during seasonal reactivation of the diapausing blastocyst in a wild population of tammar wallabies. *J Endocrinol.* 1982, **95**(3):293-300.

**50. FLOCHER G.J.R.**

Reproduction du grand kangourou rouge (*Megalania rufa*). TH : Med. Vet. : Toulouse 1975, 31, 123 p.

**51. FREYER C., ZELLER U., RENFREE M.B.**

Ultrastructure of the placenta of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*: comparison with the grey short-tailed opossum, *Monodelphis domestica*. *J Anat.* 2002, **201**(2):101-19.

**52. FREYER C., ZELLER U., RENFREE M.B.**

Placental function in two distantly related marsupials. *Placenta.* 2007, **28**(2-3):249-57.

**53. GAMBLE K.C.**

Marsupial care and husbandry. *Vet Clin North Am: Exotic Anim Pract.* 2004, **7**, 283-298.

**54. GASKING W.R.**

Breeding kangaroos and wallabies in captivity. *Int Zoo Yb.* 1965, **5**, 106-109.

**55. GASKING W.R.**

A further note breeding kangaroos and wallabies in captivity. *Int Zoo Yb.* 1965, **6**, 140-141.

**56. GEMMEL R.T.**

Birth in marsupials. *Comp Biochem Physiol, part B.* 2002, **131**, 621-630.

**57. GEMMEL R.T., ROSE R.W.**

The senses involved in movement of some newborn *Macropodoidea* and other marsupials from cloaca to pouch. In: kangaroos, wallabies and rat-kangaroos. Vol 1. Grigg, Jarman and Hume eds. 1<sup>st</sup> ed. Chipping Norton, Surrey. Beatty and sons Pty limited. 1989, 339-347.

**58. GLICKMAN S.E., SHORT R.V., RENFREE M.B.**

Sexual differentiation in three unconventional mammals: spotted hyenas, elephants and tammar wallabies. *Horm Behav.* 2005, **48**(4):403-17.

**59. GORDON K., FLETCHER T.P., RENFREE M.B.**

Reactivation of the quiescent corpus luteum and diapausing embryo after temporary removal of the sucking stimulus in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1988, **83**(1):401-6.

**60. GRASSE P.P.**

Traité de zoologie : Anatomie, systématique, biologie. Tome XVII. Fasc. I. 1<sup>ère</sup> ed. Paris, Masson et Cie, 1955, 2-7,93-185.

**61. GRASSE P.P.**

Traité de zoologie : Anatomie, systématique, biologie. Tome XVI. Fasc. VI. 1<sup>ère</sup> ed. Paris, Masson et Cie, 1969, 1027 p.

**62. GRASSE P.P.**

Traité de zoologie : Anatomie, systématique, biologie. Tome XVI. Fasc.VII. 1<sup>ère</sup> ed. Paris, Masson, 1982, 2-7,1121 p.

**63. GRASSE P.P., DEVILLIERS C.**

Zoologie II. Vertébrés. 1<sup>ère</sup> éd. Paris. Masson et Cie, 1965, 921-942.

**64. GREEN S.W., RENFREE M.B.**

Changes in the milk proteins during lactation in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Aust J Biol Sci.* 1982, **35**(2):145-52.

**65. GREEN B., GRIFFITHS M., LECKIE R.M.**

Qualitative and quantitative changes in milk fat during lactation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Aust J Biol Sci.* 1983, **36**(5-6):455-61.

**66. GREEN B., NEWGRAIN K., MERCHANT J.**

Changes in milk composition during lactation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J. Aust J Biol Sci.* 1980, **33**(1):35-42.

**67. GRZIMEK B., FONTAINE M.**

Le monde animal en 13 volumes. Encyclopédie de la vie des bêtes. Tome X. 1<sup>ère</sup> éd. Zurich, Editions Stauffacher S.A., 1971, 39-60, 133-168.

**68. GULIANI S., SMITH G.A., YOUNG P.L., MATTICK J.S., MAHONY T.J.**

Reactivation of macropodid herpesvirus from the eastern grey kangaroo (*Macropus giganteus*) following corticosteroid treatment. *Vet Microbiol.* 1999, **121**(13), 311-317.

- 69. HARDER J.D., HINDS L.A., HORN C.A., TYNDALE-BISCOE C.H.**  
Effects of removal in late pregnancy of the corpus luteum, graafian follicle or ovaries on plasma progesterone, oestradiol, LH, parturition and post-partum oestrus in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1985, **75**(2):449-59.
- 70. HARDER J.D., HINDS L.A., HORN C.A., TYNDALE-BISCOE C.H.**  
Oestradiol in follicular fluid and in utero-ovarian venous and peripheral plasma during parturition and postpartum oestrus in the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1984, **72**(2):551-8.
- 71. HEARN J.P.**  
The development of a radioimmunoassay for gonadotrophin in the Tammar wallaby, *Macropus eugenii*. Hearn JP. *J Reprod Fertil.* 1972, **28**(1):132.
- 72. HEARN J.P.**  
The pituitary gland and pregnancy in the marsupial, *Macropus eugenii*, employing hypophysectomy and radioimmunoassay for gonadotrophin. *J Reprod Fertil.* 1973, **32**(2):328-9.
- 73. HEARN J.P.**  
The pituitary gland and implantation in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1974, **39**(1):235-41.
- 74. HEARN J.P.**  
The role of the pituitary in the reproduction of the male tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1975, **41**(2):399-402.
- 75. HEARN J.P.**  
Mechanisms regulating the reproduction and fertility of some mammalian species in their natural environments. *Lab Anim Sci.* 1996, **46**(2):152-8.
- 76. HEARN C.M., SHAW G., SHORT R.V., RENFREE M.B.**  
Effects of cabergoline on reproduction in three families of Australian marsupials. *J Reprod Fertil.* 1998, **113**(1):151-7.
- 77. HERBERT C.A., TRIGG T.E., COOPER D.W.**  
Effect of deslorelin implants on follicular development, parturition and post-partum oestrus in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Reproduction.* 2004, **127**(2):265-73.
- 78. HERBERT C.A., ECKERY D.C., TRIGG T.E., COOPER D.W.**  
Chronic treatment of male tammar wallabies with deslorelin implants during pouch life: effects on development, puberty, and reproduction in adulthood. *Biol Reprod.* 2007, **76**(6):1054-61.
- 79. HERBERT C.A., TRIGG T.E., RENFREE M.B., SHAW G., ECKERY D.C., COOPER D.W.**  
Effects of a gonadotropin-releasing hormone agonist implant on reproduction in a male marsupial, *Macropus eugenii*. *Biol Reprod.* 2004, **70**(6):1836-42.

**80. HERBERT C.A., TRIGG T.E., RENFREE M.B., SHAW G., ECKERY D.C., COOPER D.W.**

Long-term effects of deslorelin implants on reproduction in the female tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Reproduction*. 2005, **129**(3):361-9.

**81. HICKFORD D., SHAW G., RENFREE M.B.**

In vitro culture of peri-gastrulation embryos of a macropodid marsupial. *J Anat*. 2008, **212**(2):180-91.

**82. HINDS L.A.**

Morning pulse of prolactin maintains seasonal quiescence in the tammars, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil*. 1989, **87**(2), 735-744.

**83. HINDS L.A.**

Control of pregnancy, parturition and luteolysis in marsupials. *Reprod Fertil Dev*. 1990, **2**(5):535-52.

**84. HINDS L.A.**

Prostaglandin alone does not cause luteolysis in the non-pregnant tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil Dev*. 1991, **3**(1):17-23.

**85. HINDS L.A., OTTOLANDER R.C.**

Effect of changing photoperiod on peripheral plasma prolactin and progesterone concentrations in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil*. 1983, **69**(2):631-9.

**86. HINDS L.A., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Prolactin in the marsupial *Macropus eugenii*, during the estrous cycle, pregnancy and lactation. *Biol Reprod*. 1982, **26**(3):391-8.

**87. HINDS L.A., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Plasma progesterone levels in the pregnant and non-pregnant tammar, *Macropus eugenii*. *J Endocrinol*. 1982, **93**(1):99-107.

**88. HINDS L.A., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Seasonal and circadian patterns of circulating prolactin during lactation and seasonal quiescence in the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil*. 1985, **74**(1):173-83.

**89. HINDS L.A., TYNDALE-BISCOE C.H.**

The effects of bromocriptine on lactation and subsequent reproduction in grey kangaroos, *Macropus fuliginosus* and *Macropus giganteus*. *Reprod Fertil Dev*. 1994, **6**(6):705-11.

**90. HINDS L.A., FLETCHER T.P., RODGER J.C.**

Hormones of oestrus and ovulation and their manipulation in marsupials. *Reprod Fertil Dev*. 1996, **8**(4):661-72.

**91. HINDS L.A., DIGGLE P.J., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Effects of the ovary, sucking stimulus and season on the pattern of LH and FSH release in the female tammar, *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil Dev.* 1992, **4**(1):25-34.

**92. HINDS L.A., POOLE W.E., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Reproductive biology and the potential for genetic studies in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Aust J Zoo.* 1990, **37**(2-4), 223-234.

**93. HINDS L.A., TYNDALE-BISCOE C.H. SHAW G., FLETCHER T.P., RENFREE M.B.**

Effects of prostaglandin and prolactin on luteolysis and parturient behaviour in the non-pregnant tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1990, **88**(1):323-33.

**94. HORN C.A., FLETCHER T.P., CARPENTER S.**

Effects of oestradiol-17 beta on peripheral plasma concentrations of LH and FSH in ovariectomized tammars (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1985, **73**(2):585-92.

**95. HOLZ P.**

Marsupiala (Marsupials). *In: Fowler M.E., Miller R.E. Zoo and wild animal medicine. Current therapy.* 5th ed. Denver, Saunders Company. 2003, 288-303.

**96. HUTSON J.M., SHAW G., O W.S., SHORT R.V., RENFREE M.B.**

Müllerian inhibiting substance production and testicular migration and descent in the pouch young of a marsupial. *Development.* 1988, **104**(4):549-56.

**97. HYNES E.F., RUDD C.D., TEMPLE-SMITH P.D., SOFRONIDIS G., PARIS D., SHAW G., RENFREE M.B.**

Mating sequence, dominance and paternity success in captive male tammar wallabies. *Reproduction.* 2005, **130**(1):123-30.

**98. HYNES E.F., NAVE C.D., SHAW G., RENFREE M.B.**

Effects of levonorgestrel on ovulation and oestrous behaviour in the female tammar wallaby. *Reprod Fertil Dev.* 2007, **19**(2):335-40.

**99. INGRAM J.N., RENFREE M.B., SHAW G.**

Differential regulation of contractility and nitric oxide sensitivity in gravid and nongravid myometrium during late pregnancy in a marsupial. *Endocrinology.* 2001, **142**(6):2244-51.

**100. INGRAM J.N., SHAW G., RENFREE M.B.**

Cortisol in fetal fluids and the fetal adrenal at parturition in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Biol Reprod.* 1999, **60**(3):651-5.

**101. INNS R.W.**

Seasonal changes in the accessory reproductive system and plasma testosterone levels of the male tammar wallaby, *Macropus eugenii*, in the wild. *J Reprod Fertil.* 1982, **66**(2):675-80.

**102. JANSSENS P.A., ROGERS A.M.T.**

Metabolic changes during pouch vacation and weaning in macropodoids. In: kangaroos, wallabies and rat-kangaroos. Vol 1. Grigg, Jarman and Hume eds. 1<sup>st</sup> ed. Chipping Norton, Surrey Beatty and sons Pty limited. 1989, 287-305.

**103. JOHNSON C.A.**

Reproductive medicine of companion marsupials. *Vet. Clinics: Exotic Animal Practice*. 2002, **5**, 537-553.

**104. JOHNSON-DELANEY C.A.**

Medical problems of Pet wallabies. *Exotic Pet Pract.* 2000, **5**(12), 89-92.

**105. JOHNSTON S.D., BLYDE D., GAMBLE J., HIGGINS D., FIELD H., COOPER J.**

Collection and short-term preservation of semen from free-ranging eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus: Macropodidae*). *Aust Vet J.* 1997, **75**(9):648-51.

**106. JONES R.C.**

Reproduction in males *Macropodidae*. In: kangaroos, wallabies and rat-kangaroos. Vol 1. Grigg, Jarman and Hume eds. 1<sup>st</sup> ed. Chipping Norton, Surrey Beatty and sons Pty limited. 1989, 287-305.

**107. JONES R.C., CLULOW J.**

Interactions of sperm and the reproductive ducts of the male tammar wallaby, *Macropus eugenii (Macropodidae: Marsupialia)*. *Reprod Fertil Dev.* 1994, **6**(4):437-44.

**108. JONES R.C., HINDS L.A., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Ultrastructure of the epididymis of the tammar, *Macropus eugenii*, and its relationship to sperm maturation. *Cell Tissue Res.* 1984, **237**(3):525-35.

**109. JUNGNICHEL M.K., HINDS L.A.**

Hormonal profiles in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*, following FSH/LH superovulation. *Reprod Fertil Dev.* 2000, **12**(7-8):457-64.

**110. KENNAWAY D., SEAMARK R.F.**

Proceedings: Pineal gland changes during the period of blastocyst activation in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1976, **46**(2):503-4.

**111. KITCHENER A.L., EDDS L.M., MOLINA F.C., KAY D.J.**

Porcine zona pellucida immunization of tammar wallabies (*Macropus eugenii*): fertility and immune responses. *Reprod Fertil Dev.* 2002, **14**(3-4):215-23.

**112. KOJIMA T., HINDS L.A., MULLER W.J., O'NEILL C., TYNDALE- BISCOE C.H.**

Production and secretion of progesterone in vitro and presence of platelet activating factor (PAF) in early pregnancy of the marsupial, *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil Dev.* 1993, **5**(1):15-25.

**113. LEIHY M.W., SHAW G., WILSON J.D., RENFREE M.B.**

Penile development is initiated in the tammar wallaby pouch young during the period when 5 $\alpha$ -androstane-3 $\alpha$ , 17 $\beta$ -diol is secreted by the testes. *Endocrinology*. 2004, **145**(7):3346-52.

**114. LEMON M.,**

Peripheral plasma progesterone during pregnancy and the oestrous cycle in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Endocrinol*. 1972, **55**(1):63-71.

**115. LEMON M., BAILEY L.F.**

A specific protein difference in the milk from two mammary glands of a red kangaroo. *Aust. J Experim. Biol. Med. Sci.* 1966, **44**, 705-708.

**116. LEMON M., BARKER S.**

Changes in milk composition of the red kangaroo, *Megaleia rufa* (Desmaret), during lactation. *Aust. J Experim. Biol. Med. Sci.* 1967, **45**, 213-219.

**117. LEWIS P.R., FLETCHER T.P., RENFREE M.B.**

Prostaglandin in the peripheral plasma of tammar wallabies during parturition. *J Endocrinol*. 1986, **111**(1):103-9

**118. LIN M., RODGER J.C.**

Acrosome formation during sperm transit through the epididymis in two marsupials, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) and the brushtail possum (*Trichosurus Vulpecula*). *J Anat*. 1999, **194** (Pt 2):223-32.

**119. LIN M., HESS R., AITKEN R.J.,**

Induction of sperm maturation in vitro in epididymal cell cultures of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*): disruption of motility initiation and sperm morphogenesis by inhibition of actin polymerization. *Reproduction*. 2002, **24**(1):107-17.

**120. LINCOLN D.W., RENFREE M.B.**

Milk ejection in a marsupial, *Macropus agilis*. *Nature*. 1981, **289**(5797):504-6.

**121. LINCOLN D.W., RENFREE M.B.**

Mammary gland growth and milk ejection in the agile wallaby, *Macropus agilis*, displaying concurrent asynchronous lactation. *J Reprod Fertil*. 1981, **63**(1):193-203.

**122. LOUDON A.S., BRINKLOW B.R.**

Melatonin implants prevent the onset of seasonal quiescence and suppress the release of prolactin in response to a dopamine antagonist in the Bennett's wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*). *J Reprod Fertil*. 1990, **90**(2):611-8.

**123. LOUDON A.S., ROTHWELL N., STOCK M.**

Brown fat, thermogenesis and physiological birth in a marsupial. *Comp Biochem Physiol A Comp Physiol*. 1985, **81**(4):815-9.

**124. LUCAS J.C., RENFREE M.B., SHAW G., BUTLER C.M.**

The influence of the anti-androgen flutamide on early sexual differentiation of the marsupial male. *J Reprod Fertil*. 1997, **109**(2):205-12.

- 125. LUMBERS E.R., MENZIES R.I., GIBSON K.J., TYNDALE- BISCOE C.H.**  
Levels of active and inactive reninlike enzymes in plasma and reproductive tract of the pregnant wallaby. *Am J Physiol.* 1994, **266**(4 Pt 2) 1353-8.
- 126. Mc CLEAN R.V., HOLT W.V., JOHNSTON S.D.**  
Ultrastructural observations of cryoinjury in kangaroo spermatozoa. *Cryobiology.* 2007, **54**(3):271-80.
- 127. Mc CLEAN R., ZEE Y.P., HOLT W.V., JOHNSTON S.D.**  
Cryopreservation of kangaroo spermatozoa using alternative approaches that reduce cytotoxic exposure to glycerol. *Cryobiology.* 2008, **57**(3):304-7.
- 128. Mc CLEAN R., HOLT W.V., ZEE Y.P., LISLE A., JOHNSTON S.D.**  
The effect of cryoprotectant on kangaroo sperm ultrastructure and mitochondrial function. *Cryobiology.* 2008, **57**(3):297-303.
- 129. Mc CLEAN R., Mc CALLUM C., BLYDE D., HOLT W., JOHNSTON S.**  
Actin localisation and the effect of cytochalasin D on the osmotic tolerance of cauda epididymidal kangaroo spermatozoa. *Cryo Letters.* 2006, **27**(4):253-60.
- 130. Mc CONNELL S.J.**  
Seasonal changes in the circadian plasma melatonin profile of the tammar, *Macropus eugenii*. *J Pineal Res.* 1986, **3**(2):119-25.
- 131. Mc CONNELL S.J., HINDS L.A.**  
Effect of pinealectomy on plasma melatonin, prolactin and progesterone concentrations during seasonal reproductive quiescence in the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1985, **75**(2):433-40.
- 132. Mc CONNELL S.J., TYNDALE-BISCOE C.H.**  
Response in peripheral plasma melatonin to photoperiod change and the effects of exogenous melatonin on seasonal quiescence in the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1985, **73**(2):529-38.
- 133. Mc CONNELL S.J., TYNDALE-BISCOE C.H., HINDS L.A.**  
Change in duration of elevated concentrations of melatonin is the major factor in photoperiod response of the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1986, **77**(2):623-32.
- 134. Mc KENZIE L.M., COOPER D.W.**  
Hybridization between tammar wallaby (*Macropus eugenii*) populations from Western and South Australia. *J Hered.* 1997, **88**(5):398-400.
- 135. Mc KENZIE L.M., COLLET C., COOPER D.W.**  
Use of a subspecies cross for efficient development of a linkage map for a marsupial mammal, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Cytogenet Cell Genet.* 1993, **64**(3-4):264-7.
- 136. Mc KENZIE L.M., MULLER V.J., TREACY G.B.**

"Whey" proteins of milk of the red (*Macropus rufus*) and eastern grey (*Macropus giganteus*) kangaroo. *Comp Biochem Physiol B*. 1983, **74**(2):259-71.

**137. MAGAREY G.M., MATE K.E.**

Comparison of glucose metabolism in in vivo- and in vitro-matured tammar wallaby oocytes and its relationship to developmental potential following intracytoplasmic sperm injection. *Reprod Fertil Dev*. 2004, **16**(6):617-23.

**138. MAGAREY G.M., MATE K.E.**

Timing and ultrastructure of events following intracytoplasmic sperm injection in a marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Reprod Fertil Dev*. 2003, **15**(7-8):397-406.

**139. MAGAREY G.M., MATE K.E.**

Fertilization following intracytoplasmic sperm injection of in vivo and in vitro matured oocytes from an Australian marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) Zygote. 2003, **11**(4):339-46.

**140. MAGAREY G.M., RODGER J.C., BUIST J.M., MATE K.E.**

Effects of repeated superovulation and surgical oocyte collection on ovarian response and natural breeding ability of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Reproduction*. 2003, **125**(5):701-7.

**141. MAHER F., NICHOLAS K.R.**

Pituitary-induced lactation in mammary gland explants from the pregnant tammar (*Macropus eugenii*): a negative role for cyclic AMP. *Comp Biochem Physiol A Comp Physiol*. 1987, **87**(4):1107-17.

**142. MARKS C.A.**

Bait-delivered cabergoline for the reproductive control of the red fox (*Vulpes vulpes*): estimating mammalian non-target risk in south-eastern Australia. *Reprod Fertil Dev*. 2001, **13**(7-8):499-510.

**143. MATE K.E.**

Cytoplasmic maturation of the marsupial oocyte during the periovulatory period. *Reprod Fertil Dev*. 1996, **8**(4):509-19.

**144. MATE K.E., RODGER J.C.**

In vitro maturation of oocytes from a marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Mol Reprod Dev*. 1993, **34**(3):329-36.

**145. MATE K.E., RODGER J.C.**

Stability of the acrosome of the brush-tailed possum (*Trichosurus vulpecula*) and tammar wallaby (*Macropus eugenii*) in vitro and after exposure to conditions and agents known to cause capacitation or acrosome reaction of eutherian spermatozoa. *J Reprod Fertil*. 1991, **91**(1):41-8.

**146. MATE K.E., GILES I., RODGER J.C.**

Evidence that cortical granule formation is a periovulatory event in marsupials. *J Reprod Fertil.* 1992, **95**(3):719-28.

**147. MATTISKE D., SHAW G., SHAW J.M.**

Influence of donor age on development of gonadal tissue from pouch young of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*, after cryopreservation and xenografting into mice. *Reproduction.* 2002, **123**(1):143-53.

**148. MAYNES G.M.**

Reproduction in the Parma wallaby, *Macropus parma* Waterhouse. *Aust J Zool.* 1973, **21**(3):331-51.

**149. MERCHANT J.C.**

Breeding biology of the Agile Wallaby, *Macropus agilis* (Gould), in captivity. *Aust Wildl Res.* 1976, **3**(2), 93-103.

**150. MERCHANT J.C.**

The effect of pregnancy on the interval between one oestrus and the next in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1979, **56**(2):459-63.

**151. MERCHANT J.C.**

Lactation in macropodoid marsupials. In : Kangaroos, wallabies and rat-kangaroos. Vol.1. Grigg, Jarman and Hume eds. 1<sup>st</sup> ed. Chipping Norton. Surrey, Beatty and sons Pty limited, 1989, 277-285.

**152. MERCHANT J.C., CALLABY J.H.**

Reproductive biology of the Red-necked wallaby (*Macropus rufogriseus banksianus*) and Bennett's wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*) in captivity. *J Zool Lond.* 1981, **194** (2), 203-217.

**153. MERCHANT J., GREEN B., MESSER M., NEWGRAIN K.**

Milk composition in the red-necked wallaby, *Macropus rufogriseus banksianus* (*Marsupialia*). *Comp Biochem Physiol A Comp Physiol.* 1989, **93**(2):483-8.

**154. MERILAN C.P., READ B.W., BOEVER W.J.**

Semen collection procedures for captive wild animals. *Int Zoo Yb*1982, **22**, 241-244.

**155. MESSER M., ELIOTT C.**

Changes in alpha-lactalbumin, total lactose, UDP-galactose hydrolase and other factors in tammar wallaby (*Macropus eugenii*) milk during lactation. *Aust J Biol Sci.* 1987, **40**(1):37-46.

**156. MESSER M., GREEN B.**

Milk carbohydrates of marsupials. II. Quantitative and qualitative changes in milk carbohydrates during lactation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Aust J Biol Sci.* 1979, **32**(6):519-31.

**157. MESSER M., TRIFONOFF E., STERN W., COLLINS J.G., BRADBURY J.H.**

Structure of a marsupial-milk trisaccharide. *Carbohydr Res.* 1980, **83**(2):327-34.

**158. MOLINIA F.C., RODGER J.C.**

Pellet-freezing spermatozoa of two marsupials: the tammar wallaby, *Macropus eugenii*, and the brushtail possum, *Trichosurus vulpecula*. *Reprod Fertil Dev.* 1996, **8**(4):681-4.

**159. MOLINIA F.C., GIBSON R.J., SMEDLEY M.A. RODGER J.C.**

Further observations of the ovarian response of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) to exogenous gonadotrophins: an improved method for superovulation using FSH/LH. *Anim Reprod Sci.* 1998, **53**(1-4):253-63.

**160. MOLINIA F.C., GIBSON R.J., BROWN A.M., GLAZIER A.M., RODGER J.C.**

Successful fertilization after superovulation and laparoscopic intrauterine insemination of the brushtail possum, *Trichosurus vulpecula*, and tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1998, **113**(1):9-17.

**161. MURDOCH R.N., JONES R.C.,**

The metabolic properties of spermatozoa from the epididymis of the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Mol Reprod Dev.* 1998, **49**(1):92-9.

**162. MURDOCH R.N., JONES R.C., WADE M., LIN M.**

The ultrastructure and metabolism of ejaculated tammar wallaby sperm are impaired by swim-up procedures when compared with sperm from the cauda epididymidis. *Reprod Fertil Dev.* 1999, **11**(4-5):263-71.

**163. MUTHS E., HINDS L.A.**

Circulating levels of prolactin and progesterone in a wild population of red kangaroos (*Macropus rufus*) *Marsupialia: Macropodidae*. *Gen Comp Endocrinol.* 1996, **101**(3):317-22.

**164. NAVE C.D., SHAW G., SHORT R.V., RENFREE M.B.**

Contraceptive effects of levonorgestrel implants in a marsupial. *Reprod Fertil Dev.* 2000, **12**(1-2):81-6.

**165. NAVE C.D., COULSON G., SHORT R.V., POIANI A., SHAW G., RENFREE M.B.**

Long-term fertility control in the kangaroo and the wallaby using levonorgestrel implants. *Reprod Suppl.* 2002, **60**:71-80.

**166. NICHOLAS K.R.**

Asynchronous dual lactation in a marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Biochem Biophys Res Commun.* 1988, **154**(2):529-36.

**167. NICHOLAS K.R., MESSER M., ELIOTT C., MAHER F., SHAW D.C.**

A novel whey protein synthesized only in late lactation by the mammary gland from the tammar (*Macropus eugenii*). *Biochem J.* 1987, **241**(3):899-904.

**168. NICHOLAS K., SIMPSON K., WILSON M., TROTT J., SHAW D.**

The tammar wallaby: a model to study putative autocrine-induced changes in milk composition. *J Mammary Gland Biol Neoplasia.* 1997, **2**(3):299-310.

**169. NICHOLAS K.R., FISHER J.A., MUTHS E., TROTT J., JANSSENS P.A., REICH C., SHAW D.C.**

Secretion of whey acidic protein and cystatin is down regulated at mid-lactation in the red kangaroo (*Macropus rufus*). *Comp. Biochem Physiol, part A*. 2001, **129**: 851-858.

**170. NOWACK R.M., PARADISO J.L.**

Walker's Mammals of the World. 4<sup>th</sup> edition. Baltimore and London: The Johns Hopkins University Press, 1983.

**171. NURSE S.C., RENFRE M.B.**

Pubertal development of the pouch and teats in the marsupial *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil*. 1994, **101**(2):279-85.

**172. PARIS D.B., TAGGART D.A., PARIS M.C., TEMPLE-SMITH P.D., RENFREE M.B.**

Sperm transport, size of the seminal plug and the timing of ovulation after natural mating in the female tammar wallaby *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil Dev*. 2004, **16**(8):811-22.

**173. PARIS D.B., TAGGART D.A., SHAW G., TEMPLE-SMITH P.D., RENFREE M.B.**

Changes in semen quality and morphology of the reproductive tract of the male tammar wallaby parallel seasonal breeding activity in the female. *Reproduction*. 2005 **130**(3):367-78.

**174. PARIS D.B., TAGGART D.A., SHAW G., TEMPLE-SMITH P.D., RENFREE M.B.**

Birth of pouch young after artificial insemination in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Biol Reprod*. 2005, **72**(2):451-9.

**175. PARRY L.J., BATHGATE R.A., IVELL R.**

Mammalian mesotocin: cDNA sequence and expression of an oxytocin-like gene in a macropodid marsupial, the tammar wallaby. *Gen Comp Endocrinol*. 2000, **118**(2):187-99.

**176. PARRY L.J., CLARK J.M., RENFREE M.B.**

Ultrastructural localization of relaxin in the corpus luteum of the pregnant and early lactating tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Cell Tissue Res*. 1997, **290**(3):615-22.

**177. PARRY L.J., RUST W., IVELL R.**

Marsupial relaxin: complementary deoxyribonucleic acid sequence and gene expression in the female and male tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Biol Reprod*. 1997, **57**(1):119-27.

**178. PARRY L.J., BATHGATE R.A., SHAW G., RENFREE M.B., IVELL R.**

Evidence for a local fetal influence on myometrial oxytocin receptors during pregnancy in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Biol Reprod*. 1997, **56**(1):200-7.

**179. PARRY L.J., GUYMER F.J., FLETCHER T.P., RENFREE M.B.**

Release of an oxytocic peptide at parturition in the marsupial, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil*. 1996, **107**(2):191-8.

**180. PIKE I.L.**

Comparative studies of embryo metabolism in early pregnancy. *J Reprod Fertil Suppl*. 1981, **29**:203-13.

**181. POOLE W.E.**

A study of breeding in grey kangaroos, *Macropus giganteus* Shaw and *M. fuliginosus* (Desmarest), in central New South Wales. *Aust J Zool*. 1973, **21**(2):183.

**182. POOLE W.E., CATLING P.C.**

Reproduction in the two species of grey kangaroos, *Macropus giganteus* Shaw and *M. fuliginosus* (Desmarest). I. Sexual maturity and oestrus. *Aust J Zool*. 1974, **22**(3):277-302.

**183. POOLE W.E., WESTCOTT M., SIMMS N.G.**

Determination of oestrus in the female tammar, *Macropus eugenii*, by analysis of cellular composition of smears from the reproductive tract. *Wild. Res*, 1992, **19**(1), 35-46.

**184. POOLE W.E., SHARMAN G.B., SCOTT K.J., THOMPSON S.Y.**

Composition of milk from red and grey kangaroos with particular reference to vitamins. *Aust J Biol Sci*. 1982, **35**(6):607-15.

**185. RENFREE M.B.,**

Protein, amino acids and glucose in the yolk-sac fluids and maternal blood sera of the tammar wallaby, *Macropus eugenii* (Desmarest). *J Reprod Fertil*. 1970, **22**(3):483-92.

**186. RENFREE M.B.,**

Proteins in the uterine secretions of the marsupial *Macropus eugenii*. *Dev Biol*. 1973, **32**(1):41-9.

**187. RENFREE M.B.,**

The composition of fetal fluids of the marsupial *Macropus eugenii*. *Dev Biol*. 1973, **33**(1):62-79.

**188. RENFREE M.B.,**

Initiation of development of diapausing embryo by mammary denervation during lactation in a marsupial. *Nature*. 1979, **278**(5704):549-51

**189. RENFREE M.B.,**

Embryonic diapause in marsupials. *J Reprod Fertil Suppl*. 1981, **29**:67-78.

**190. RENFREE M.B., BLANDEN D.R.**

Progesterone and oestrogen receptors in the female genital tract throughout pregnancy in tammar wallabies. *J Reprod Fertil*. 2000, **119**(1):121-8.

**191. RENFREE M.B., LEWIS A.M.**

Cleavage in vivo and in vitro in the Marsupial *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil Dev.* 1996, **8**(4):725-42.

**192. RENFREE M.B., SHAW G.**

Reproduction of a marsupial: From uterus to pouch. *Anim. Repro. Sci.*, 1996, **42** : 393-403.

**193. RENFREE M.B., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Transferrin variation between mother and fetus in the marsupial, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1973, **32**(1):113-5.

**194. RENFREE M.B., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Intrauterine development after diapause in the marsupial *Macropus eugenii*. *Dev Biol.* 1973, **32**(1):28-40.

**195. RENFREE M.B., YOUNG I.R.**

Steroids in pregnancy and parturition in the marsupial, *Macropus eugenii*. *J Steroid Biochem.* 1979, **11**(1B):515-22.

**196. RENFREE M.B., FLETCHER T.P., BLANDEN D.R.**

Physiological and behavioural events around the time of birth in macropodid marsupials. In: Kangaroos, wallabies and rat-kangaroos. Vol.1. Grigg, Jarman and Hume eds. 1<sup>st</sup> ed. Chipping Norton. Surrey, Beatty and sons Pty limited, 1989, 323-337.

**197. RENFREE M.B., GREEN S.W., YOUNG I.R.**

Growth of the corpus luteum and its progesterone content during pregnancy in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil.* 1979, **57**(1):131-6.

**198. RENFREE M.B., PARRY L.J., SHAW G.**

Infusion with an oxytocin receptor antagonist delays parturition in a marsupial. *J Reprod Fertil.* 1996, **108**(1):131-7.

**199. RENFREE M.B., SHAW G., FLETCHER T.P.**

Evidence for the essential role of prostaglandins for parturition in a marsupial, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1994, **102**(2):433-46.

**200. RENFREE M.B., WALLACE G.I., YOUNG I.R.**

Effects of progesterone, oestradiol-17 beta and androstenedione on follicular growth after removal of the corpus luteum during lactational and seasonal quiescence in the tammar wallaby. *J Endocrinol.* 1982, **92**(3):397-403.

**201. RENFREE M.B., FLINT A.P., GREEN S.W., HEAP R.B.**

Ovarian steroid metabolism and oestrogens in the corpus luteum of the tammar wallaby. *J Endocrinol.* 1984, **101**(2):231-40.

**202. RENFREE M.B., O W.S., SHORT R.V., SHAW G.,**

Sexual differentiation of the urogenital system of the fetal and neonatal tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Anat Embryol (Berl)*. 1996, **194**(2):111-34

- 203. RENFREE M.B., LINCOLN D.W., ALMEIDA O.F., SHORT R.V.**  
Abolition of seasonal embryonic diapause in a wallaby by pineal denervation. *Nature*. 1981, **293**(5828):138-9.
- 204. RICHINGS N.M., SHAW G., TEMPLE-SMITH P.D., RENFREE M.B.**  
Intra-cytoplasmic sperm injection in a marsupial. *Reproduction*. 2004, **128**(5):595-605.
- 205. RODGER J.C.**  
Male reproduction-its usefulness in discussions of *Macropodidae* evolution. *Aust Mammal*, 1978, **2**, 73-80.
- 206. RODGER J.C.**  
Prospects for the artificial manipulation of marsupial reproduction and its application in research and conservation. *Aust J Zool*.1990, **37**(2-4), 249-258.
- 207. RODGER J.C., COUSINS S.J., MATE K.E., HINDS L.A.**  
Ovarian function and its manipulation in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *Reprod Fertil Dev*. 1993, **5**(1):27-38.
- 208. ROSE R.W.**  
Reproduction and evolution in female *Macropodidae*. *Aust Mammal*. 1978, **2**, 65-72.
- 209. RUDD C.D., SHORT R.V., SHAW G., RENFREE M.B.**  
Testosterone control of male-type sexual behavior in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *Horm. Behav*.1996, **30**: 446-454.
- 210. RUSSELL E.M.**  
Patterns of parental care and parental investment in marsupials. *Biol Rev Camb Phil Soc*.1982, **57**(3), 423-486.
- 211. RUSSELL E.M.**  
Maternal behaviour in the *Macropodoidea*. In: Kangaroos, wallabies, and rat-kangaroos. Vol 2. Grigg, Jarman and Hume eds.1<sup>st</sup> ed. Chipping Norton, Surrey Beatty and Sons Pty Limited. 1989, 549-569.
- 212. SADLEIR R.M., TYNDALE-BISCOE C.H.**  
Photoperiod and the termination of embryonic diapause in the marsupial *Macropus eugenii*. *Biol Reprod*. 1977, **16**(5):605-8.
- 213. SCARLETT C.J., LIN M., AITKEN R.J.**  
Actin polymerisation during morphogenesis of the acrosome as spermatozoa undergo epididymal maturation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Anat*. 2001, **198**(Pt 1):93-101.
- 214. SCHNEIDER N.Y., FLETCHER T.P., SHAW G., RENFREE M.B.**  
The vomeronasal organ of the tammar wallaby. *J Anat*. 2008, **213**(2):93-105.
- 215. SEBASTIAN L.T., DE MATTEO L., SHAW G., RENFREE M.B.**

Mesotocin receptors during pregnancy, parturition and lactation in the tammar wallaby. *Anim Reprod Sci.* 1998, **51**(1):57-74.

**216. SERNIA C., HINDS L., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Progesterone metabolism during embryonic diapause in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1980, **60**(1):139-47.

**217. SETIADI D., LIN M., RODGER J.C.**

Posttesticular development of spermatozoa of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Anat.* 1997, **190** (Pt 2):275-88.

**218. SHARMAN G.B., CALABY J.H., POOLE W.E.**

Patterns of reproduction in female diprotodont marsupials. In: Comparative biology of reproduction in mammals. Symposia of the Zoological Society of London. Number 15. London 24-26 November 1964. Rowlands I.W., London, Academic Press I.N.C., 1966, 205-232.

**219. SHAW G.**

Effect of PGF-2 alpha on uterine activity, and concentrations of 13, 14-dihydro-15-keto-PGF-2 alpha in peripheral plasma during parturition in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1983, **69**(2):429-36.

**220. SHAW G.**

The uterine environment in early pregnancy in the tammar wallaby. *Reprod Fertil Dev.* 1996, **8**(4):811-8.

**221. SHAW G., RENFREE M.B.**

Uterine and embryonic metabolism after diapause in the tammar wallaby, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1986, **76**(1):339-47.

**222. SHAW G., RENFREE M.B.**

Fetal control of parturition in marsupials. *Reprod Fertil Dev.* 2001, **13**(7-8):653-9.

**223. SHAW G., RENFREE M.B.**

Concentrations of oestradiol-17 beta in plasma and *corpora lutea* throughout pregnancy in the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1984, **72**(1):29-37.

**224. SHAW G., GEHRING H.M., BELL E.C.**

Production of prostaglandin f2alpha and its metabolite by endometrium and yolk sac placenta in late gestation in the tammar wallaby, *Macropus Eugenii*. *Biol Reprod.* 1999, **60**(3):611-4.

**225. SHAW G., RENFREE M.B., FLETCHER T.P.**

A role for glucocorticoids in parturition in a marsupial, *Macropus eugenii*. *Biol Reprod.* 1996, **54**(3):728-33.

**226. SHEWALE J.G., SINHA S.K., BREW K.**

Evolution of alpha-lactalbumins. The complete amino acid sequence of the alpha-lactalbumin from a marsupial (*Macropus rufogriseus*) and corrections to regions of sequence in bovine and goat alpha-lactalbumins. *J Biol Chem.* 1984, (8):4947-56.

**227. SHINE R., BROWN G.P.**

Adapting to the unpredictable: reproductive biology of vertebrates in the Australian wet-dry tropics. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2008, **363**(1490):363-73.

**228. SIDHU K.S., MATE K.E., RODGER J.C.**

Sperm-oviduct epithelial cell monolayer co-culture: an in vitro model of sperm-female tract interactions in a marsupial, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1998, **114**(1):55-61.

**229. SIDHU K.S., MATE K.E., GUNASEKERA T., VEAL D., HETHERINGTON L., BAKER M.A., AITKEN R.J., RODGER J.C.**

A flow cytometric assay for global estimation of tyrosine phosphorylation associated with capacitation of spermatozoa from two marsupial species, the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) and the brushtail possum (*Trichosurus vulpecula*). *Reproduction.* 2004, **127**(1):95-103.

**230. SIEBEL A.L., BATHGATE R.A., PARRY L.J.**

Differential expression of mesotocin receptors in the uterus and ovary of the pregnant tammar wallaby. *Reproduction.* 2005, **129**(5):639-49.

**231. SIEBEL A.L., GEHRING H.M., PARRY L.J.**

Effects of fetectomy on oxytocin receptors in the myometrium of the tammar wallaby. *Biol Reprod.* 2002, **67**(4):1242-9.

**232. SIEBEL A.L., GEHRING H.M., NAVE C.D., BATHGATE R.A., BORCHERS C.E., PARRY L.J.**

Up-regulation of mesotocin receptors in the tammar wallaby myometrium is pregnancy-specific and independent of estrogen. *Biol Reprod.* 2002, **66**(5):1237-43.

**233. SISTINA Y., LIN M., RODGER J.C.**

Lysophosphatidylcholine disrupts the acrosome of tammar wallaby (*Macropus eugenii*) spermatozoa. *Mol Reprod Dev.* 1993, **35**(3):277-84.

**234. SISTINA Y., LIN M., MATE K.E., RODGER J.C.**

Induction of the marsupial sperm acrosome reaction in vitro by treatment with diacylglycerols. *J Reprod Fertil.* 1993, **99**(2):335-41.

**235. SISTINA Y., LIN M., MATE K.E., ROBINSON E.S., RODGER J.C.**

The unique stability of the marsupial sperm acrosomal membranes examined by unprotected freeze-thawing and treatment with the detergent Triton X-100. *Reprod Fertil Dev.* 1993, **5**(1):1-14.

**236. SMITH M.J.**

Morphological observations on the diapausing blastocyst of some macropodid marsupials. *J Reprod Fertil.* 1981, **61**(2):483-6.

**237. SMITH M.J., SHARMAN G.B.**

Development of dormant blastocysts induced by oestrogen in the ovariectomized marsupial, *Macropus eugenii*. *Aust J Biol Sci.* 1969, (1):171-80.

**238. STEWART F.**

Mammogenesis and changing prolactin receptor concentrations in the mammary glands of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1984, **67**(1):141-8

**239. STONEHOUSE B., GILMORE D.**

The biology of marsupials. 1<sup>st</sup> ed. Baltimore. University Park Press.1977, 486p.

**240. SUEDMEYER W.K.**

A review of red kangaroo (*Macropus rufus*) neoplasm at the Kansas City Zoo, 1992-2002. *Proc Am Assoc Zoo Vet., Am Assoc Wild Vet, Wildlife Disease Assoc.*2004, p449.

**241. SUTHERLAND R.L., EVANS S.M., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Macropodid marsupial luteinizing hormone: validation of assay procedures and changes in concentrations in plasma during the oestrous cycle in the female tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Endocrinol.* 1980, **86**(1):1-12.

**242. TAGGART D.A., LEI**

Ultrastructure and motility of spermatozoa in macropodid and potoroidid marsupials. *Reprod Fertil Dev.* 1995, **7**(5):1129-40

**243. THORNBER E.J., RENFREE M.B., WALLACE G.I.**

Biochemical studies of intrauterine components of the tammar wallaby *Macropus eugenii* during pregnancy. *J Embryol Exp Morphol.* 1981, **62**:325-38.

**244. TYNDALE-BISCOE C.H.**

The marsupial birth canal. *In: Comparative biology of reproduction in mammals. Symposia of the Zoological Society of London. Number 15. London 24-26 November 1964. Rowland I.W. London Academic Press inc. 1966, 233-250.*

**245. TYNDALE-BISCOE C.H.**

Life of Marsupials. 1<sup>st</sup> ed. London. Edward Arnold ed. 1973, 254 p.

**246. TYNDALE-BISCOE C.H.**

Life of Marsupials. Collingwood Australia. CSIRO ed. 2005, 37-103.

**247. TYNDALE-BISCOE C.H., HINDS L.A.**

Hormonal control of the corpus luteum and embryonic diapause in macropodid marsupials. *J Reprod Fertil Suppl.* 1981, **29**:111-7.

**248. TYNDALE-BISCOE C.H., HINDS L.A.**

Seasonal patterns of circulating progesterone and prolactin and response to bromocriptine in the female tammar *Macropus eugenii*. *Gen Comp Endocrinol.* 1984, **53**(1):58-68.

**249. TYNDALE-BISCOE C.H., HINDS L.A.**

Control of seasonal reproduction in the Tammar and Bennett's wallabies. *Prog Clin Biol Res.* 1990, **342**:659-67.

**250. TYNDALE-BISCOE C.H., JANSSENS P.A.**

The developing marsupials. 1<sup>st</sup> ed. Berlin, Springer-Verlag, 1988, 241p.

**251. TYNDALE-BISCOE C.H., RENFREE M.**

Reproductive physiology of marsupials. Monographs on Marsupial Biology. 1<sup>st</sup> ed. Cambridge. Cambridge University Press, 1987, 476p.

**252. TYNDALE-BISCOE C.H., HINDS L.A., Mc CONNELL S.J.**

Seasonal breeding in a marsupial: opportunities of a new species for an old problem. *Recent Prog Horm Res.* 1986, **42**:471-512.

**253. TYNDALE-BISCOE C.H., HINDS L.A., HORN C.A.**

Fetal role in the control of parturition in the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1988, **82**(2):419-28. Erratum in: *J Reprod Fertil* 1988, **84**(1): preceding i.

**254. TYNDALE-BISCOE C.H., HINDS L.A., HORN C.A. JENKIN G.**

Hormonal changes at oestrus, parturition and post-partum oestrus in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Endocrinol.* 1983, **96**(1):155-61.

**255. WADE M.A., LIN M.**

A 33 kDa molecular marker of sperm acrosome differentiation and maturation in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1999, **117**(1):79-88.

**256. WALCOTT P.J., MESSER M.**

Intestinal lactase (beta-galactosidase) and other glycosidase activities in suckling and adult tammar wallabies (*Macropus eugenii*). *Aust J Biol Sci.* 1980, **33**(5):521-30.

**257. WALKER M.T., GEMMEL R.T.**

Plasma concentrations of progesterone, oestradiol-17 beta and 13, 14-dihydro-15-oxo-prostaglandin F2 alpha in the pregnant wallaby (*Macropus rufogriseus rufogriseus*). *J Endocrinol.* 1983, **97**(3):369-77.

**258. WALKER M.T., HUGHES R.L.**

Ultrastructural changes after diapause in the uterine glands, corpus luteum and blastocyst of the red-necked wallaby, *Macropus rufogriseus banksianus*. *J Reprod Fertil Suppl.* 1981, **29**:151-8.

**259. WARD K.L., RENFREE M.B.**

Effects of progesterone on parturition in the tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1984, **72**(1):21-8.

**260. WARING H., MOIR R.J., TYNDALE-BISCOE C.H.**

Comparative physiology of marsupials. *Adv Comp Physiol Biochem.* 1966, **2**, 237-257.

**261. WHITWORTH D.J., SHAW G., RENFREE M.B.**

Müllerian duct regression in a marsupial, the tammar wallaby. *Anat Embryol (Berl).* 1997, **196**(1):39-46.

**262. WILLIAMS S.C., FLETCHER T.P., RENFREE M.B.**

Puberty in the female tammar wallaby. *Biol Reprod.* 1998, **58**(5):1117-22.

**263. WILLIAMSON P., FLETCHER T.P., RENFREE M.B.**

Testicular development and maturation of the hypothalamic-pituitary-testicular axis in the male tammar, *Macropus eugenii*. *J Reprod Fertil.* 1990, **88**(2):549-57.

**264. WILSON D.E., REEDER D.M.**

Mammal species of the world. Johns Hopkins University Press. 2005.

**265. WOODLEE G.L., GOOLEY A.A., COLLET C., COOPER D.W.**

Origin of late lactation protein from beta-lactoglobulin in the tammar wallaby. *J Hered.* 1993, **84**(6):460-5.

**266. YOUNG I.R., RENFREE M.B.**

The effects of corpus luteum removal during gestation on parturition in the tammar wallaby (*Macropus eugenii*). *J Reprod Fertil.* 1979, **56**(1):249-54.

**267. ZHANG X., LIN M.**

Tracing sperm acrosome differentiation in the testis and maturation in the epididymis of the tammar wallaby (*Macropus eugenii*) with a 45-kDa acrosome-membrane-associated protein. *Reprod Fertil Dev.* 2002, **14**(1-2):69-77.

## REFERENCES INTERNET

**268.** <http://www.cites.org/> Page web consultée le 01/04/2009.

**269.** <http://www.iucnredlist.org/> 2008 IUCN Red List of Threatened Species. Page web consultée le 26/03/ 2009.

**270.** <http://fr.wikipedia.org/wiki/Australie> page web consultée le 1<sup>er</sup> avril 2009.

**271.** [http://fr.wikipedia.org/wiki/Follicule\\_de\\_Graaf](http://fr.wikipedia.org/wiki/Follicule_de_Graaf) pages web consultée le 27 avril 2009.

**272.** <http://www.furry.org.au/kangaroos/breeding/mount.html>

**273.** <http://www.arkive.org/western-grey-kangaroo/macropus-fuliginosus/image-G39220.html>

**274.** <http://museumvictoria.com.au/> site web consulté le 2 avril 2009.

**275.** <http://dic.academic.ru/dic.nsf/enwiki/149324> site web consulté le 2 avril 2009.

**276. <http://www.blogcdn.com/www.greendaily.com/media/2008/> site web consulté le 21 avril 2009.**

**277. <https://www.dpchallenge.com/> web consulté le 21 avril 2009.**



# **ANNEXES**



# **ANNEXE 1 :**

## **les différentes catégories de la liste rouge de l'IUCN [269]**

A representation of the relationships between the categories is shown in Figure 1. **EXTINCT (EX)**

A taxon is Extinct when there is no reasonable doubt that the last individual has died. A taxon is presumed Extinct when exhaustive surveys in known and/or expected habitat, at appropriate times (diurnal, seasonal, annual), throughout its historic range have failed to record an individual. Surveys should be over a time frame appropriate to the taxon's life cycle and life form.

### **EXTINCT IN THE WILD (EW)**

A taxon is Extinct in the Wild when it is known only to survive in cultivation, in captivity or as a naturalized population (or populations) well outside the past range. A taxon is presumed Extinct in the Wild when exhaustive surveys in known and/or expected habitat, at appropriate times (diurnal, seasonal, annual), throughout its historic range have failed to record an individual. Surveys should be over a time frame appropriate to the taxon's life cycle and life form.

### **CRITICALLY ENDANGERED (CR)**

A taxon is Critically Endangered when the best available evidence indicates that it meets any of the criteria A to E for Critically Endangered (see Section V), and it is therefore considered to be facing an extremely high risk of extinction in the wild.

### **ENDANGERED (EN)**

A taxon is Endangered when the best available evidence indicates that it meets any of the criteria A to E for Endangered (see Section V), and it is therefore considered to be facing a very high risk of extinction in the wild.

### **VULNERABLE (VU)**

A taxon is Vulnerable when the best available evidence indicates that it meets any of the criteria A to E for Vulnerable (see Section V), and it is therefore considered to be facing a high risk of extinction in the wild.

### **NEAR THREATENED (NT)**

A taxon is Near Threatened when it has been evaluated against the criteria but does not qualify for Critically Endangered, Endangered or Vulnerable now, but is close to qualifying for or is likely to qualify for a threatened category in the near future.

### **LEAST CONCERN (LC)**

A taxon is Least Concern when it has been evaluated against the criteria and does not qualify for Critically Endangered, Endangered, Vulnerable or Near Threatened. Widespread and abundant taxa are included in this category.

### **DATA DEFICIENT (DD)**

A taxon is Data Deficient when there is inadequate information to make a direct, or indirect,

assessment of its risk of extinction based on its distribution and/or population status. A taxon in this category may be well studied, and its biology well known, but appropriate data on abundance and/or distribution are lacking. Data Deficient is therefore not a category of threat. Listing of taxa in this category indicates that more information is required and acknowledges the possibility that future research will show that threatened classification is appropriate. It is important to make positive use of whatever data are available. In many cases great care should be exercised in choosing between DD and a threatened status. If the range of a taxon is suspected to be relatively circumscribed, and a considerable period of time has elapsed since the last record of the taxon, threatened status may well be justified.

**NOT EVALUATED (NE)**

A taxon is Not Evaluated when it has not yet been evaluated against the criteria.

*Note: As in previous IUCN categories, the abbreviation of each category (in parenthesis) follows the English denominations when translated into other languages (see Annex 2).*

## ANNEXE 2 :

### protocoles de sédation et d'anesthésie chez les Macropodidés (D'après 40)

#### Protocoles de sédation des espèces appartenant au genre *Macropus*

Produits	Voies d'administration	Posologies	Remarques
Diazépam (Valium <sup>ND</sup> )	IM	1-2 mg/kg	-Grande marge de sécurité -En intramusculaire (IM) effets obtenus en 5 à 20 mn durant 20 mn
	IV	0,1-1 mg/kg	
Azapéronne (Stressnil <sup>ND</sup> )	IM	2 mg/kg	-Effets obtenus en 15 à 20 mn durant 3 à 8 h.

#### Protocoles d'anesthésie fixe les plus employés chez les Macropodidés

Produits	Voies d'administration	Posologies	Remarques
Kétamine (Imalgène <sup>ND</sup> ) + Xylazine (Rompun <sup>ND</sup> )	IM	25 mg/kg + 5 mg/kg	-Anesthésie durant environ 30 mn -Ajout possible de Kétamine en intraveineuse (IV)
Tilétamine+Zolazépam (Zolétil <sup>ND</sup> )	IM	5-10 mg/kg	-Induction en 3 à 6mn -Ptyalisme fréquent (utiliser Atropine) -Ajout possible de Kétamine IV -Bonne analgésie et myorelaxation (chirurgie possible)
Médétomidine (Domitor <sup>ND</sup> ) + Kétamine (Imalgène <sup>ND</sup> )  -Antagonisé par Atipamézole (Antisédan <sup>ND</sup> ) 625 µg/kg	IM	125 µg/kg +5 mg/kg	-Induction plus lente qu'avec Zolétil ND -Peu de ptyalisme -Meilleure myorelaxation

## Autres protocoles d'anesthésie fixe indiqués chez les Macropodidés

Produits	Voies d'administration	Posologies et espèces	Remarques
Kétamine (Imalgène <sup>ND</sup> ) + Xylazine (Rompun <sup>ND</sup> )	IM	<i>M. rufogriseus</i> : 150 mg/kg +187 mg/kg	-poids de l'animal < 20 kg -Immobilisation en 4mn durant environ 1h20 -Attention bradycardie
Tilétamine+Zolazépan (Zolétil <sup>ND</sup> )	IM	<i>M. rufus</i> : 6-8 mg/kg	-Immobilisation en 7 mn environ durant en moyenne 1h45
	IM	<i>M. parma</i> : 3,3-9,6 mg/kg	
	IM	<i>M. giganteus</i> : 4 mg/kg	
	IM	<i>M. rufogriseus</i> : 6,5-7 mg/kg	
Médétomidine (Domitor <sup>ND</sup> ) + Kétamine (Imalgène <sup>ND</sup> )	IM	<i>M. giganteus</i> : 40 µg/kg + 4 mg/kg	-Immobilisation en 6 mn environ durant 1h20 --Antagonisé par Atipamézole (Antisédan <sup>ND</sup> ) 200 µg/kg : réveil en 1h20
	IM	<i>M. rufus</i> : 40-50 µg/kg + 4-5 mg/kg	
	IM	<i>M. robustus</i> : 50 µg/kg + 5 mg/kg	
	IM	<i>M. rufogriseus</i> : 100 µg/kg + 5 mg/kg	
Etorphine hypochloride (M-99 <sup>ND</sup> ) +Acépromazine (Acépromazine <sup>ND</sup> )	IM	<i>M. rufus</i> : 0,04 mg/kg + 0,4 mg/kg	
Propofol (Propofol <sup>ND</sup> )	IV lente	<i>M. giganteus</i> : 6-8 mg/kg	-Induction très rapide -Risque d'apnée (intubation conseillée) -Prémédiquer avec Midazolam

**Protocoles d'anesthésie gazeuse à l'isoflurane des espèces appartenant au genre *Macropus***

Type de circuit	Débit en oxygène	Taux en Isoflurane
Circuit non-réinhalatoire (poids < 10 kg)	200 ml/kg/mn (minimum 1l/mn)	-Induction : 5 % -Maintenance : 2 % -A moduler selon l'individu
Circuit réinhalatoire (poids < 10 kg)	50 ml/kg/mn	-Induction : 5 % -Maintenance : 2 % -A moduler selon l'individu

**Protocoles de télé-anesthésie chez *Macropus agilis***

Produits	Voies d'administration	Posologies	Remarques
Phencyclidine + Fentanyl	IM	2 mg/kg + 0,02 mg/kg	-Ataxie et somnolence en 3 mn -Immobilisation en 4à5 mn -Dure environ 1 h



# LA REPRODUCTION DES KANGOUROUS, WALLABIES, ET WALLAROUS DU GENRE *MACROPUS* : ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE

**NOM et Prénom :** DONZEAUX Véronique

## **Résumé :**

Les Kangourous, Wallabies et Wallarous sont les représentants du genre *Macropus*. Répartis à travers tout le territoire australien, ces animaux se distinguent par leur mode de locomotion mais aussi par leur reproduction. Adaptés à un milieu parfois très hostile, certains sont cependant en surpopulation. D'autres, en revanche, apparaissent menacés.

La physiologie de la reproduction de ces animaux est actuellement bien connue. Il s'agit de marsupiaux, dont le petit naît à un stade très précoce de la gestation. Le développement se poursuit ensuite durant plusieurs mois *extra utero*, dans la poche marsupiale. Beaucoup des espèces de *Macropus* peuvent, par ailleurs, présenter un phénomène de diapause embryonnaire. L'évolution de l'embryon peut s'arrêter au premier tiers de la gestation et reprendre après le sevrage ou en cas de mortalité du petit précédent.

La reproduction assistée présente deux objectifs. Dans le cas des espèces en surnombre ou pour certains pensionnaires de parcs animaliers elle concourt à limiter la reproduction par des méthodes de contraception. D'autres techniques ont pour but, au contraire, de favoriser la reproduction. Il s'agit des techniques de transferts de jeunes et de la reproduction assistée au sens strict. L'insémination artificielle, la fécondation *in vitro*, et plus récemment la culture embryonnaire sont des techniques pratiquées à la fois à des fins de recherche fondamentale et dans le cadre de la sauvegarde des espèces menacées.

**Mots clés :** Reproduction, Reproduction Assistée, Contraception, Insémination Artificielle, Sauvegarde Des Espèces, Macropodidé, Kangourou, Wallaby, Wallarou, *Macropus*.

## **Jury :**

Président : M.

Directeur : M. Alain Fontbonne

Assesseur : M. Pascal Arné

## **Adresse de l'auteur :**

13, avenue de la Ferté sous Jouarre  
77750 Saint Cyr sur Morin

# REPRODUCTION OF KANGAROOS, WALLABIES AND WALLAROOS OF GENUS *MACROPUS*: BIBLIOGRAPHIC STUDY

**SURNAME and given name:** DONZEAUX Veronique

## **Summary:**

Kangaroos, Wallabies and Wallaroos are representatives of the genus *Macropus*. Distributed throughout the territory of Australia, these animals are distinguished by their way of locomotion but also by their reproduction. Adapted to a very hostile environment at times, some are overcrowded. Others, however, appear threatened.

The reproductive physiology of these animals is now well known. They are marsupials, and their young is born at a very early stage of gestation. The development then continues for several months outside the womb, in the pouch. Many species of *Macropus* may also present an embryonic diapause. The development of the embryo may stop at the first third of gestation and restart after weaning or in case of death of the previous pouch young.

Assisted reproduction has two objectives. In the case of surplus species or for some of the residents of animal parks, it contributes to limiting reproduction by methods of contraception. Other techniques are aimed, instead, to encourage breeding. These technologies are transfer of pouch young and assisted reproduction *stricto sensu*. Artificial insemination, in vitro fertilization, and more recently, embryo culture techniques are practiced both for basic research and under the protection of endangered species.

**Key words:** Reproduction, Assisted Reproduction, Contraception, Artificial Insemination, Species Survival, *Macropodidae*, Kangaroo, Wallaby, Wallaroo, *Macropus*.

## **Jury :**

President : M.

Director : M. Alain Fontbonne

Assessor : M. Pascal Arné

## **Author's address :**

13, avenue de la Ferté sous Jouarre  
77750 Saint Cyr sur Morin