

Année 2019

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DU RENARD ROUX *VULPES VULPES*

THÈSE pour obtenir le grade de DOCTEUR VÉTÉRINAIRE,
présentée et soutenue publiquement devant
LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE CRÉTEIL

le 24 octobre 2019

par

Késya, Josette KANCEL

Née le 29 Octobre 1994 à Drancy (Seine-Saint-Denis)

Directeur : M. Alain Fontbonne - Co-Directrice : Mme Karine Reynaud

INVITÉS : M. Jacques Barrat, M. Xavier Druart

Président du Jury

1^{er} Assesseur

2nd Assesseur

Professeur HOUSSET

Docteur Alain Fontbonne

Docteur Pascal Arné

Professeur à la Faculté de Médecine de CRÉTEIL

Maître de Conférences à l'EnvA

Maître de Conférences à l'EnvA

Liste des membres du corps enseignant



Directeur : Pr Christophe Degueurce

Directeur des formations : Pr Henry Chateau

Directrice de la scolarité et de la vie étudiante : Dr Catherine Colmin

Directeurs honoraires : MM. les Professeurs C. Pilet, B. Toma, A.-L. Parodi, R. Moraillon, J.-P. Cotard, J.-P. Mialot & M. Gogny

Département d'Elevage et de Pathologie des Équidés et des Carnivores (DEPEC)

Chef du département : Pr Grandjean Dominique - Adjoint : Pr Blot Stéphane

<p>Unité pédagogique d'anesthésie, réanimation, urgences, soins intensifs</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Fernandez Parra Rocio, Maître de conférences associée - Pr Verwaerde Patrick* <p>Unité pédagogique de clinique équine</p> <ul style="list-style-type: none"> - Pr Audigé Fabrice - Dr Bertoni Lélia, Maître de conférences - Dr Bourzac Céline, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Coudry Virginie, Praticien hospitalier - Pr Denoix Jean-Marie - Dr Giraudet Aude, Praticien hospitalier - Dr Herout Valentin, Chargé d'enseignement contractuel - Dr Jacquet Sandrine, Praticien hospitalier - Dr Mespoulhès-Rivière Céline, Praticien hospitalier* - Dr Moiroud Claire, Praticien hospitalier <p>Unité pédagogique de médecine et imagerie médicale</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Benckroun Ghita, Maître de conférences - Pr Blot Stéphane* - Dr Canonne-Guibert Morgane, Maître de conférences - Dr Freiche-Legros Valérie, Praticien hospitalier - Dr Maurey-Guéneq Christelle, Maître de conférences 	<p>Unité pédagogique de médecine de l'élevage et du sport</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Cléro Delphine, Maître de conférences - Dr Fontbonne Alain, Maître de conférences - Pr Grandjean Dominique* - Dr Maenhoudt Cindy, Praticien hospitalier - Dr Nudelmans Nicolas, Maître de conférences <p>Unité pédagogique de pathologie chirurgicale</p> <ul style="list-style-type: none"> - Pr Fayolle Pascal - Dr Manassero Mathieu, Maître de conférences - Pr Viateau-Duval Véronique* <p>Discipline : cardiologie</p> <ul style="list-style-type: none"> - Pr Chetboul Valérie <p>Discipline : ophtalmologie</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Chahory Sabine, Maître de conférences <p>Discipline : nouveaux animaux de compagnie</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Pignon Charly, Praticien hospitalier
---	--

Département des Productions Animales et de Santé Publique (DPASP)

Chef du département : Pr Millemann Yves - Adjoint : Pr Dufour Barbara

<p>Unité pédagogique d'hygiène, qualité et sécurité des aliments</p> <ul style="list-style-type: none"> - Pr Augustin Jean-Christophe* - Dr Bolnot François, Maître de conférences - Pr Carlier Vincent <p>Unité pédagogique de maladies réglementées, zoonoses et épidémiologie</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Crozet Guillaume, Chargé d'enseignement contractuel - Pr Dufour Barbara* - Pr Haddad/Hoang-Xuan Nadia - Dr Rivière Julie, Maître de conférences <p>Unité pédagogique de pathologie des animaux de production</p> <ul style="list-style-type: none"> - Pr Adjou Karim - Dr Belbis Guillaume, Maître de conférences* - Dr Delsart Maxime, Maître de conférences associé - Pr Millemann Yves - Dr Plassard Vincent, Praticien hospitalier - Dr Ravary-Plumioën Bérangère, Maître de conférences 	<p>Unité pédagogique de reproduction animale</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Constant Fabienne, Maître de conférences* - Dr Denis Marine, Chargée d'enseignement contractuelle - Dr Desbois Christophe, Maître de conférences (rattaché au DEPEC) - Dr Mauffré Vincent, Maître de conférences <p>Unité pédagogique de zootechnie, économie rurale</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Arné Pascal, Maître de conférences - Pr Bossé Philippe* - Dr De Paula Reis Aline, Maître de conférences - Pr Grimard-Ballif Bénédicte - Dr Leroy-Barassin Isabelle, Maître de conférences - Pr Ponter Andrew - Dr Wolgust Valérie, Praticien hospitalier
---	---

Département des Sciences Biologiques et Pharmaceutiques (DSBP)

Chef du département : Pr Desquilbet Loïc - Adjoint : Pr Pilot-Storck Fanny

<p>Unité pédagogique d'anatomie des animaux domestiques</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Boissady Emilie, Chargée d'enseignement contractuelle - Pr Chateau Henry - Pr Crevier-Denoix Nathalie - Pr Robert Céline* <p>Unité pédagogique de bactériologie, immunologie, virologie</p> <ul style="list-style-type: none"> - Pr Boulouis Henri-Jean - Pr Eloit Marc - Dr Lagrée Anne-Claire, Maître de conférences - Pr Le Poder Sophie - Dr Le Roux Delphine, Maître de conférences* <p>Unité pédagogique de biochimie, biologie clinique</p> <ul style="list-style-type: none"> - Pr Bellier Sylvain* - Dr Deshuillers Pierre, Chargé d'enseignement contractuel - Dr Lagrange Isabelle, Praticien hospitalier - Dr Michaux Jean-Michel, Maître de conférences <p>Unité pédagogique d'histologie, anatomie pathologique</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Cordonnier-Lefort Nathalie, Maître de conférences - Pr Fontaine Jean-Jacques - Dr Laloy Eve, Maître de conférences - Dr Reyes-Gomez Edouard, Maître de conférences* <p>Unité pédagogique de management, communication, outils scientifiques</p> <ul style="list-style-type: none"> - Mme Conan Muriel, Professeur certifié (Anglais) - Pr Desquilbet Loïc, (Biostatistique, Épidémiologie) - Dr Marignac Geneviève, Maître de conférences* 	<p>Unité de parasitologie, maladies parasitaires, dermatologie</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Blaga Radu, Maître de conférences (rattaché au DPASP) - Dr Briand Amaury, Assistant d'Enseignement et de Recherche Contractuel (rattaché au DEPEC) - Dr Cochet-Faivre Noëlle, Praticien hospitalier (rattachée au DEPEC) - Pr Guillot Jacques* - Dr Polack Bruno, Maître de conférences - Dr Risco-Castillo Veronica, Maître de conférences <p>Unité pédagogique de pharmacie et toxicologie</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Kohlhauer Matthias, Maître de conférences - Dr Perrot Sébastien, Maître de conférences* - Pr Tissier Renaud <p>Unité pédagogique de physiologie, éthologie, génétique</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dr Chevallier Lucie, Maître de conférences (Génétique) - Dr Crépeaux Guillemette, Maître de conférences (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Gilbert Caroline (Ethologie) - Pr Pilot-Storck Fanny (Physiologie, Pharmacologie) - Pr Turet Laurent (Physiologie, Pharmacologie)* <p>Discipline : éducation physique et sportive</p> <ul style="list-style-type: none"> - M. Philips Pascal, Professeur certifié
---	---

* responsable d'unité pédagogique

Professeurs émérites :

Mmes et MM. : Combrisson Hélène, Enriquez Brigitte, Panthier Jean-Jacques, Paragon Bernard.

Remerciements

Au Président du Jury de cette thèse, Professeur à la Faculté de Médecine de Créteil,

Pour me faire l'honneur de présider ce jury de thèse

A Karine Reynaud, chargée de recherche à l'INRA,

Pour avoir initié le projet et me l'avoir proposé en toute confiance. Merci pour ta bonne humeur constante et de m'avoir fait partager ta passion pour ton métier.

A Alain Fontbonne, enseignant à l'EnvA,

Pour avoir accepté la co-direction de ce travail et pour les conseils avisés

A Pascal Arné, enseignant à l'EnvA,

Pour avoir accepté d'être assesseur de ma thèse et pour la relecture attentive de ce travail

A Jacques Barrat, Docteur vétérinaire au Laboratoire de la Rage et de la Faune Sauvage (ANSES) de Malzéville, Nancy

Pour sa grande collaboration au projet et son accueil chaleureux au laboratoire

A l'INRA de Tours-Nouzilly et Jouy-en-Josas,

Pour leur aide précieuse au projet, notamment Thierry Meylheuc et la plateforme d'imagerie Mima2

Au Biopôle de l'EnvA,

Pour leur participation technique au projet

Table des matières

Liste des figures.....	4
Liste des tableaux	7
Liste des abréviations.....	8
Introduction	11
Première partie : étude bibliographique sur le renard roux (généralités)	13
1. Taxonomie.....	13
1.1. <i>Classification phylogénétique</i>	13
1.2. <i>Famille des Canidae</i>	14
1.3. <i>Genre Vulpes</i>	15
1.4. <i>Espèce Vulpes vulpes</i>	15
2. Caractéristiques générales	16
2.1. <i>Morphologie</i>	16
2.2. <i>Mode de vie, habitat et organisation territoriale</i>	18
2.3. <i>Organisation sociale, communication et longévité</i>	19
2.4. <i>Alimentation</i>	20
3. Répartition géographique et démographique.....	20
3.1. <i>Répartition géographique</i>	20
3.2. <i>Densité démographique</i>	21
3.2.1. En France	21
3.2.2. A l'international	21
4. Interactions avec l'Homme et les autres espèces animales	22
4.1. <i>Interactions avec l'Homme</i>	22
4.1.1. Statut légal du renard roux	22
4.1.2. Chasse au renard	23
4.1.3. Elevage et commerce de fourrure	24
4.2. <i>Interactions avec les autres espèces animales</i>	25
4.2.1. Prédateurs	26
4.2.2. Rage vulpine.....	26
4.2.3. Echinococcose alvéolaire	26
Deuxième partie : étude bibliographique de la physiologie sexuelle du renard roux.....	29
1. Rappels anatomiques et histologiques de l'appareil reproducteur canin	29
1.1. <i>Anatomie et histologie de l'appareil reproducteur femelle</i>	29
1.1.1. Anatomie de l'appareil reproducteur	29
1.1.2. Histologie de l'appareil reproducteur	30
1.2. <i>Anatomie et histologie de l'appareil reproducteur mâle</i>	31
1.2.1. Anatomie de l'appareil reproducteur	31
1.2.2. Histologie de l'appareil reproducteur	32
2. La gamétogenèse.....	33
2.1. <i>La folliculogénèse et l'ovogenèse</i>	33
2.2. <i>La spermatogénèse</i>	35
3. Le cycle œstral	36

3.1. <i>Pro-œstrus</i>	37
3.2. <i>Œstrus</i>	37
3.3. <i>Metœstrus</i>	37
3.4. <i>Anœstrus</i>	37
4. Endocrinologie au cours du cycle sexuel	38
4.1. <i>Endocrinologie de la femelle</i>	38
4.1.1. Stéroïdogénèse	38
4.1.2. Régulation neurohormonale	39
4.1.3. Variation du profil hormonal	40
4.2. <i>Endocrinologie du mâle</i>	41
4.2.1. Stéroïdogénèse	41
4.2.2. Régulation neurohormonale	42
5. Saisonnalité de la reproduction et variations hormonales	43
5.1. <i>Chez la femelle</i>	43
5.2. <i>Chez le mâle</i>	45
6. Rapprochement sexuel, accouplement et fécondation	46
6.1. <i>Rapprochement sexuel</i>	46
6.2. <i>Accouplement</i>	46
6.3. <i>Fécondation et segmentation embryonnaire</i>	47
7. Gestation, parturition et élevage des jeunes	49
7.1. <i>Gestation et parturition</i>	49
7.2. <i>Elevage des jeunes</i>	49
8. Reproduction assistée	50
8.1. <i>Détection de l'œstrus</i>	50
8.2. <i>Insémination artificielle</i>	51
8.3. <i>Culture in vitro et transfert d'embryon</i>	52
8.4. <i>Autres techniques</i>	53
9. Facteurs influençant la reproduction	54
9.1. <i>Facteurs physiques</i>	54
9.2. <i>Facteurs sociaux et environnementaux</i>	54
9.2.1. Facteurs sociaux	54
9.2.2. Facteurs environnementaux	55
Troisième partie : étude expérimentale	56
1. Introduction	56
2. Matériels et méthodes	56
2.1. <i>Les animaux</i>	56
2.2. <i>Méthodes et analyse des prélèvements</i>	58
2.2.1. Etude macroscopique des organes génitaux	58
2.2.2. Etude histologique des organes génitaux	59
2.2.3. Récolte de la semence	61
2.2.4. Collecte des complexes cumulo-ovocytaires	62
2.2.5. Autres prélèvements	63
3. Résultats	63
3.1. <i>Etude macroscopique des organes génitaux</i>	63
3.2. <i>Etude histologique des organes génitaux</i>	66
3.2.1. Histologie des organes génitaux mâles	66

3.2.2. Histologie des organes génitaux femelles.....	68
3.3. <i>Etude de la morphologie des gamètes</i>	73
3.3.1. Observation des spermatozoïdes éjaculés au microscope électronique à balayage	73
3.3.2. Observation des ovocytes au microscope optique.....	76
4. Discussion	77
 Conclusion.....	 81
Liste des références bibliographiques	83
Annexe 1	91
Annexe 2	92

Liste des figures

Figure 1 : place du renard roux dans la classification des êtres vivants (Linnaeus, 1758).....	13
Figure 2 : arbre phylogénétique des Canidés (Lindblad-Toh <i>et al.</i> , 2005)	14
Figure 3 : sous-espèces du renard roux présentes en France : A- <i>Vulpes vulpes crucigera</i> , B- <i>Vulpes vulpes ichnusae</i> , C- <i>Vulpes vulpes silacea</i> (Bullock, 2019 ; Longu, 2012 ; Jasper, 2015)	16
Figure 4 : taxidermie des variations de robe du renard roux (Shakko, 2009)	17
Figure 5 : renard roux adulte, <i>Vulpes vulpes alascensis</i> (Pomeroy, 2017)	17
Figure 6 : la forme mélanistique du renard roux, le « renard argenté » (Layne, 2008).....	18
Figure 7 : répartition mondiale du renard roux, <i>Vulpes vulpes</i> (Hoffman et Sillero-Zubiri, 2016)	21
Figure 8 : modes et périodes de la chasse au renard en France (ASPAS, 2019)	23
Figure 9 : croisements de renards roux et argentés élevés pour leur fourrure (saveafox.org, 2018).....	25
Figure 10 : diverses fourrures de renards roux (etsy.com, 2019)	25
Figure 11 : anatomie de l'appareil reproducteur du chien femelle (Anderson et Anderson, 1994) .	30
Figure 12 : anatomie de l'appareil reproducteur du chien mâle (Barone, 2001)	32
Figure 13 : appareil reproducteur du chien mâle en coupe transversale (A) et en vue de profil (B) (Barone, 2001)	32
Figure 14 : folliculogénèse chez la femme (Driancourt <i>et al.</i> , 2001)	34
Figure 15 : étapes de l'ovogénèse chez le chien (Kancel, 2019)	34
Figure 16 : morphologie d'un spermatozoïde canin (vetopsy, 2006)	35
Figure 17 : étapes de la spermatogénèse dans le tube séminifère (Gayard, 2018).....	36
Figure 18 : synthèse des hormones stéroïdiennes (Halter, 2010).....	38
Figure 19 : régulation neurohormonale de la stéroïdogénèse chez la femelle (Kancel, 2019 d'après Corre et Rozenbaum, 2004)	40
Figure 20 : régulation neurohormonale de la stéroïdogénèse chez le mâle (Kancel, 2019 d'après Corre et Rozenbaum, 2004)	42
Figure 21 : saisonnalité du cycle sexuel chez le renard roux femelle (Bonnin <i>et al.</i> , 1992)	43
Figure 22 : variation des concentrations plasmatiques en œstradiol (E2), progestérone (P), androstènedione (A) et testostérone au cours de la période de reproduction (le temps 0 correspond au pic d'androstènedione en mars-avril) (Mondain-Monval <i>et al.</i> , 1979)	44
Figure 23 : variation des concentrations plasmatiques en œstradiol (E2) et en progestérone (P) au cours de l'année (Mondain-Monval <i>et al.</i> , 1976)	45
Figure 24 : accolement d'un couple de renards roux après accouplement (Chavey, 2014)	47

Figure 25 : segmentation embryonnaire chez le renard roux (Kancel, 2019 d'après Jalkanen, 1992a)	48
Figure 26 : renardeaux (Mulqueen, 2015)	50
Figure 27 : station expérimentale du laboratoire de Malzéville (Nancy ; Reynaud, 2018)	57
Figure 28 : cages individuelles hébergeant les renards argentés (laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)	57
Figure 29 lieux de capture des renards roux (Kancel, 2019)	58
Figure 30 : exemple d'identification manuelle et sexage des renards sauvages abattus selon le lieu de capture (Reynaud, 2018)	58
Figure 31 : préparation des lames histologiques (biopôle de l'EnvA)	60
Figure 32 : observation des prélèvements au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2, INRA, Jouy-en-Josas)	61
Figure 33 : contention d'un renard argenté (laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)	61
Figure 34 : récolte de semence par masturbation (A) et par électrostimulation (B) (laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)	62
Figure 35 : collecte de la semence dans un cône en caoutchouc et un tube à essai stérile (laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)	62
Figure 36 : observation macroscopique des testicules (Reynaud, 2018)	63
Figure 37 : observation de l'appareil génital femelle par laparotomie (carto 84) (Reynaud, 2018)	64
Figure 38 : morphologie de l'appareil génital des renards roux femelles (Reynaud, 2018)	65
Figure 39 : morphologie des ovaires des renards roux (carto 84) (Reynaud, 2018)	65
Figure 40 : observation d'une cicatrice placentaire après incision des cornes utérines (carto 84) Reynaud, 2018)	65
Figure 41 : observation des coupes histologiques de l'épididyme au microscope optique (coloration HES, carto 65)	66
Figure 42 : observation des coupes histologiques des testicules au microscope optique (coloration HES et TM2)	67
Figure 43 : observation des coupes histologiques des ovaires au microscope optique (coloration HES)	69
Figure 44 : observation des coupes histologiques d'utérus au microscope optique (carto 58, coloration HES et TM2)	71
Figure 45 : observation du tissu utérin au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2, carto 84)	72
Figure 46 : observation du col utérin de carto 58 et 84 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)	73

Figure 47 : observation d'un spermatozoïde du mâle M1 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)	74
Figure 48 : observation des têtes de spermatozoïdes du mâle M1 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)	75
Figure 49 : observation de spermatozoïdes anormaux du mâle M1 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)	76
Figure 50 : observation des complexes cumulo-ovocytaires au microscope optique (carto 84).....	77
Figure 51 : observation de spermatozoïdes de chien Beagle au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)	78
Figure 52 : observation de col utérin de chien Beagle au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)	79
Figure 53 : observation d'un complexe cumulo-ovocytaire canin au microscope électronique à balayage (Viaris de Lesegno, 2007)	80

Liste des tableaux

Tableau 1 : mesure des testicules des renards roux abattus	64
Tableau 2 : mesure de la taille des ovaires et utérus des renards roux abattus	66
Tableau 3 : répartition des tubes séminifères et des spermatozoïdes.....	68
Tableau 4 : typage, comptage et mesure des follicules ovariens	70
Tableau 5 : mesure des spermatozoïdes observés au microscope électronique à balayage.....	75

Liste des abréviations

ABP : Androgen Binding Protein (Protéine de Liaison d'Androgène)

ANSES : Agence Nationale de Sécurité Sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail

ASPAS : Association pour la Protection des Animaux Sauvages

Carto : Cartographie

CITES : Convention sur le commerce International des Espèces de faune et de flore Sauvages menacées d'extinction

DMSO : Diméthylsulfoxyde

EDTA : Acide éthylènediaminetétraacétique

F : Femelle

FSH : Follicle Stimulating Hormone (Hormone Folliculo-Stimulante)

GnRH : Gonadotropin Releasing Hormone (Hormone de libération des Gonadotrophines hypophysaires)

HES : Hémalun – Eosine – Safran (coloration)

ITIS : Integrated Taxonomic Information System (Système d'Information Taxonomique Intégré)

IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

LH : Luteinising Hormone (Hormone Lutéinisante)

M : Mâle

MEB : Microscope Electronique à Balayage

ONCFS : Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage

PAF : Paraformaldéhyde

PBS : Phosphate Buffered Saline (Tampon Phosphate Salin)

PGF2 α : Prostaglandine F2 α

PVP : Polyvinylpyrrolidone

SPZ : Spermatozoïde

TM2 : Trichrome de Masson 2 (coloration)

TGF β : Transforming Growth Factor beta (Facteur de Croissance Transformant bêta)

Introduction

Connu pour être le vecteur de maladies graves comme la rage puis accusé de dérober le gibier des chasseurs, le renard roux (*Vulpes vulpes*) a toujours été victime de sa mauvaise réputation. Ce cousin du chien, considéré comme nuisible, a également été chassé et élevé massivement pour sa fourrure dès le début du 20^{ème} siècle.

C'est dans ce contexte socio-économique que les premières études sur la reproduction du renard roux ont débuté dans les années 1940. En effet, l'essor économique mondial du commerce de la fourrure, qui représente de nos jours plusieurs milliards d'euros par an, a joué un rôle important dans le développement de l'intérêt pour la physiologie de la reproduction de cette espèce : le but étant d'augmenter la productivité et la rentabilité économique des élevages notamment en s'émancipant de la saisonnalité du cycle sexuel de cette espèce. Bien que le renard roux ne soit pas une espèce protégée et qu'il soit présent en grand nombre sur presque tous les continents, ses tissus constituent un matériel biologique rare, comme chez de nombreuses espèces sauvages, pour des raisons principalement éthiques puisque l'abattage des individus est souvent nécessaire pour leur collecte. Ceci explique que les connaissances actuelles en matière de physiologie de la reproduction vulpine soient encore extrêmement limitées, comparées aux connaissances que nous avons sur la physiologie de la reproduction d'autres espèces telles que les principales espèces d'élevages (bovins, porcins, équins). Toutefois, les études réalisées ont permis de préciser quelques particularités de la reproduction du renard roux et de mettre en place des techniques de reproduction assistée aujourd'hui largement utilisées dans les élevages. Les similitudes avec le chien et les autres canidés sauvages pourraient faire du renard roux un excellent modèle potentiel notamment dans le cadre de la conservation des canidés sauvages menacés d'extinction.

Ce travail de thèse propose, dans un premier temps, de faire une synthèse bibliographique des caractéristiques générales du renard roux (morphologie, mode de vie, régime alimentaire, aire de répartition, place dans notre société...). Dans une seconde partie, nous exposerons les connaissances bibliographiques actuelles sur les particularités de la physiologie de la reproduction du renard roux en faisant des rappels sur les grandes caractéristiques de la reproduction des canidés. Enfin dans une troisième partie, nous présenterons notre étude expérimentale portant sur les caractéristiques macroscopiques et microscopiques des organes génitaux et des gamètes de renards roux et argentés.

Première partie : étude bibliographique sur le renard roux (généralités)

Cette première partie de l'étude a pour but de présenter les principales caractéristiques physiques et sociales du renard roux, ainsi que sa place dans le monde du vivant et dans la société humaine.

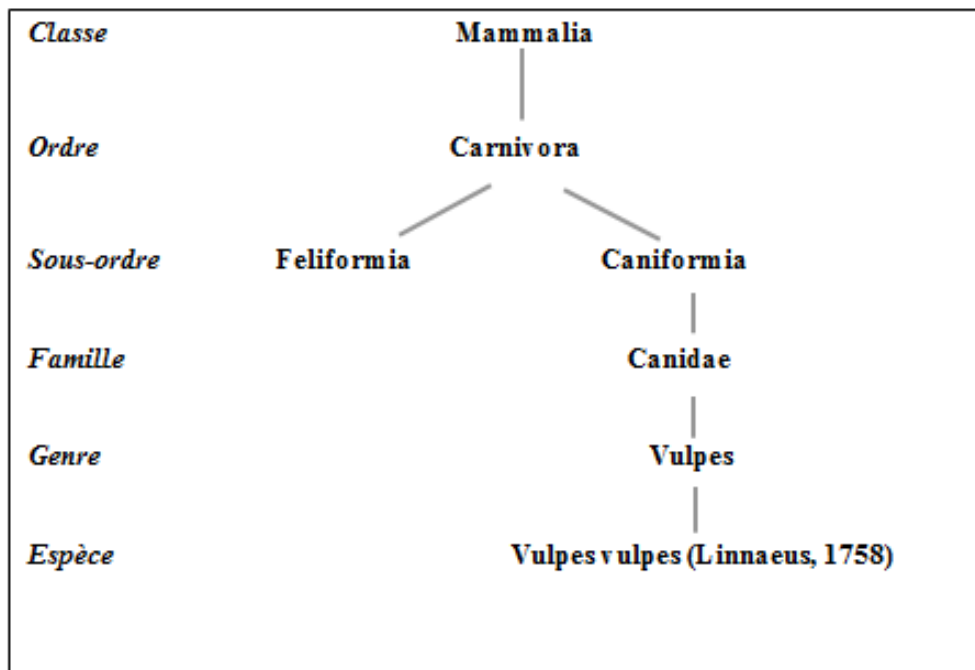
1. Taxonomie

1.1. Classification phylogénétique

Le renard roux appartient à l'espèce *vulpes* du genre *Vulpes*. Il fait partie de la famille des Canidés, appartenant à la classe des Mammifères et, à l'ordre des Carnivores (sous-ordre des Carnivores fissipèdes, par opposition aux Carnivores aquatiques et pinnipèdes) (figure 1). Les Carnivores se caractérisent par les particularités de leur dentition et de leur mâchoire leur permettant de se nourrir d'autres animaux, bien que certains carnivores puissent présenter un régime omnivore, voire herbivore.

Les Carnivores terrestres sont répartis en deux sous-ordres distincts issus d'une séparation précoce dans l'histoire de l'évolution des Mammifères : les Carnivores caniformes (chien, renard, loup, chacal, lycaon...) et les Carnivores félifomes (chat domestique, hyène, lion, tigre...) (Flynn *et al.*, 2005).

Figure 1 : place du renard roux dans la classification des êtres vivants (Linnaeus, 1758)



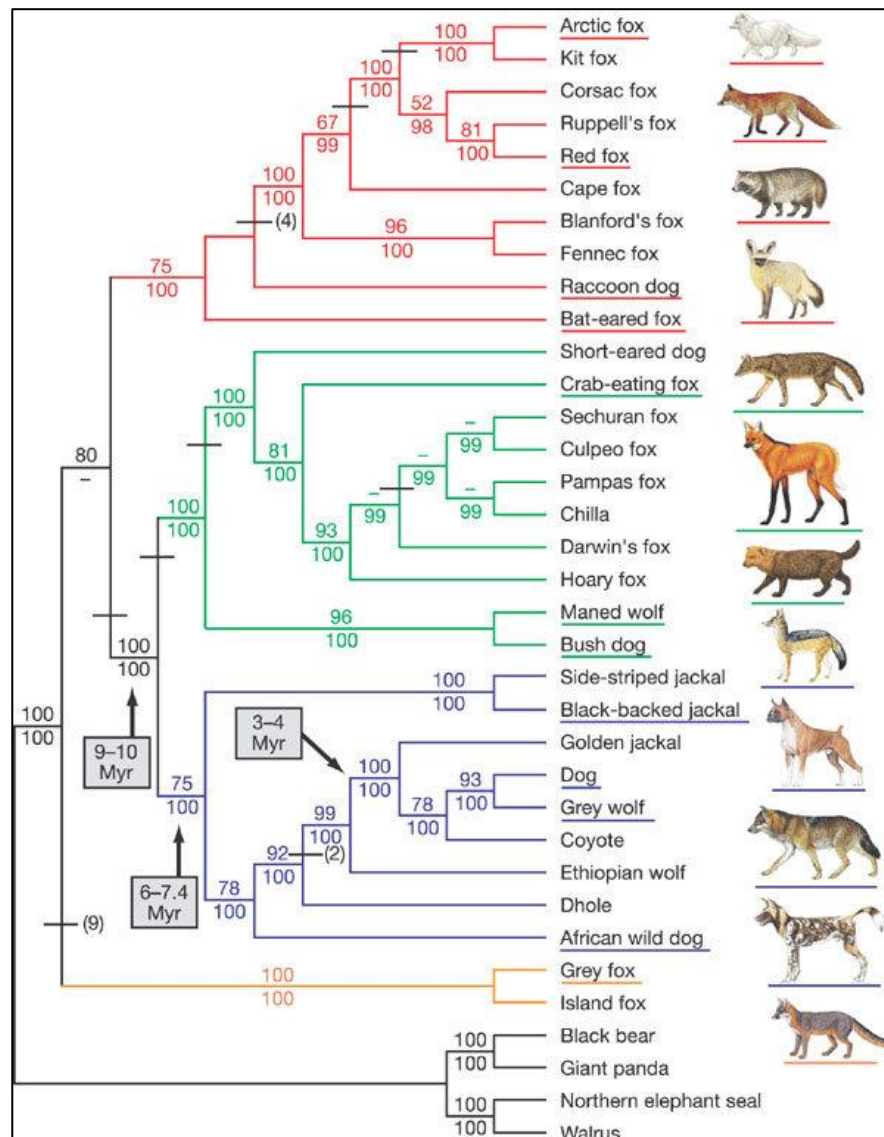
1.2. Famille des Canidae

Comme vu précédemment, la famille des Canidés appartient à l'ordre des Carnivores et au sous-ordre des Carnivores caniformes. Elle regroupe trente-six espèces animales réparties en treize genres ; les genres les plus importants, en nombre d'espèces représentées, sont *Vulpes* et *Canis*.

Elles incluent des mammifères carnassiers, ayant une bulle tympanique non cloisonnée (contrairement au septum tympanique que l'on retrouve chez les espèces féliniformes), des canines développées, de nombreuses molaires (10 pour la plupart des espèces pour un total de 42 dents) et des griffes non rétractiles (Chator, 2010). Les individus possèdent par ailleurs cinq doigts sur les membres antérieurs et quatre doigts sur les membres postérieurs.

Cette famille regroupe, entre autres, les loups, les chiens, les chacals, les coyotes et les renards (figure 2) (annexe 2).

Figure 2 : arbre phylogénétique des Canidés (Lindblad-Toh et al., 2005)



1.3. Genre *Vulpes*

Le genre *Vulpes* regroupe tous les individus appelés communément « renards ». Ces derniers se distinguent du genre *Canis* principalement par la forme ovale de leurs pupilles. Ce genre compte au total 12 à 14 espèces selon les auteurs : le renard roux (*Vulpes vulpes*), le renard corsac (*Vulpes corsac*), le renard de Blanford (*Vulpes cana*), le renard du Cap (*Vulpes chama*), le renard du Tibet (*Vulpes ferrilata*), le renard nain (*Vulpes macrotis*), le renard pâle (*Vulpes pallida*), le renard de Rüppell (*Vulpes ruepelli*), le renard véloce (*Vulpes velox*), le renard du Bengale (*Vulpes bengalensis*), le renard polaire (*Alopex lagopus* ou *Vulpes lagopus*) et le fennec (*Vulpes zerda*), bien que l'appartenance de ce dernier au genre *Vulpes* soit encore vivement discutée. Il existerait entre 45 et 70 sous-espèces du genre *Vulpes* (63 d'après le Système d'Information Taxonomique Intégré).

Cependant, de nombreux canidés appelés « renards » ne font pas partie de ce genre : c'est le cas du renard gris d'Amérique (*Urocyon cinereoargenteus*) et du renard gris d'Argentine (*Lycalopex griseus*) appartenant respectivement aux genres *Urocyon* et *Lycalopex*. Ainsi, la classification des renards est-elle complexe et a déjà été modifiée plusieurs fois.

Le renard roux est l'espèce la plus représentée, en termes d'effectifs, et la plus grande en taille du genre *Vulpes*.

1.4. Espèce *Vulpes vulpes*

Le renard roux, originaire d'Eurasie, provient de l'évolution de *Vulpes alopecoides* ou de *Vulpes chikushanensis*, ces deux espèces étant très proches et ayant vécu toutes les deux durant le Néogène et le Pléistocène, il y a 0,9 à 4 millions d'années (Kurten, 1968). Le plus ancien spécimen de *Vulpes vulpes* découvert a été daté entre 3,4 à 1,8 millions d'années avant l'ère actuelle et a été découvert en Hongrie. Il a été classé sous le nom de *Vulpes vulpes* par Linnaeus en 1758.

Le renard roux est l'espèce la plus évoluée du genre et la mieux adaptée au régime carnivore après le renard du Tibet : leur crâne et leur mâchoire sont plus développés que chez les autres espèces.

En 2005, selon la classification la plus récente, l'ITIS reconnaît 45 sous-espèces de renards roux, mais en 2010, une quarante-sixième sous-espèce aurait été mise en évidence par des analyses génétiques réalisées à partir du génome mitochondrial d'un individu découvert dans la vallée de Sacramento (Sacks *et al.*, 2010). D'après Heptner et Naumov (1998), ces sous-espèces du renard roux sont classées en deux grandes catégories : les renards dits « nordiques », généralement de grande taille et de couleurs vives, et les renards dits « gris du sud », plus petits. Les croisements entre individus de sous-espèces différentes sont très fréquents, ce qui entraîne un brassage génétique important à l'origine de l'émergence de nombreuses sous-espèces.

En France, trois sous-espèces du renard roux sont présentes (figure 3) : *Vulpes vulpes crucigera* (excepté en Corse et sur le littoral des Pyrénées Orientales), *Vulpes vulpes ichtusae* (en Corse) et *Vulpes vulpes silacea* (sous-espèce espagnole ne dépassant pas la région du Roussillon sur le territoire français).

Figure 3 : sous-espèces du renard roux présentes en France : A- *Vulpes vulpes crucigera*, B- *Vulpes vulpes ichtnusae*, C- *Vulpes vulpes silacea* (Bullock, 2019 ; Longu, 2012 ; Jasper, 2015)



2. Caractéristiques générales

2.1. Morphologie

Le renard roux (*Vulpes vulpes*), aussi appelé « renard commun », « renard rouge » ou anciennement « goupil », mesure 35 à 40 cm de hauteur au garrot, 90 à 125 cm de long (queue comprise) pour un poids compris entre 3 et 14kg (Blackbourn, 1999 ; Jost et Jost-Tse, 2005). Il possède un corps longiligne et musclé, une tête fine et triangulaire, des oreilles pointues et dressées mesurant entre 7 et 13 cm, un museau pointu et fin, des yeux bruns-orangés fendus d'une pupille elliptique et verticale, une queue longue mesurant entre 32 et 49 cm et dont l'extrémité se termine par une touffe blanche et des membres relativement courts par rapport à sa taille. Comme le chien (*Canis lupus familiaris*), il possède cinq doigts sur les membres antérieurs et quatre doigts sur les membres postérieurs. Chaque doigt se termine par une griffe semi-rétractile (Jost et Jost-Tse, 2005).

Il possède 450 fois plus de cellules olfactives que l'être humain, ce qui rend son odorat très développé. Son ouïe est également très fine et lui est indispensable pour chasser. La vue représente le sens le moins développé du renard roux.

Sa dentition est composée de 42 dents dont des canines longues, pointues et concaves contrairement au chien (Jost et Jost-Tse, 2005). L'émail est épais et se renouvelle tout au long de la vie de l'animal.

Le pelage du renard roux, doux et très dense, se compose de deux couches de poils, et s'épaissit en hiver, lui permettant ainsi de résister à des températures pouvant aller jusqu'à -13°C (Blackbourn, 1999). La robe est majoritairement rousse, marquée de blanc sur les joues, le menton, le cou, le tronc, l'abdomen et sur la face médiale des membres. L'extrémité des membres est noire (Jost et Jost-Tse, 2005). Il existe cependant une très grande variété de couleurs de pelage selon les sous-espèces, pouvant varier du beige au brun foncé (figure 4). Le pelage peut être plus long chez certains individus d'Amérique du Nord (figure 5) comparé à celui des sous-espèces européennes (Heptner et Naumov, 1998). La robe est majoritairement noire chez les individus présentant la forme mélanistique du renard roux appelée « renard argenté » (figure 6).

L'albinisme est rare chez le renard roux. Les formes leucistiques (sans dépôt de mélanine) sont plus fréquentes et sont observées majoritairement durant les années de faible abondance alimentaire

(Heptner et Naumov, 1998). Les individus leucistiques ont l'extrémité des oreilles et la queue noires (Jost et Jost-Tse, 2005).

Chez le renard roux, il n'existe pas de dimorphisme sexuel franc permettant de différencier avec certitude des individus de sexe opposé. Toutefois, la femelle est généralement plus petite et plus légère que le mâle de 15 à 20 % (les mâles adultes pèsent en moyenne 7 kg contre 5 kg pour les femelles adultes). La femelle possède également une ossature plus fine et un crâne plus petit compris entre 128 et 159 mm contre 129 et 167 mm pour le mâle adulte (Heptner et Naumov, 1998).

Figure 4 : taxidermie des variations de la robe du renard roux (Shakko, 2009)



Figure 5 : renard roux adulte, *Vulpes vulpes alascensis* (Pomeroy, 2017)



**Figure 6 : la forme mélanistique du renard roux, le « renard argenté »
(Layne, 2008)**



2.2. Mode de vie, habitat et organisation territoriale

Mode de vie

Le renard roux est un animal nocturne et crépusculaire qui peut être également actif le jour si les lieux sont calmes, pour rechercher de la nourriture en hiver et pour apprendre aux renardeaux à chasser l'été. Selon Artois et Le Gall (1988), 69 % de son activité est nocturne en automne. Ce pourcentage avoisine les 100 % en hiver où il est particulièrement actif au crépuscule.

Habitat

Les caractéristiques physiques et le régime alimentaire du renard roux lui donnent la capacité de s'adapter à tous les milieux. Ainsi, le retrouve-t-on aussi bien en bord de mer, en montagne, en milieu urbain, en régions boisées, dans les prairies, les savanes, les steppes, sur les rives de lacs ou encore en milieu semi-désertique. Il construit habituellement son terrier en terrain sec (en forêt ou en plaine) et s'abrite dans des éboulis, des tas de bois, sous des racines ou dans des fossés. Le renard roux occupe fréquemment les anciens terriers de blaireaux (*Meles meles*) et peut même cohabiter avec eux.

Au fil du temps, le renard roux a su parfaitement s'adapter à la présence humaine et on le retrouve désormais dans de nombreux lieux créés par l'Homme comme les champs cultivés, les bords de route, les voies de chemins de fer ou encore dans les centres-villes où il se nourrit des déchets ménagers (Blackbourn, 1999).

Territorialité

Le renard roux est un animal territorial, c'est-à-dire qu'il défend la surface qu'il exploite pour subvenir à ses besoins.

Plusieurs études de suivis télémétriques ont montré que cette superficie pouvait couvrir 20 à 40 hectares en milieu urbain (Harris, 1980) et jusqu'à 500 hectares en milieu rural voire 4000 hectares en montagne (Artois et Le Gall, 1988 ; Henry, 2004).

Ce territoire varie cependant selon les saisons, en fonction des besoins et des ressources alimentaires, et selon les ressources en habitats disponibles. En effet, le territoire vital du renard roux dépend de deux grands facteurs : la richesse trophique du milieu (c'est-à-dire la disponibilité des ressources alimentaires variant avec les saisons, et les habitats disponibles) et la proximité des individus des territoires voisins (moins il y a de congénères à proximité, plus le territoire est étendu). Les renards mâles peuvent marcher jusqu'à 25 km pour trouver un nouveau territoire.

2.3. Organisation sociale, communication et longévité

Organisation sociale

En dehors de la période de reproduction, le renard roux est une espèce solitaire mais il n'est pas rare d'observer des individus vivant en couple ou en groupes de plusieurs individus (Major et Sherburne, 1987). La formation de ces groupes dépend principalement de la richesse du milieu. En effet, dans les milieux peu favorables, le renard roux est plutôt solitaire tandis que l'on peut observer des groupes allant jusqu'à sept individus dans les milieux offrant des ressources trophiques plus abondantes, comme par exemple en milieu urbain (Jost et Jost-Tse, 2005). Dans de tels groupes, on observe une forte hiérarchie, tendant vers la polygynie, avec présence d'un mâle, d'une femelle dominante reproductrice et de plusieurs femelles non reproductrices. Seul le couple dominant se reproduit, tandis que les autres femelles assurent la chasse et l'élevage des renardeaux et occupent un territoire périphérique à celui du couple dominant : c'est le phénomène de suppression de la reproduction (Jost et Jost-Tse, 2005). Cependant, il n'est pas rare que le groupe se modifie au cours du temps, certains individus pouvant notamment être chassés du groupe par le couple dominant (Blackbourn, 1999).

Communication

Le renard roux possède d'excellents sens. Les individus communiquent entre eux grâce à des postures, des expressions faciales, des sons et des marquages odorants. A ce jour, on distingue 28 émissions vocales dans cinq octaves différentes dont les glapissements typiques, des cliquements, des gémissements ainsi que des cris et aboiements aigus surtout émis par les femelles et en période de rut. Chaque individu possède une voix unique qui permet de le distinguer des autres. Concernant les marquages odorants, ils s'effectuent avec l'urine, les fèces et les sécrétions des glandes anales, des glandes supracaudales ainsi que des glandes situées sur les lèvres et à l'angle de la mâchoire ainsi qu'entre les coussinets. Ces marquages sont réalisés tous les cent mètres environ et sont réitérés aux mêmes endroits tous les 2 à 3 jours (Jost et Jost-Tse, 2005).

Longévité

L'espérance de vie du renard roux en captivité est proche de celle du chien domestique, soit environ 14 à 15 ans. Dans la nature, la mortalité est souvent très élevée et peut atteindre 80 % au cours de la première année de vie (Jost et Jost-Tse, 2005). Dans les groupes, le couple de renards dominants vit en moyenne 4,5 ans tandis que les autres individus du groupe ne vivent que 2 ans (Baker et Harris, 2006). Un animal solitaire vit en moyenne jusqu'à 3 ans. A ce jour, le plus vieil individu vivant en liberté avait 9 ans et a été découvert en Grande-Bretagne.

2.4. Alimentation

Comme de nombreux canidés, le renard roux possède un régime alimentaire opportuniste, omnivore à prédominance carnivore. D'après Feldhamer *et al.*(2003), l'alimentation du renard, variable selon la saison et le biotope, se compose majoritairement de petits mammifères (*Leporidae sp.*, *Sciuridae sp.*, *Talpidae sp.*, *Marmota sp.*, *Cricetidae sp.*) qui constituent 23 % de son régime alimentaire mais également d'oiseaux (passériformes, galliformes, gibier d'eau) ou de leurs oeufs, de poissons, de fruits (fruits rouges, kakis, pommes, prunes, raisins, glands) et autres végétaux (herbes, tubercules) et champignons. Il se nourrit également d'invertébrés (lombrics, coléoptères, guêpes, sauterelles) et des carcasses qu'il rencontre. En milieu urbain, les déchets ménagers font également partie de son alimentation.

Un renard roux adulte consomme entre 300 et 600 g de nourriture par jour (Blackbourn, 1999) répartis en plusieurs prises alimentaires du fait de la faible capacité de son estomac. Il passe ainsi près d'un tiers de son activité journalière à chasser (Jost et Jost-Tse, 2005). L'alimentation très diversifiée de cet animal opportuniste explique sa grande capacité à s'adapter à des milieux très divers et donc sa large répartition géographique.

Contrairement à de nombreux canidés, le renard roux ne chasse pas en meute mais en solitaire, au crépuscule et la nuit (entre 18h et 6h du matin) ou le jour en hiver. Sa technique de chasse, que l'on appelle « mulotage », est caractéristique : son ouïe fine lui permet de repérer sa proie, y compris sous la neige ; puis il tend alors les membres postérieurs tout en fléchissant les membres antérieurs, les oreilles inclinées vers sa proie puis bondit en l'air et atterrit sur cette dernière qu'il achève d'un coup fatal au niveau de la nuque. Le taux de réussite de cette technique n'est que de 20 % (Jost et Jost-Tse, 2005). Autrement, il chasse à l'affût en s'avançant lentement à quelques mètres de sa proie avant de lancer sa course vers celle-ci. Cette technique est cependant peu efficace.

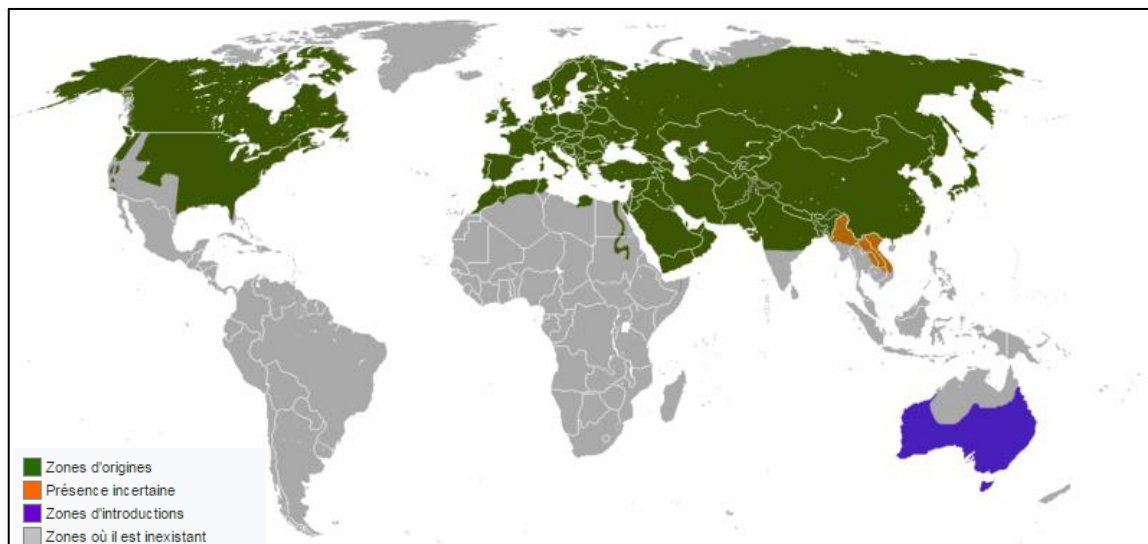
3. Répartition géographique et démographique

3.1. Répartition géographique

Le renard roux est le carnivore sauvage ayant l'aire de répartition mondiale la plus vaste (figure 7). Selon le dernier rapport de l'IUCN RedList (Hoffman et Sillero-Zubiri, 2016), on estime son aire de répartition à 70 millions de km². En effet, selon ce même rapport, le renard roux est présent sur presque tous les continents et occupe la quasi-totalité de l'hémisphère Nord, à l'exception de l'Islande, la Crète, les îles arctiques, certaines régions de Sibérie et les Hébrides (Blackbourn, 1999).

On le retrouve dans toute l'Europe, en Afrique du Nord, en Amérique du Nord (Etats-Unis d'Amérique, Canada), dans le nord de l'Asie et dans le sud de l'Australie où le renard roux d'Europe, *Vulpes vulpes crucigera* a été introduit en 1870 dans l'état de Victoria pour la chasse et colonise désormais la totalité du pays. Autrefois rural, on le retrouve aujourd'hui dans toutes les grandes villes européennes (Amsterdam, Budapest, Bruxelles, Copenhague, Londres, Madrid, Paris, Oslo...). En France, il est présent dans tout le pays, y compris en Corse.

Figure 7 : répartition mondiale du renard roux, *Vulpes vulpes* (Hoffman et Sillero-Zubiri, 2016)



3.2. Densité démographique

3.2.1. En France

La densité moyenne de renards roux en France en 2000 était de 0,9 à 3,3 renards au km² selon le rapport de l'ONCFS. En 2015, cette densité a été estimée à un renard au km². La densité de renards roux en France est stabilisée et contrôlée par l'ONCFS grâce à des abattages réguliers d'adultes comme de jeunes afin de maintenir une densité d'un renard par km². Toutefois, en zone urbaine, on peut trouver jusqu'à 5 groupes par km² alors que la densité n'est que de 0,04 groupe au km² dans les milieux où la richesse trophique est la moins élevée.

3.2.2. A l'international

La densité démographique du renard roux est extrêmement variable d'un pays à l'autre.

Au Royaume-Uni, elle varie de 0,04 renard par km² en Ecosse, à 1,17 individu par km² au Pays de Galles (Heydon et Reynolds, 2000). Dans les zones urbaines britanniques où la nourriture est particulièrement abondante, on compte jusqu'à trente renards par km² (Macdonald et Newdick, 1982 ; Harris et Rayner, 1986). De même, pour les groupes sociaux, on comptabilise une famille par km² dans les zones rurales contre 0,2 à 5 par km² en zones urbaines (Macdonald, 1981).

Dans les zones urbaines à périurbaines de Zurich, on observe des densités allant jusqu'à 6,9 renards par km² (Deplazes *et al.*, 2004) pour seulement 3 renards par km² dans les zones

montagneuses suisses (Meia et Weber, 1996) et 0,37 famille par km² (Weber *et al.*, 1999). Dans les steppes semi-désertiques de Mongolie, on enregistre 0,17 renard par km² (Murdoch, 2009). Dans les forêts arctiques, on estime la population de renards à 0,1 renard par km². Enfin, au Canada, elle atteindrait 0,08 renard par km² (Voigt, 1987).

4. Interactions avec l'Homme et les autres espèces animales

4.1. Interactions avec l'Homme

4.1.1. Statut légal du renard roux

La liste rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN) permet d'identifier les espèces nécessitant une surveillance accrue pour leur conservation. Elle permet d'établir un index global du statut de vulnérabilité de la biodiversité. Les espèces sont classées en dix catégories, par ordre de gravité : « éteint », « éteint à l'état sauvage », « en danger critique d'extinction », « en danger », « vulnérable », « conservation dépendant », « quasi-menacé », « préoccupation mineure », « non évalué », « données insuffisantes ».

D'après le rapport IUCN du 1^{er} mars 2016, le statut du renard roux est considéré comme étant de préoccupation mineure et sa population mondiale est stable. Il n'est donc pas protégé.

D'après le même rapport, 68,4 % des espèces de canidés ont le statut « préoccupation mineure », 13,2 % sont quasi-menacées, 10,5 % sont en danger, 2,6 % sont en danger critique d'extinction et 5,3 % sont considérées comme éteintes. Parmi les canidés en voie de disparition, on trouve, entre autres, le loup rouge (*Canis rufus*) qui est en danger critique d'extinction, le lycaon (*Lycaon pictus*), le dhole (*Cuon alpinus*) et le renard de Darwin (*Lycalopex fulvipes*) qui sont en danger, le renard du désert péruvien (*Lycalopex sechurae*), le renard gris insulaire (*Urocyon littoralis*), le loup à crinière (*Chrysocyon brachyurus*) et le chien des buissons (*Speothos venaticus*) qui sont quasi-menacés.

L'espèce *Vulpes vulpes* n'est pas inscrite dans les annexes de la convention sur le commerce international des espèces de faune et de flore sauvages menacées d'extinction (CITES), ce qui signifie qu'elle ne bénéficie d'aucune protection législative et que son commerce n'est pas réglementé. Toutefois, les sous-espèces *Vulpes vulpes griffithi*, *montana* et *pusilla* (populations vivant en Inde) sont classées dans les annexes III de la CITES, ce qui implique que leur commerce est autorisé avec les permis et certificats appropriés.

En France, le renard roux est considéré comme étant une espèce « susceptible d'occasionner des dégâts », tout comme la belette (*Mustela nivalis*) ou encore le ragondin (*Myocastor coypus*). La liste des espèces anciennement dites « nuisibles » est fixée par un décret mais ce sont les préfets de chaque département qui décident des espèces qui vont être considérées comme étant effectivement nuisibles dans leur département. Le renard roux est catégorisé ainsi dans 90 à 96 départements français depuis 2008. Sa chasse est donc autorisée sur l'ensemble du territoire français où il est accusé d'être le principal vecteur de nombreuses zoonoses graves, de décimer les poulaillers et de faire de la concurrence aux chasseurs vis-à-vis des lâchers de gibier.

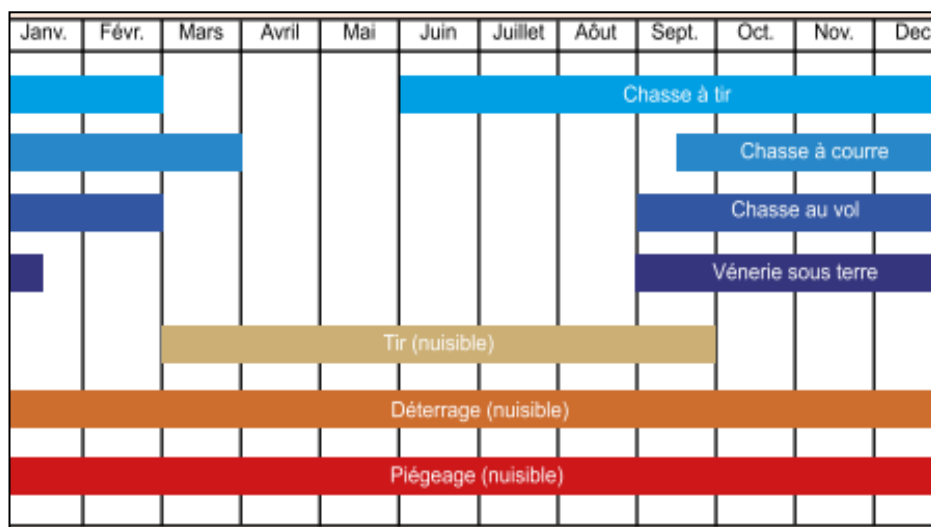
4.1.2. Chasse au renard

Dans les pays anglo-saxons, la chasse à courre (appelée aussi vénerie), pendant laquelle des meutes de chiens courants suivies par des cavaliers traquaient les renards roux, a connu un important succès du XVIII^{ème} au XX^{ème} siècle. Originaires du Royaume-Uni, cette méthode de chasse a ensuite été pratiquée dans de nombreux pays tels que la France, l'Australie, le Canada, les Etats-Unis d'Amérique et la Russie. Les autres pratiques de capture ou destruction du renard roux sont : (1) la chasse à tir aux chiens courants, (2) le piégeage, utilisant d'abord des pièges à mâchoires jusqu'à leur interdiction en 1984 puis des pièges à appâts, (3) le gazage à l'acide cyanhydrique ou à la chloropicrine faisant de nombreuses victimes collatérales (blaireaux, chats forestiers) ce qui a entraîné son interdiction en 2012 (Blackbourn, 1999), (4) l'affût, (5) l'empoisonnement à la strychnine (interdit en 1984) et (6) le déterrage utilisant des chiens terriers tels que des Fox Terriers ou de Jack Russell Terriers qui expulsent les renards et leurs renardeaux de leur terrier avant qu'ils soient abattus au fusil à la sortie.

Aujourd'hui encore, le renard roux est chassé activement sur l'ensemble du territoire français pendant la saison de chasse, ouverte du 1^{er} juin au 28 février et tout au long de l'année par des méthodes de tirs, de piégeage et déterrage (figure 8). Dans l'union européenne, le Canada et la Russie, les méthodes de piégeages sont réglementées selon les normes internationales signées en 1997. Au Royaume-Uni et dans d'autres pays européens, des dérogations aux saisons de chasse autorisent l'abattage en période de reproduction dans un but de prévention parasitaire.

L'ASPAS estime entre 600 000 et 1 million, le nombre de renards roux abattus chaque année en France. Des primes pour leurs queues sont parfois offertes dans certains départements.

Figure 8 : modes et périodes de la chasse au renard en France (ASPAS, 2019)



Le caractère « nuisible » du renard roux et la chasse dont il est victime sont cependant de plus en plus débattus et de nombreux pays tels que le Luxembourg et la Suisse commencent à en interdire la chasse.

4.1.3. Elevage et commerce de fourrure

Le renard roux a d'abord été chassé pour sa fourrure au Néolithique puis par les trappeurs. La beauté et la densité de son pelage ont, par la suite, conduit l'Homme à commercialiser sa fourrure, en créant les premières fermes d'élevage en Amérique du Nord puis en Scandinavie à la fin du XIX^{ème} siècle. Ces fermes se sont fortement et rapidement développées au début du XX^{ème} siècle et produisent aujourd'hui 85 % des fourrures commercialisées.

Les renards argentés, de plus forte valeur économique, ont été massivement élevés. Les reproducteurs étaient méticuleusement étudiés et sélectionnés pour la qualité et la couleur de leur fourrure. Ce sont ensuite les renards polaires qui ont été élevés en grands nombres. De multiples croisements ont été réalisés, ce qui a permis l'obtention de nombreuses couleurs de pelage : blanc, platine, tacheté, doré et des variétés angoras (figures 9 et 10). Certains hybrides (comme ceux obtenus en croisant les renards argentés et polaires) ont une valeur uniquement esthétique car ces individus sont généralement stériles (Yang *et al.*, 2016 ; Yang *et al.*, 2019).

Excepté le renard roux, les espèces les plus utilisées dans le commerce de fourrure sont : le vison d'Amérique (*Neovison vison*), le chinchilla domestique (hybride entre *Chinchilla lanigera* et *Chinchilla brevicaudata*), le raton laveur (*Procyon lotor*), le lapin domestique (*Oryctolagus cuniculus*) et le chien viverrin (*Nyctereutes procyonoides*). L'abondance du renard roux, en fait une des espèces les plus utilisées dans ce commerce. Les pays détenant le monopole de ce marché sont : les pays scandinaves (notamment la Finlande), la Russie, la Chine, le Canada et les Etats-Unis d'Amérique. L'union européenne représente 70 % de la production mondiale de fourrure de renards, la Finlande étant le premier producteur devant la Chine, la Russie, la Norvège et la Pologne. Bien que la demande de fourrure ait connu une chute dans les années 1980 et 1990, suite aux campagnes de défense des droits des animaux, les ventes mondiales connaissent un essor important depuis les années 2000. En 2003, on estime à un peu plus de 5 millions le nombre de peaux de renards (roux et polaires) produites dans le monde contre 1,5 millions dans les années 1980. D'après la fédération internationale du commerce de la fourrure, les ventes mondiales de fourrure sont passées d'une valeur globale de 14 milliards d'euros en 2011 à 32 milliards d'euros en 2013.

Ces fermes créent néanmoins de plus en plus polémiques de par les conditions d'élevage et d'abattage de ces animaux. Cette pratique commence par ailleurs à être interdite dans certains pays européens (Suède depuis 2001, Royaume-Uni depuis 2003, Autriche et Croatie depuis 2007 avec une période d'adaptation de 10 ans et Danemark et Pays-Bas dont la loi d'interdiction prendra effet en 2024) même si la tendance mondiale actuelle demeure à l'accroissement de ce commerce. Le principal facteur de cette augmentation est la demande croissante en provenance de la Chine, premier pays importateur, qui a permis de compenser les effets de la crise économique mondiale et l'impact des campagnes anti-fourrure auprès des consommateurs.

En France, seules les importations et la commercialisation de fourrure de chat et de chien ont été interdites en 2007, par l'arrêté du 13 janvier 2006, mais aucune réglementation n'existe pour la commercialisation des fourrures des autres espèces, exceptée pour les phoques. La législation française interdit le piégeage des animaux à fourrure mais pas leur élevage. En France, les espèces élevées pour leur fourrure sont principalement le vison d'Amérique, le ragondin et le lapin domestique principalement de races Néo-zélandais, Castor rex, Chinchilla rex et Orylag. En 2011, 150 000 peaux de visons ont été produites. Il existe une vingtaine d'élevages de visons d'Amérique, quelques élevages de ragondins et de chinchillas. Les élevages de lapins, d'abord élevés pour leur viande, produisent plusieurs dizaines de millions de peaux par an.

Figure 9 : croisements de renards roux et argentés élevés pour leur fourrure (saveafox.org, 2018)



Figure 10 : diverses fourrures de renards roux (etsy.com, 2019)



4.2. Interactions avec les autres espèces animales

La présence importante du renard roux en milieux urbains comme rural rend inévitable les interactions avec les animaux domestiques. Celles-ci sont particulièrement importantes à considérer dans le cadre de la lutte contre la rage dont le renard roux est le premier vecteur en Europe et en Amérique du Nord. De même, le renard roux est le principal vecteur de maladies parasitaires telles que l'échinococcose alvéolaire, qui est une zoonose grave, dont les cestodes sont également transmissibles aux chiens.

4.2.1. Prédateurs

Les prédateurs naturels du renard roux (aigle royal (*Aquila chrysaetos*), hibou grand-duc (*Bubo bubo*), lynx d'Europe (*Lynx lynx*), coyote (*Canis latrans*) et loup gris (*Canis lupus*) ont presque tous été éliminés par l'Homme.

Aujourd'hui, il est principalement victime des chiens et chats errants ou non, qui s'attaquent aux renardeaux (Blackbourn, 1999), mais son ennemi principal, après la chasse, est la voiture, qui occasionne nombreuses collisions, tuant beaucoup de juvéniles et jeunes adultes peu expérimentés. Dans l'étude de Henry (2004), les collisions de voiture représentaient 21% des causes de mortalité des renards roux collectés. Les renards roux décèdent également d'intoxication suite à l'ingestion de pesticides ou rodenticides. La gale sarcoptique est également une cause de décès des renards roux en hiver, puisqu'ils perdent abondamment leur poil et finissent par mourir de froid (Baker *et al.*, 2000).

4.2.2. Rage vulpine

Le renard roux est considéré comme étant le principal vecteur de la rage en France. La rage vulpine est une maladie mortelle causée par un virus neurotrope (Lyssavirus) présent dans la salive des individus infectés et pouvant être transmis à l'Homme ou à d'autres mammifères par morsure, griffure ou léchage des plaies. L'incubation, pendant laquelle l'individu atteint ne présente aucun symptôme, dure de deux semaines chez les carnivores domestiques à quatre semaines chez les carnivores sauvages, dont le renard roux. La phase symptomatique se manifeste ensuite par une encéphalite rendant l'animal apathique et agressif puis une paralysie entraînant systématiquement la mort de l'animal en trois à cinq jours.

Entre 1968 et 1998, la rage vulpine a sévit dans toute la France infectant ainsi 80 % des renards roux. Les renards atteints contaminaient les animaux domestiques qu'ils rencontrent (bovins, petits ruminants, chats, chiens...), qui contaminent à leur tour l'Homme par morsure. Le rôle du renard est donc essentiel dans la transmission du virus rabique puisqu'il constitue le réservoir du virus. La présence et la transmission du virus rabique dépend donc directement de la densité de population de renards et des facteurs sociaux et environnementaux influençant leur mode de vie. Au cours de cette période (1968-1998), le virus a progressé sur l'ensemble du territoire français jusqu'en 1988, avant de reculer puis de disparaître complètement. Jusqu'en 1990, la lutte antirabique consistait principalement à éradiquer massivement les renards roux mais cela s'est révélé inutile au vu du renouvellement rapide de leurs populations. C'est la campagne de vaccination antirabique orale des renards sauvages, mise en place dès 1986 qui a permis la disparition progressive de la rage vulpine en France. La France est officiellement indemne de rage vulpine depuis le 30 avril 2001 (Aubert, 2003).

4.2.3. Echinococcose alvéolaire

En plus d'être vecteur de rage, le renard roux peut également transmettre de nombreuses maladies parasitaires telles que l'échinococcose alvéolaire.

L'échinococcose alvéolaire est une zoonose parasitaire due à *Echinococcus multilocularis*, un cestode de la famille des Taeniidés et du genre *Echinococcus*. Son cycle hétéroxène obligatoire nécessite un hôte intermédiaire (principalement des micromammifères en Europe tels que les

campagnols commun (*Microtus arvalis*) et terrestre (*Arvicola amphibius*) en France, le rat musqué (*Ondatra zibethicus*), la souris, la marmotte (*Marmota sp.*), parfois le chien domestique) et un hôte définitif (renard roux principalement en Europe centrale et occidentale mais aussi coyote, loup, renard polaire, chien domestique, chats domestique et sauvage dans une moindre mesure). L'hôte intermédiaire se contamine en ingérant les œufs présents dans l'environnement. Après avoir migré dans l'intestin grêle, la larve se fixe au parenchyme hépatique et entraîne la mort de l'hôte en 5 mois (Eckert *et al.*, 2001). L'hôte définitif se contamine ensuite en ingérant une proie infestée, puis abrite la forme adulte du parasite et assure sa reproduction. Il contamine à son tour l'environnement en libérant des œufs dans ses excréments, où ils peuvent résister pendant 6 mois à 1 an (Deplazes *et al.*, 2016).

La contamination de l'Homme se fait le plus souvent de manière accidentelle (contact avec le sol souillé ou ingestion de végétaux portant des œufs, ou directement par contact avec un animal de compagnie infesté, ce qui représente la principale cause de contamination humaine) et il devient à son tour un hôte intermédiaire accidentel. Le risque de contamination humaine est très faible (environ 10 cas par an en France entre 1982 et 2007) mais la gravité de cette maladie, pouvant être mortelle est élevée. L'échinococcose alvéolaire peut causer une atteinte hépatique sévère comparable à un cancer du foie.

L'éradication de cette maladie par extermination des renards a été initiée au milieu du XX^{ème} siècle mais elle s'est révélée peu efficace tout en posant des problèmes éthiques et écologiques. Des campagnes antiparasitaires ont ensuite été menées chez les renards sauvages par certains pays européens à la fin des années 1980 mais n'ont montré qu'une efficacité à court terme. Actuellement, les seuls moyens efficaces permettant d'éviter la contamination humaine sont la mise en place de mesures hygiéniques (éviter tout contact cutané avec des fèces de renards, bien se laver les mains après avoir touché le sol, éviter d'ingérer des fruits ramassés à moins de 70 cm du sol, laver systématiquement les fruits et légumes et bien les cuire) et la vermifugation régulière des animaux de compagnie.

En conclusion, bien qu'il puisse être vecteur de nombreuses maladies à potentiel zoonotique, le renard roux est victime à tort de sa mauvaise réputation. Il joue surtout un rôle essentiel dans la régulation des populations de rongeurs et diminue ainsi les risques de transmissions des maladies zoonotiques liées aux rongeurs (telle que la maladie de Lyme transmise à l'Homme par les tiques portées par les rongeurs) et les dégâts causés par ces derniers dans les exploitations agricoles.

Deuxième partie : étude bibliographique de la physiologie sexuelle du renard roux

Cette seconde partie de l'étude a pour but de rappeler les grands principes de la physiologie de la reproduction de l'espèce canine et de présenter les particularités décrites chez le renard roux.

1. Rappels anatomiques et histologiques de l'appareil reproducteur canin

1.1. Anatomie et histologie de l'appareil reproducteur femelle

1.1.1. Anatomie de l'appareil reproducteur

L'appareil génital femelle des renards semble identique à celui du chien domestique, d'après l'étude de Machado réalisée sur le renard crabier (*Cerdocyon thous*) en 2017. Ainsi, serait-il constitué classiquement de deux ovaires, de deux oviductes, d'un utérus bipartite se terminant par un col et enfin d'un vagin et son vestibule (figure 11).

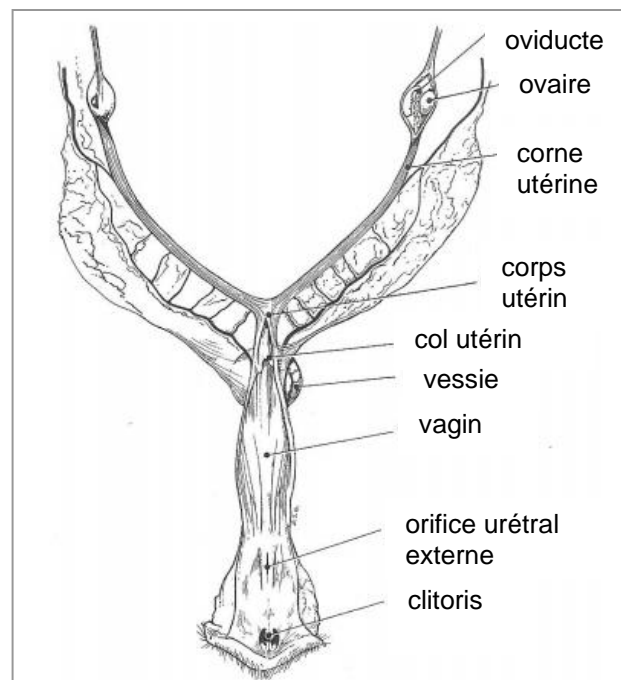
Les ovaires sont les gonades femelles. De forme ovoïde, ils sont maintenus dans des bourses ovariennes, riches en tissu adipeux chez les canidés. Leur rôle hormonal est d'assurer la folliculogénèse et la production d'ovocytes.

L'oviducte relie l'ovaire et l'utérus. Il forme une ampoule sur sa partie la plus crâniale, qui s'élargit pour former l'infundibulum. Sa partie la plus caudale est formée d'un ostium débouchant dans la corne utérine, dont l'ouverture se fait lors du passage de l'ovocyte. Le rôle de l'oviducte est donc de transporter l'ovocyte et de maintenir un environnement optimal qui permettra la fécondation.

L'utérus des canidés est bipartite et en forme de « Y ». Il est formé de deux longues cornes, convergeant en un corps utérin puis un col plus épais que le corps. Sa taille et son diamètre varient en fonction de l'âge, du stade du cycle et du nombre de portées. Son rôle est de recevoir l'embryon, permettre son implantation, assurer sa nutrition pendant la gestation et assurer les contractions induisant la parturition.

Le vagin est l'organe copulateur femelle qui permet l'accouplement. Il s'étend du col utérin jusqu'au vestibule. Il est de consistance musculo-membraneuse et est formé de nombreux replis longitudinaux. Sa taille varie également au cours du cycle. Le vestibule du vagin se situe entre la vulve et le vagin. Ventralement au vestibule se trouve la fosse clitoridienne et le clitoris, au sein de la commissure ventrale des lèvres vulvaires.

**Figure 11 : anatomie de l'appareil reproducteur du chien femelle
(Anderson et Anderson, 1994)**



1.1.2. Histologie de l'appareil reproducteur

La structure histologique de l'ovaire se compose d'une couche superficielle, formée par un épithélium cubique et une couche fibreuse, et d'un stroma fibreux. Ce dernier est composé d'un cortex, fibreux et richement vascularisé contenant les follicules ovariens qui renferment l'ovocyte et assurent la fonction endocrine de l'ovaire, et d'une médulla assurant essentiellement la vascularisation sanguine et lymphatique de l'ovaire (Corre et Rozenbaum, 2004).

La structure histologique de la paroi de l'oviducte est caractérisée par ses quatre couches : la muqueuse, riche en fibres musculaires lisses et dont l'épithélium cilié permet le déplacement des ovocytes ; la sous muqueuse riche en fibres musculaires lisses et fibres élastiques ; la musculeuse formée de deux couches de fibres musculaires ; et la séreuse riche en tissu conjonctif et fibres élastiques (Marly, 2010).

La structure histologique de l'utérus est formée de trois couches : l'endomètre très épais chez la chienne dont l'épithélium de surface désquame au cours du cycle et dont l'épithélium en profondeur forme des glandes endométriales tubulaires ou sinueuses ; le myomètre plus fin et constitué de deux couches de fibres musculaire lisses ; et la séreuse essentiellement fibreuse et richement vascularisée et innervée (Marly, 2010).

Le col utérin est épais, musculéux et riche en fibres élastiques. Les deux couches de fibres musculaires jouent un rôle important lors de la parturition puisqu'elles permettent l'ouverture du col et sa rétraction après la mise-bas. La séreuse est constituée essentiellement de tissu conjonctif et présente un reliquat des conduits embryonnaires de Wolff (Marly, 2010).

1.2. Anatomie et histologie de l'appareil reproducteur mâle

1.2.1. Anatomie de l'appareil reproducteur

Hyttel *et al.*(1990) ont écrit l'appareil reproducteur du renard polaire mâle (*Vulpes lagopus*) comme étant similaire à celui chien. Chez ce dernier, il est constitué d'un scrotum, de deux testicules, de deux épидидymes, de deux canaux déférents, d'une prostate et d'un pénis pourvu d'un os pénien et dont l'extrémité distale est recouverte par un prépuce (figure 12).

Le scrotum est une excroissance fine de la peau protégeant les testicules et situé en région périnéale basse. Il est pigmenté et recouvert de poils. Son rôle consiste à maintenir les testicules à une température inférieure à la température corporelle afin d'assurer leur bon fonctionnement (Corre et Rozenbaum, 2004).

Le testicule est recouvert d'une tunique albuginée accolée à la tunique vaginale, et de fascias internes et externes situés sous le tégument scrotal (figure 13). Son rôle est d'assurer la spermatogénèse et la stéroïdogénèse (élaboration des hormones sexuelles (Corre et Rozenbaum, 2004). Son poids varie considérablement selon la saison.

L'épididyme se compose d'une tête située au pôle crânial du testicule, d'un corps longeant le bord dorso-latéral du testicule et d'une queue s'insérant caudalement au testicule par le ligament propre. L'épididyme s'insère sur la tunique vaginale par le ligament de la queue de l'épididyme. Le rôle des épидидymes est d'assurer la maturation des spermatozoïdes. Les canaux déférents prolongent la queue de l'épididyme. Ils partent des testicules et remontent dans l'abdomen en passant par l'anneau inguinal. Ils croisent ventralement les uretères et arrivent dans la prostate où ils s'abouchent à l'urètre prostatique. Le conduit déférent, ses vaisseaux, le plexus pampiniforme et les nerfs testiculaires forment ensemble le conduit spermatique (Corre et Rozenbaum, 2004).

Comme chez le chien, la prostate constituerait la seule glande annexe de l'appareil génital du renard roux. En effet, aucune étude notamment celles de Joffre (1976), ne décrit la présence de vésicules séminales et/ou de glandes bulbo-urétrales comme chez certains mammifères. La prostate est une glande impaire, bilobée dont chaque lobe est polylobulé (Corre et Rozenbaum, 2004). Son développement dépend directement de la sécrétion hormonale du testicule et indirectement de l'axe hypothalamo-hypophysaire. Son rôle est de produire des sécrétions prostatiques qui vont représenter les trois-quarts du volume spermatique. Ces sécrétions permettent la dilution, le transport, la nutrition et la protection des spermatozoïdes, assurent un effet tampon contre le pH vaginal, possèdent une action bactériostatique, participent à la fin de la maturation des spermatozoïdes et présentent des propriétés immunosuppressives dirigées contre les éléments du tractus génital femelle (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001). L'étude de Joffre (1976) a démontré que chez le renard roux, la prostate pèse environ 3 g en période d'activité maximale (Joffre, 1976).

L'urètre est dans la continuité du col vésical. Il est cylindrique et très étiré. Il est riche en fibres musculaires striées. Les canaux déférents s'abouchent dans la partie pelvienne de l'urètre ventralement à la prostate, qui se poursuit par la partie spongieuse du corps du pénis.

Le pénis est l'organe copulateur du mâle. Il renferme l'urètre, le corps caverneux, le corps spongieux de l'urètre et le corps spongieux du gland. Ces derniers permettent l'érection du pénis. Le pénis contient un os pénien qui soutient le gland, facilite l'accouplement, et qui est recouvert d'un repli cutané, le prépuce (Corre et Rozenbaum, 2004). Au repos, la totalité du pénis est masquée par le fourreau.

Figure 12 : anatomie de l'appareil reproducteur du chien mâle (Barone, 2001)

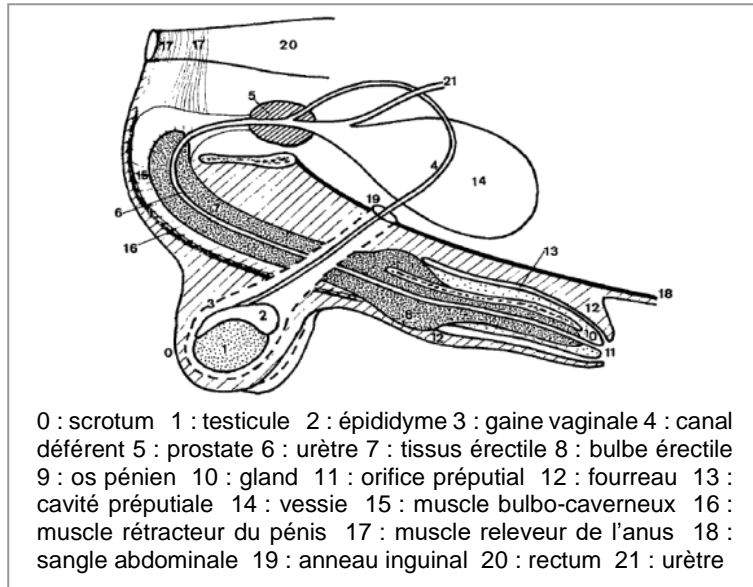
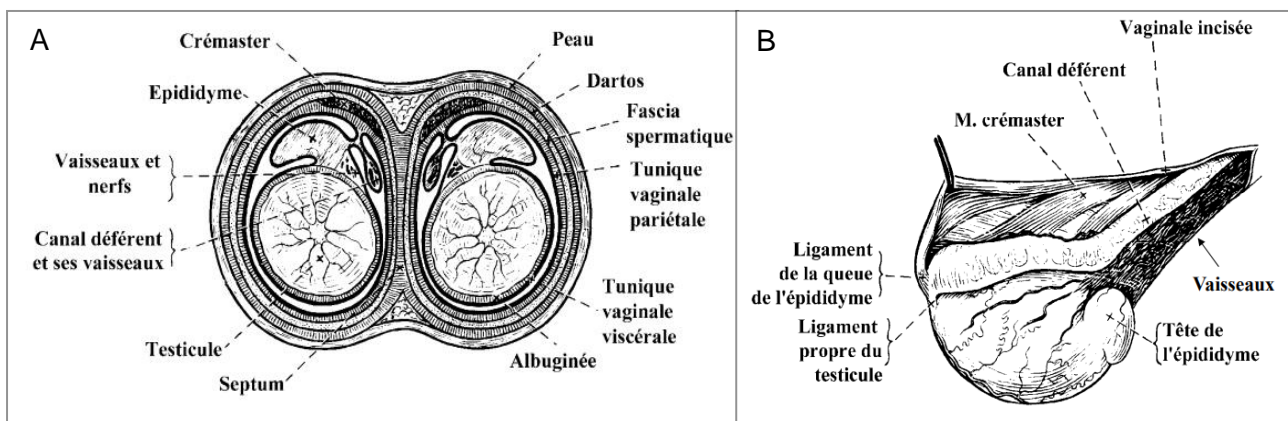


Figure 13 : appareil reproducteur du chien mâle en coupe transversale (A) et en vue de profil (B) (Barone, 2001)



1.2.2. Histologie de l'appareil reproducteur

La structure histologique du testicule du chien se compose de multiples lobules contenant les tubes séminifères. Chez le renard roux, le poids du testicule varie selon la saison et se compose de trois types cellulaires : les cellules de la lignée germinale, les cellules de Sertoli et les cellules de Leydig (Joffre, 1976).

Les tubes séminifères contiennent des cellules de la lignée germinale conduisant à la formation des spermatozoïdes, qui sont ensuite libérés dans la lumière du tube, et des cellules de Sertoli, qui sont de grandes cellules allongées entourant les cellules germinales et dont le cytoplasme est riche en glycogène, glycoprotéines et lipides. Le rôle des cellules de Sertoli est de supporter, protéger et assurer la nutrition des cellules germinales, de libérer les spermatozoïdes et de synthétiser des androgènes et une petite quantité d'œstrogènes (Corre et Rozenbaum, 2004). Elles participent également à la résorption des corps résiduels, à la phagocytose des cellules germinales en dégénérescence et

produisent l'Androgen Binding Protein, l'inhibine, l'activine, les activateurs du plasminogène, la transferrine, les facteurs de croissance et les facteurs mitogènes (Fontbonne, 1992 ; Vetopsy, 2019).

Les cellules de Leydig sont contenues dans le tissu interstitiel séparant les tubes séminifères. Leur rôle est de synthétiser les androgènes (testostérone principalement et œstrogènes) assurant le maintien et l'intégrité de la lignée germinale mâle (Johnston *et al.*, 2001 ; Corre et Rozenbaum, 2004).

La tunique albuginée (ou capsule testiculaire) entourant le testicule est composée d'une unique couche de cellules, formée de fibroblastes et de fibres de collagène.

2. La gamétogenèse

2.1. La folliculogénèse et l'ovogénèse

La folliculogénèse regroupe la croissance et la maturation du follicule à partir de la réserve établie depuis la naissance puis la rupture du follicule, lors de l'ovulation, qui va permettre de libérer l'ovocyte (figure 17). Le début de la folliculogénèse ne nécessite pas la présence de gonadotrophines contrairement à la folliculogénèse terminale.

La folliculogénèse décrite chez le renard crabier est identique à celle décrite chez le chien (Machado *et al.*, 2017).

La réserve ovarienne est composée principalement de follicules primordiaux constitués d'un ovocyte primaire entouré de quelques cellules folliculaires aplaties. Chez de nombreux mammifères, la folliculogénèse commence dès la vie fœtale (Corre et Rozenbaum, 2004). En revanche, dans l'espèce canine, les premiers follicules ne sont observés qu'après la naissance. Lors de chaque cycle sexuel, des follicules primordiaux sortent de la réserve ovarienne et entrent en croissance sous l'action de nombreux facteurs autocrines et paracrines sécrétés par l'ovocyte, tels que des facteurs de croissance de la famille des TGF β . Les gonadotrophines ne joueraient pas un rôle prédominant dans cette phase, leurs récepteurs n'étant pas encore fonctionnels.

Les follicules primordiaux se transforment successivement pour devenir (figure 14) :

- des follicules primaires contenant un ovocyte primaire entouré d'une unique couche de cellules cuboïdales de la granulosa ;
- puis des follicules secondaires contenant un ovocyte entouré de la zone pellucide, et deux couches de cellules de la granulosa ;
- puis des follicules pré-antraux, caractérisés par un épaissement du stroma qui forme les deux couches de cellules de thèque (thèque externe myofibreuse et thèque interne stéroïdogène) ;
- des follicules tertiaires (ou cavitaires), caractérisés par la formation de l'antrum, une cavité remplie de liquide folliculaire contenant de nombreuses molécules essentielles au développement du complexe cumulo-ovocyttaire ;
- puis des follicules matures (ou préovulatoires).

Le recrutement et la sélection des follicules qui vont ovuler a lieu sous l'action des œstrogènes et de l'inhibine, qui vont inhiber la LH et la FSH ; ceux qui ovuleront sont les plus volumineux, ayant de nombreux récepteurs, donc les plus sensibles à la FSH. Les follicules sélectionnés inhibent le développement des autres follicules et augmentent leur sécrétion d'androgènes.

Figure 14 : folliculogénèse chez la femme (Driancourt et al., 2001)

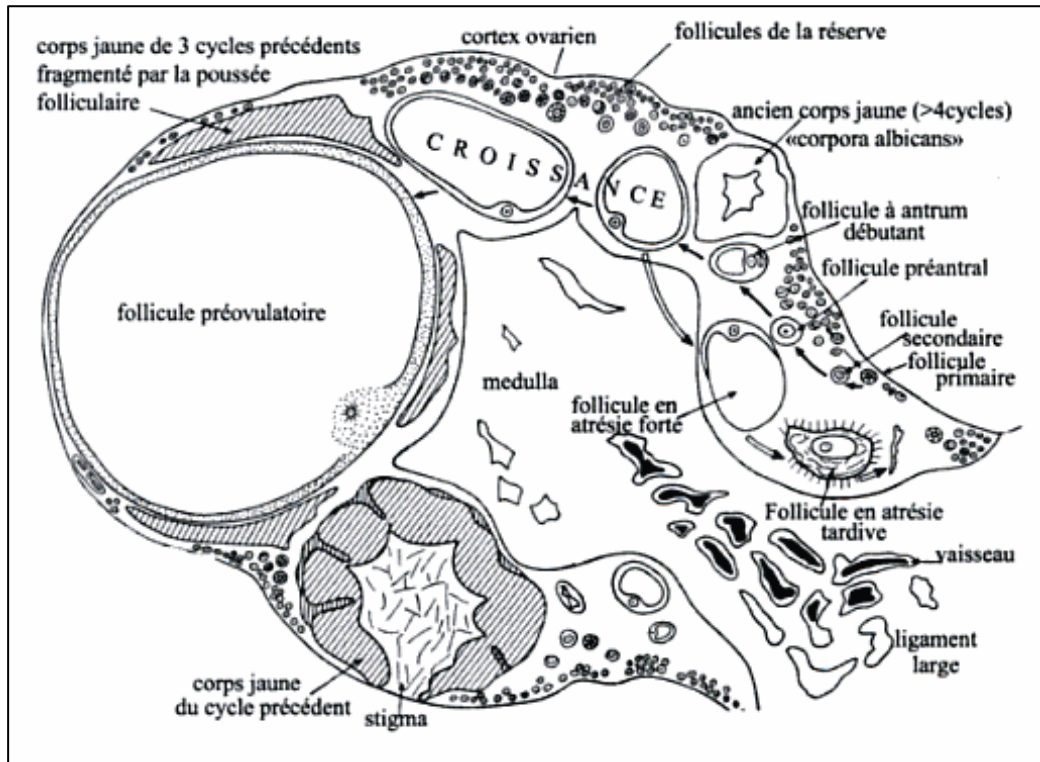
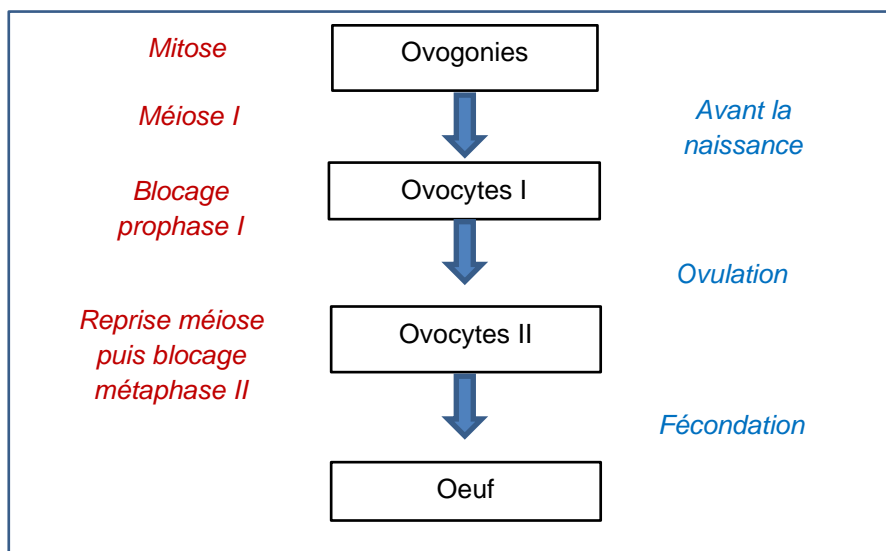


Figure 15 : étapes de l'ovogénèse chez le chien (Kancel, 2019)



Dans l'espèce canine, l'ovulation libère un ovocyte immature bloqué au stade diplotène de la prophase I. Chez la chienne, la reprise de la méiose se fait 2-3 jours plus tard, dans les oviductes, et non pas dans le follicule suite au pic de LH. La reprise de la méiose permet la maturation de l'ovocyte qui reprend sa division méiotique jusqu'au stade métaphase II où il se bloque de nouveau. Ce nouveau blocage méiotique ne sera levé qu'en cas de fécondation. Chez les renards, dont le renard roux, il a été démontré que l'ovulation libérerait également des ovocytes primaires immatures bloqués en prophase

I (Feng *et al.*, 1994). Les cellules germinales femelles vont également passer par plusieurs stades de développement (figure 14).

L'expulsion de l'ovocyte lors de l'ovulation fait suite à une augmentation brutale de la LH induisant un remaniement structural du follicule. Le corps jaune se forme alors sous l'effet de la progestérone, par lutéinisation des cellules de la thèque et de la granulosa. Son entrée en activité déterminera la pseudogestation. Sa régression, appelée lutéolyse, marque la fin du cycle et se caractérise par la diminution rapide de la sécrétion de progestérone. Elle est permise par l'action de la prostaglandine $\text{PGF2}\alpha$. Le corps jaune devient alors une structure inerte appelée corps blanc et s'enfonce dans la medulla de l'ovaire.

2.2. La spermatogénèse

La spermatogénèse aboutit à la formation de spermatozoïdes féconds, qui correspondent au gamète mâle (figure 16). Elle a lieu dans les tubes séminifères et se fait en trois étapes : la spermatocytogénèse, la spermiogénèse et la spermiation (Corre et Rozenbaum, 2004).

Lors de la spermatocytogénèse, les spermatogonies, cellules germinales situées à la périphérie des tubes séminifères, se multiplient par mitose et certaines intègrent le processus spermatogénétique. Elles subissent la méiose et deviennent des spermatocytes I, haploïdes. A l'issue des deux premières divisions de méiose, elles se transforment en spermatocytes II puis en spermatides (Corre et Rozenbaum, 2004) (figure 17).

Lors de la spermiogénèse, les spermatides, encore non fonctionnelles, vont acquérir la morphologie allongée caractéristique des spermatozoïdes (Corre et Rozenbaum, 2004) (figure 16). Ce processus comprend une réorganisation nucléaire, un développement de l'acrosome et l'assemblage des structures de la queue, appelée flagelle (Vetopsy, 2018). Le spermatozoïde ainsi obtenu se compose de trois parties : la tête, dont le noyau entouré de l'acrosome renferme le matériel génétique, la pièce intermédiaire contenant de nombreuses mitochondries qui vont produire l'énergie nécessaire aux mouvements du flagelle et le centriole proximal indispensable au rapprochement des matériels génétiques mâles et femelles, et la queue, à l'origine de la motilité des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles.

La spermiation est le processus de libération des spermatozoïdes dans la lumière des tubes séminifères. A ce stade, les spermatozoïdes libérés sont encore immatures et immobiles.

Figure 16 : morphologie d'un spermatozoïde canin (vetopsy, 2006)

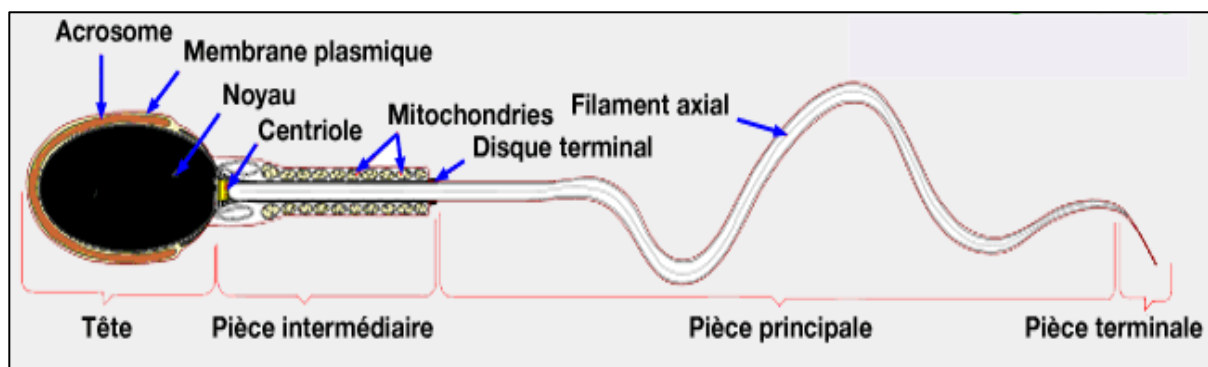
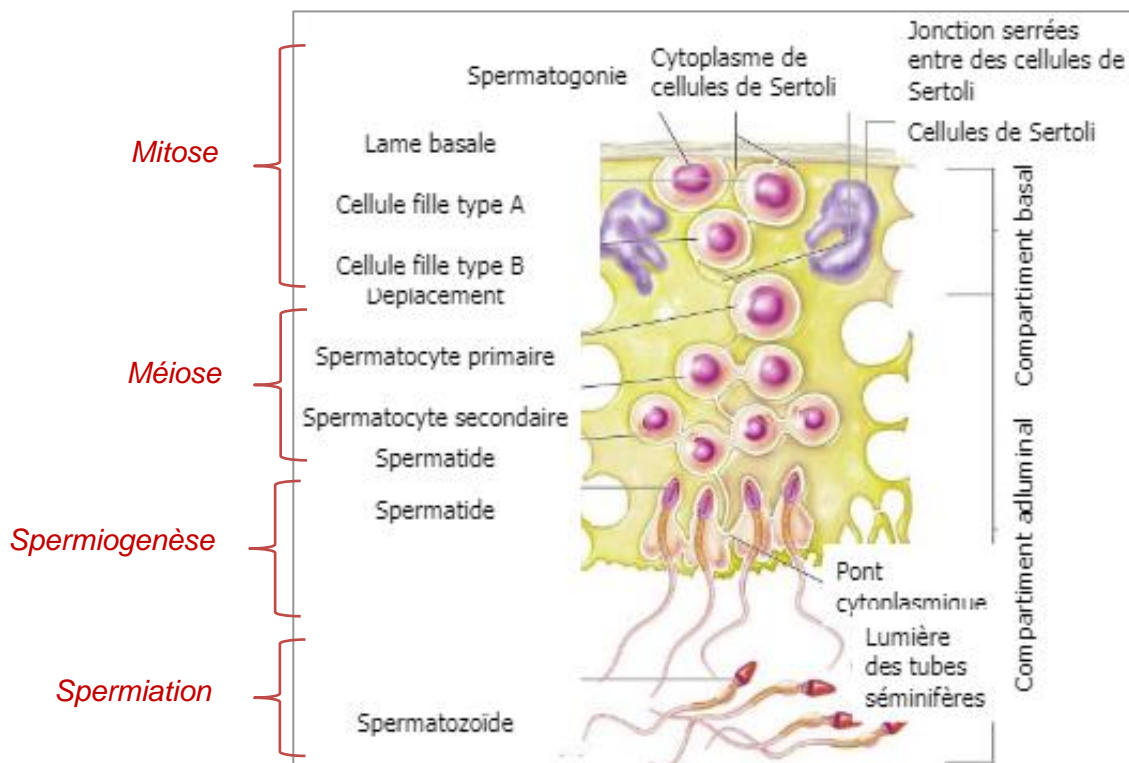


Figure 17 : étapes de la spermatogénèse dans le tube séminifère (Gayrard, 2018)



Une fois sorti du testicule, le spermatozoïde, qui n'est pas encore fécondant, va subir une maturation sous dépendance des androgènes, au sein de l'épididyme, où il va acquérir sa mobilité. Son pouvoir fécondant sera obtenu dans les voies génitales femelles : c'est la capacitation (Corre et Rozenbaum, 2004)

Le transport des spermatozoïdes vers les voies génitales femelles est assuré, lors de l'accouplement, par l'émission de sperme après érection du pénis puis éjaculation. L'éjaculat est expulsé par l'urètre, et se compose de trois fractions : la fraction urétrale, la fraction séminale et la fraction prostatique. Les spermatozoïdes se situent dans la fraction séminale, issue de la sécrétion des de la prostate, qui produit 50 à 95 % de la semence émise. Le liquide séminal est produit sous la dépendance de la testostérone. Il assure la nutrition et la protection des spermatozoïdes dans les voies génitales mâles. L'ensemble des fractions procure une action bactéricide et lubrifiante et active la motilité des spermatozoïdes (vetospy, 2018).

3. Le cycle œstral

Le cycle œstral du renard roux femelle est un cycle : mono-œstral, saisonnier à jours longs et à ovulation spontanée (Artois et Le Gall, 1988 ; Boue *et al.*, 2000). Comme chez la plupart des espèces mono-œstrales, quatre phases ont été décrites chez le renard roux : le pro-œstrus, l'œstrus, le metœstrus (ou dicœstrus) et l'ancœstrus. Chaque phase se caractérise par des modifications cliniques, comportementales, endocrinologiques, anatomiques et cytologiques vaginales.

3.1. Pro-œstrus

Il s'agit de la première période des chaleurs, pendant laquelle la femelle attire les mâles mais n'accepte pas encore la saillie. Elle correspond à la phase de croissance et de maturation folliculaire ovarienne caractérisée par l'apparition des follicules pré-ovulatoires. Chez le chien, l'utérus est congestionné, la vulve est œdématisée et la muqueuse vaginale est également congestionnée, œdématisée et présente des plis arrondis (Corre et Rozenbaum, 2004).

Chez le renard roux, cette phase dure 4 jours. Les modifications physiques autres que l'œdème de la vulve ont été très peu décrites. Chez le fennec (*Vulpes zerda*), Valdespino *et al.*(2002) n'ont observé aucune perte vulvaire sanguinolente au cours du pro-œstrus.

3.2. Œstrus

Lors de cette phase, la femelle attire les mâles et accepte l'accouplement. Elle correspond à la phase d'ovulation caractérisée par l'expulsion de l'ovocyte dans l'oviducte et la lutéinisation du corps jaune. L'endomètre utérin prolifère, la muqueuse vaginale se décongestionne et présente des plis anguleux tandis que la vulve est toujours œdématisée (Corre et Rozenbaum, 2004).

Chez le renard roux, les femelles n'ont qu'une seule période d'œstrus par saison de reproduction. Cette dernière dure 2 à 3 jours (Farstad, 1998 ; Boue *et al.*, 2000) au cours de laquelle 7 ovocytes sont libérés en moyenne (Farstad, 1998).

3.3. Metœstrus (ou diœstrus)

Cette phase, où la femelle n'attire plus les mâles, correspond à la phase de sécrétion de progestérone par le corps jaune (phase lutéale) dans un contexte de gestation ou de pseudogestation, avant que le corps jaune ne régresse. L'endomètre utérin sécrète du mucus puis desquame et se régénère. La muqueuse vaginale présente des zones hyperhémisées mais plus de plis. La vulve n'est plus œdématisée (Corre et Rozenbaum, 2004).

Chez le renard roux, la phase lutéale commence avant l'ovulation (lutéinisation pré-ovulatoire) comme chez le chien et dure 52 jours en moyenne que la femelle soit gestante ou non (Hyttel *et al.*, 1990 ; Farstad, 1998) . Le corps jaune persiste jusqu'à 5 mois après une mise-bas et 3 mois seulement en l'absence de gestation, puis la phase lutéale du metœstrus est suivie par la phase d'anœstrus (Farstad, 1998).

3.4. Anœstrus

Cette phase, où la femelle n'attire pas les mâles, correspond à la phase de « repos sexuel ». L'activité hormonale sexuelle est présente mais résiduelle, particulièrement chez les espèces saisonnières comme le renard. La croissance folliculaire est lente, l'utérus est au repos, la muqueuse vaginale n'est pas hyperhémisée et ne présente pas de plis muqueux. La vulve n'est pas œdématisée (Corre et Rozenbaum, 2004).

Chez la renarde, cette phase est longue et dure 8 à 9 mois (Tong, 1990 ; Farstad, 1998).

4. Endocrinologie au cours du cycle sexuel

4.1. Endocrinologie de la femelle

4.1.1. Stéroïdogénèse

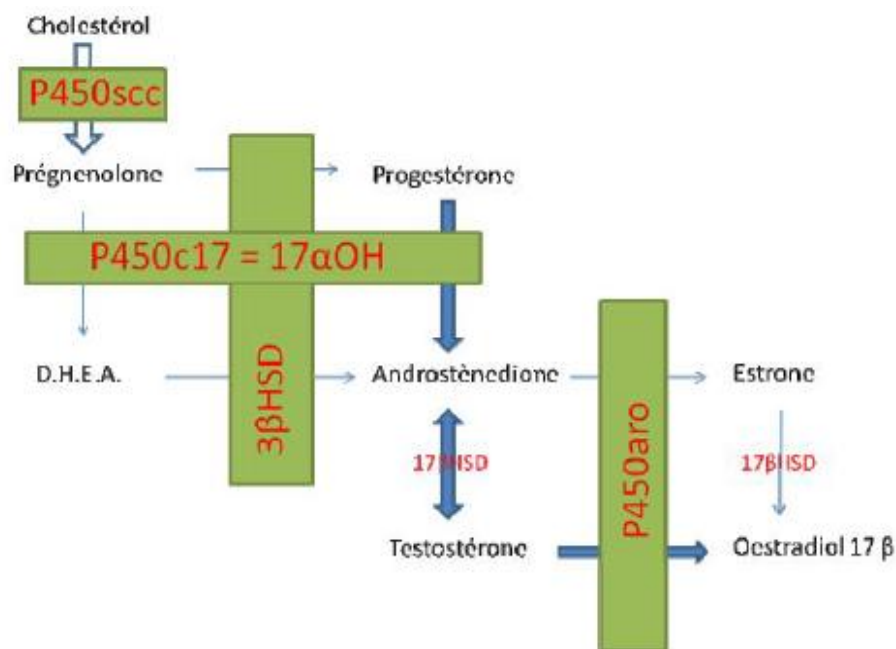
Les hormones sexuelles produites chez la renarde, comme pour la chienne, sont principalement les œstrogènes (œstradiol en particulier) et les progestagènes (progestérone). Elles sont sécrétées par les cellules de la granulosa et de la thèque interne des follicules tertiaires, ainsi que par les corps jaunes (progestérone uniquement) (Johnston *et al.*, 2001).

Fonction endocrine du follicule tertiaire

Les cellules folliculaires collaborent pour sécréter les hormones stéroïdiennes. Ce sont principalement les cellules de la thèque interne qui produisent les androgènes à partir du cholestérol, transformés ensuite en œstrogènes par l'enzyme aromatase (Corre et Rozenbaum, 2004) (figure 18). Lors de la croissance folliculaire, l'augmentation de l'activité de l'aromatase parallèlement à l'accroissement du nombre de cellules de la granulosa induisent une forte augmentation du taux d'œstradiol plasmatique.

Les œstrogènes sont, comme pour la chienne, à l'origine des manifestations comportementales et histologiques observées lors des chaleurs des renardes. Ils induisent : la maturation folliculaire, la différenciation des cellules du tractus génital, la congestion et l'œdème de la vulve comme du vagin, la multiplication des cellules épithéliales vaginales, la kératinisation et la desquamation des cellules de la couche épithéliale superficielle du vagin, l'hyperplasie utérine, la contractilité de l'utérus et favorisent l'ouverture du col utérin (Corre et Rozenbaum, 2004 ; Tiret, 2016).

Figure 18 : synthèse des hormones stéroïdiennes (Halter, 2010)



P450scc : P450 enzyme de clivage de la chaîne latérale du cholestérol ; 3βHSD : 3β-hydroxystéroïde déshydrogénase ; P450c17 : P450c 17α-hydroxylase ; 17βHSD : 17β-hydroxystéroïde oxydoréductase ; P450aro : P450 aromatase ; D.H.E.A. : Déhydroépiandrostérone.

Fonction endocrine du corps jaune

Les cellules lutéales du corps jaune produisent la progestérone, mais cette dernière est également sécrétée, dans une moindre mesure, par les follicules ovariens des canidés peu de temps avant l'ovulation (lutéinisation pré-ovulatoire des follicules) (Chastant-Maillard *et al.*, 2014).

La progestérone permet essentiellement le maintien de la gestation. Elle induit : la mucification du vagin, la dentellisation de la muqueuse utérine pour préparer la nidification, l'inhibition de la motricité utérine et de l'ouverture du col, la stimulation de l'activité sécrétoire de l'endomètre (prolifération des glandes utérines) (Corre et Rozenbaum, 2004).

4.1.2. Régulation neurohormonale

La synthèse des hormones stéroïdiennes est régulée par un ensemble de contrôles et rétrocontrôles exercés par les hormones entre elles. On distingue les hormones hypothalamo-hypophysaires et les hormones stéroïdiennes.

L'axe hypothalamo-hypophysaire

L'axe hypothalamo-hypophysaire va synthétiser trois hormones qui vont avoir un rôle majeur dans la régulation de la synthèse des hormones stéroïdiennes : la GnRH, la FSH et la LH (figure 19)

La GnRH est sécrétée par les noyaux arqués de l'hypothalamus. Sa sécrétion est sous l'influence de nombreux afflux nerveux et hormonaux. Elle est libérée de façon pulsatile et agit directement sur l'hypophyse antérieure en stimulant la sécrétion des hormones hypophysaires (LH et FSH notamment) (Corre et Rozenbaum, 2004 ; Tired, 2016).

La FSH est produite par le lobe antérieur de l'hypophyse. Elle a une action directe sur l'ovaire en stimulant la croissance et la maturation folliculaire. Elle induit également la synthèse d'œstrogènes par les cellules de la granulosa des follicules (Corre et Rozenbaum, 2004 ; Tired, 2016).

La LH est également sécrétée par le lobe antérieur de l'hypophyse. Elle a une action directe sur l'ovaire en stimulant la maturation folliculaire et la production d'androgènes. La LH induit l'ovulation après avoir été libérée massivement lors du pic préovulatoire. Elle stimule également la synthèse de la progestérone par les corps jaunes (Tired, 2016). Lors de la gestation, elle permet, avec la prolactine, de maintenir l'activité des corps jaunes (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001).

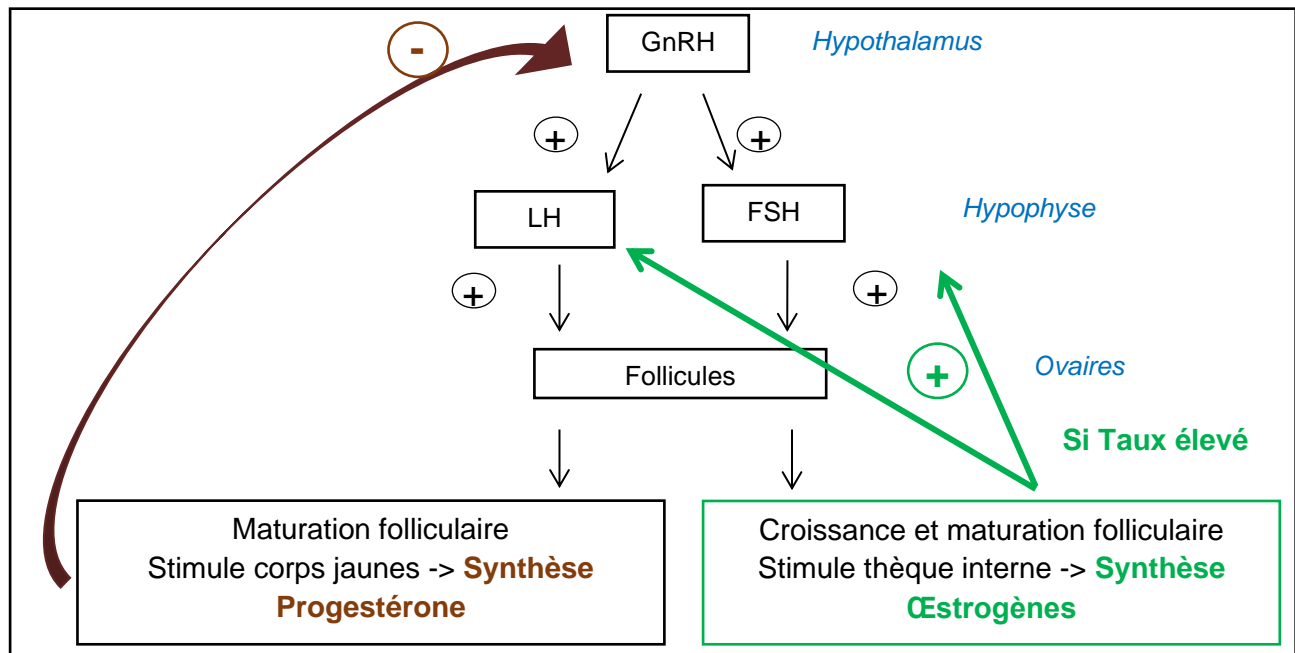
Le contrôle par les hormones stéroïdiennes

Les œstrogènes et la progestérone exercent un rétrocontrôle sur l'axe hypothalamo-hypophysaire.

Les œstrogènes exercent un rétrocontrôle positif ou négatif, selon leur concentration plasmatique. A forte concentration, ils exercent un rétrocontrôle positif sur l'axe hypothalamo-hypophysaire en induisant une libération massive de GnRH et secondairement de FSH et de LH (à l'origine du pic préovulatoire de LH) (Tired, 2016). A faible concentration, ils génèrent un rétrocontrôle négatif sur les deux étages de l'axe hypothalamo-hypophysaire et principalement sur la sécrétion de LH (Tired, 2016).

A l'opposé, la progestérone exerce un rétrocontrôle négatif sur l'axe hypothalamo-hypophysaire lorsque son taux plasmatique est élevé. Elle bloque la sécrétion de FSH et LH en inhibant la sécrétion de GnRH, ce qui fait chuter leur taux et diminue indirectement l'activité ovarienne (Corre et Rozenbaum, 2004).

Figure 19 : régulation neurohormonale de la stéroïdogénèse chez la femelle (Kancel, 2019 d'après Corre et Rozenbaum, 2004)



4.1.3. Variation du profil hormonal

Au cours du cycle sexuel, le profil hormonal connaît d'importantes modifications selon la phase du cycle sexuel.

Pro-œstrus

La sécrétion de progestérone plasmatique est minimale. L'œstradiol plasmatique augmente jusqu'à atteindre un pic environ 24h avant la fin du pro-œstrus (Corre et Rozenbaum, 2004). Des sécrétions pulsatiles de LH sont observées et le pic de LH s'amorce (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001).

Œstrus

L'œstradiol plasmatique chute pour atteindre une concentration basale. Le pic de LH a lieu en tout début d'œstrus, peu après le pic d'œstradiol, et s'accompagne d'un pic de FSH (Corre et Rozenbaum, 2004). Le rétrocontrôle inhibiteur se met ensuite en place, ce qui a pour effet de faire effondrer les concentrations de LH et de FSH (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001).

Chez le renard roux, le pic de LH déclenche l'ovulation 24h après (au lieu de 48h chez la chienne). La sécrétion de progestérone par le corps jaune commence 24h avant l'ovulation, simultanément au pic de LH (Hyttel *et al.*, 1990 ; Farstad, 1998).

Metœstrus (ou dioœstrus)

L'œstradiol plasmatique conserve des valeurs basales. Chez la chienne, la progestérone plasmatique atteint son niveau maximal quelques semaines après le début du metœstrus puis redescend à sa concentration basale à la fin du metœstrus. Les concentrations de LH et FSH sont faibles. En cas de gestation ou de pseudogestation (absence de fécondation), les profils hormonaux sont sensiblement proches (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001).

Chez le renard roux, à la différence du chien domestique chez qui on observe une chute brutale du taux de progestérone plasmatique en fin de gestation (24 à 36h avant la mise bas), la sécrétion de progestérone ne diminue pas brutalement à la mise-bas suite à la persistance du corps jaune pendant 5 mois après le part (Mondain-Monval *et al.*, 1977 ; Bonnin *et al.*, 1978). La concentration plasmatique de progestérone est essentielle puisqu'une progestéronémie trop faible en cours de gestation entraîne une mortalité embryonnaire. Il s'agirait de la principale cause d'avortement chez le renard roux selon Hartley *et al.* (1994).

Anœstrus

Les concentrations plasmatiques d'œstradiol, de LH et FSH sont minimales jusqu'en fin d'anœstrus, phase durant laquelle les taux de LH et FSH commencent à croître de nouveau (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001).

Chez le renard roux, la progestérone est sécrétée en petite quantité en début d'anœstrus. L'œstradiol est produit épisodiquement sur toute la période d'anœstrus (Mondain-Monval *et al.*, 1977).

4.2. Endocrinologie du mâle

4.2.1. Stéroïdogénèse

La synthèse des hormones stéroïdiennes mâles est assurée principalement par les cellules de Leydig et par les cellules de Sertoli de manière plus anecdotique. Comme évoqué précédemment, ces hormones sont issues de la transformation du cholestérol (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001). Chez les renards mâles, les surrénales ne produiraient pas de testostérone comme observé chez d'autres espèces sauvages, telles les mustélidés.

Les cellules de Leydig synthétisent les androgènes, en particulier la testostérone, en très grande quantité.

Les cellules de Sertoli jouent également un rôle essentiel puisqu'elles possèdent une activité aromatasase permettant la production d'œstradiol à partir de la testostérone produite par les cellules de Leydig. Une partie des androgènes est donc transformée en œstrogènes (Fontbonne, 1992 ; Johnston *et al.*, 2001).

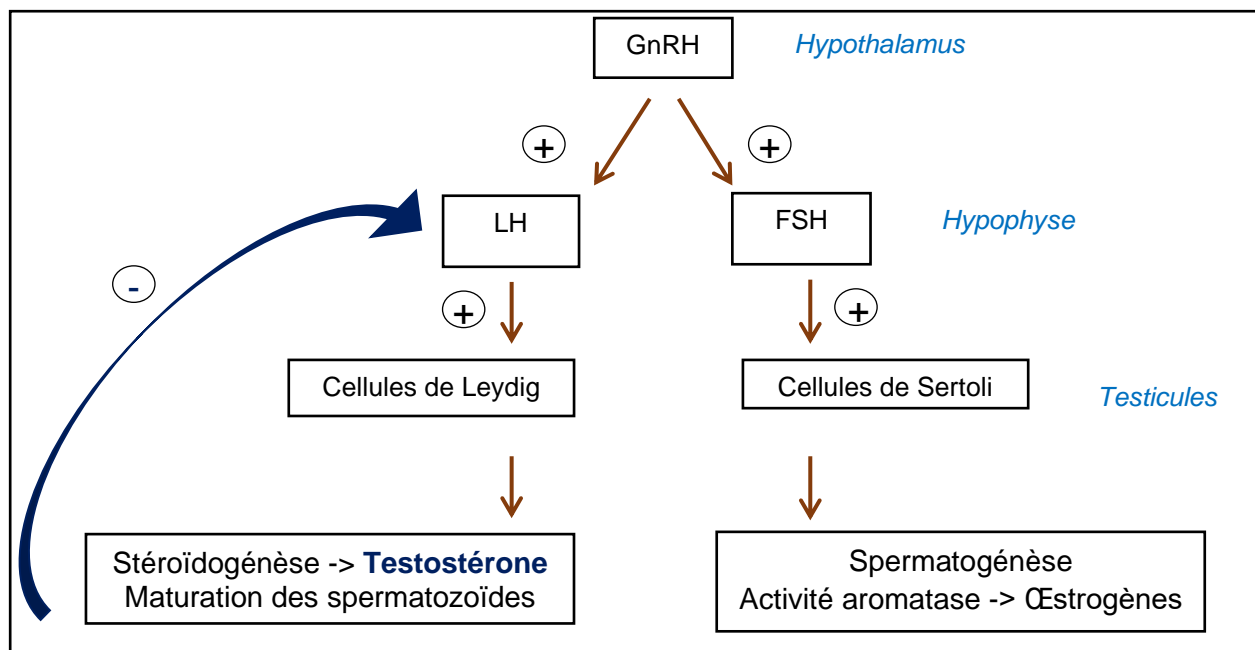
L'étude d'Osadchuk (1994) réalisée sur le renard roux, a permis de mettre en évidence, par dosage radioimmunologique, l'existence d'une synthèse de testostérone par le testicule dès le 31^{ème} jour du développement embryonnaire. Cette production semble être stimulée par l'hormone chorionique gonadotrope surtout après le 40^{ème} jour de développement embryonnaire.

Le rôle des androgènes est multiple : ils permettent (1) la différenciation phénotypique mâle et la migration testiculaire intra-abdominale pendant la vie fœtale, (2) le démarrage de la spermatogénèse et la descente testiculaire à la naissance, (3) le maintien et l'intégrité de la lignée germinale mâle et (4) ils assurent le développement des organes génitaux, de la prostate et des caractères sexuels à la puberté. Les androgènes ont également une action sur le métabolisme protéique et permettent la prolifération cellulaire au niveau du larynx, des reins, des muscles ; enfin ils stimulent l'hématopoïèse (Corre et Rozenbaum, 2004).

4.2.2. Régulation neurohormonale

Comme chez la femelle, il existe une régulation neurohormonale assurée par l'axe hypothalamo-hypophysaire qui contrôle la production des hormones stéroïdiennes. Elle est assurée par la GnRH, la LH et la FSH qui exercent un rétrocontrôle positif sur la synthèse des hormones stéroïdiennes. La testostérone, en revanche, exerce un rétrocontrôle négatif (figure 20).

Figure 20 : régulation neurohormonale de la stéroïdogénèse chez le mâle (Kancel, 2019 d'après Corre et Rozenbaum, 2004)



D'autres hormones pourraient interagir avec la production de testostérone telle que la thyroxine. En effet, chez le renard roux, il semble exister une corrélation négative entre ces deux hormones : le taux de testostérone plasmatique augmenterait consécutivement à la diminution du taux de thyroxine plasmatique en période d'activité testiculaire (Maurel et Boissin, 1981).

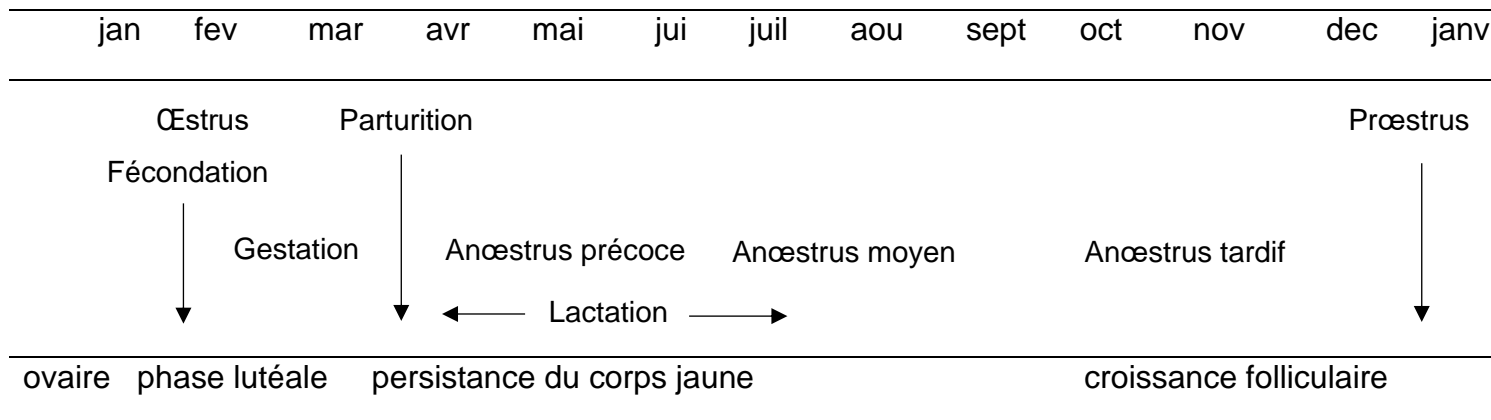
5. Saisonnalité de la reproduction et variations hormonales

Le renard roux atteint son poids adulte vers l'âge de sept mois et sa maturité sexuelle vers l'âge de dix mois, âge à partir duquel il peut se reproduire (Joffre, 1976). C'est une espèce à activité génitale saisonnière à jours longs. Dans l'hémisphère nord, sa période de reproduction a lieu en hiver, de fin décembre à début mars. En captivité, la période de reproduction est plus tardive et intervient de fin février à mi-avril (Lindeberg *et al.*, 1993). Dans l'hémisphère sud, cette période s'étend de mai à fin août. (Ryan, 1976). Lors de cette période, les individus présentent une activité gonadique importante. Le reste de l'année, les individus mâles et femelles sont en « repos sexuel » et leur appareil génital subit une involution majeure. Cette saisonnalité du cycle sexuel implique de grandes variations hormonales au cours de l'année.

5.1. Chez la femelle

Lors de la période de reproduction, l'œstrus, l'ovulation spontanée et la fécondation ont lieu de début janvier à mi-février (figure 21). Les mises-bas se produisent principalement entre mi-mars et mi-avril (Martorell-Juan et Gortazar-Schmidt, 1993) et sont suivies d'une longue période d'anœstrus qui dure environ neuf à dix mois, du début du printemps au début de l'hiver suivant (Mondain-Monval *et al.*, 1979). Cette période d'anœstrus correspond au repos de l'activité ovarienne et se décompose en trois phases : la phase précoce de l'anœstrus, correspondant au début de la lactation en cas de gestation, ayant lieu de mi-mars à mi-mai ; la phase moyenne de l'anœstrus, correspondant au repos des glandes endocriniennes, et la phase tardive de l'anœstrus correspondant à la reprise de l'activité ovarienne.

Figure 21 : saisonnalité du cycle sexuel chez le renard roux femelle (Bonnin *et al.*, 1992)



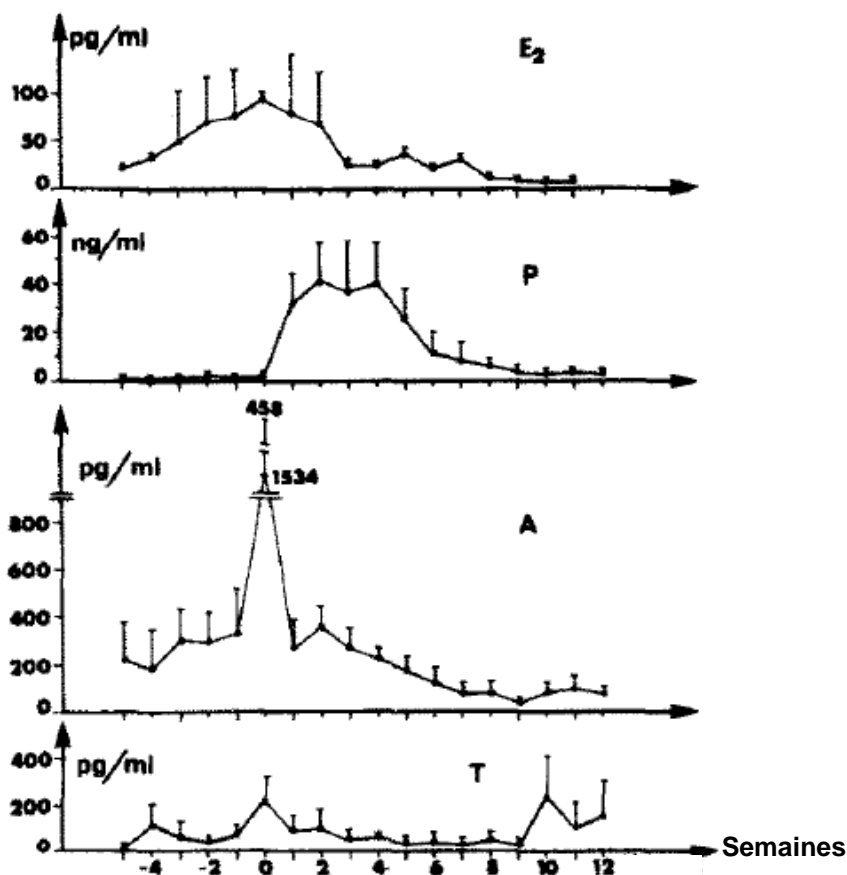
Mondain-Monval (1979) ont étudié les variations des concentrations plasmatiques en hormones stéroïdiennes (androstènedione, testostérone, progestérone et œstradiol), par dosage radio-immunologique, chez cinq renardes au cours de l'année.

Pendant la période de reproduction, la concentration plasmatique en androstènedione, dont la valeur basale était initialement de $196,4 \pm 120,4$ pg/ml, augmentait progressivement à partir du mois de février, jusqu'à atteindre un pic à 1543 ± 458 pg/mL au mois de mars-avril (figure 22). La concentration plasmatique en progestérone augmentait d'une valeur moyenne de $1,5 \pm 1,4$ ng/mL à $26,2 \pm 8,3$ ng/mL. Pour tous les animaux, le pic d'androstènedione a été observé 3 jours avant l'élévation de la concentration plasmatique en progestérone. A la fin du mois de mai, la concentration plasmatique en androstènedione diminuait progressivement. La concentration plasmatique en testostérone suivait

les mêmes variations. Enfin, il a été observé une corrélation positive entre les concentrations plasmatiques en androstènedione, en testostérone et en œstradiol.

Pendant la période d'anœstrus, la concentration plasmatique en androstènedione, initialement faible ($97,4 \pm 43,7$ pg/ml), augmentait progressivement à partir du mois d'octobre (début de la période d'anœstrus tardive) lorsque les corps jaunes régressaient et que le développement folliculaire ovarien reprennaient. La concentration plasmatique en testostérone restait à une valeur de $62,0 \pm 71,1$ pg/ml, à l'exception de quelques pics sporadiques. Enfin, une sécrétion épisodique d'œstradiol a été observée tout au long de l'anœstrus mais aucun pic d'androstènedione ou de testostérone n'a pu être relié à cette sécrétion.

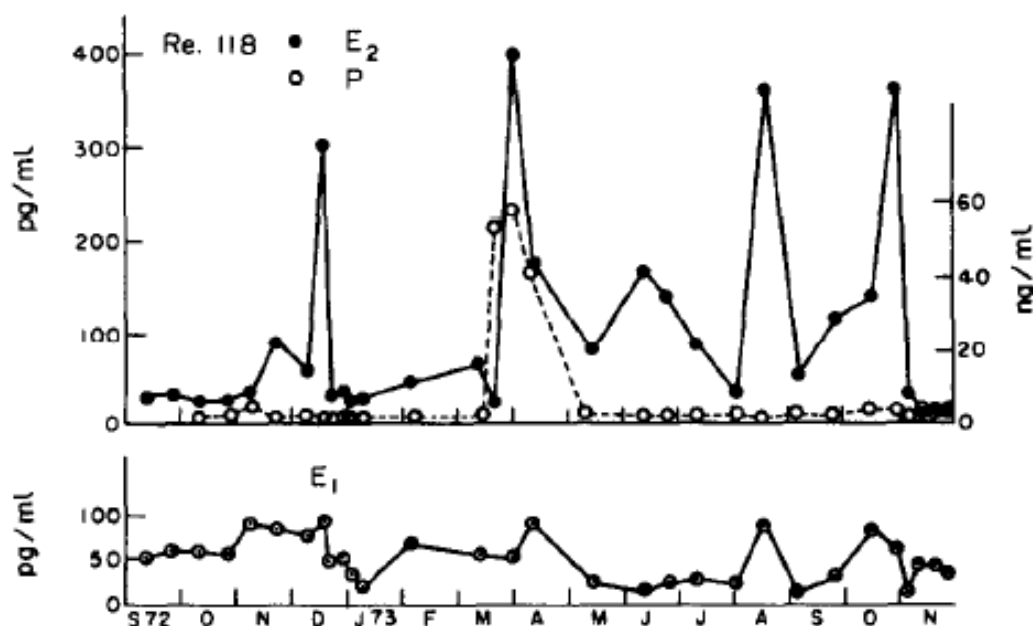
Figure 22 : variation des concentrations plasmatiques en œstradiol (E₂), progestérone (P), androstènedione (A) et testostérone au cours de la période de reproduction (le temps 0 correspond au pic d'androstènedione en mars-avril) (Mondain-Monval *et al.*, 1979)



Cette sécrétion épisodique d'œstradiol avait déjà été observée lors d'une précédente étude de Mondain-Monval *et al.* (1976). En effet, les auteurs avaient montré qu'il y avait 4 à 5 pics de concentration plasmatique en œstradiol au cours de l'année (novembre-décembre, mars-avril, juin, août et octobre), compris entre 110 et 462 pg/ml, dont 2 à 3 pics observés au cours de l'anœstrus (figure 23). Cependant, seul le pic d'œstradiol observé au mois de mars-avril (période de reproduction) était précédé d'une augmentation de la concentration plasmatique en progestérone, qui était comprise entre 35 et 65 ng/ml très supérieure à la valeur basale de $0,98 \pm 0,82$ ng/ml observée au moment des autres pics d'œstradiol. Par ailleurs, ces pics d'œstradiol étaient systématiquement associés à un épaississement et une kératinisation de l'épithélium vaginal, ainsi qu'à une augmentation de l'activité

électrique du myomètre. En revanche, lors du pic de progestérone, il a été observé que l'épithélium vaginal s'amincissait et que l'activité électrique du myomètre était nulle.

Figure 23 : variation des concentrations plasmatiques en œstradiol (E₂) et en progestérone (P) au cours de l'année (Mondain-Monval *et al.*, 1976)



5.2. Chez le mâle

Lors de son étude sur la puberté du renard mâle, Joffre (1976) a mis en évidence l'existence d'une période impubère de sept mois, suivie d'une période prépubère de trois mois. Ces deux périodes se caractérisent par l'augmentation lente puis rapide du poids et de la capsule testiculaire (albuginée) et par un taux de testostérone plasmatique minimum témoignant d'une activité testiculaire minimale.

Chez l'animal impubère, la testostéronémie varie entre 0,2 et 0,4 ng/ml, tandis qu'elle atteint la valeur de 0,9 ng/ml en période prépubère. Parallèlement, la croissance pondérale de la capsule testiculaire du renard immature connaît une augmentation lente suivie d'une élévation rapide en période prépubère. Ces augmentations sont dues à une hydratation tissulaire et un gain en collagène total (Joffre, 1977a et b).

Lors de la puberté, le poids de la capsule testiculaire, de l'épididyme et de la prostate augmente progressivement, tout comme le taux de testostérone plasmatique qui atteint sa valeur maximale en janvier puis décroît de nouveau en février. Cependant, ces valeurs n'atteignent que les trois quarts de celles observées chez le renard roux adulte (Joffre, 1976).

Le renard mâle adulte connaît une activité spermatogénésique fluctuante au cours de l'année. La spermatogénèse est complète uniquement lors de la période de reproduction. La production de spermatozoïdes reprend vers septembre et se caractérise par une activité mitotique intense aboutissant à la formation de spermatogonies, de spermatocytes primaires, de spermatides et de spermatozoïdes dans les tubes séminifères (Joffre, 1977a). Les organes génitaux commencent à augmenter de taille environ un à deux mois avant l'œstrus des femelles (Jalkanen, 1992b), de telle sorte que l'activité et le poids testiculaire atteignent leur maximum au mois de janvier. Cette période est comparable à la

période prépubère du renard juvénile (Joffre, 1976). La testostéronémie peut alors atteindre 2 à 35 ng/ml à son pic de production et le testicule pèse entre 5 et 6 g (Joffre, 1977a). Yang *et al.* (2016) ont mesuré une testostéronémie moyenne de $3,6 \pm 70,9$ ng/ml chez des renards argentés associée à des concentrations en LH, en œstradiol et en prolactine de $0,90 \pm 0,1$ ng/mL, $46 \pm 2,0$ pg/L et $53,8 \pm 1,3$ ng/ml respectivement, capturés au cours de la période de reproduction.

En dehors de cette période, on observe une involution profonde du testicule, comme chez de nombreux mammifères sauvages, pendant laquelle cet organe régresse pour peser environ 1 g avec une activité spermatogénétique minimale (Joffre, 1976). Cette période est caractérisée par l'observation de quelques pics de testostérone qui n'aboutissent qu'à la production de quelques spermatocytes primaires en stade zygotène (Joffre, 1977a). En parallèle, la capsule testiculaire s'épaissit, l'épididyme, qui ne contient plus de spermatozoïdes, et la prostate régressent (Joffre, 1977b).

6. Rapprochement sexuel, accouplement et fécondation

6.1. Rapprochement sexuel

Dans l'hémisphère nord, le rapprochement sexuel se fait en hiver, lors de la période de reproduction : les mâles marquent leur territoire en émettant une odeur musquée forte et caractéristique due à des substances volatiles sécrétées par les glandes anales supracaudales, aussi appelées « glande à violette » et situées à environ 75 mm de la base de la queue. Les femelles attirent les mâles en émettant des cris stridents et en laissant également des empreintes olfactives derrière elles. Les combats entre mâles sont fréquents et violents. On observe également de nombreux affrontements entre les femelles et les mâles, lors de jeux prénuptiaux simulant des combats fictifs (Jost et Jost-Tse, 2005).

6.2. Accouplement

Le renard roux est une espèce monogame : les individus forment des couples exclusifs pour s'accoupler (Jost et Jost-Tse, 2005).

L'accouplement n'est possible que durant les 2-3 jours d'œstrus. Pendant cette période, les animaux s'accouplent généralement plusieurs fois. La technique d'accouplement est similaire à celle décrite chez le chien domestique et se termine par une rotation puis un verrouillage du pénis dans le vagin de la femelle, suite au gonflement des bulbes érectiles. Les individus se retrouvent ainsi accolés pendant plusieurs dizaines de minutes (jusqu'à 90 minutes) (figure 24) (Jost et Jost-Tse, 2005).

Comme de nombreux mammifères, le renard roux est une espèce qui peut, malgré tout, être polygynandre. Ainsi, il peut arriver que les femelles s'accouplent avec plusieurs mâles pendant une même période d'œstrus (Jost et Jost-Tse, 2005). Les renardeaux d'une même portée peuvent donc provenir de plusieurs mâles différents. Cette particularité du système d'accouplement favorise la diversité génétique et permet d'augmenter les chances de fécondation en cas d'infertilité du mâle. La femelle va alors choisir le mâle qui se chargera d'assurer le nourrissage des jeunes et chasse le deuxième.

Figure 24 : accolement d'un couple de renards roux après accouplement (Chavey, 2014)



6.3. Fécondation et segmentation embryonnaire

Fécondation

La fécondation correspond à la rencontre et la fusion des gamètes mâles et femelles, aboutissant à la formation d'un embryon. Chez les canidés comme chez les autres mammifères, la fécondation a lieu dans l'oviducte.

La morphologie de l'ovocyte de renard est similaire à celle du chien domestique (Hyttel *et al.*, 1990 ; Cao *et al.*, 2017). Lors de l'ovulation, l'ovocyte primaire est libéré dans l'oviducte où il va subir une maturation, par division méiotique, pendant laquelle il passe du stade immature de vésicule germinale au stade métaphase II fécondable. Selon les auteurs, cette maturation dans l'oviducte est plus rapide chez le renard argenté (24h à 48h) (Jalkanen, 1992a ; Farstad, 1998) que chez le renard polaire (48 à 72h) (Hyttel *et al.*, 1990).

La maturation du spermatozoïde a lieu dans l'épididyme. Au cours de ce processus, la forme du spermatozoïde se modifie progressivement : la gouttelette cytoplasmique disparaît et l'acrosome prend sa forme définitive à la sortie de l'épididyme. Le spermatozoïde acquiert sa mobilité fléchante. Des modifications moléculaires et membranaires ont également lieu qui permettront la fixation du spermatozoïde à la zone pellucide. Le pouvoir fécondant est acquis dans les voies génitales femelles. Des études de fécondation *in vitro* menées sur le renard argenté ont montré que la capacitation du spermatozoïde nécessite 5 à 8 h (Feng *et al.*, 1994).

Une fois en contact avec l'ovocyte, le spermatozoïde se fixe à la zone pellucide par son apex. Une réaction acrosomique s'en suit et permet la pénétration du matériel génétique mâle dans l'ovocyte.

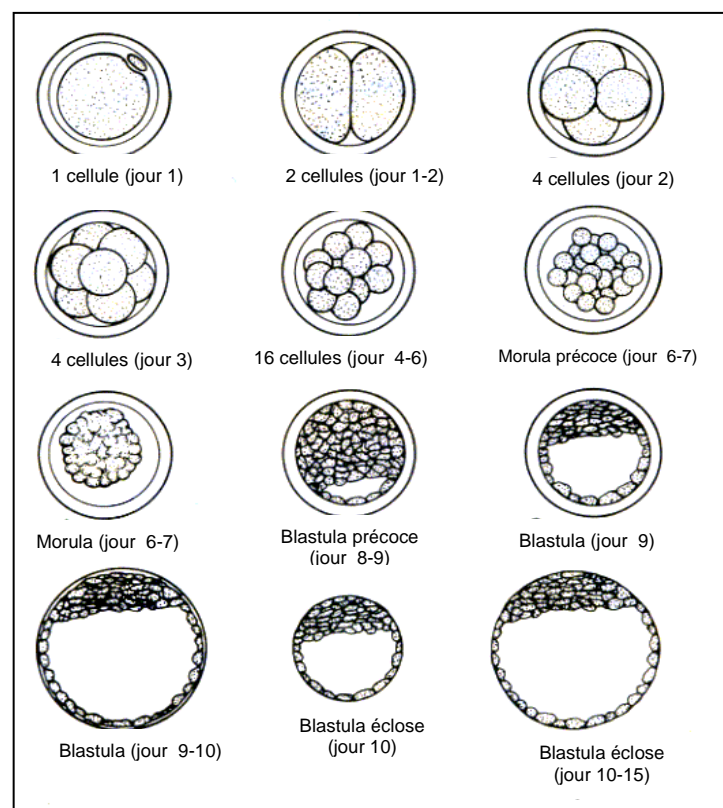
La maturation ovocytaire n'est pas indispensable pour que le spermatozoïde puisse se fixer à la zone pellucide, mais elle est nécessaire pour que la réaction acrosomique ait lieu. *In vitro*, le spermatozoïde ne pénètre dans la zone pellucide que 8h après fécondation (Feng *et al.*, 1994).

Développement embryonnaire

Une fois la fusion des gamètes réalisée, l'œuf fécondé entame la formation progressive d'un embryon, subit de nombreuses divisions mitotiques, le faisant passer du stade de zygote (une cellule) au stade de blastula (blastocyte). L'étude de Jalkanen (1992a) a démontré que chez le renard roux, l'embryon atteint l'utérus entre le 4^{ème} et le 6^{ème} jour après fécondation, au stade de 16 cellules. La progression de l'embryon dans les cornes utérines est permise par la présence de cellules ciliées tapissant la muqueuse utérine. L'embryon atteint le stade de morula 6 à 7 jours après la fécondation et le stade de blastocyte au 9^{ème} jour (figure 25). Le blastocyste se développe et se polarise pour former l'embryoblaste puis le trophoblaste. L'implantation embryonnaire dans le tissu utérin (la nidation) a lieu après l'éclosion, c'est-à-dire la rupture de la zone pellucide, entre le 15^{ème} et le 18^{ème} jour selon les auteurs (Osadchuk, 1994 ; Jalkanen, 1992a).

La mortalité embryonnaire pré-nidation a été évaluée par de nombreuses études : entre 27,7 % (Martorell Juan et Gortazar Schmidt, 1993) et 47% (Cavallini et Santini, 1996). L'étude de Ryan (1976) estimait déjà cette valeur à plus de 30 %.

Figure 25 : segmentation embryonnaire chez le renard roux (Kancel, 2019 d'après Jalkanen, 1992a)



7. Gestation, parturition et élevage des jeunes

7.1. Gestation et parturition

La gestation du renard roux dure de 49 à 55 jours (52 à 53 jours en moyenne) (Jost et Jost-Tse, 2005).

Dans l'hémisphère nord, la mise-bas a lieu de fin mars à début mai, dans un terrier de blaireaux, lapins ou marmottes préalablement visité par le couple de renards. La femelle donne naissance à une portée de 4 à 6 renardeaux mais elle peut mettre bas jusqu'à 12 petits exceptionnellement.

Lorsque la parturition se déroule normalement, chaque renardeau naît à environ 10-30 minutes d'intervalle. A la naissance, les nouveau-nés pèsent en moyenne 100 g, sont aveugles, sourds, dépourvus de dents et sont recouverts d'un pelage brun foncé avec la pointe de la queue blanche (Jost et Jost-Tse, 2005).

La physiologie de la gestation et de la parturition chez la renarde a été très peu étudiée, mais il semblerait que les mécanismes soient similaires à ceux de la chienne puisque des études ont montré notamment que l'injection de prostaglandines induisait un avortement à partir du 20^{ème} jour de gestation, et une mise-bas aux 52 à 53^{ème} jours de gestation. De même, la prolactine permet le maintien du corps jaune en fin de gestation (Valberg et Mondain-Monval, 1992)

7.2. Elevage des jeunes

Durant les quinze premiers jours suivant la mise-bas, la femelle reste en permanence dans le terrier, tandis que le mâle chasse et dépose les proies à l'entrée du nid. Il ne reste pas dans le terrier pendant cette période. Vers l'âge de quinze jours, les yeux des renardeaux s'ouvrent, les dents lactéales apparaissent et les petits commencent à marcher. Les yeux sont de couleur bleue jusqu'à l'âge d'un mois puis prennent progressivement leur couleur ambrée définitive.

L'alimentation des jeunes est exclusivement à base de lait maternel pendant les trois premières semaines. Vers l'âge de quatre semaines, ils commencent à consommer de la viande régurgitée par la femelle ou le mâle. A cette période, les petits grandissent rapidement et pèsent plus d'un kilogramme. Le museau et les oreilles s'allongent et le pelage devient roux. Les jeunes renardeaux commencent à sortir du terrier.

Chez le renard roux, la lactation dure huit semaines et le sevrage des jeunes a lieu vers l'âge de six à huit semaines (Farstad, 1998). La dentition de lait est alors complète et les jeunes ressemblent à des petits adultes. La femelle leur rapporte régulièrement des petites proies pour qu'ils jouent avec et apprennent à les ingérer.

Quand les renardeaux ont l'âge de 2-3 mois, la femelle passe de moins en moins de temps dans le terrier. Les jeunes sortent régulièrement pour apprendre à chasser (figure 26). Ils restent avec la femelle jusqu'à l'automne puis quittent définitivement le terrier familial vers l'âge de 5-6 mois. Ils se dispersent entre octobre et janvier ; les mâles s'éloignent dans un rayon de 5 à 10 km mais peuvent partir jusqu'à 250 km de leur territoire familial. Les femelles peuvent rester dans le territoire familial où elles deviendront des femelles subordonnées.

Les jeunes renards vont acquérir leur taille et leur poids adultes vers l'âge de six à huit mois et vont se reproduire dès l'âge de 10 mois.

Cependant, leur espérance de vie est courte et sur une portée de renardeaux sauvages, 80 % des jeunes décèdent avant d'atteindre l'âge adulte (Jost et Jost-Tse, 2005).

Figure 26 : renardeaux (Mulqueen, 2015)



8. Reproduction assistée

Dans les années 1990, le marché de la fourrure avait une forte importance économique. Afin d'accroître la productivité des élevages et d'éviter les contraintes saisonnières, les scientifiques ont étudié et mis en place de nombreuses techniques de reproduction assistée.

Le renard roux (ou argenté) d'élevage a donc été un modèle expérimental pour la mise en place de techniques de reproduction assistée, utilisées ensuite pour la préservation des canidés sauvages menacés d'extinction.

8.1. Détection de l'œstrus

Une détection précise de l'ovulation est indispensable à la réussite d'une saillie ou d'une insémination artificielle, ce d'autant plus qu'il n'y a qu'une période d'œstrus par an chez la renarde.

Une fois le gonflement vulvaire initiant le pro-œstrus observé, la principale technique utilisée est la détection de l'ovulation par la mesure de la résistivité électrique vaginale. Cette technique, largement utilisée de nos jours, a été décrite pour la première fois chez le renard dans les années 1980 (Møller *et al.*, 1984). En effet, la résistivité du mucus vaginal varie selon l'imprégnation en œstrogènes. Le dispositif est composé de deux électrodes circulaires, placées dans le vagin et dans le col utérin, et d'un ohmmètre mesurant la résistivité. Le profil électrique obtenu permet de déterminer l'œstrus : pendant l'anœstrus, la résistivité électrique vaginale est faible (environ 200 Ω), tandis qu'elle augmente rapidement lors de l'œstrus, ce qui induit un pic électrique compris entre 700 et 1200 Ω , de la fin du pro-œstrus au début de l'œstrus. Cette augmentation n'est pas aussi franche chez toutes les femelles : certaines présentent un profil biphasique rendant difficile la détection précise de l'ovulation, ce qui conduit à des échecs de fécondation (Jalkanen *et al.*, 1988).

Afin de s'affranchir de ces variations individuelles, il est également possible de détecter les chaleurs par la réalisation d'un frottis vaginal, comme chez la chienne. Lors de l'anœstrus, le frottis vaginal est composé d'une grande majorité de cellules parabasales, nucléées et de polynucléaires neutrophiles. A l'approche de l'œstrus, les cellules épithéliales vaginales se kératinisent sous l'effet des œstrogènes. Lors de l'œstrus, 80 % des cellules épithéliales observées sur le frottis vaginal sont kératinisées et anucléées (Jalkanen *et al.*, 1988) ; parallèlement, on observe un pic de résistivité électrique du mucus vaginal. Cette méthode, couplée à la technique précédente, permet donc d'optimiser le taux de conception (Boue *et al.*, 2000).

8.2. Insémination artificielle

Depuis les années 1980, l'insémination artificielle est la technique de choix pour optimiser la reproduction du renard roux d'élevage. Elle permet d'obtenir des taux de conception très satisfaisants (Farstad, 1998). L'insémination transcervicale est intra-utérine (la semence est déposée en arrière du col utérin) et peut se faire avec de la semence fraîche ou congelée. L'œstrus est, le plus souvent, estimé par la mesure de la résistivité électrique vaginale. Chaque femelle est inséminée une à deux fois à 24h d'intervalle (à 48h en cas de profil de résistance vaginale biphasique) : une fois le jour du pic de résistivité électrique (insémination non systématique) et une seconde fois, systématique, le lendemain du pic.

L'insémination artificielle par de la semence fraîche est largement réalisée. Une fois prélevée, la semence est diluée dans de l'EDTA et répartie dans des paillettes de 1 ml contenant chacune 100 000 millions de spermatozoïdes. L'insémination est ensuite réalisée dans les 30 minutes suivant la récolte de la semence (Jalkanen et Lindeberg, 1998). Cette technique a un taux de réussite avoisinant les 80 % et aboutit à des portées de quatre renardeaux environ, soit autant que pour les individus sauvages (Farstad, 1998).

L'insémination artificielle par de la semence congelée et l'établissement d'une banque de sperme est également fréquemment réalisée en élevage. La première insémination artificielle avec de la semence congelée de renard a été réalisée en 1972-1973 sur le renard polaire (*Vulpes lagopus*) (Fougner *et al.*, 1973). La congélation de la semence permet de préserver le matériel génétique des individus de grande valeur mais présente des risques pour les spermatozoïdes (dommages membranaires et de l'acrosome causés par le processus de congélation).

Une fois récoltée, la semence est mélangée avec des dilueurs contenant une solution tampon et des cryoprotecteurs, de la même manière que pour la congélation de semence du chien domestique. De nombreux dilueurs sont cités dans la littérature mais le plus utilisé actuellement chez le renard roux est une solution tamponnée de Tris-fructose (Farstad, 1996). Les composés protecteurs contenus dans les dilueurs sont : le jaune d'œuf, le glycérol ou DMSO, le lactose ou le sucrose, les polymères macromoléculaires ou les détergents tels que la polyvinylpyrrolidone (PVP).

De nombreuses méthodes de congélation lente sont décrites pour les espèces canines et vulpines. Le principe général consiste en un refroidissement en deux phases : progressif, d'environ 5 degrés par minute, d'une température initiale de + 4°C jusqu'au point de congélation (environ -157°C) puis un refroidissement rapide dans l'azote liquide à -190°C environ. Une fois congelée, la semence est maintenue immergée dans de l'azote liquide jusqu'à sa décongélation.

Cette technique s'est rapidement révélée beaucoup plus efficace chez les renards roux et argenté que chez le renard polaire (Farstad *et al.*, 1992). Chez le renard argenté, elle permet d'obtenir des taux de conception et une taille de portée similaire à ceux obtenus avec de la semence fraîche (Yatu *et al.*, 2018).

L'étude japonaise menée par Yatu *et al.* (2018), a également montré que l'utilisation d'un dilueur pour semence bovine, moins cher et plus accessible, n'affectait pas les taux de réussite.

8.3. Culture *in vitro* et transfert d'embryon

La maturation *in vitro* de l'ovocyte du renard et la fécondation ont été étudiées pour la première fois au début des années 1990. L'objectif de ces techniques est d'obtenir expérimentalement des embryons en grande quantité, avant de les transférer chirurgicalement dans l'utérus où le développement embryonnaire se poursuivra.

Maturation *in vitro*

Krogenaes *et al.* (1993) ont été les premiers à étudier la maturation ovocytaire *in vitro* chez le renard roux. Dans leur étude, ils ont prélevé des ovocytes immatures quelques jours avant l'ovulation. Ces ovocytes ont été placés dans un milieu de culture, contenant une suspension de cellules oviductales, avec ou sans supplémentation en FSH. Les observations microscopiques réalisées les jours suivants ont montré que certains ovocytes avaient la capacité de reprendre la méiose jusqu'au stade de métaphase II, mais seulement dans les milieux supplémentés en FSH. La maturation complète *in vitro* est donc possible mais a été obtenue en 4 jours au lieu de 2 jours *in vivo* et est dépendante des gonadotrophines.

Feng *et al.* (1994) ont confirmé la possibilité d'une reprise méiotique *in vitro*, en étudiant l'expansion du complexe oocyte-cumulus et le développement de la vésicule germinale. La maturation semblait stimulée dans les cultures supplémentées en hormone chorionique gonadotrope humaine.

Fécondation *in vitro*

Feng *et al.* (1994) ont montré que les spermatozoïdes de renards roux pouvaient s'attacher à la zone pellucide sans qu'il y ait eu maturation complète, jusqu'au stade métaphase II, de l'ovocyte. Cependant, la pénétration du spermatozoïde n'était possible qu'en cas de maturation complète de l'ovocyte.

Farstad *et al.* (1992) ont prélevé des ovocytes de renard polaire 4 jours après avoir observé un pic de résistivité électrique vaginale, soit 6 à 7 jours après le pic théorique de LH. Ces ovocytes ont été mis en contact avec de la semence congelée de renard roux dans un milieu de culture propice à la survie et la fécondation des gamètes. L'observation microscopique réalisée les jours suivants a montré que le développement embryonnaire avait eu lieu mais sans jamais dépasser le stade de la morula.

En parallèle, Lindeberg *et al.* (1993) sont parvenus à obtenir *in vitro* des embryons au stade de blastocyste, à partir d'embryons préalablement prélevés *in vivo* au stade de 8 cellules. Après insémination artificielle, des embryons prélevés au stade de blastocyste sont parvenus à l'éclosion voire à la nidation après transfert puis à la différenciation. Des embryons prélevés au stade de blastocytes éclos n'ont pas poursuivi leur développement *in vitro*. Le développement embryonnaire *in vitro* semble donc fonctionner sur des embryons prélevés *in vivo* entre le stade 8 cellules et le stade de blastocyste précoce.

Transfert d'embryon

Le transfert d'embryons de renard (blastocytes) a été réalisé pour la première fois par Trut et Golubitcha (1979) et a permis d'obtenir une portée de renardeaux vivants.

L'étude de Jalkanen et Linderberg (1998) a confirmé que le transfert d'embryons était réalisable chez le renard argenté. Huit femelles donneuses et huit femelles receveuses ont été synchronisées par un apport exogène de gonadotrophines. Les femelles donneuses ont été ensuite inséminées avec de la semence fraîche, le jour où un pic de résistivité électrique vaginale a été observé. Les embryons ont été récoltés 8 à 11 jours après l'ovulation supposée, classés selon leur morphologie puis transférés dans une des cornes utérines des femelles receveuses. Sur les 29 embryons transférés, 22 avaient une apparence normale avec une morphologie comprise entre le stade 2 cellules et le stade de blastocystes non éclos. Un seul des transferts embryonnaires a permis d'obtenir une portée vivante de deux renardeaux, 47 jours après le transfert de quatre blastocystes non éclos et 57 jours après l'insémination de la femelle donneuse. Un autre transfert de quatre blastocystes non éclos a permis la continuité du développement embryonnaire, mais s'est terminé par un avortement 36 jours après le transfert.

Cette technique n'a pas vocation à être utilisée dans les élevages de renards mais peut servir de modèle expérimental dans le cadre des programmes de conservation génétique des canidés sauvages menacés d'extinction.

8.4. Autres techniques

D'autres biotechnologies de la reproduction existent mais elles ne sont que peu utilisées par manque d'études probantes.

Action sur la photopériode

Le cycle de reproduction des espèces saisonnées, telles que le renard roux, dépend directement de la photopériode. En captivité, il est possible d'allonger la période de reproduction en utilisant un éclairage artificiel ou en régulant le taux plasmatique de mélatonine (Forsberg *et al.*, 1990). Les mécanismes et les sites d'action de la mélatonine ne sont cependant pas bien connus chez le renard roux.

Apport d'hormones exogènes

Certains scientifiques ont essayé de réguler le cycle sexuel par l'apport de gonadotrophines ou d'œstrogènes exogènes mais cette méthode s'est montrée inefficace (Farstad, 1998). L'utilisation d'œstrogènes et de gonadotrophines placentaires a permis d'induire un œdème vulvaire mais aucune conséquence ovarienne n'a été observée.

9. Facteurs influençant la reproduction

9.1. Facteurs physiques

Plusieurs scientifiques ont cherché à déterminer l'influence de différents facteurs physiques sur l'efficacité de la reproduction définie en suivant : le taux d'ovulation, le nombre de cicatrices placentaires, le nombre de fœtus vivants, la mortalité embryonnaire. Ainsi, les effets de l'âge, du poids, de la longueur du corps et de la masse grasseuse ont-ils été évalués.

L'étude de Cavallini et Santini (1995) a montré que les femelles ovulant un plus grand nombre d'ovocytes que la moyenne (soit au moins cinq ovocytes par œstrus) étaient significativement plus lourdes. En revanche, le taux d'ovulation, la mortalité intra-utérine avant la nidation et le nombre de cicatrices placentaires (3,7 en moyenne dans l'étude de Ryan (1976) ; 3,95 selon Cavallini et Santini (1995)), semblent indépendant de l'âge, de la longueur du corps et du poids.

De plus, les femelles gestantes ayant un nombre de fœtus vivants supérieur à la moyenne (soit 3,88 fœtus vivants environ) étaient significativement plus lourdes, tandis que celles ayant moins de fœtus vivants que la moyenne étaient significativement plus longues. La masse grasseuse et l'âge des femelles gestantes n'avaient aucune influence.

En revanche, la mortalité intra-utérine après nidation est supérieure chez les jeunes femelles.

Le succès reproducteur des jeunes femelles âgées d'un an est plus faible que celui des femelles adultes plus âgées, et la taille des portées augmente avec l'âge (Harris, 1979 ; Harris et Smith, 1987). Cependant, le vieillissement du tractus reproducteur au fil du temps dégraderait les capacités de reproduction à partir de l'âge de 5-6 ans ; seulement 11,7 % des individus atteignent toutefois cet âge dans la nature (Lieury *et al.*, 2017).

9.2. Facteurs sociaux et environnementaux

9.2.1. Facteurs sociaux

Dans les groupes sociaux, seules les femelles dominantes peuvent se reproduire, tandis que les femelles subordonnées jouent un rôle de nourrice. Cette hiérarchie observée dans la nature a également des répercussions sur la reproduction des femelles subordonnées élevées en captivité.

L'étude de Farstad (1998) a montré qu'en captivité, le rang social des femelles et la proximité des cages influenceraient la taille des portées. En effet, les femelles dominantes faisaient de plus grandes portées lorsque les cages voisines étaient occupées par des femelles non dominantes, mais des portées de taille normale quand les femelles voisines étaient de même rang social. De même, les femelles de faible rang social faisaient des portées de taille normale lorsque les femelles voisines étaient de même rang social, tandis qu'elles mettaient bas des portées plus petites lorsque les femelles voisines étaient d'un plus haut rang social.

Ce mécanisme de suppression de reproduction chez les canidés est encore peu connu mais des résultats obtenus chez le loup (*Canis lupus*) en captivité suggèrent que la femelle dominante inhiberait la reproduction des femelles soumises par des contacts agressifs répétés induisant un blocage de l'ovulation (Packard *et al.*, 1985). De même, des contacts agressifs provoqueraient un comportement d'infanticide ou d'abandon des jeunes chez le lycaon (*Lycaon pictus*), la mangouste naine du Sud (*Helogale parvula*) et le dingo (*Canis lupus dingo*) (Creel et Macdonald, 1995).

9.2.2. Facteurs environnementaux

De nombreux facteurs environnementaux, autres que la photopériode, ont une influence sur la reproduction : le stress, la densité démographique, la richesse trophique du milieu (alimentaire, habitat).

Le stress lié à la captivité

Comme pour de nombreuses espèces, le stress est un facteur important dans la reproduction du renard roux et particulièrement le stress lié à la captivité.

En liberté, le faible taux de survie des jeunes de la portée s'explique notamment par le comportement infanticide des renardes en cas de stress intense ou d'anomalies observées chez les nouveau-nés. Ces comportements seraient plus exprimés par les renardes subordonnées, dont le rôle est avant tout de participer à l'élevage des renardeaux issus du couple dominant (Bakken, 1993a et b) et ils augmentent d'autant plus en captivité.

Hartley *et al.* (1994) ont également mis en évidence l'influence de l'augmentation de la cortisolémie en situation de stress sur la mortalité embryonnaire.

Chez le renard mâle, la captivité n'aurait pas d'influence sur l'activité génitale (Joffre, 1976).

La densité démographique et la richesse alimentaire

Le taux de femelles non reproductrices est beaucoup plus élevé (36 %, Henry, 2004, à 60 %, Macdonald, 1979) dans les milieux présentant à la fois une grande richesse alimentaire et une forte densité, tels que les milieux urbains, plutôt que dans les milieux plus pauvres et de faible densité, tels que les milieux ruraux, où le taux de femelles non reproductrices est plus faible (5 %, Macdonald et Voigt, 1984, à 20 %, Cavallini et Santini, 1996). Cela s'explique par la forte concurrence, observée entre les individus, dans les zones de fortes densités et de grandes richesses alimentaires.

De même, la taille moyenne des portées semble augmenter dans les milieux de faible densité et de faible richesse trophique (Cavallini et Santini, 1996 ; Henry, 2004).

Troisième partie : étude expérimentale

1. Introduction

Durant les dernières décennies, les études sur la reproduction du renard roux ont d'abord concerné la variation des profils hormonaux au cours des saisons, puis la faisabilité et l'efficacité des techniques de reproduction assistée. Ces études ont toutes eu pour principal objectif d'optimiser la productivité des élevages pour la production de fourrure.

Cependant, à l'heure actuelle, la littérature ne propose que très peu de travaux portant sur les principales particularités des organes génitaux et des gamètes du renard roux.

L'objectif de notre étude expérimentale est donc de décrire les principales caractéristiques macroscopiques, histologiques et microscopiques des organes génitaux et des gamètes du renard roux pendant la période de reproduction. Les données collectées seront comparées à celles précédemment rapportées chez le renard roux et chez le chien domestique afin d'identifier les éventuelles particularités du renard roux. L'étude de Hyttel *et al.*(1990) réalisée sur le renard polaires (*Vulpes Lagopus*) et celle de Machado *et al.*(2017) réalisée sur le renard crabier (*Cerdocyon thous*) décrivent de grandes similitudes avec la physiologie de la reproduction du chien domestique. Nous nous attendons donc à retrouver, chez le renard roux, des caractéristiques très semblables à celles rapportées chez le chien domestique. Notre étude a été réalisée sur un nombre d'animaux limité, auquel nous avons eu la chance d'avoir accès et il s'agira donc d'une étude essentiellement descriptive dont les résultats seront intégrés dans la banque de données sur la reproduction des canidés domestiques et sauvages du laboratoire de recherche sur la reproduction de l'Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort.

2. Matériels et méthodes

2.1. Les animaux

Notre étude a été menée sur un total de 17 renards (5 renards argentés captifs et 12 renards roux sauvages) dont 10 mâles et 7 femelles. Cependant, seuls 8 animaux (4 femelles, 4 mâles) ont finalement été retenus pour la suite de l'étude, les autres ne permettant pas d'obtenir des résultats interprétables.

Les renards argentés

Les cinq renards argentés étaient des mâles, âgés de 1 à 4 ans, pesant entre 6 et 10 kg, en bonne santé. Ils ont été importés à l'âge de dix mois depuis un élevage de fourrure finlandais puis hébergés à la station expérimentale du laboratoire de la Rage et de la Faune Sauvage de Malzéville (ANSES de Nancy) vers le mois de décembre (2018 pour les plus jeunes), c'est à dire juste avant le début de la période de reproduction. Ces renards étaient élevés dans des cages grillagées, individuelles, de 2,5 mètres de longueur et 1 mètre de profondeur. Les cages, installées en extérieur, permettaient l'exposition à une photopériode naturelle et à une température ambiante voisine de la température extérieure (figures 27 et 28). Ils étaient nourris quotidiennement avec un aliment complet pour chien sous forme de croquettes et recevaient de l'eau à volonté.

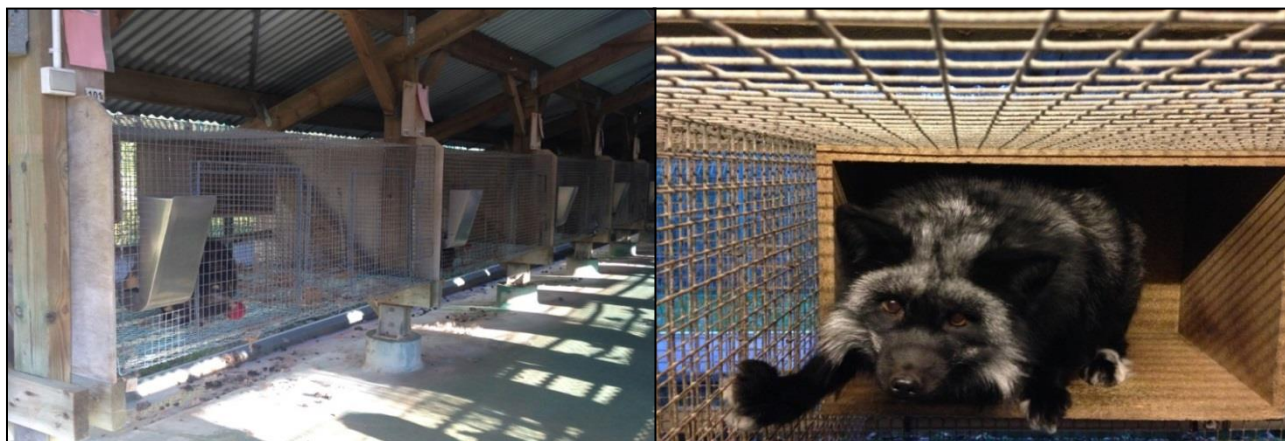
Chaque animal était identifié au moyen d'un transpondeur électronique identique à ceux utilisés pour l'identification des carnivores domestiques (Annexe 1).

Seuls les résultats concernant le renard M1 seront présentés dans cette étude.

Figure 27 : station expérimentale du laboratoire de Malzéville (Nancy ; Reynaud, 2018)



Figure 28 : cages individuelles hébergeant les renards argentés (laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)



Les renards sauvages

Au total, douze renards roux sauvages ont été collectés pour l'étude mais seulement sept d'entre eux ont été conservés pour l'interprétation des résultats (quatre femelles, trois mâles). Leur âge n'a pas été déterminé. Ils ont été abattus au fusil par des chasseurs, lors de tirs nocturnes réalisés entre 22h et 3h du matin, dans plusieurs villes du département de Meurthe-et-Moselle, le 19 février 2018, le 17 avril 2018 et le 17 janvier 2019, dans le cadre du programme d'épidémiosurveillance de l'échinococcose alvéolaire en France (figure 29).

Chaque animal a été sexé, puis identifié immédiatement après son abattage sous le numéro « carto x » en fonction du lieu d'abattage (figure 30) et dans le but d'établir une cartographie de la répartition de la prévalence de l'échinococcose alvéolaire.

Les cadavres ont été conservés à température ambiante, dans un sac plastique, jusqu'à leur transfert vers 9h30 au laboratoire de Malzéville, le lendemain de la chasse.

Figure 29 : lieux de capture des renards roux sauvages (Kancel, 2019)

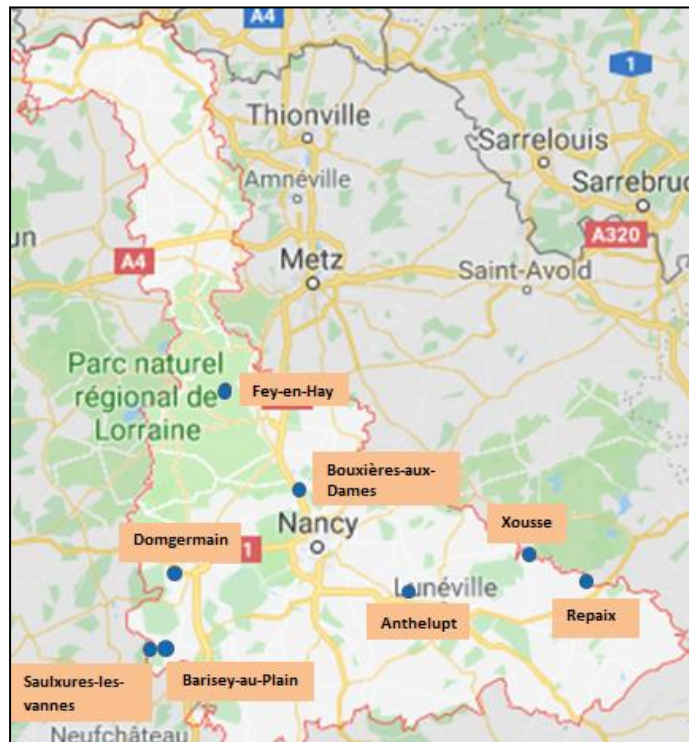
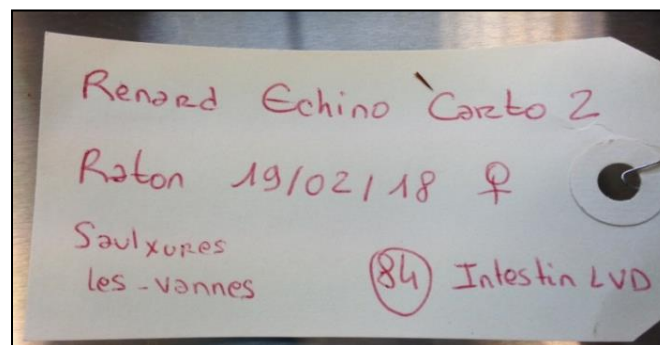


Figure 30 : exemple d'identification manuelle et sexage des renards sauvages abattus selon le lieu de capture (Reynaud, 2018)



2.2. Méthodes et analyses des prélèvements

2.2.1. Etude macroscopique des organes génitaux

Chez les renards mâles, les testicules ont été sectionnés au niveau du cordon spermatique puis ils ont été observés et leur diamètre a été mesuré.

Chez les renards femelles, les ovaires et l'utérus ont été extraits par laparotomie. Pour les quatre femelles conservées pour l'étude, nous avons observé l'aspect et la forme des organes génitaux, mesuré la taille des ovaires et la longueur de l'utérus (des ovaires jusqu'à la base des cornes), observé les éventuels embryons ou cicatrices placentaires après incision des cornes utérines. Les ovaires ont été isolés et disséqués afin d'en extraire les ovocytes qui ont ensuite été observés au microscope optique.

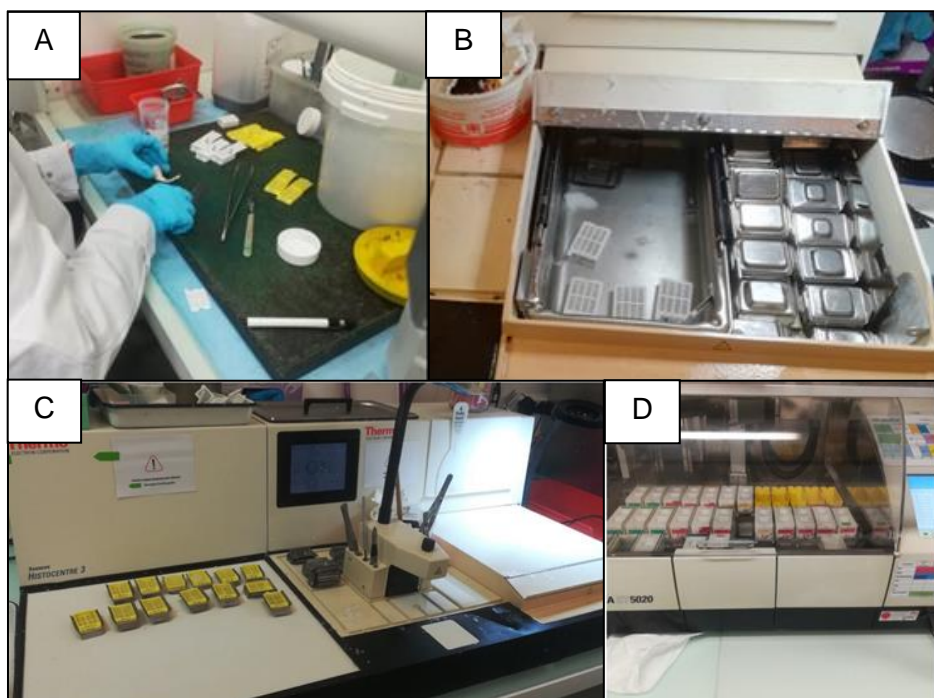
Les tissus trop endommagés ont été retirés de l'étude. Nous avons donc conservé les ovaires de quatre femelles (carto 3, carto 4, carto 28 et carto 84) ; l'utérus ainsi que le col utérin de deux femelles (carto 58 et carto 84) et les testicules de trois mâles (carto1, carto 65 et carto 69) sur lesquels porteront les résultats de l'étude.

2.2.2. Etude histologique des organes génitaux

Une fois prélevés, les organes génitaux mâles et femelles ont été préparés pour la réalisation de lames histologiques. Cette réalisation a nécessité plusieurs étapes (figure 31) :

- La fixation : les organes génitaux ont été fixés dans une solution de formol 4 % avant d'être insérés dans des cassettes ajourées permettant leur inclusion.
- L'inclusion et l'enrobage : cette étape a été réalisée à l'aide d'un automate à inclusion, induisant une déshydratation progressive des tissus par des bains d'éthanol à 70° puis à 100°, suivis d'un bain de solvant organique (xylène), avant l'inclusion en paraffine à 56°C. Les blocs obtenus ont ensuite été refroidis à température ambiante.
- La préparation des lames : à partir des blocs obtenus, des coupes histologiques de 7 µm d'épaisseur ont été réalisées à l'aide d'un microtome. Les rubans de coupes obtenus ont été étalés dans un bain marie à 45°C, permettant le retrait des plis de la coupe. Les rubans de coupe ont ensuite été placés au centre d'une lame Superfrost® pour assurer une bonne adhésion des tissus.
- La coloration : les 2 colorations utilisées pour observer les structures ovariennes, utérines et testiculaires sont l'HES (hématoxyline, éosine, safran) et le TM2 (trichrome de Masson 2). L'hématoxyline, qui est basique, colore les acides nucléiques du noyau en violet ; l'éosine, qui est acide, colore le cytoplasme en rose et le safran colore les fibres de collagène en jaune orangé. Les colorations en trichrome de Masson 2 permettent de colorer les fibres de collagène en vert mais confèrent aussi des couleurs vives aux noyaux, qui apparaissent en violet, et les cytoplasmes, en rose comme pour l'HES. Les colorations ont été réalisées à l'aide d'un automate appartenant au Biopôle de l'EnvA, qui déparaffine les tissus par des bains successifs dans du xylène, puis les réhydrate dans des bains successifs d'éthanol à 100°, 70° puis 50° et les rince dans une solution de PBS (tampon phosphate saline).

Figure 31 : préparation des lames histologiques (biopôle de l'EnvA)



A) Etape de découpe des prélèvements – B) Moulage de paraffine - C) Système d'enrobage –D) Automate de coloration

Les lames ont ensuite été observées au microscope optique droit (BX50, Olympus).

Pour les quatre femelles étudiées, nous avons observé les coupes transversales d'ovaires et d'utérus. Sur les coupes d'ovaires, nous avons observé les stades des follicules ovariens. Ces follicules ovariens ont ensuite été comptés et leur diamètre moyen a été mesuré. Sur les coupes transversales d'utérus, nous avons observé la structure histologique des différentes couches tissulaires.

Les structures utérines et cervicales des renardes carto 28 et carto 58 ont été observées au microscope électronique à balayage (Hitachi SU5000, plateforme Mima2, INRA de Jouy-en-Josas) (figure 32). Les tissus prélevés ont été fixés dans une solution de cacodylate 0,1M/2,5 % glutaraldéhyde, puis déshydratés dans des bains successifs d'alcool à 50°, 70° et 100°. Afin de préserver les structures de surface, la fin de la déshydratation a été effectuée par passage au point critique : dans une chambre sous pression, l'alcool a été remplacé progressivement par du CO₂ liquide, puis le CO₂ a été peu à peu évaporé. Les tissus ont été ensuite collés sur des plots métalliques puis métallisés (source de platine) avant leur observation.

Pour les trois mâles conservés, nous avons observé les coupes transversales des testicules des mâles carto 60, 69 et 85, et l'épididyme du mâle carto 65. Sur ces coupes, nous avons observé la structure histologique et en particulier, les cellules présentes dans les tubes séminifères. Nous avons compté le nombre de tubes séminifères au mm² et calculé le pourcentage de tubes séminifères contenant des spermatozoïdes.

Figure 32 : observation des prélèvements au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2, INRA, Jouy-en-Josas)



2.2.3. Récolte de la semence

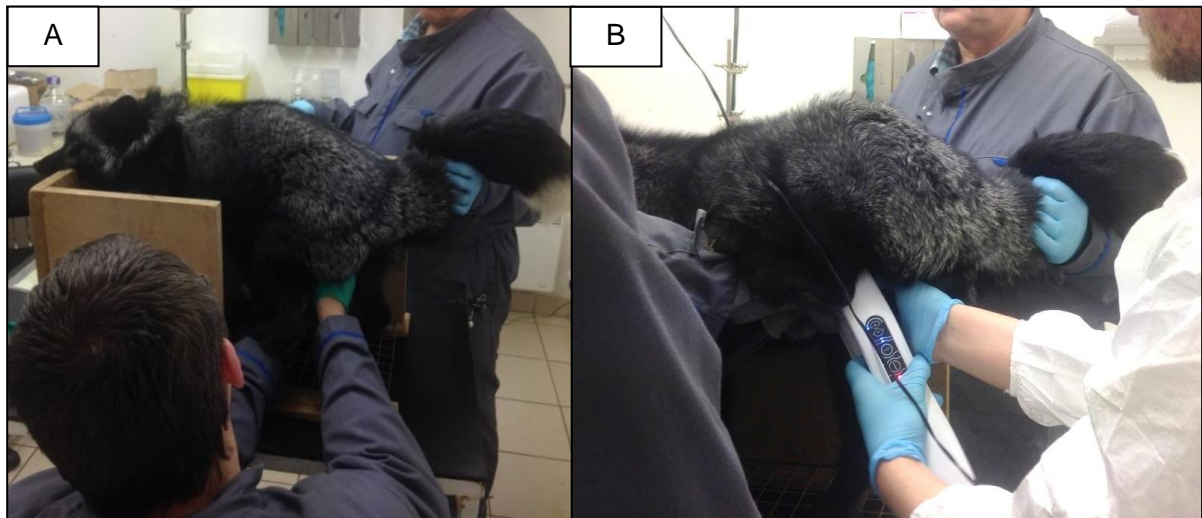
Afin de récolter la semence, les renards argentés ont été capturés successivement puis placés et maintenus dans une boîte de contention située dans une salle de prélèvement du laboratoire de Malzéville (figure 33).

La semence a ensuite été récoltée par masturbation dans un tube à essai stérile surmonté d'un cône en caoutchouc (figures 34, photo A et figure 35). Un test de collecte par électroéjaculation a aussi été effectué (Viberec-X3®) (figure 34, photo B). Pour chaque renard parvenant à éjaculer, les différentes fractions de l'éjaculat ont été séparées dans des tubes à essai différents.

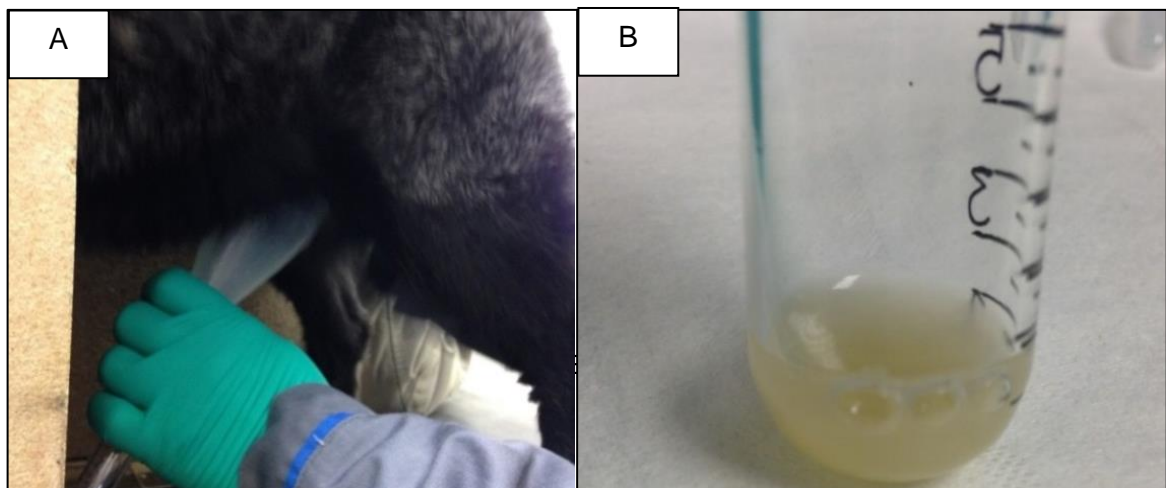
Figure 33 : contention d'un renard argenté (laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)



**Figure 34 : récolte de semence par masturbation (A) et par électrostimulation (B)
(laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)**



**Figure 35 : collecte de la semence dans un cône en caoutchouc et un tube à essai stérile
(laboratoire de Malzéville ; Reynaud, 2018)**



A) Cône en caoutchouc permettant la récolte de la semence - B) Fraction spermatique récoltée dans un tube à essai gradué

Seule la semence du mâle M1 a été observée au MEB. La préparation de la semence a été la même que pour l'observation des tissus utérins. Cette technique permet de visualiser avec précision la membrane plasmique des spermatozoïdes et les éventuelles anomalies morphologiques.

2.2.4. Collecte des complexes cumulo-ovocytaires

Après avoir été prélevés, les ovaires ont été dilacérés à l'aide d'une lame de rasoir, dans une boîte de Petri, dans un milieu M199 + 20 % de sérum de veau fœtal à 37°C. Puis les complexes cumulo-ovocytaires ont été collectés grâce à une pipette à bouche.

2.2.5. Autres prélèvements

En plus des organes génitaux, les intestins, les poils (prélevés en région du cou, du dos et/ou de la queue), la langue et du sang (collecté dans un tube EDTA) ont également été prélevés de manière systématique chez les individus mâles et femelles dans le but de réaliser des analyses parasites et génétiques que nous ne détaillerons pas dans notre étude.

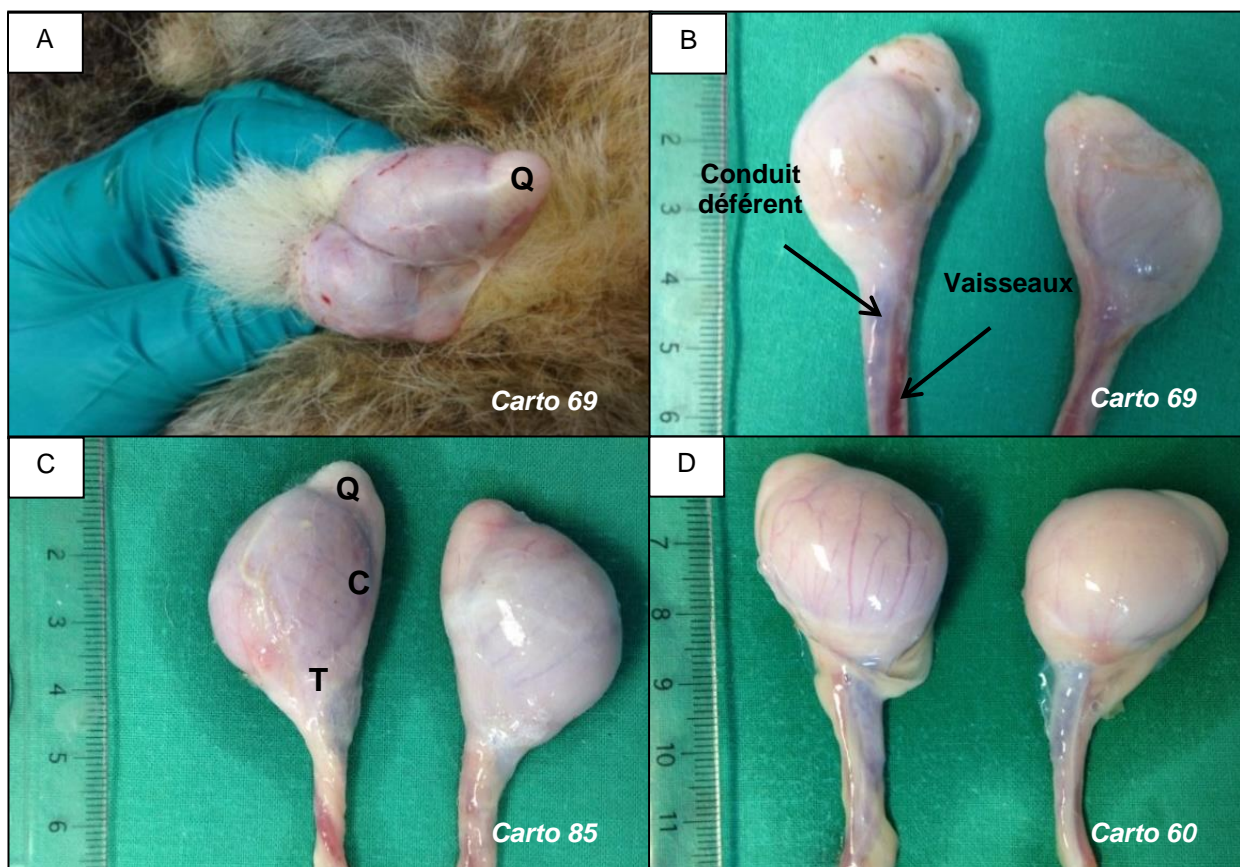
3. Résultats

3.1. Etude macroscopique des organes génitaux

Pour les renards mâles :

- Les observations macroscopiques ont mis en évidence une orientation caudo-ventrale des testicules. Ces derniers avaient une forme classiquement allongée. L'épididyme était situé sur la face caudale du testicule et nous avons retrouvé les différentes parties le composant (tête, corps et queue). Le conduit déférent et ses vaisseaux composant le cordon ont été facilement observés (figure 36).
- La longueur et la largeur des testicules ont été mesurées à des valeurs moyennes de respectivement $3,6 \pm 0,5$ cm et $2,4 \pm 0,2$ cm (tableau 1).

Figure 36 : observation macroscopique des testicules (Reynaud, 2018)



T: tête de l'épididyme – C : corps de l'épididyme - Q : queue de l'épididyme

Tableau 1 : mesure des testicules des renards roux abattus

Animal	Taille Testicules (longueur x largeur)
Carto 60	Droit = 3,0 x 2,5 cm / Gauche = 3,10 x 2,6 cm
Carto 69	Droit = 3,30 x 2,1 cm / Gauche = 3,20 x 2,3 cm
Carto 85	Droit = 4,0 x 2,7 cm / Gauche = 4,0 x 2,6 cm

Pour les renards femelles :

- Les observations macroscopiques de l'appareil génital ont mis en évidence la présence d'un utérus bipartite, en forme de Y dont les cornes se terminaient par des ovaires de forme ovoïde (figures 37 et 38).
Les ovaires, facilement visibles, étaient entourés par une bourse peu épaisse et modérément riche en graisse. Sur certains ovaires, des structures sphériques et transparentes de différentes tailles étaient visibles dans le parenchyme ovarien et correspondaient aux follicules ovariens (figure 39).
- La longueur totale moyenne de l'ensemble de l'appareil génital (ovaires et cornes utérines) est de $18 \pm 3,8$ cm. Le diamètre moyen des ovaires était de $1,3 \pm 0,2$ cm (tableau 2)
- Après incision des cornes utérines, nous avons observé des zones plus foncées sur la paroi des cornes utérines (figure 40). Ces zones correspondent aux cicatrices placentaires, qui sont les lieux d'implantation et de développement embryonnaire du cycle précédent. Ces cicatrices ont été observées sur les trois appareils génitaux retenus dans l'étude. Entre quatre et six cicatrices ont été observées selon les animaux (soit une moyenne de 5 ± 1) (tableau 2).

**Figure 37 : observation de l'appareil génital femelle par laparotomie (carto 84)
(Reynaud, 2018)**

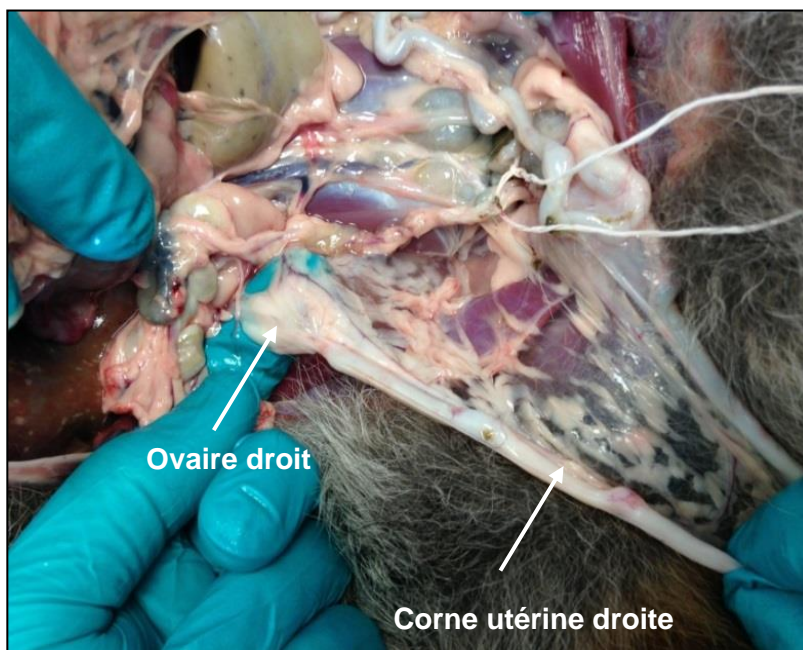


Figure 38 : morphologie de l'appareil génital des renards roux femelles (Reynaud, 2018)

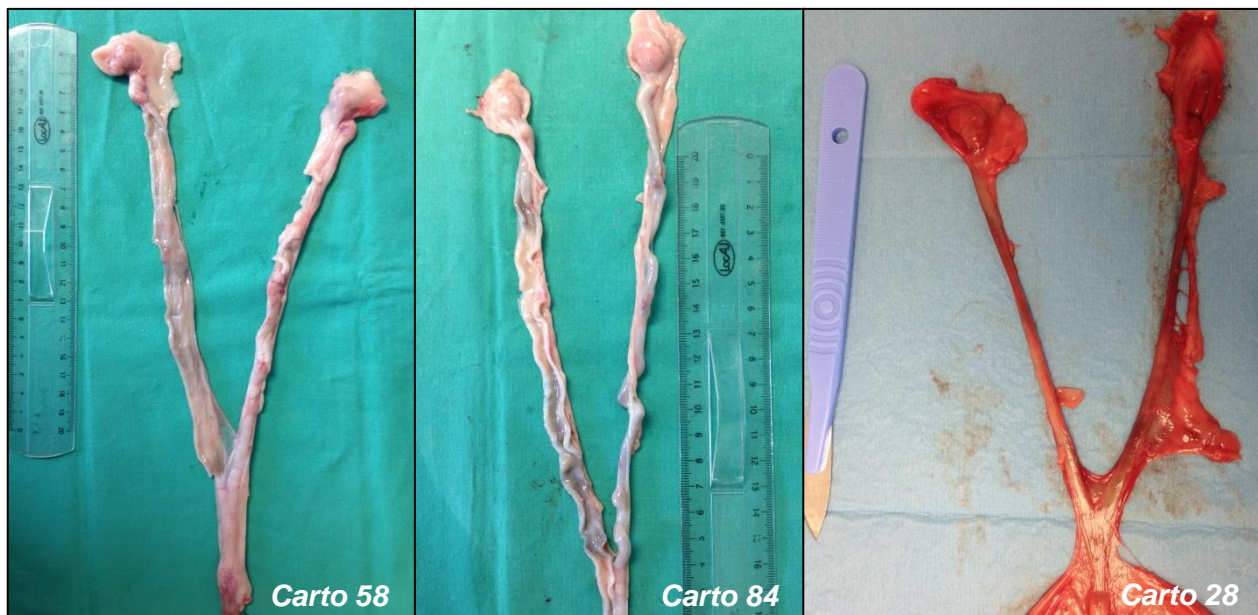


Figure 39 : morphologie des ovaires des renards roux (carto 84) (Reynaud, 2018)

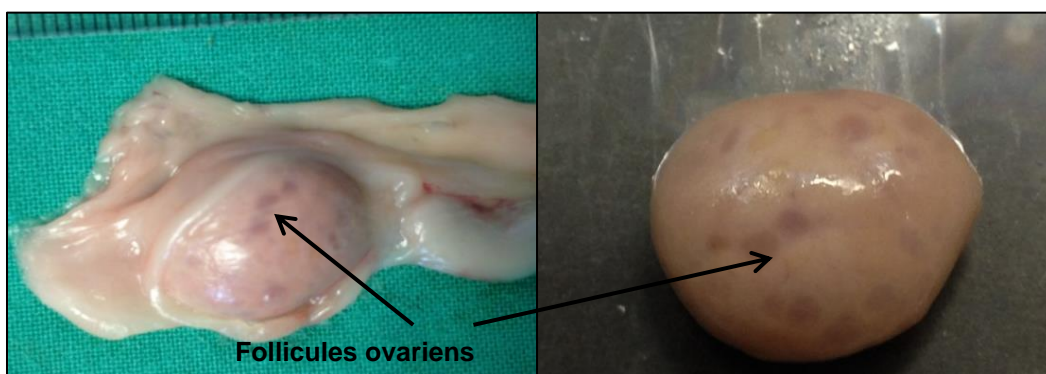


Figure 40 : observation d'une cicatrice placentaire après incision des cornes utérines (carto 84) (Reynaud, 2018)

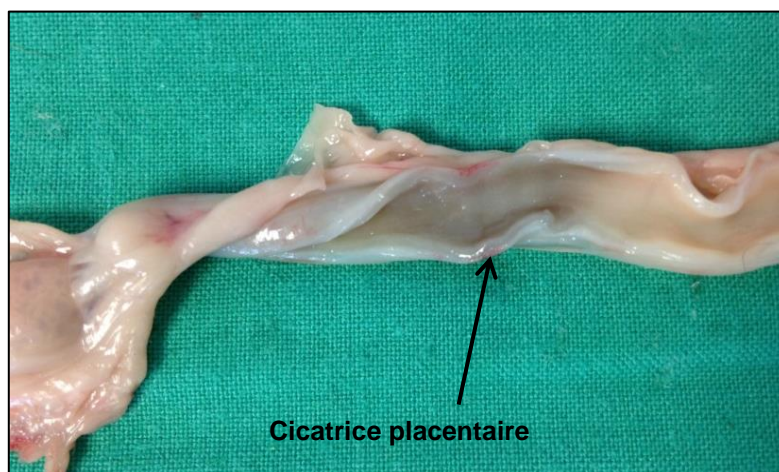


Tableau 2 : mesure de la taille des ovaires et utérus des renards roux femelles

Animal	Diamètre ovaire et longueur utérus	Cicatrices placentaires estimé
Carto 28	Ovaires : droit = 1,5 cm / gauche =1,3 cm Utérus =14,3 cm	5
Carto 58	Ovaires : droit =1,5 cm / gauche =1,3 cm Utérus = 22,3 cm	4
Carto 84	Ovaires : droit =1 cm / gauche =1,6 cm Utérus = 21,2 cm	6

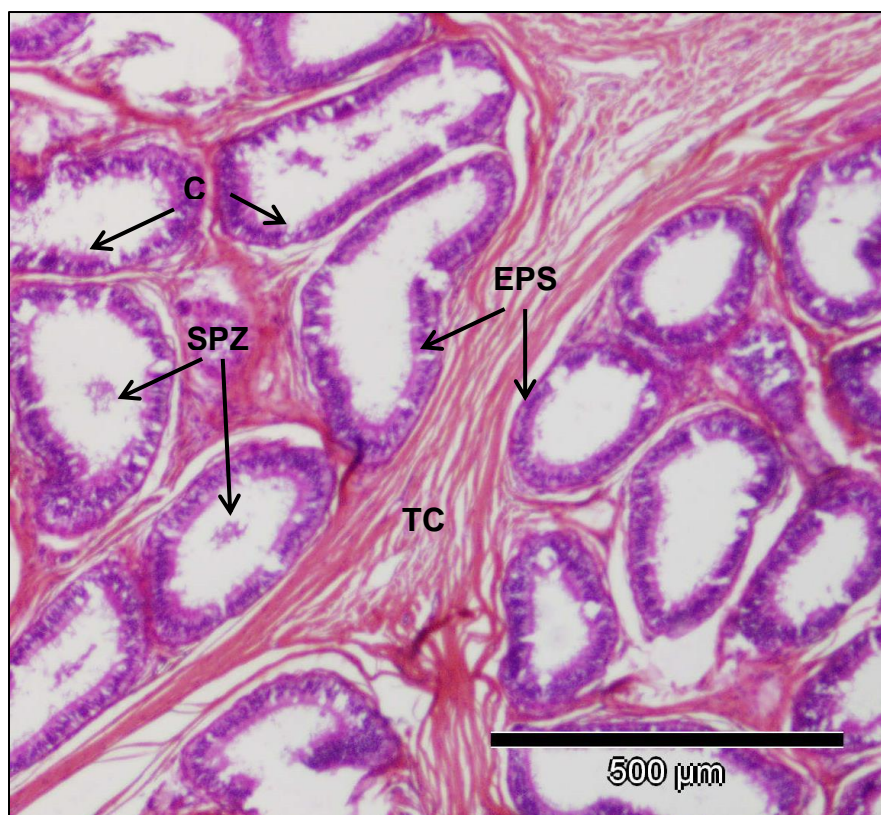
3.2. Etude histologique des organes génitaux

3.2.1. Histologie des organes génitaux mâles

Les coupes histologiques des testicules présentaient, pour la plupart, une forte rétraction des tissus (tissus apparaissant décollés) mais nous avons pu toutefois observer les principales structures du testicule.

La coupe d'épididyme de carto 65 a révélé la présence d'un tissu conjonctif épais entourant les canaux épидидymaires composés d'un épithélium pluristratifié cilié. Des spermatozoïdes étaient visibles dans la lumière (Figure 41).

Figure 41 : observation des coupes histologiques d'épididyme au microscope optique (coloration HES, carto 65)



TC : tissu conjonctif – SPZ : spermatozoïdes – EPS : épithélium pluristratifié – C : cils

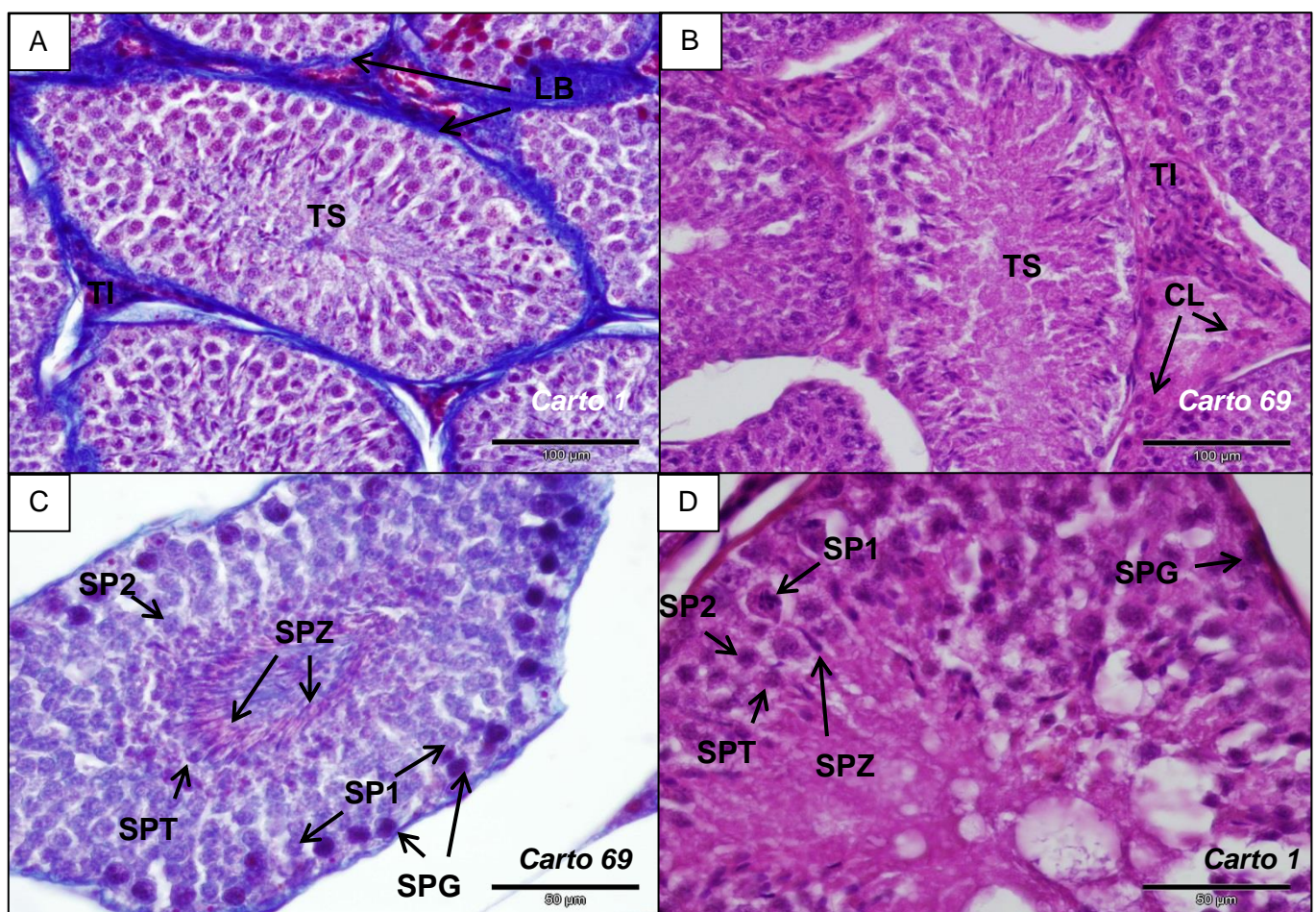
Les coupes de testicules ont révélé la présence de tubes séminifères séparés par du tissu interstitiel (figure 42, photos A et B). Les cellules de Leydig composant le tissu interstitiel étaient facilement observables (figure 42, photo B).

Les tubes séminifères, délimités par une lame basale, apparaissaient de forme allongée, de grande taille et, pour certains d'entre eux, présentaient des spermatozoïdes dans leur lumière. Tous les stades du développement spermatogénétique ont été observés : les spermatogonies situées en périphérie du tube séminifère, les spermatocytes primaires et secondaires, les spermatides et enfin les spermatozoïdes, reconnaissables à leur noyau allongé et dont les flagelles se situaient dans la lumière du tube. Les cellules de Sertoli étaient difficilement délimitables (figure 42, photos C et D).

Nous avons observé des tubes séminifères et des spermatozoïdes sur les trois mâles étudiés (carto 1, carto 65 et carto 69).

Il y avait en moyenne $30,7 \pm 5,3$ tubes séminifères au mm^2 réparties sur une surface moyenne de $213,5 \pm 96,8 \text{ mm}^2$. Les spermatozoïdes étaient présents dans $45 \pm 2,9 \%$ des tubes séminifères en moyenne (tableau 3).

Figure 42 : observation des coupes histologiques des testicules au microscope optique (coloration HES et TM2)



TI : Tissu interstitiel – TS : Tube séminifère – L : Lumière – SPZ : Spermatozoïdes – CL : Cellule de Leydig – SPG : Spermatogonie – SP1 : Spermatocyte primaire – SP2 : Spermatocyte secondaire – SPT : Spermatide – LB : Lame basale

Tableau 3 : répartition des tubes séminifères et des spermatozoïdes dans les coupes histologiques

Testicules	Nombre de tubes séminifères au mm ²	Surface totale de la zone contenant les tubes séminifères (mm ²)	Pourcentage de tubes séminifères avec spermatozoïdes (%)
Carto 1	26	309	46,6
Carto 65	36	112	50
Carto 69	25	200	44

3.2.2. Histologie et observations microscopiques des organes génitaux femelles

Observations histologiques

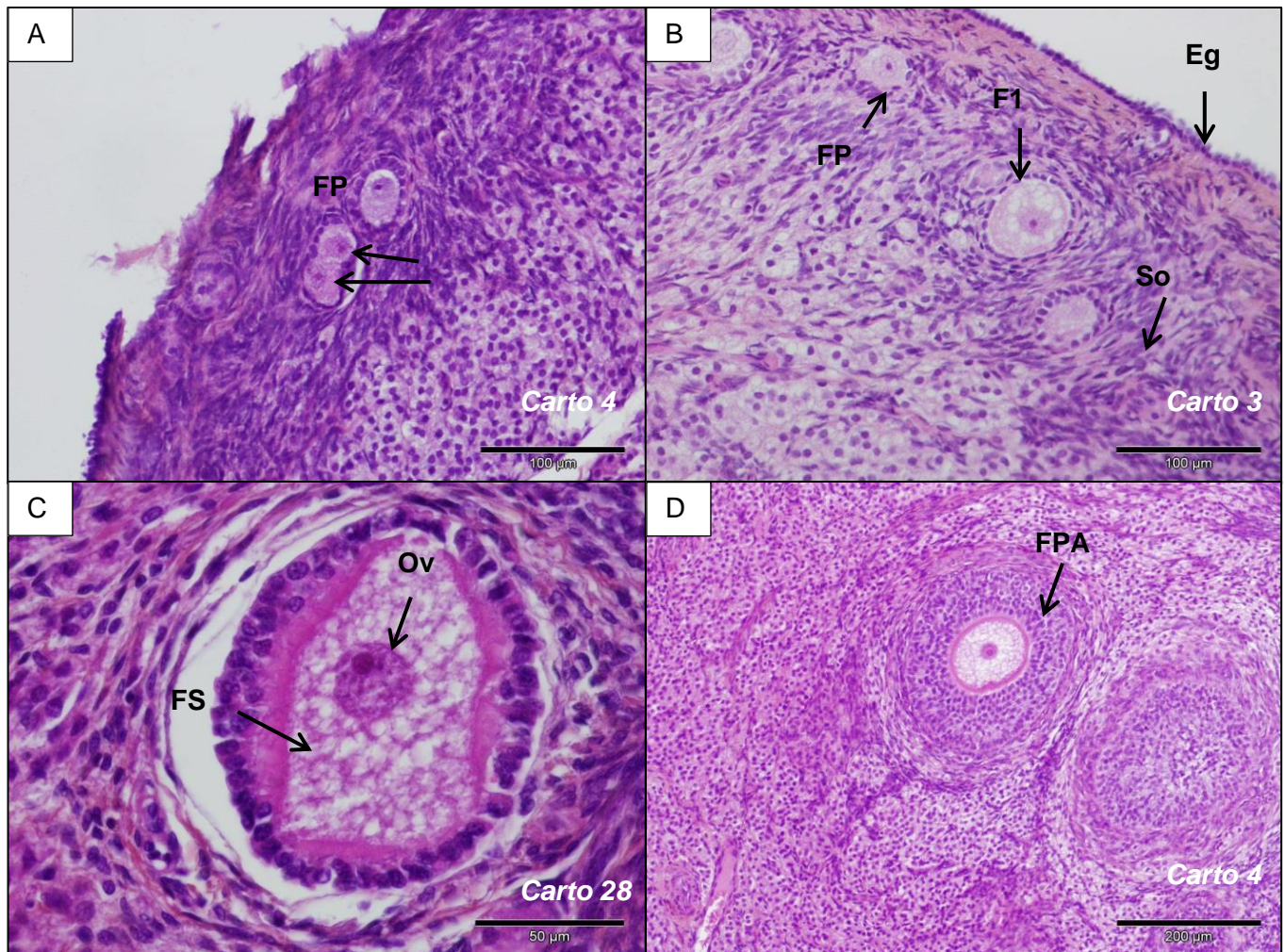
L'ovaire est classiquement formé d'un épithélium germinale simple auquel est accolé un tissu conjonctif dense, le stroma ovarien, formant le cortex et la médulla, où se trouvent les follicules ovariens (figure 43, photos B et G).

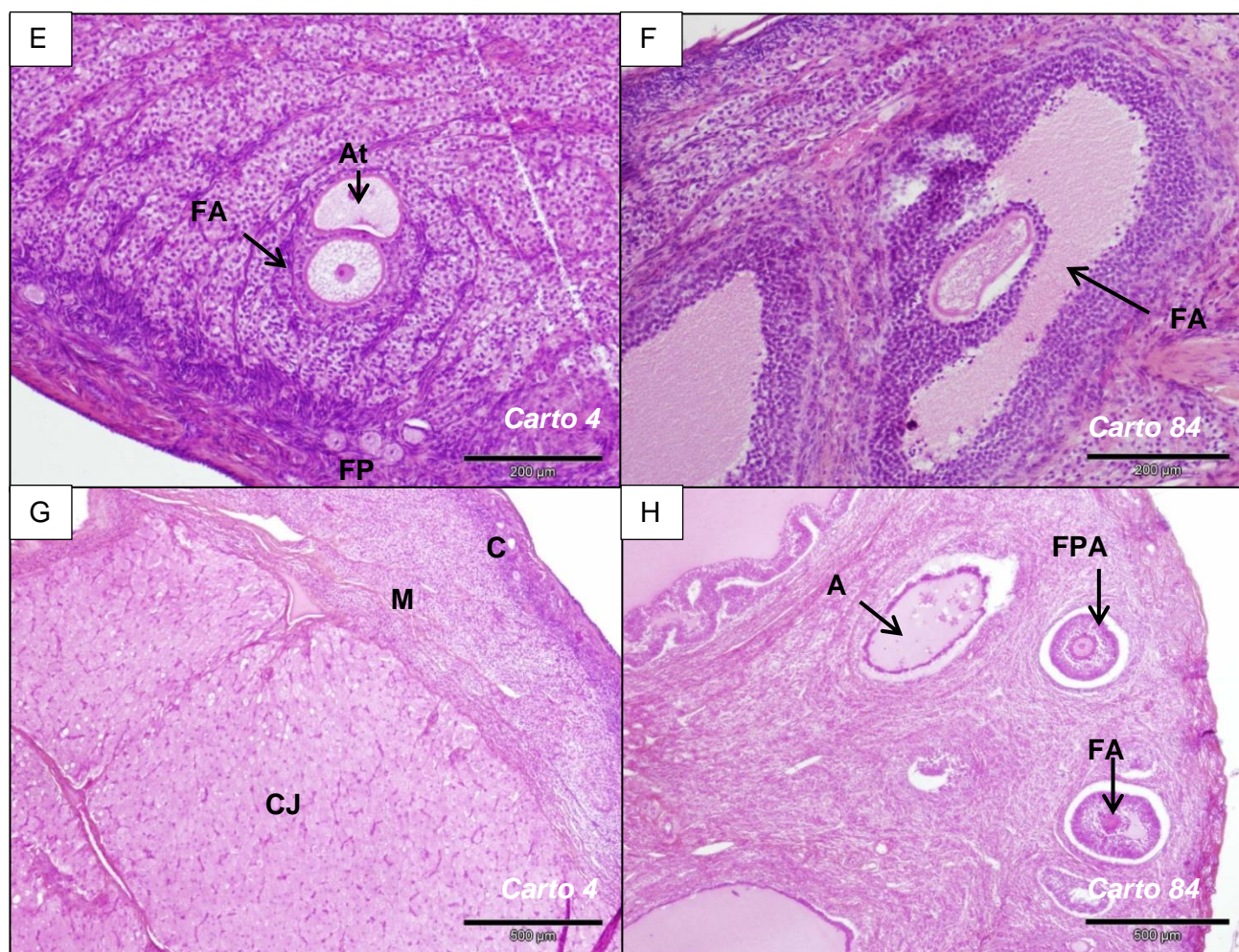
Les follicules apparaissent comme des structures circulaires de diamètres différents. L'ovocyte et les différentes couches cellulaires qui l'entourent sont facilement observables. Les follicules de plus faibles diamètres sont situés à la périphérie.

Tous les stades de développement folliculaire ont été observés (du follicule primordial au corps jaune), mais leur nombre était très variable d'un ovaire à l'autre (figure 43) :

- Nous avons compté un total de 420 follicules répartis entre 40 à 182 follicules par ovaire selon les individus (tableau 4).
- Les stades folliculaires les plus représentés étaient les follicules primordiaux et les follicules primaires qui représentaient respectivement 21 % et 62 % des follicules observés. Nous avons observé entre 15 et 33 follicules primordiaux par ovaire. Un follicule primordial polyovocytaire contenant 2 ovocytes a été observé chez carto 4 (figure 43, photo A)
- Les follicules primaires étaient au nombre de 14 à 114 par ovaire et mesuraient environ 60 µm de diamètre.
- Les follicules secondaires étaient au nombre de 0 à 4 par ovaire, avec une forme ovoïde à sphérique et mesuraient entre 50 et 200 µm de diamètre.
- Les follicules tertiaires pré-antraux étaient au nombre de 0 à 6 par ovaire et mesuraient entre 105 et 260µm de diamètre. Les follicules tertiaires antraux étaient au nombre de 0 à 4 et mesuraient entre 110 et 355 µm de diamètre.
- Les plus gros follicules antraux étaient au nombre de 0 à 3 par ovaire et mesuraient entre 375 mm et 500 µm de diamètre.
- Les corps jaunes étaient au nombre de 0 à 2 par ovaire et mesuraient entre 1500 et 2500 µm de diamètre.
- Les follicules en atresie étaient au nombre de 3 à 17 par ovaire, mais ces derniers n'ont pas été mesurés.

Figure 43 : observation des coupes histologiques des ovaires au microscope optique (coloration HES)





C : Cortex – M : Médulla – FP : Follicule primordial – F1 : Follicule primaire – FS : Follicule secondaire – FPA : Follicule tertiaire préantral – FA : Follicule tertiaire antral – CJ : Corps jaune – A : Follicule en atresie – Ant : Antrum – Eg : Epithélium germinal – So : Stroma ovarien - Ov : ovocyte

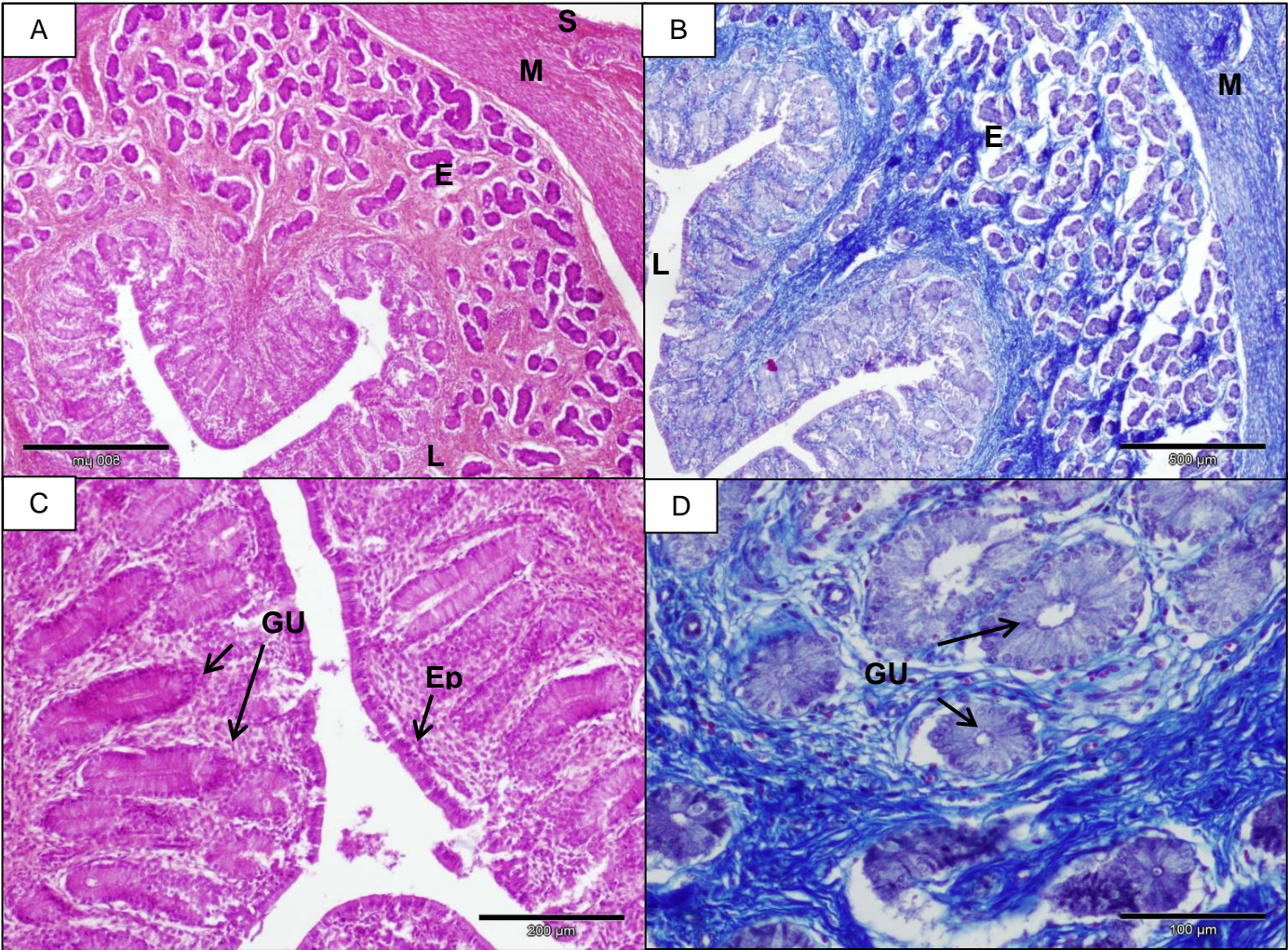
Tableau 4 : typage, comptage et mesure des follicules ovariens

Ovaires	Follicule Primordial (µm)	Follicule primaire (µm)	Follicule Secondaire (µm)	Follicule Préantral (µm)	Follicule Antral (µm)	Follicule Pré-ovulatoire (µm)	Corps jaune (µm)	En atresie (µm)	Nombre total de follicules
Carto 3	16	83	3 follicules : 50 ; 50 ; 55	1 follicule : 130	1 follicule : 110	0	2 follicules : 2200 ; 2200	10	114
Carto 4	33	114	6 follicules : 75 ; 85 ; 100 ; 100 ; 100 ; 200	3 follicules : 260 ; 225 ; 180	4 follicules : 275 ; 325 ; 330 ; 355	3 follicules : 385 ; 500 ; 500	2 follicules : 1185 ; 2500	17	182
Carto 28	26	50	0	1 follicule : 105	0	0	2 follicules : 1500 ; 2050	5	84

Carto 84	15	14	4 follicules : 80 ; 110 ; 115 ; 120	1 follicule : 190	0	3 follicules : 475 ; 560 ; 610	0	3	40
Total	90	261	13	6	5	6	6	35	420

L’observation des coupes histologiques d’utérus a permis d’identifier les principales structures. L’endomètre apparaît épais (figure 44, photos A et B). L’épithélium bordant la lumière utérine est formé d’une couche de cellules simples et cuboïdales (Figure 44, photo C). Il repose sur un stroma riche en tissu conjonctif. Nous observons de nombreuses cellules regroupées en acini et formant les glandes utérines qui apparaissent épaisses et de forme arrondie (figure 44, photo D) ou tubulaire (figure 44, photo C). Le myomètre apparaît mince. Les différentes couches du myomètre ne sont cependant pas distinguables (figure 44, photo A et B). La séreuse est formée d’un épithélium simple (figure 44, photo A).

Figure 44 : observation des coupes histologiques d’utérus au microscope optique (carto 58, coloration HES et TM2)

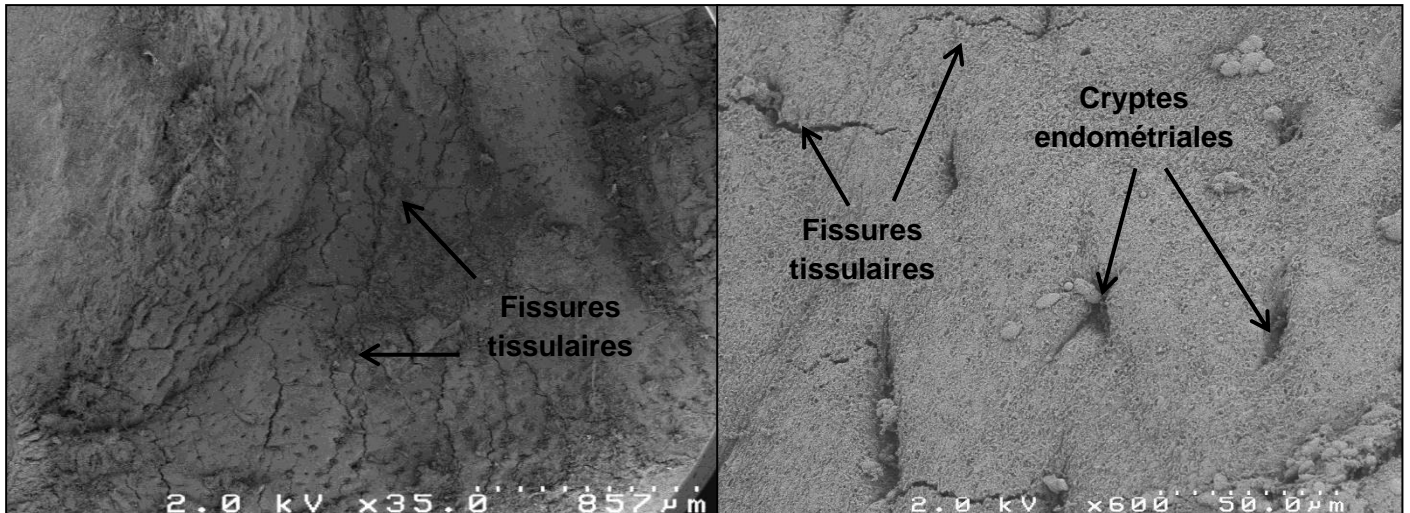


L : Lumière utérine – E : Endomètre – M : Myomètre – S : Séreuse – GU : Glandes utérines

Observations de l'utérus au microscope électronique à balayage

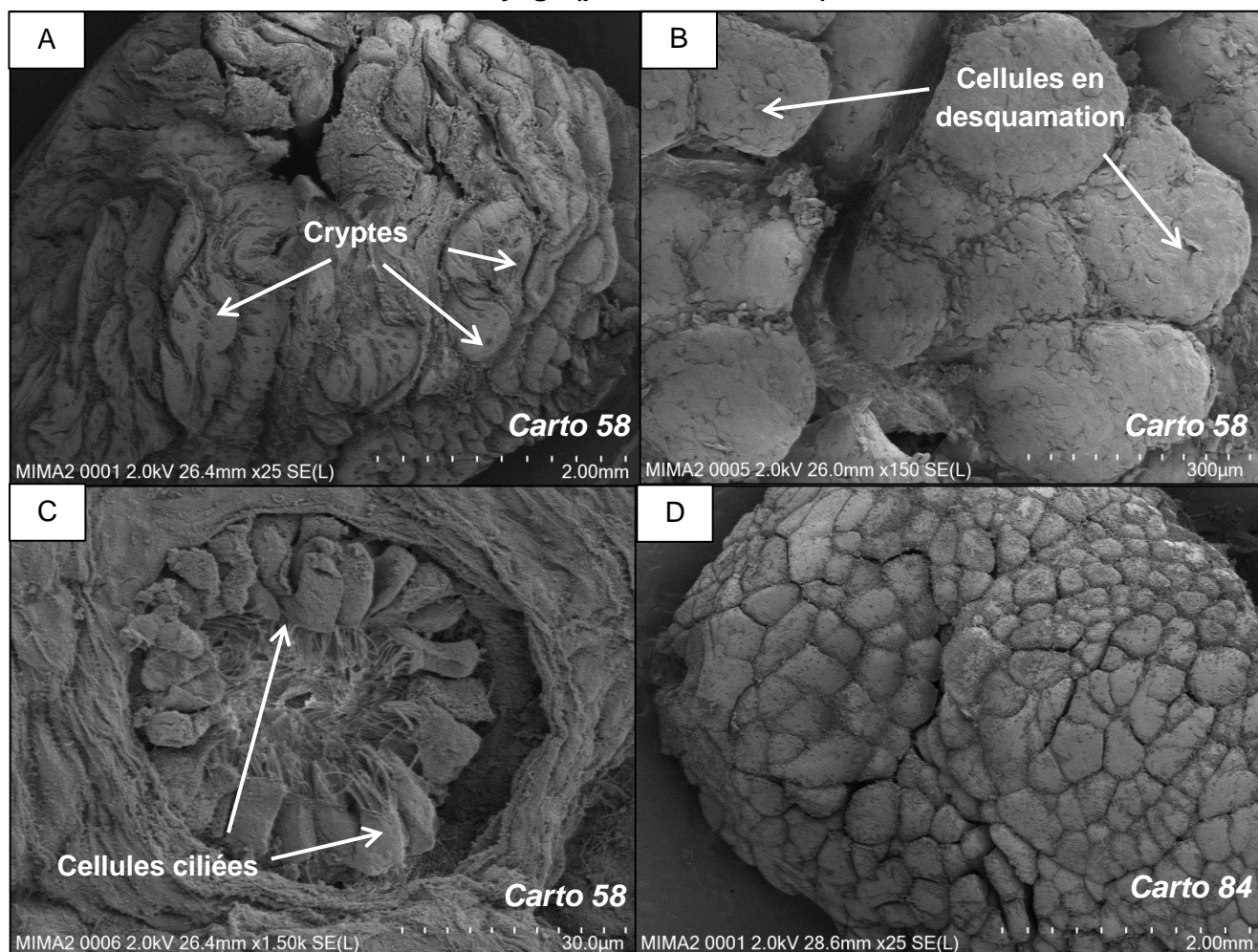
Au MEB, les tissus utérins présentaient de nombreux signes de dégradation, notamment de nombreuses fissures mais nous avons pu, toutefois, observer la présence de nombreuses cryptes (figure 45).

Figure 45 : observation du tissu utérin au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2, carto 84)



Concernant les cols utérins, la surface du col apparaissait très irrégulière, en particulier pour carto 58 (figure 46, photo A). De nombreuses cryptes couvertes de cellules ciliées étaient visibles (figure 46, photos A et C). Nous avons également observé la présence de cellules en cours de desquamation (figure 46, photo B)

Figure 46 : observation du col utérin de carto 58 et 84 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)



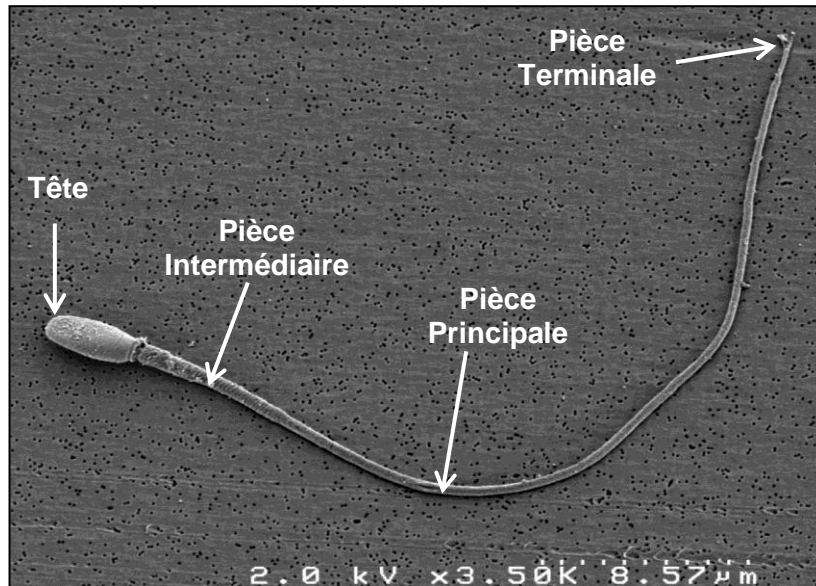
3.3. Etude de la morphologie des gamètes

3.3.1. Observations des spermatozoïdes éjaculés au microscope électronique à balayage

Sur les cinq renards argentés préalablement entraînés à accepter la masturbation, seulement trois d'entre eux sont parvenus à éjaculer (M1, M2 et M3) (annexe 1). Parmi les trois ayant éjaculé, tous présentaient des spermatozoïdes. Cependant, l'observation des spermatozoïdes éjaculés au microscope électronique à balayage n'a été réalisée que sur le renard argenté M1 car il présentait un éjaculat de quantité suffisante et d'aspect correct. Ces observations nous ont permis de visualiser la morphologie et la présence d'éventuelles anomalies.

Les images obtenues ont mis en évidence de nombreux amas de spermatozoïdes, rendant difficile leur distinction. Nous avons pu toutefois observer que les spermatozoïdes étaient classiquement formés d'une tête et d'un flagelle composé d'une pièce intermédiaire de gros diamètre, d'une pièce principale de moindre diamètre et d'une pièce terminale très fine (figure 47).

Figure 47 : observation d'un spermatozoïde du mâle M1 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)



La tête des spermatozoïdes était en forme de raquette (figure 48). La longueur moyenne de la tête était de $3,8 \pm 0,6 \mu\text{m}$ pour une largeur moyenne de $2 \pm 0,5 \mu\text{m}$ (tableau 5).

Le diamètre moyen de la pièce principale était de $0,52 \pm 0,11 \mu\text{m}$ (tableau 5).

La mesure de la longueur totale des spermatozoïdes (tête et flagelle) n'a pu être réalisée que sur deux spermatozoïdes suffisamment isolés des autres pour permettre leur mesure. Ces spermatozoïdes mesuraient respectivement $30,5 \mu\text{m}$ et $47,4 \mu\text{m}$ de longueur (tableau 5).

Dans la pièce intermédiaire, nous avons pu identifier les structures mitochondriales s'enroulant autour du flagelle (figure 48)

Figure 48 : observation des têtes de spermatozoïde du mâle M1 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)

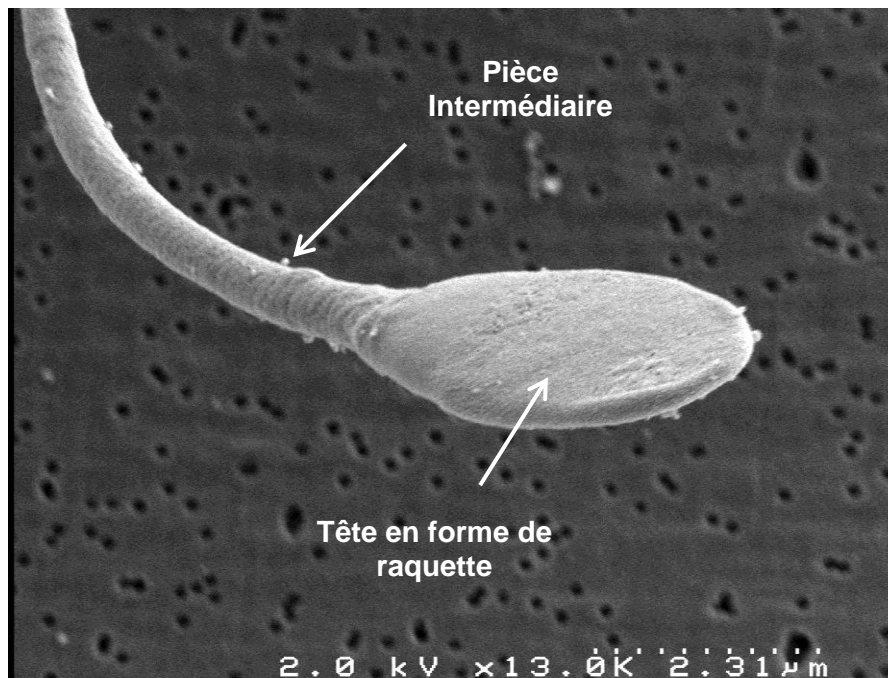
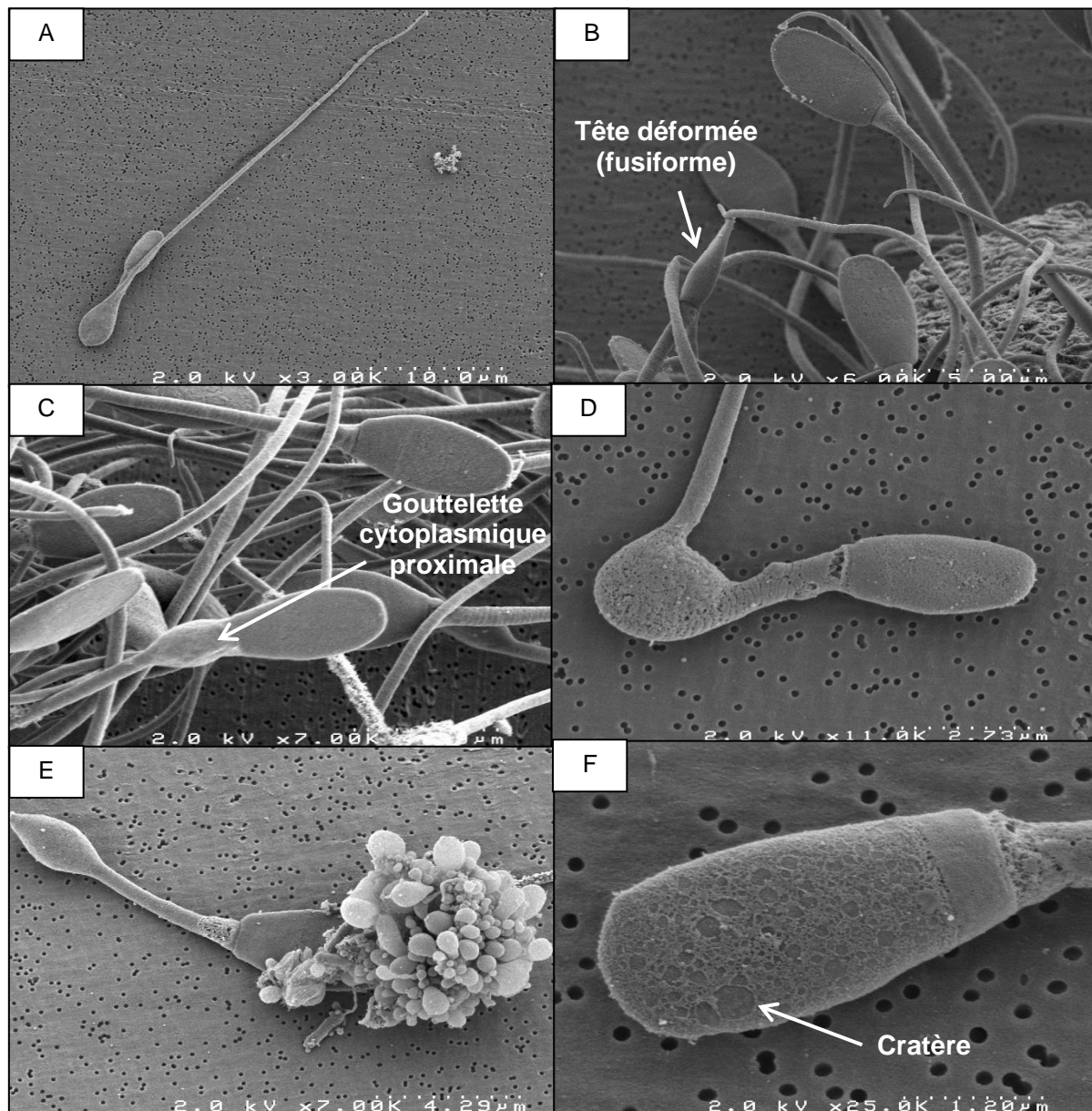


Tableau 5 : mesure des spermatozoïdes de renard argenté observés au microscope électronique à balayage

Spermatozoïde	Longueur totale (µm)	Longueur tête (µm)	Largeur tête (µm)	Diamètre flagelle (µm)
1	30,5	3	2,5	0,63
2	Non mesurable	4,5	1,35	0,6
3	Non mesurable	4,62	1,73	0,58
4	Non mesurable	4	1,54	0,58
5	Non mesurable	4,25	2,6	0,625
6	Non mesurable	4	1,65	0,375
7	Non mesurable	Non mesurable	1,8	0,46
8	Non mesurable	3,6	1,68	Non mesurable
9	47,36	4	1,7	Non mesurable
10	Non mesurable	3,5	1,9	0,5
11	Non mesurable	4,2	2,2	0,5
Moyenne (écart type)		3,8 (0,6)	2 (0,5)	0,52 (0,11)

Nous avons également observé de nombreux spermatozoïdes présentant des anomalies morphologiques : têtes doubles, têtes déformées (rondes, fusiformes), présence de gouttelettes cytoplasmiques proximales, présence de gouttelettes cytoplasmiques distales, flagelles cassés, cratères, déformations de la pièce intermédiaire (figure 49).

Figure 49 : observation de spermatozoïdes anormaux du mâle M1 au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)

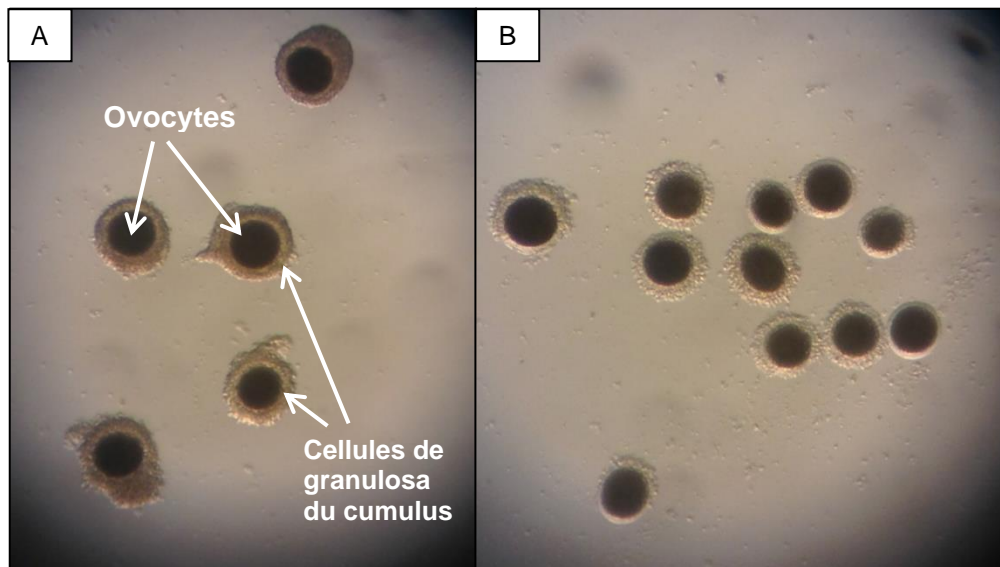


A) tête double – B) tête fusiforme (flèche) – c) gouttelette cytoplasmique proximale (flèche) - D) gouttelette cytoplasmique distale et déformation de la pièce intermédiaire – E) gouttelette cytoplasmique distale et flagelle cassé – F) cratères (flèche)

3.3.2. Observation des ovocytes au microscope optique

Après avoir été extraits de l'ovaire, les complexes cumulo-ovocytaires ont été observés au microscope optique : ils sont formés d'un ovocyte dont le cytoplasme est opaque et sombre, entouré de multiples couches de cellules de granulosa du cumulus (figure 50).

Figure 50 : observation des complexes cumulo-ovocytaires au microscope optique (carto 84)



4. Discussion

Cette seconde partie de notre travail avait pour objectif de décrire expérimentalement les structures macroscopiques et microscopiques des organes génitaux et des gamètes mâles et femelles du renard roux, au cours de la période de reproduction.

Nous avons cependant identifié certaines limites à notre étude. La première concerne la taille de l'échantillon. En effet, nous avons obtenu moins d'animaux que prévu, en particulier pour les renards roux dont le nombre dépendait strictement de la réussite des chasseurs et des renards visualisés les jours de chasse.

La seconde limite de notre étude concerne la qualité des prélèvements. La méthode d'abattage des renards roux a rendu difficile l'interprétation de certains résultats car les lésions internes occasionnées par les tirs étaient parfois trop importantes pour pouvoir utiliser les organes génitaux prélevés. De plus, après leur abattage, les cadavres ont été conservés à température ambiante jusqu'à leur transfert le lendemain matin à la station expérimentale. Les premiers animaux abattus ont ainsi été conservés pendant près de 12h (de 22h à 9h30) avant de prélever leurs organes, ce qui a augmenté inévitablement les risques d'autolyse post-mortem des tissus.

Enfin, certains tissus ont subi un temps de fixation trop long dans le formol (plusieurs mois), ce qui a abouti à l'obtention de coupes histologiques de moins bonne qualité, caractérisées par de nombreux artéfacts causés par la rétraction tissulaire.

D'autres manipulations auraient pu également compléter nos résultats : la détermination de l'âge des renards abattus, afin de mettre en relation l'âge, le développement des organes génitaux pour comparer les valeurs avec celles obtenues dans la littérature scientifique et le dosage plasmatique en androgènes et œstrogène, notamment pour les renards argentés (Joffre, 1976 ; Mondain-Monval *et al.*, 1976 ; Mondain-Monval *et al.*, 1979 ; Cavallini et Santini, 1996)

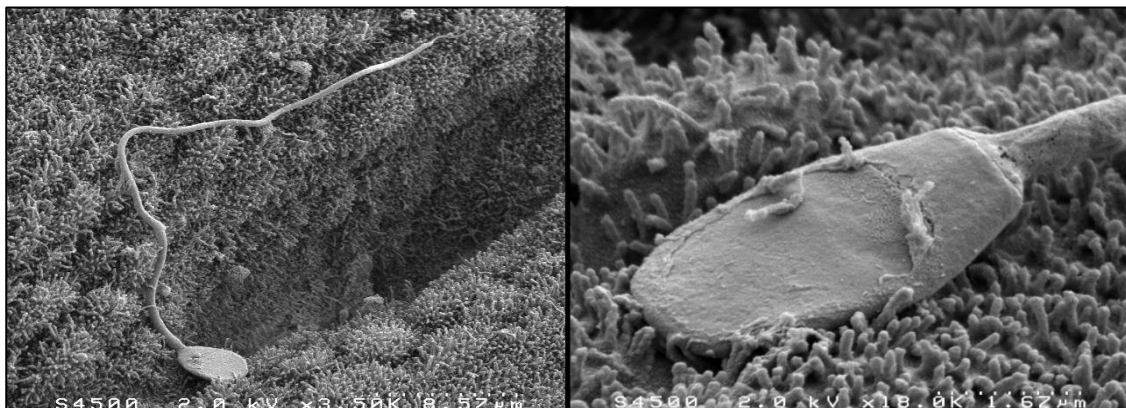
Comme ce qui avait été observé dans les précédentes études, la morphologie des testicules des renards est similaire à celle du chien domestique (Joffre, 1976 ; Joffre, 1977).

Aucune référence bibliographique n'indique la longueur et la largeur des testicules du renard roux en période de reproduction, nos valeurs (3,6 cm x 2,4 cm) ne peuvent donc pas être comparées. En revanche, en période de reproduction, le poids testiculaire est multiplié par six et peut atteindre jusqu'à 6 g (Joffre, 1976) et le volume testiculaire en période de reproduction a été mesuré à $5,39 \pm 0,17 \text{ cm}^3$ par Yang *et al.*(2016). Il aurait donc été intéressant de peser les testicules et de mesurer leur volume afin de comparer les valeurs avec les données bibliographiques.

Les coupes testiculaires et épидидymaires ont confirmé les observations de Yang *et al.*(2016) : la structure de l'épididyme et des tubes séminifères est similaire à celle du chien domestique. Nous avons mis en évidence la présence de nombreux spermatozoïdes dans la lumière de 43,5 % des tubes séminifères des trois mâles étudiés, témoignant ainsi d'une activité gonadique. Ces observations sont cohérentes avec la période de capture des animaux (en saison sexuelle) et cela suppose que les mâles capturés étaient tous pubères. Cependant, aucune référence bibliographique n'indique le nombre de tubes séminifères au mm^2 ou le pourcentage de tubes séminifères présentant une activité spermatogénétique. En revanche, il existe des données bibliographiques sur le diamètre des tubes séminifères, qui varierait entre $117 \pm 2 \text{ }\mu\text{m}$ en période d'involution et $214 \pm 3 \text{ }\mu\text{m}$ en période d'activité maximale (Joffre, 1976). La valeur décrite par Yang *et al.*(2016) est légèrement supérieure puisqu'elle est de $246,3 \pm 2,5 \text{ }\mu\text{m}$. Cette mesure n'a pas été réalisée dans notre étude, du fait de la rétraction tissulaire importante, qui aurait inévitablement conduit à une sous-estimation majeure des valeurs.

La forme globale des spermatozoïdes, observés au MEB, était sensiblement identique à celle des spermatozoïdes du chien domestique, caractérisés par une tête en forme de raquette (figure 51). Nos observations ont permis de mesurer la longueur et la largeur de la tête spermatique (respectivement $3,8 \pm 0,6 \text{ }\mu\text{m}$ et $2 \pm 0,5 \text{ }\mu\text{m}$). Chez le chien, Soler *et al.*(2017) ont mesuré les têtes de spermatozoïde à environ $5,8 \text{ }\mu\text{m}$ de longueur et $3,6 \text{ }\mu\text{m}$ de largeur sur 39 chiens de races et tailles variées. Il semblerait donc que la tête des spermatozoïdes du renard roux soit plus petite que celle du chien.

Figure 51 : observation de spermatozoïdes de chien Beagle au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)



Les anomalies morphologiques observées au MEB sur les spermatozoïdes du renard argenté M1 étaient pour l'essentiel des anomalies majeures (gouttelettes cytoplasmiques proximales, déformations de la pièce intermédiaire, cratères). Chez le chien, ces anomalies peuvent être liées à de nombreux facteurs (affection urinaire ou prostatique, animal tout juste pubère, animal très âgé, endocrinopathies, maladies infectieuses...). Il a été également montré qu'une abstinence prolongée diminuait la qualité de la semence en raison d'une surmaturation des spermatozoïdes dans l'épididyme (Fontbonne, 1992).

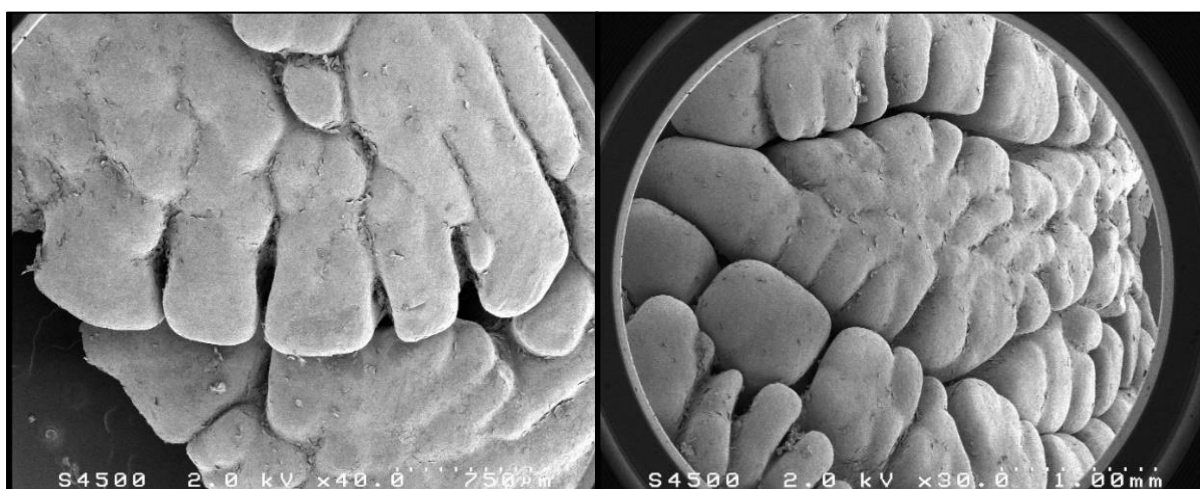
Ici, le mâle M1 était jeune pubère, en période de reproduction et en bonne santé ; nous pouvons donc supposer que ces anomalies étaient principalement dues à l'abstinence prolongée liée à la captivité.

La morphologie de l'appareil génital femelle des renardes s'est avérée également semblable à celle de la chienne, comme observé dans les précédentes études (Machado *et al.*, 2017). Cependant, aucune référence bibliographique n'indique la longueur de l'utérus ou le diamètre ovarien du renard roux en période de reproduction et nos valeurs ne peuvent donc pas être comparées. Chez la chienne, ces valeurs dépendent fortement de la taille de l'animal.

L'observation de cicatrices placentaires était attendue puisqu'elles sont fréquemment rapportées dans la littérature scientifique (Lindström, 1981 ; Martorell Juan et Gortazar Schmidt, 1993 ; Cavallini et Santini, 1996 ; Henry, 2004 ; ONFCS, 2009). L'absence de fœtus associés à ces cicatrices laisse supposer que les trois femelles avaient toutes mis bas récemment ou une possible mortalité embryonnaire. Chez le renard roux, ces cicatrices placentaires peuvent persister 9 à 11 mois après la mise-bas et s'éclaircissent avec le temps (Martorell Juan et Gortazar Schmidt, 1993 ; ONFS, 2009). Elles sont fréquemment utilisées pour estimer la taille des portées chez de nombreux mammifères sauvages (renards polaires, lynx, visons), mais elles ne permettent pas de savoir avec précision si la portée date de l'année en cours ou de l'année précédente. Ces cicatrices ne permettent pas non plus de savoir s'il y a eu des résorptions embryonnaires puisqu'elles persistent même en cas de mortalité embryonnaire (Lindström, 1981). On considère en général, que plus la cicatrice est sombre, plus elle est récente. Une cicatrice claire est souvent associée à une précédente saison de reproduction ou à une mortalité embryonnaire post-nidation (Martorell Juan et Gortazar Schmidt, 1993). Le nombre de cicatrices placentaires, associé au nombre de corps jaunes permet, toutefois, de vérifier s'il y a eu une gestation récente et s'il y a eu de la mortalité embryonnaire. La femelle carto 28 présentait cinq cicatrices placentaires pour seulement deux corps jaunes, ce qui signifie que les cicatrices observées n'étaient certainement pas toutes issues de la dernière gestation et/ou qu'il a eu une polyovulation. De la même manière, la femelle carto 84 présentait six cicatrices placentaires mais aucun corps jaune n'a été observé, ce qui signifie que les cicatrices placentaires résultaient toutes de la précédente période de reproduction et que la femelle n'avait pas encore ovulé au moment de sa capture. Chez la chienne, ces cicatrices placentaires ne sont pas décrites.

Sur les coupes utérines, l'endomètre du renard roux apparaît épais comme chez la chienne et présente des glandes utérines observables sur les coupes histologiques et au microscope électronique à balayage (MEB). Celles-ci semblent cependant en plus grand nombre que chez la chienne, ce qui reste à quantifier. De même, les observations au MEB des cols utérins de renardes ont révélé une surface irrégulière, avec des replis qui semblent plus nombreux que chez la chienne (figure 52).

Figure 52 : observation de col utérin de chien Beagle au microscope électronique à balayage (plateforme Mima2)



La présence de spermatozoïdes dans les voies génitales femelles n'a pas été observée. Il est donc possible que l'abattage des animaux ait été trop précoce (carto 84, follicules en croissance) ou, au contraire, trop tardif après la saillie (corps jaunes bien formés à la surface des ovaires).

En ce qui concerne le diamètre des follicules, nous n'avons pas trouvé de donnée bibliographique indiquant le diamètre folliculaire du renard roux à différents stades du développement. Chez la chienne, Songsasen *et al.*(2009) ont mesuré les diamètres folliculaires moyens sur des chiennes de races différentes et à différents stades du cycle sexuel. Les diamètres moyens mesurés étaient de $25 \pm 0,8 \mu\text{m}$ pour les follicules primordiaux, $59 \pm 13 \mu\text{m}$ pour les follicules primaires, $131,2 \pm 6,0 \mu\text{m}$ pour les follicules secondaires et $360 \pm 26,6 \mu\text{m}$ pour les follicules tertiaires antraux. Les valeurs que nous avons obtenues chez le renard roux semblent donc semblables à celles rapportées chez la chienne.

De plus, l'observation d'un follicule polyovocytaire chez la femelle carto 4 (figure 41, photo A) n'est pas surprenante puisque nous savons que chez la chienne, les follicules polyovocytaires sont très fréquents et représentent entre 5 et 14 % des follicules en croissance (McDougall *et al.*, 1997). En revanche, nous ne connaissons pas ce taux chez le renard roux, bien qu'au cours de leur étude, Martorell Juan et Gortazar Schmidt (1993) aient observé un taux de polyovulation de 8,7 %.

La présence de corps jaunes sur trois renardes (carto 3, carto 4, carto 28), nous permet d'en déduire que ces dernières avaient ovulé récemment. La renarde carto 84 ne possédait pas de corps jaunes mais présentait des gros follicules à antrum. Au vu du nombre de follicules (trois au maximum) et de corps jaunes observés (deux au maximum), aucune de ces renardes ne semblent avoir eu des portées excédant trois renardeaux, ce qui est plus faible que la moyenne de 4 à 5 renardeaux établie dans la littérature (Farstad, 1998 ; Henry, 2004) ; Jost et Jost-Tse, 2005). De nombreux facteurs peuvent cependant diminuer la taille des portées (jeune âge, environnement très riche, stress...).

L'aspect morphologique des complexes cumulo-ovocytaires concorde avec les observations de Cao *et al.*(2017), et sont similaires à ceux décrits la chienne : l'ovocyte apparaît avec un noyau difficilement visualisable car, comme chez la chienne, le cytoplasme de l'ovocyte du renard roux est très riche en gouttelettes lipidiques (figure 53). Chez la chienne, nous savons que ces gouttelettes, composées de phospholipides et de triglycérides, s'accumulent dans l'ovocyte dès le stade de follicule primaire (Tesarlo, 1981).

Figure 53 : observation d'un complexe cumulo-ovocytaire canin au microscope électronique à balayage (Viari de Lesegno, 2007)



Conclusion

Elevé massivement pour sa fourrure depuis le début du 20^{ème} siècle, la physiologie de la reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*) a suscité l'intérêt des scientifiques qui ont permis de mieux comprendre la biologie de cette espèce saisonnière à jours longs, dont le cycle monœstral limite la reproduction intensive en captivité. Toutefois, les connaissances actuelles sur la physiologie de la reproduction de cette espèce restent encore très minces.

L'objectif de notre travail de thèse était double : regrouper les données bibliographiques disponibles concernant les caractéristiques générales et les particularités de la physiologie de la reproduction du renard roux puis décrire expérimentalement les structures macroscopiques et microscopiques des organes génitaux et des gamètes mâles et femelles du renard roux, au cours de la période de reproduction, et enfin comparer nos données expérimentales aux données existantes chez cette espèce et à celles obtenues chez le chien domestique (*Canis lupus familiaris*).

De nombreuses caractéristiques communes au chien sont ainsi décrites, telles que les modifications cliniques, comportementales et endocrinologiques au cours du cycle sexuel, le « verrouillage » des individus lors de l'accouplement, la lutéinisation préovulatoire, l'ovulation spontanée libérant un ovocyte immature.

Les principales particularités de la physiologie de la reproduction du renard roux mises en évidence lors des précédentes études scientifiques (Joffre, 1976 ; Mondain-Monval *et al.*, 1976 ; Mondain-Monval *et al.*, 1979 ; Lindström, 1981 ; Hyttel *et al.*, 1990 ; Tong, 1990 ; Martorell et Schmidt, 1993 ; Farstad, 1998) sont : une saisonnalité du cycle sexuel associée à une période interœstrus très longue, d'environ neuf mois, caractérisée par une involution majeure de l'appareil génital, une maturité sexuelle tardive atteinte vers l'âge de 10 mois, une persistance du corps jaune plusieurs mois après la mise bas et la présence de cicatrices placentaires dans les cornes utérines, permettant d'estimer un indice de fécondité. Les données bibliographiques répertoriant la pathologie de la reproduction spécifique du renard roux sont anecdotiques voire inexistantes

Malgré les limites de notre étude expérimentale, nous avons pu toutefois confirmer les similitudes attendues avec le chien domestique : l'anatomie du tractus génital mâle comme femelle, la structure histologique des appareils génitaux et des gonades mâles comme femelles, le diamètre folliculaire, la structure microscopique des gamètes mâles comme femelles (une tête spermatique en forme de raquette et un cytoplasme ovocytaire riche en lipides). Nous avons observé peu de particularités : la présence de cicatrices placentaires, un endomètre semblant plus riche en glandes utérines, mais nécessitant une quantification, et une tête spermatique semblant de plus petite taille que celle du chien.

En plus, des données expérimentales obtenues, nous avons initialement le projet d'obtenir des données protéiques par la réalisation de western-blots et de spectrométrie de masse sur les gamètes de renard roux, dans le but de comparer les expressions protéiques avec celles du chien domestique. Par faute de temps et d'indisponibilité des appareils, nous n'avons pas pu réaliser ces expériences mais il serait intéressant de les envisager dans une prochaine étude car aucune donnée bibliographique n'existe encore sur ce sujet.

De nombreuses études expérimentales restent ainsi envisageables chez cette espèce pour laquelle tout est encore à découvrir, les principales limites étant la faible disponibilité du matériel biologique et le faible intérêt économique que représenteraient de telles études. Notre travail reste donc

à compléter, et une option, pour collecter davantage de tissus ou de fluides, serait d'utiliser les animaux présents dans les fermes d'élevages à fourrure du nord de l'Europe.

Liste des références bibliographiques

ANDERSON W.D., ANDERSON B.G. (1994) Atlas of Canine Anatomy, Philadelphie, Lea and Febiger

ARTOIS M., LE GALL A. (1988) Le Renard, Hatier, Collection Faune Sauvage

AUBERT M. (2003) Du diagnostic de la rage vulpine à son élimination : Bilan de l'activité du Laboratoire d'études sur la rage et la pathologie des animaux sauvages de Nancy en matière de rage. *Bulletin de l'Académie vétérinaire de France* n°1 (156), 5-14

ASSOCIATION POUR LA PROTECTION DES ANIMAUX SAUVAGES (2019) Protégeons les renards. In *Association pour la Protection des Animaux Sauvages* [<https://www.aspas-nature.org/campagnes/protection/protegeons-les-renards/protegeons-les-renards/>] (consulté le 22/10/2018)

BAKER P.J., FUNK M., GARRIS S., WHITE P. (2000), Flexible spatial organisation of urban foxes, *Vulpes vulpes* and during an outbreak of sarcoptic mange. *Animal Behaviour* 59, 127-146

BAKER P.J., HARRIS S. (2006) Does culling reduce fox (*Vulpes vulpes*) density in commercial forests in Wales, UK? *European Journal of Wildlife Research* 52, 99-108

BAKKEN M. (1993a) The relationship, between competition capacity and reproduction in farmed silver fox vixens *Vulpes vulpes*. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 110, 147–155

BAKKEN M. (1993b) Reproduction in farmed silver fox vixens *Vulpes vulpes* in relation to own competition capacity and that of neighbouring vixens. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 110, 305–331

BARONE R. (2001) Appareil uro-génital, Fœtus et ses annexes, Péritoine et topographie abdominale. In *Anatomie comparée des mammifères domestiques*. Eds Barone R., Tome 4, Splanchnologie II, Vigot

BLACKBOURN D-R. (1999) Le Renard roux. Saint-Yrieix-sur-Charente, Éveil éditeur, collection Approche

BONNIN M., MONDAIN-MONVAL M., DUTOURNE B. (1978) Oestrogen and progesterone concentrations in peripheral blood in pregnant red foxes (*Vulpes vulpes* L.). *Journal of Reproduction and Fertility* 54, 37-41

BONNIN M., MONDAIN-MONVAL M., AUDY M.C. (1992) GnRH-stimulated LH and perifused anœstrous red fox pituitary cells: gonadal steroid modulation. *Animal Reproduction Science* 27, 319-333

BOUE F., DELHOMME A., CHAFFAUX S. (2000) Reproductive management of silver foxes (*Vulpes vulpes*) in captivity. *Theriogenology* 53, 1717-1728

BULLOCK K. (2019) Red fox. In *Flickr* [<https://flic.kr/p/qFnaCX/>] (consulté le 22/08/2019)

- CAVALLINI P., SANTINI S. (1995) Timing of reproduction in the Red fox (*Vulpes vulpes*). *International Journal of Mammalian Biology* 60, 337-342
- CAVALLINI P., SANTINI S. (1996) Reproduction of the red fox (*Vulpes vulpes*) in Central Italy. *Annales Zoologici Fennici* 33, 267-274
- CAO X., LI J., XUE H., et al. (2017) Effect of vitrification on meiotic maturation, mitochondrial distribution and glutathione synthesis in immature silver fox cumulus oocyte complexes. *Theriogenology* 91, 104-111
- CHATOR O. (2010) Atlas radiographique du renard roux (*Vulpes vulpes*). Thèse Médecine Vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
- CHAVEY J-P. (2014) Rencontres sauvages dans le Jura. In *Pinterest* [<https://www.pinterest.fr/pin/314759461428746249/>] (consulté le 22/10/2018)
- CHASTANT-MAILLARD S., REYNAUD K., SAINT-DIZIER M. (2014) Particularités de la reproduction chez la chienne. In *La reproduction animale et humaine*. Eds Saint-Dizier M., Chastant-Maillard, Versailles, éditions Quae, 609-621
- CORRE J., ROZENBAUM M. (2004) Elaboration d'un document pédagogique de reproduction canine. Thèse Médecine Vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort
- CREEL S., MACDONALD D. (1995) Sociality, group size and reproductive suppression among carnivores. *Advances in the study of behaviour* 24, 203-257
- DEPLAZES P., HEGGLIN D., GLOOR S., ROMING T. (2004) Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus multilocularis*, *Trends in Parasitology* 20, 77-84
- DEPLAZES P., ECKERT J., MATHIS A., VON SAMSON-HIMMELSTJERNA G., ZAHNER H. (2016) Parasitology in Veterinary Medicine, première édition, Waneningen, Wageningen Academic Publishers
- DRIANCOURT M.A., GOUGEON A., MONNIAUX D., ROYERE D., THIBAUT C. (2001) Folliculogénèse et ovulation. In *La reproduction chez les mammifères et l'homme*. Eds Thibault C., Levasseur M.C., Paris, Ellipses, 316-345
- ECKERT J., GEMMELL M., MESLIN F-X., PAWLOWSKI Z. (2001) Manual on Echinococcosis in humans and animals: a zoonosis of global concern. In *Paris: World Organisation for Animal Health*
- ETSY (2019) Fox fur. In *Etsy* [<https://www.etsy.com/fr/listing/473454614/fourrure-de-renard-veritable-peaux-peaux>] (consulté le 22/10/2018)
- FARSTAD W., FOUGNER J.A., ANDERSEN BERG, K. (1992) Species differences in fertility after artificial insemination with frozen semen in fox pure breeding. *Journal of Agricultural Science* 9, 115-121
- FARSTAD W. (1996) Semen cryopreservation in dogs and foxes. *Animal Reproduction Science* 42, 251-260
- FARSTAD W. (1998) Reproduction in foxes: current research and future challenges. *Animal Reproduction Science* 53, 35-42

- FELDHAMER G.A., THOMPSON B.C., CHAPMAN J.A. (2003) Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Deuxième édition, Baltimore, The Johns Hopkins University Press
- FENG H.L., LIU J.M., WEN X.H., WANG J., SUN Q.Y., QUIN P.C. (1994) Follicular oocyte maturation and sperm penetration *in vitro* in the silver fox (*Vulpes vulpes*). *Animal Reproduction Science* 36, 163-170
- FLYNN J.J., A. FINARELLI J.A., ZEHR S., HSU J., NEDBAL M.A. (2005) Molecular Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the Impact of Increased Sampling on Resolving Enigmatic Relationships. *Systematic Biology* 54, 317–337
- FONTBONNE A. (1992) Physiologie sexuelle du chien mâle. In *Les indispensables de l'animal de compagnie. Reproduction du chien et du chat*. Eds Pages J.P, 19-26, Paris, Pratique Medicale et Chirurgicale de l'Animal de Compagnie Edition
- FORSBERG M., FOUIGNER J.A., HOFMO P.O., EINARSSON E.J. (1990) Effect of melatonin implants on reproduction in the male silver fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of Reproduction and Fertility* 88, 383-388
- FOUGNER J.A., AAMDAL J., ANDERSEN K. (1973) Intrauterine insemination with frozen semen in the blue fox. *Nordisk Veterinaermedicin* 25, 144-149
- GAYRARD V. (2018) Production et transport des spermatozoïdes. Diaporama. Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Unité pédagogique de Physiologie
- HALTER S. (2010) Croissance et maturation folliculaire dans l'ovaire félin (*Felis catus*) : étude des enzymes de la stéroïdogénèse. Thèse de Médecine Vétérinaire. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort.
- HARRIS S. (1979) Age-related fertility and productivity in red foxes, *Vulpes vulpes*, in suburban London. *Journal of Zoology* 1877, 195-199
- HARRIS S. (1980) Homes ranges and patterns of distribution of foxes (*Vulpes vulpes*) in an urban area, as revealed by radiotracking. *Handbook on Biotelemetry and Radio Tracking*, 685-690
- HARRIS S., RAYNER J.M.V. (1986) Urban fox (*Vulpes vulpes*) population estimates and habitat requirements in several British cities. *Journal of Animal Ecology* 55, 575-591
- HARRIS S., SMITH, G.C. (1987) Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *Journal of Applied Ecology* 24, 75-86
- HARTLEY F.G., FOLLETT B.K., HARRIS S., HIRST D., MCNEILLY A.S. (1994) The endocrinology of gestation failure in foxes (*Vulpes vulpes*). *Journal of reproduction and fertility* 100, 341-346
- HEPTNER V.G., NAUMOV N.P. (1998) Sirenia and Carnivora (Sea cows, Wolves and Bears). In *Mammals of the Soviet Union*. Eds Heptner V.G., Naumov N.P. Deuxième Volume, Partie 1a, Science Publishers

- HENRY C. (2004) Organisation socio-spatiale d'une population de renards roux (*Vulpes vulpes*) en milieu rural : nature des relations et degrés de parenté entre individus de mêmes groupes spatiaux. Thèse Universitaire, Université Louis Pasteur Strasbourg 1
- HEYDON M.J., REYNOLDS J.C. (2000) Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology* 251, 265-276
- HYTTEL P., FARSTAD W., MONDAIN-MONVAL M., BAKKE LAJORD K., SMITH A.J. (1990) Structural aspects of oocyte maturation in the blue fox (*Alopex lagopus*). *Anatomy and Embryology* 181, 325-331
- HOFFMANN M., SILLERO-ZUBIRI C. (2016) Red Fox (*Vulpes vulpes*). In *The IUCN Red List of Threatened Species 2016* [<https://www.iucnredlist.org/species/23062/46190249>] (consulté le 22/10/2018)
- INTERNATION UNION FOR CONSERVATION OF NATURE (2016) Canidae Family. In *IUCN Red List* [<https://www.iucnredlist.org/search/stats?taxonomies=100428&searchType=species>] (consulté le 25/08/2019)
- JALKANEN L. (1992a) Embryonal development and embryo losses during the preimplantation period in the silver fox. *Journal of Agricultural. Science* 9, 108–114
- JALKANEN L. (1992b) Sperm quality in silver fox, variation and relation to the breeding results. *Reproduction in carnivorous fur bearing animals*, 139–143
- JALKANEN L., LINDEBERG H. (1998) Successful embryo transfer in the silver fox. *Animal Reproduction Science* 54, 139-147
- JALKANEN L., VALTONEN M., LUKOLA A. (1988) Electrical resistance and cytology of the vaginal tract in relation to ovarian hormone levels in the silver fox during estrous. *Biology, Pathology and Genetics of Fur-Bearing Animals*, 5-9
- JASPER (2015) *Vulpes vulpes silacea*, Iberian Red Fox. In *Flickr* [<https://flic.kr/p/AKRfuz>] (consulté le 22/08/2019)
- JOFFRE M. (1976) Puberté et cycle génital saisonnier du renard mâle (*Vulpes vulpes*). *Annales de Biologie Animale Biochimie Biophysique* 16, 503-520
- JOFFRE M. (1977a) Relationship between testicular blood flow, testosterone secretion and spermatogenic activity in young and adult wild red foxes (*Vulpes vulpes*). *Reproduction* 51, 35-40
- JOFFRE M. (1977b) La capsule testiculaire du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) : relation avec l'activité testiculaire pendant la période prépubère et au cours du cycle saisonnier. *Annales de Biologie Animale Biochimie Biophysique* 17, 695-712
- JOHNSTON S.D., ROOT KUSTRITZ M.V., OLSON P.N.S. (2001) Canine and Feline Theriogenology. Philadelphia, WB Saunders
- JOST J-P., JOST-TSE Y-C. (2005) Le renard : aspect, comportement, urbanisation. Cabedita, collection Regard et Connaissance

- KANCEL K. (2019) Physiologie de la reproduction du renard roux (*Vulpes vulpes*). Thèse Médecine Vétérinaire. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort
- KROGENAES A., NAGYOVA E., FARSTAD W., HAFNE A.L. (1993) In vitro maturation of blue fox oocytes and cAMP production in oocyte-cumulus cell complexes. *Theriogenology* 39, 250-
- KURTEN B. (1968) Pleistocene mammals of Europe. Weidenfeld and Nicolson
- LAYNE M. (2008) Silver fox (*Vulpes vulpes*). In *Flickr* [<https://flic.kr/p/5zEW6F>] (consulté le 22/10/2018)
- LIEURY N., DROUET-HOGUET N., RUETTE S., *et al.* (2017) Rural populations of the red fox *Vulpes vulpes* show little evidence of reproductive senescence. *Mammalian Biology* 87, 146-151
- LINDBLAD-TOH K., WADE C., MIKKELSEN S.T., KARLSSON E., JAFFE B.D., KAMAL M., *et al.* (2005) Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* 438, 803-819
- LINDEBERG H., JALKANEN L., SAVOLAINEN R. (1993) In vitro culture of silver fox embryos. *Theriogenology* 40, 779-788
- LINDSTRÖM E. (1981) Reliability of placental scar counts in the Red fox (*Vulpes vulpes* L.) with special reference to fading of the scars. *Mammal Review* 11, 137-149
- LINNAEUS C. (1758) Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis, Editio decima, reformata. Holmiæ. (Salvius). Tome I
- LONGU J. (2012) Volpe Sarda, Sardinian Fox, *Vulpes vulpes ichnusae*. In *Flickr* [<https://flic.kr/p/dnNrug/>] (consulté le 22/08/2019)
- MACDONALD D.W. (1981) Resource dispersion and the social organisation of the red fox (*Vulpes vulpes*). In *The First International Worldwide Furbearer Conference*. Eds Chapman and D. Pursley, Frostburg, 918-949
- MACDONALD D.W., NEWDICK, M.T. (1982) The distribution and ecology of foxes, *Vulpes vulpes* (L), in urban areas. In *Urban ecology*. Eds Bornkamm R., Lee J.A., Steward M.R.D., Oxford, Blackwell Science Publications, 123-135
- MACDONALD D.W., VOIGT D.R. (1984) Variation in the spatial and social behavior of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zoologica Fennica* 171, 261-265
- MACHADO L.C., ROBALLO K.C.S., CURY F.S., AMBROSIO C.E. (2017) Female reproductive system morphology of crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and cryopreservation of genetic material for animal germplasm bank enrichment. *Anatomia Histologia Embryologia* 46, 539-546
- MAJOR J.T., SHERBURNE J.A. (1987) Interspecific relationships of coyotes, bobcats and red foxes in western Maine. *Journal of Wildlife Management* 51, 606-616
- MARLY C.M.E. (2010) Le mucomètre chez les carnivores domestiques : étude bibliographique. Thèse Médecine Vétérinaire, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

MARTORELL JUAN I., GORTAZAR SCHMIDT C. (1993) Reproduction of red foxes (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) in north-eastern Spain: a preliminary report. *Revue Scientifique et Technique de l'OIE* 12, 19-22

MAUREL D., BOISSIN J. (1981) Plasma thyroxine and testosterone levels in the red fox (*Vulpes Vulpes* L.) during the annual cycle. *General and comparative endocrinology* 4, 402-404

MACDONALD D.W. (1979) 'Helpers' in fox society. *Nature* 282, 69-71

MCDUGALL K., HAY M.A., GOODROWE K.L., GARTLEY C.J., KING W.A. (1997) Changes in the number of follicles and of oocytes in ovaries of prepubertal, peripubertal and mature bitches. *Journal of reproduction and fertility* 51, 25-31

MEIA J.S., WEBER J-M. (1996) Social organisation of Red foxes (*Vulpes vulpes*) in the Swiss Jura Mountains. *International Journal of Mammalian Biology* 61, 257-268

MØLLER O.M., MONDAIN-MONVAL M., SMITH A.J., METZGER E., SCHOLLER R. (1984) Temporal relationships between hormonal concentrations and the electrical resistance of the vaginal tract of blue foxes (*Alopex lagopus*) at pro-œstrus and œstrus. *Journal of Reproduction and Fertility* 70, 15-24.

MONDAIN-MONVAL M., DUTOURNET B., BONNIN-LAFARGUET M., CANIVENCT R., SCHOLLER R. (1977) Ovarian activity during the anœstrus and the reproductive season of the red fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of steroid biochemistry* 8, 761-769

MONDAIN-MONVAL M., BONNIN M., SCHOLLER R., CANIVENCT R. (1979) Androgens in peripheral blood of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) during the reproductive season and the anœstrus. *Journal of steroid biochemistry* 11, 1315-1322

MULQUEEN M. (2015) *Vulpes vulpes* ssp *fulvus*. In *iNaturalist* [<https://www.inaturalist.org/observations/4991751>] (consulté le 22/08/2019)

MURDOCH J.D. (2009) Competition and niche separation between corsac and red foxes in Mongolia. Thèse Universitaire, Université d'Oxford

OFFICE NATIONAL DE LA CHASSE ET DE LA FAUNE SAUVAGE (2009) Estimation d'un indice de fécondité chez le renard par l'examen des cicatrices placentaires. In *Rapport Scientifique 2009, Exemple d'études et recherche* [http://www.oncfs.gouv.fr/IMG/file/mammiferes/carnivores/petits/rs09V2_renard.pdf]

OSADCHUK L.V. (1994) Testosterone production in fetal testes of the silver fox. *Theriogenology* 42, 279-186

PACKARD, J. M., SEAL U. S., MECH L.D., PLOTKA E.D. (1985) Causes of reproductive failure in two family groups of wolves, *Canis lupus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 68, 24-40

POMEROY D. (2017) Renard roux (*Vulpes vulpes*). In *iNaturalist* [<https://www.inaturalist.org/observations/6684145>] (consulté le 22/08/2019)

- RYAN G.E. (1976) Observations on the Reproduction and Age Structure of the Fox, *Vulpes vulpes* L. in New South Wales. *Australian Wildlife Research* 3, 11-20
- SACKS B.N., STATHAM M.J., PERRINE J.D., WISELY S.M., AUBRY K.B. (2010) North American mountain red foxes: expansion, fragmentation, and the origin of the Sacramento Valley red fox. *Conservation Genetics* 11, 1523–1539
- SAVEAFOX (2018) Cross Fox. In *Save a fox* [<https://www.saveafox.org/pf/cross-fox/#gallery-5d5eb6e95b0e3>] (consulté le 22/10/2018)
- SHAKKO (2009) Renard roux. In *Wikipédia l'encyclopédie libre* [https://fr.wikipedia.org/wiki/Renard_roux#/media/Fichier:Vulpes_vulpes_colour_variations.jpg] (consulté le 22/10/2018)
- SOLER C., ALAMBIAGA A., MARTI M. A., et al.(2017) Dog sperm morphometry : its diversity and evolution. *Asian Journal of Andrology* 19, 149-153
- SONGSASEN N., FICKES A., PUKAZHENTHI B., WILDT D. (2009) Follicular morphology, oocyte diameter and localization of fibroblast growth factors in the domestic dog ovary. *Reproduction in Domestic Animals* 44, 65-70
- TESERIO J.V. (1981) Early ultrastructural changes of developing oocytes in the dog. *Journal of Morphology* 168,171-179
- THOMASSEN R., FARSTAD W. (2009) Artificial insemination in canids: A useful tool in breeding and conservation. *Theriogenology* 71, 190-199
- TIRET L. (2016) Physiologie de la reproduction. Polycopié. Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, Unité pédagogique de physiologie, éthologie, génétique
- TONG L.R. (1990) Breeding of Wild Animals. *Agricultural Scientific House*, 188-208
- TRUT L.N., GOLUBITCHA A.N. (1979) Transplantatsiya blastotsyst u serebristo-chernoy lisitsy. *Doklady Akademii Nauk* 249, 471-474
- VALBERG N., MONDAIN-MONVAL M. (1992) Plasma prolactin during the luteal phase and pregnancy in non-parturient and parturient blue fox vixens. *Acta Agriculturae. Scandinavica* 42, 240–245
- VALDESPINO C., ASA C.S., BAUMAN J.E. (2002) Estrous cycles, copulation, and pregnancy in the fennec fox (*Vulpes zerda*). *Journal of Mammalogy* 83, 99-109
- VETOPSY (2006) Spermatozoïdes: structure et maturation. In *Vetopsy, comportement du chien et du chat, biologie, neurosciences* [<http://www.vetopsy.fr/reproduction/male/spermatozoides.php>] (consulté le 17/12/2018)
- VETOPSY (2018) Cellules de Sertoli et regulation. In *Reproduction : spermatogénèse*. [<http://www.vetopsy.fr/reproduction/male/spermatogenese-sertoli.php>] (consulté le 17/12/2018)
- VIARIS DE LESEGNO C. (2007) La maturation de l'ovocyte canin in vivo et in vitro. Thèse Universitaire, Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech)

- VOIGT D.R. (1987) Red fox. *In Wild furbearer management and conservation in North America*. Eds Nowak M., Baker J. A., Obbard M. E and Malloch B, The Ontario Trappers Association, 379-392
- WEBER J.M., MEIA J. S., MEYER S. (1999) Breeding success of the red fox *Vulpes vulpes* in relation to fluctuating prey in central Europe. *Wildlife Biology* 5, 241-244
- YANG T.A., YANG Y.H., PENG Y.H., *et al.* (2016) Comparative studies on testicular and epididymal morphology, and serum hormone concentrations in foxes and the hybrids during the breeding season. *Animal Reproduction Science* 168, 66-72
- YANG T.A., YANG Y.H., SONG X.C., *et al.* (2019) Comparative studies on testis, epididymis and serum hormone concentrations in foxes, and hybrids during the pre-breeding period. *Animal Reproduction Science* 203, 61-67
- YATU M., SATO M., KOBAYASHI J., *et al.* (2018) Collection and frozen storage of semen for artificial insemination in red foxes (*Vulpes vulpes*). *Journal of Veterinary Medical Science* 80, 1762-1765

Annexes

Annexe 1 : bilan des prélèvements des renards

Type de prélèvement	Date de prélèvement	Lieu de capture	Type de Renard	Code animal	Remarques
Spermatozoïdes	19/02/2018	Captif	Argenté	250 228 739 004 218 (M1)	Spermatozoïdes éjaculés
				250 228 739 004 374 (M2)	
				250 228 739 004 294 (M3)	
				250 228 739 004 272 (M4)	Pas d'éjaculation
				250 228 739 004 068 (M5)	
	26/03/2018			250 228 739 004 218 (M1)	Ejaculation sans spermatozoïdes
Testicules	17/01/2019	<i>Non communiqué</i>	Roux	Carto 1	
	19/02/2018	Repaix		Carto 69	Testicules de petite taille
		Barisey-Au-Plain		Carto 85	Testicules de moyenne taille
		Domgermain		Carto 60	
	17/04/2018	Anthelupt		Carto 65	Epididyme dilacéré. Très peu de spermatozoïdes
Ovaires Utérus	17/01/2019	<i>Non communiqué</i>		Carto 3	
		<i>Non communiqué</i>		Carto 4	
	<i>Non communiqué</i>	<i>Non communiqué</i>		Carto 5	
	19/02/2018	Xousse		Carto 58	
		Saulxures-Lès-Vannes		Carto 84	
	17/04/2018	Fey-en-Haye		Carto 31	
		Bouxières-Aux-Dames		Carto 28	
Poils (Étude pigmentation)				Carto 1	
Langue (Extraction ADN)				Carto 3	
				Carto 4	
				Carto 5	
				Carto 28	
				Carto 31	

Sang EDTA (Banque CaniDNA CRB Anim)				Carto 58	
				Carto 60	
				Carto 65	
				Carto 69	
				Carto 84	
				Carto 85	

Annexe 2 : tableau récapitulatif des différentes espèces

Nom vernaculaire	Nom latin	Nom anglais
Aigle royal	<i>Aquila chrysaetos</i>	Golden eagle
Belette	<i>Mustela nivalis</i>	Least weasel
Campagnol commun	<i>Microtus arvalis</i>	Common vole
Campagnol terrestre	<i>Arvicola amphibius</i>	European water vole
Chacal à dos noir	<i>Canis mesomelas</i>	Black-backed jackal
Chacal à flancs rayés	<i>Canis adustus</i>	Side-striped jackal
Chacal doré	<i>Canis aureus</i>	Golden jackal
Chat domestique	<i>Felis silvestris catus</i>	Domestic cat
Chat sauvage	<i>Felis silvestris</i>	Wild cat
Chien des buissons aux oreilles courtes	<i>Atelocynus microtis</i>	Short-eared dog
Chien domestique	<i>Canis lupus familiaris</i>	Dog
Chien viverrin	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Raccoon dog
Chinchilla domestique	<i>Chinchilla lanigera</i> x <i>Chinchilla brevicaudata</i>	Domestic chinchilla
Coyote	<i>Canis latrans</i>	Coyote
Dhole	<i>Cuon alpinus</i>	Dhole
Dingo	<i>Canis lupus dingo</i>	Dingo
Eléphant de mer du nord	<i>Mirounga angustirostris</i>	Northern elephant seal
Fennec	<i>Vulpes zerda</i>	Fennec fox
Hibou grand-duc	<i>Bubo bubo</i>	Eurasian eagle-owl
Lapin domestique	<u><i>Oryctolagus cuniculus</i></u>	European rabbit
Loup à crinière	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Maned wolf

Loup d'Abyssinie	<i>Canis simensis</i>	Ethiopian wolf
Loup gris	<i>Canis lupus</i>	Grey wolf
Lycaon	<i>Lycaon pictus</i>	African wild dog
Lynx d'Europe	<i>Lynx lynx</i>	Eurasian lynx
Mangouste naine du Sud	<i>Helogale parvula</i>	Common dwarf mongoose
Marmotte	<i>Marmota marmota</i> (Europe) <i>Marmota monax</i> (Amerique du Nord)	Marmot
Morse	<i>Odobenus rosmarus</i>	walrus
Ours noir	<i>Ursus americanus</i>	American black bear
Panda géant	<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	Giant panda
Ragondin	<i>Myocastor coypus</i>	Coypu
Rat musqué	<i>Ondatra zibethicus</i>	Muskrat
Raton laveur	<i>Procyon lotor</i>	Northern Raccoon
Renard à oreilles de chauve-souris	<i>Otocyon megalotis</i>	Bat-eared fox
Renard chenu	<i>Lycalopex vetulus</i>	Hoary fox
Renard corsac	<i>Vulpes corsac</i>	Corsac fox
Renard crabier	<i>Cerdocyon thous</i>	Crab-eating fox
Renard d'Azara	<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Pampas fox
Renard de Blanford	<i>Vulpes cana</i>	Blanford's fox
Renard de Darwin	<i>Lycalopex fulvipes</i>	Darwin's fox
Renard de Magellan	Renard de Magellan	Renard de Magellan
Renard de Ruppell	<i>Vulpes ruepellii</i>	Ruppell's fox
Chien des buissons aux oreilles courtes	<i>Atelocynus microtis</i>	Short-eared dog
Renard du bengale	<i>Vulpes bengalensis</i>	Bengal fox
Renard du cap	<i>Vulpes chama</i>	Cape fox
Renard du désert austral	<i>Lycalopex sechurae</i>	Sechuran fox
Renard du tibet	<i>Vulpes ferrilata</i>	Tibetan fox
Renard gris d'Amerique	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Grey fox

Renard gris insulaire	<i>Urocyon littoralis</i>	Island fox
Renard nain	<i>Vulpes macrotis</i>	Kit fox
Renard pâle	<i>Vulpes pallida</i>	Pale fox
Renard polaire	<i>Vulpes lagopus</i>	Arctic fox
Renard roux	<i>Vulpes vulpes</i>	Red fox
Renard véloce	<i>Vulpes velox</i>	Swift fox
Vison d'Amérique	<i>Neovison vison</i>	American mink

PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DU RENARD ROUX

Késya KANCEL

RÉSUMÉ

Les études sur la physiologie de la reproduction du renard roux ont commencé au début du 20^{ème} siècle puis se sont accélérées à partir des années 1970, en réponse au succès économique grandissant du marché de la fourrure, mais les connaissances actuelles restent encore très superficielles. Ces études ont surtout mené à la mise en place de nombreuses techniques de reproduction assistée (contrôle du cycle, inséminations), largement utilisées par les éleveurs de nos jours, leur permettant ainsi de s'affranchir des particularités du cycle sexuel de cette espèce saisonnière, à jours longs et monœstrale.

La physiologie de la reproduction du renard roux possède de nombreuses similitudes anatomiques et hormonales avec celle du chien domestique. Dans la présente étude, nous exposons, dans un premier temps, les particularités de la reproduction du renard roux décrites dans les ouvrages bibliographiques, puis les données que nous avons obtenu expérimentalement sur 12 renards roux sauvages chassés dans le département de Meurthe-et-Moselle (France) et 5 renards argentés vivant en captivité dans le laboratoire de Faune Sauvage et de la Rage de l'ANSES à Malzéville, tous prélevés au cours de la période de reproduction. Les observations des organes génitaux et des gamètes ont confirmé la similitude des structures morphologiques des appareils génitaux mâles comme femelles du renard roux avec celles du chien domestique. Malgré un faible nombre d'animaux et une qualité des prélèvements souvent très moyenne, nous avons mesuré la longueur et la largeur des testicules (respectivement $3,6 \pm 0,5$ cm et $2,4 \pm 0,2$ cm), la longueur de l'utérus ($3,8 \pm 0,6$ µm), le diamètre ovarien ($1,3 \pm 0,2$ cm), la longueur et la largeur de la tête des spermatozoïdes (respectivement $3,8 \pm 0,6$ µm et $2 \pm 0,5$ µm), le diamètre du flagelle ($0,52 \pm 0,11$ µm), le diamètre des follicules ovariens dont tous les stades de maturation ont été observés (entre 50 µm pour les plus petits follicules primordiaux et 2,5 mm pour les plus grands follicules), le nombre de tubes séminifères au mm² ($30,7 \pm 5,3$ au mm²) et le pourcentage de tubes séminifères contenant des spermatozoïdes (43,5 %). La tête des spermatozoïdes était en forme en raquette et le cytoplasme ovocytaire était très riche en lipides, comme chez le chien. Les observations histologiques et au MEB de l'utérus et du col semblaient mettre en évidence un plus grand nombre de cryptes et de glandes utérines dans l'endomètre du renard roux.

MOTS CLÉS : PHYSIOLOGIE DE LA REPRODUCTION ; REPRODUCTION ; APPAREIL GENITAL ; OVAIRE ; SPERMATOZOÏDE ; TESTICULE ; OVOCYTE ; CARNIVORE ; RENARD ROUX

JURY

Président : Pr

1^{er} assesseur : Dr Alain Fontbonne

2nd assesseur : Dr Pascal Arné

Invités : Dr Jacques Barrat, Dr Xavier Druart

REPRODUCTIVE PHYSIOLOGY OF THE RED FOX *Vulpes vulpes*

Késya KANCEL

SUMMARY

The studies on the reproductive physiology of the red fox started in the beginning of the twentieth century and, then accelerated in the early 70's, in response to the increasing economic success of fur trade, but a lot of aspects are still unknown. These studies led to the development of many assisted reproduction techniques which are widely used by the fur breeders to avoid the constraints of this seasonal, monœstrus, long-day breeding species.

Anatomic and hormonal similarities are numerous between the reproductive physiology of the red fox and the dog. In this study, we firstly reported the red fox reproduction peculiarities as characterized in the previous scientific studies, then we described our experimental data obtained from 12 wild red foxes which have been hunted in the Meurthe-et-Moselle area (France) and 5 silver foxes living in captivity in the Wild Fauna and Rabies laboratory of Malzeville. All the samples were collected during breeding reproduction. The analysis of female and male genital organs confirmed close structural morphology similarities between red foxes and dogs. We measured the testis length and width (respectively $3,6 \pm 0,5$ cm and $2,4 \pm 0,2$ cm), uterus length ($3,8 \pm 0,6$ µm), ovary diameter ($1,3 \pm 0,2$ cm), length and width of spermatozoa head (respectively $3,8 \pm 0,6$ µm et $2 \pm 0,5$ µm), flagellum diameter ($0,52 \pm 0,11$ µm), ovarian follicles diameter (between 50µm for the smallest primordial follicles and 2,5mm for the largest follicle), the number of seminiferous tubules per mm² ($30,7 \pm 5,3$) and the percentage of seminiferous tubules containing spermatozoa (43,5 %). The racket-shaped spermatozoa head and the oocyte cytoplasm full of lipids, also depicted in the canine species have been observed. The uterus and cervix histological and electronical microscopic observations showed a high number of uterine crypts and glands in the red fox endometrium.

KEYWORDS : REPRODUCTIVE PHYSIOLOGY ; REPRODUCTION ; GENITAL TRACT ; OVARY ; SPERMATOOZA ; TESTICLE ; OOCYTE ; CARNIVORE ; RED FOX

JURY

Chairperson : Pr

First assessor : Dr Alain Fontbonne

Second assessor : Dr Pascal Arné

Guests : Dr Jacques Barrat, Dr Xavier Druart