



المسيلة في: 11 ديسمبر 2023

شهادة موافقة علمية على مطبوعة بيداغوجية

يشهد رئيس اللجنة العلمية لقسم العلوم الفلاحية بجامعة محمد بوضياف بالمسيلة، أنه بعد الاطلاع على تقارير الخبرة الواردة من طرف الخبراء من صف الأستاذية:

- السيد ميمش فاتح، أستاذ التعليم العالي بجامعة محمد بوضياف بالمسيلة.
- السيد جلال فريد، أستاذ محاضر "أ" بجامعة فرحات عباس سطيف 1

والمعنيين من طرف اللجنة العلمية في الاجتماع المنعقد في دورته العادية يوم 2023/06/11 لإجراء الخبرة لمطبوعة بيداغوجية خاصة بالأستاذة بارة يمونة - أستاذ محاضر ب- بقسم العلوم الفلاحية وهي معنونة كالاتي : Physiologie de la lactation et de la ponte

والمقررة في برنامج تكوين ماستر 1 تخصص : «Production et nutrition animale» المفتوح بقسم العلوم الفلاحية تمت الموافقة عليها شكلا ومضمونا.

رئيس اللجنة العلمية لقسم العلوم الفلاحية



د. بعة عبد الحميد

République Algérienne Démocratique et Populaire

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

Université Mohamed BOUDIAF M'Sila

Faculté des Sciences



Département des Sciences Agronomiques

POLYCOPIÉ PÉDAGOGIQUE

Par.

Dr BARA Yamouna

Maitre de Conférences B

Intitulé

Physiologie de la Lactation et de la Ponte

POLYCOPIE DESTINE AUX ÉTUDIANTS DE MASTER 1 PRODUCTION ET
NUTRITION ANIMALE (M1PNA)

Année Universitaire 2022-2023



AVANT-PROPOS

Ce support de cours de l'unité d'enseignement méthodologique intitulée physiologie de la lactation et de la ponte dans la spécialité « Master 1 Production et Nutrition Animale », a pour but de rassembler le maximum de données de base, indispensable pour la formation de nos étudiants.

Les notions générales de la structure de la glande mammaire et le mécanisme de la sécrétion lactée chez les mammifères et de la ponte chez les volailles, composition chimique de nos produits animaux « lait et œufs » et les facteurs de variation sont traitées dans ce polycopié en deux chapitres :

- Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire
- Structure et fonctionnement de l'appareil de ponte

Les connaissances préalables recommandées aux étudiants M1PNA sont ceux de la physiologie animale et les notions zootechniques.



LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Développement de la mamelle chez la génisse et la vache	1
Figure 2.	Phases du développement mammaire chez la vache	2
Figure 3.	Mamelle de la vache	3
Figure 4.	Coupe transversale de la mamelle de la vache	3
Figure 5.	Les ligaments de la mamelle d'une vache	4
Figure 6.	Mamelles	5
Figure 7.	Coupe longitudinale de la mamelle de la vache	5
Figure 8.	Système sécrétoire et canaux du tissu mammaire	6
Figure 9.	Structure microscopique des alvéoles et de leurs enveloppes	7
Figure 10.	Structure du trayon de la mamelle de plusieurs espèces	8
Figure 11.	Mécanismes hormonaux responsables de la lactogénèse et de la galactopoïèse ...	12
Figure 12.	Organisation d'une cellule épithéliale différencié	13
Figure 13.	Courbe théorique de lactation chez la vache	17
Figure 14.	Courbes moyennes de lactation et de composition du lait	18
Figure 15.	Appareil reproducteur du coq	30
Figure 16.	Anatomie de l'appareil génital de la poule	31
Figure 17.	Localisation de l'appareil reproducteur d'une poule reproductrice	32
Figure 18.	Follicule (en phase d'accroissement rapide) et ses enveloppes	33
Figure 19.	À gauche : structure de la paroi de l'oviducte ; À droite : nids spermatiques à l'intérieur d'une glande utéro-vaginale	35
Figure 20.	Glande utéro-vaginale remplie de spermatozoïdes	36
Figure 21.	Représentation schématique de la formation du vitellus dans l'ovocyte	38
Figure 22.	Phases de la croissance du jaune de l'œuf	39
Figure 23.	Système reproducteur de la poule et résumé des étapes de la formation de l'œuf .	41
Figure 24.	Cellules sécrétrices du magnum et leur vidage lors du passage du jaune	42
Figure 25.	Schéma de l'œuf de poule	43
Figure 26.	Succession des ovulations et des ovipositions dans une série de 3 œufs encadrés , deux pauses d'un jour (jour 16 heures / nuit 8 heures)	44
Figure 27.	Courbe de ponte ISA BROWN	46



LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.	Hormones impliquées dans le contrôle du développement de la glande mammaire	11
Tableau 2.	Évolution de la composition et de propriétés du colostrum de vache	23
Tableau 3.	Composition du colostrum par rapport au lait	23
Tableau 4.	Composition chimique moyenne du lait de différentes espèces (g/l)	24
Tableau 5.	Constituants lipidiques du lait de vache et localisation dans les fractions physicochimiques	24
Tableau 6.	Composition moyenne et distribution des protéines du lait	26
Tableau 7.	Composition moyenne de l'œuf (par 100g ; œuf sans coquille)	47
Tableau 8.	Principales protéines du blanc d'œuf et caractéristiques importantes	49
Tableau 9.	Composition du jaune d'œuf de poule	49
Tableau 10.	Composition moyenne de l'œuf en vitamines et minéraux et couverture du besoin quotidien de l'homme adulte	50



LISTE DES ABRÉVIATIONS

%. Pourcent

°C. Degré Celsius

AA. Acides aminés

AG. Acides gras

AGV. Acides gras volatils

ARN. Acide ribonucléique

C₂. Acide acétique

C₃. Acides propionique

C₄. Acide butyrique

Ca. calcium

cc. (cm³)= centimètre cube

CO₂. Dioxyde de carbone

FAO. Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture

g. gramme

h. heure

HG. Hormone de croissance

HPL. Hormone placentaire lactogène

IVSF. Intervalle vêlage-saillie fécondante

j. jour

Kg. kilogramme

l. litre

MA. Matière azotée

MAT. Matière azotée totale

MG. Matière grasse

mg. Milligramme

ml. Millilitre

MM. Matière minérale



mm. Millimètre

MP. Matière protéique

MS. Matière sèche

N°. Numéro

O₂. Dioxygène

P. Protéines

PP. Polypeptide

PRL. Prolactine

TB. Taux butyreux

TP. Taux protéique

UI. Unité internationale



TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS

Liste des figures

Liste des tableaux

Liste des abréviations

CHAPITRE I. ANATOMIE ET FONCTIONNEMENT DE LA GLANDE MAMMAIRE

1.	Anatomie de la mamelle	1
1.1.	Développement du tissu mammaire	1
1.2.	Structure anatomique du pis	2
1.1.1.	Description générale	2
1.1.2.	Structure du tissu glandulaire	6
A.	Lobes glandulaires	7
B.	Canaux excréteurs	8
C.	Tissu conjonctif	9
D.	Vaisseaux et nerfs	9
2.	Production et sécrétion du lait (lactogénèse)	9
2.1.	Préparation à la sécrétion lactée	9
2.2.	Déclenchement hormonal de la lactogénèse	10
2.2.1.	Pendant la gestation	10
2.2.2.	La lactogénèse I	10
2.2.3.	La lactogénèse II	10
2.3.	Contrôle endocrinien de la lactogénèse.	11
2.4.	Mécanisme de synthèse des constituants du lait	13
2.5.	Origine des constituants du lait	14
2.6.	La galactopoïèse et son contrôle hormonal.	15
3.	La courbe de lactation chez la vache	16



3.1.	Paramètres d'une courbe de lactation	17
3.2.	Les différents types de courbe de lactation	18
3.3.	Tarissement et période sèche.	19
3.3.1.	Définition du terme tarissement	19
3.3.2.	Modifications physiologiques liées au-	19
4.	Composition et valeur nutritionnelle du lait.	21
4.1.	Le colostrum	21
4.1.1.	Définition et importance	21
4.1.2.	Composition chimique du colostrum	22
4.2.	Le lait	23
4.2.1.	Définition	23
4.2.2.	Composition chimique du lait	24
4.2.2.1.	La matière grasse	24
4.2.2.2.	Les matières azotées totales	25
5.	Facteurs de variation de la production laitière (exemple de la vache)	26
5.1.	Facteurs de variation des quantités produites	26
5.2.	Facteurs de variation de la composition du lait	27
5.2.1.	Variation de la teneur en matière grasse	28
5.2.2.	Variation de la teneur en matière protéique	29

CHAPITRE II. STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL DE PONTE

1.	Anatomie de l'appareil de Ponte	30
1.1.	Appareil génital du coq (rappel)	30
1.2.	Appareil génital de la poule.	31
1.2.1.	Ovaire	32
1.2.1.1.	Structure et localisation	32
1.2.1.2.	Follicules ovariens	33
1.2.2.	Oviducte	34
2.	Physiologie de la ponte.	36
2.1.	Ovogenèse	36



2.2.	Vitellogenèse	37
2.2.1.	Physiologie de la formation du vitellus	37
2.2.2.	Étapes de la vitellogenèse	38
2.2.3.	Origine et composition biochimique des constituants	39
2.3.	Formation des composants de l'œuf	40
3.	Courbe de ponte	44
3.1.	Cycle de ponte	44
3.2.	Fin du cycle de ponte (la mue).	45
3.3.	Phases de la courbe de ponte	45
4.	Composition et valeur nutritionnelle de l'œuf	46
4.1.	Les protéines de l'œuf	48
4.2.	Les lipides de l'œuf	49
5.	Les facteurs de variation de l'intensité de ponte	51

Références Bibliographiques



CHAPITRE 1.

ANATOMIE ET FONCTIONNEMENT DE LA GLANDE MAMMAIRE

Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

La mamelle en latin est (mamilla, diminutif de mamma, sein) ; organe glandulaire qui, chez la femme et les femelles de certains animaux, sécrète le lait. Synonyme, glande galactophore ou mammaire (Larousse, 2021).

1. Anatomie de la mamelle (exemple de la vache)

1.1. Développement du tissu mammaire

Le développement de la glande mammaire et la régulation de la sécrétion de lait sont intimement liés au processus reproductif. Pour la grande majorité des espèces de mammifères, le développement de la glande mammaire se déroule, comme chez la vache, progressivement (figure 1).

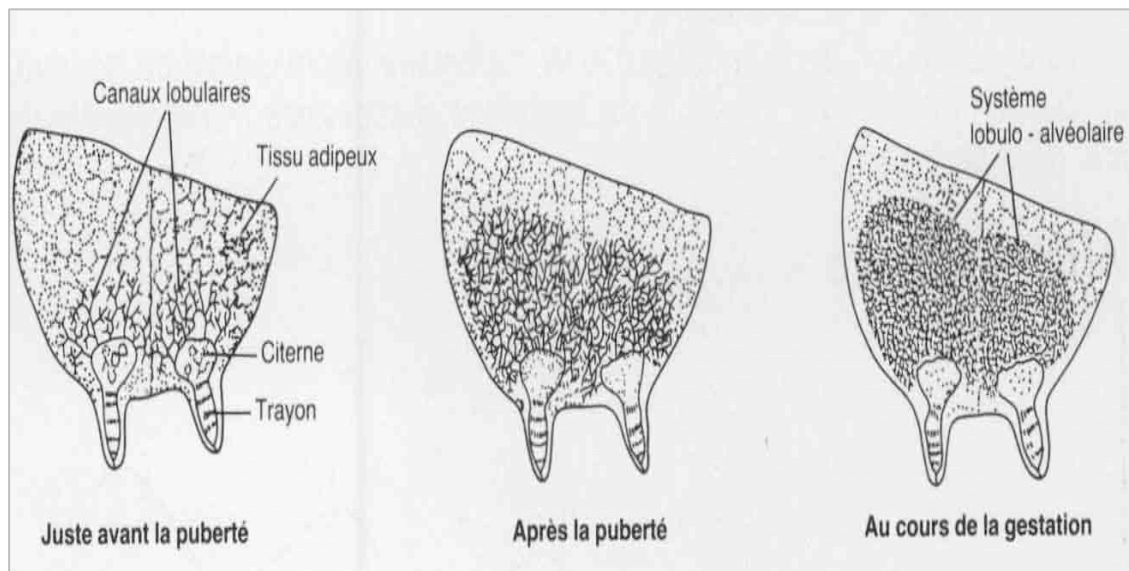


Figure 1. Développement de la mamelle chez la génisse et la vache (Soltner, 2001)

La mise en place des structures tissulaires a lieu pendant la vie fœtale et juvénile.

À partir de la puberté, des cycles de prolifération et différenciation cellulaires et d'involution se succèdent au rythme des cycles œstriens, des gestations et lactations (figure 2).

Pendant la vie fœtale : les ébauches mammaires apparaissent dès le 30^{ème} jour de la vie embryonnaire, donnant naissance entre les 32^{ème} et 50^{ème} jours à des canaux primaires s'arborisant en canaux secondaires. Ces ébauches sont les mêmes chez le mâle, mais dès que les testicules commencent à sécréter la testostérone, cette hormone inhibe le développement mammaire ultérieur.

De la naissance à la puberté : à la naissance, le tissu sécréteur ne comporte encore aucune alvéole, en même temps que s'arborisent lentement les canaux, se mettent en place les autres tissus, conjonctif, adipeux et circulatoire.

Pendant la première gestation : la croissance du tissu mammaire s'accélère, à partir du 5^{ème} mois, le système lobulo-alvéolaire se met en place, mais les cellules sécrétrices ne sont pas encore fonctionnelles (peu de réticulum endoplasmique et de corps de Golgi, qui ne se mettent en place que dans les 10 derniers jours). Le tissu sécrétoire représente alors 60 % du poids de la glande mammaire.

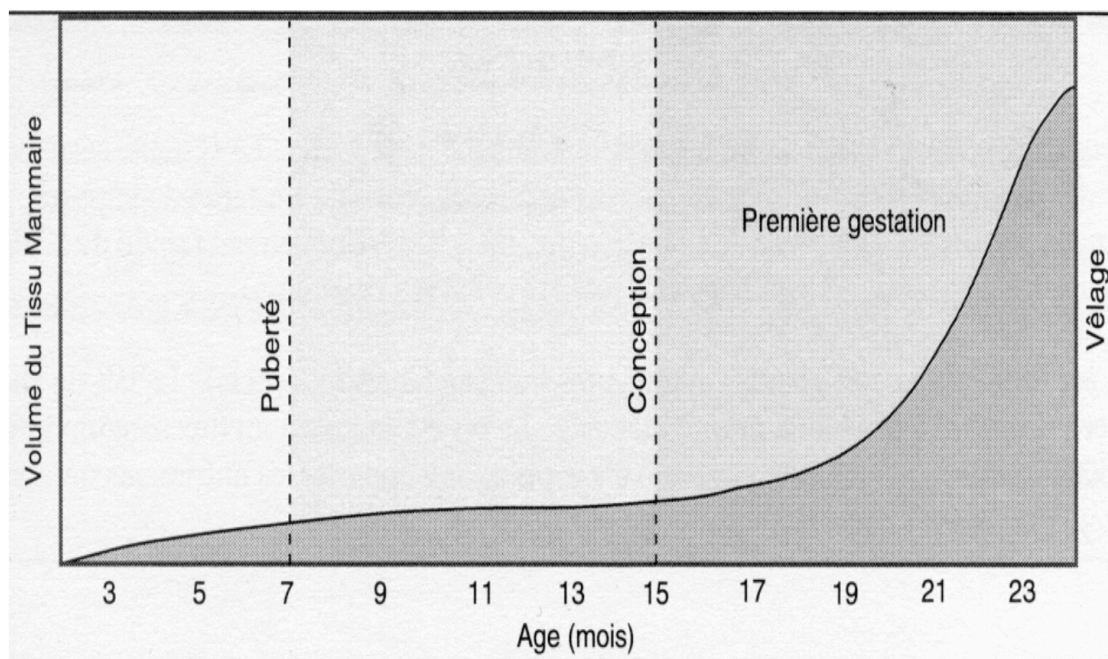


Figure 2. Phases du développement mammaire chez la vache (Hanzen, 2009)

1.2. Structure anatomique de la mamelle

1.2.1. Description générale

La mamelle ou pis, est une glande volumineuse pesant chez la vache 12 à 30kg, pouvant contenir plus de 20kg de lait. Une glande propre aux mammifères, permettant la sécrétion du lait chez les ruminants domestiques femelles (vache, brebis, chèvre).

Le volume et la forme de la mamelle sont très variables suivant l'espèce, la race, l'individu, l'âge et le stade de lactation. Le nombre de paires de quartier est variable selon l'espèce, jument, brebis et chèvre en possèdent une paire (figure 3), la vache 2 paires (quatre mamelles), la lapine 4-5 paires et la truie 5-8 paires. Chez les mammifères aquatiques, les

Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

mamelles sont aplaties, et le lait est injecté sous pression dans la bouche du petit, qui n'a donc pas à téter.

La mamelle est recouverte d'une peau mince, lisse, grasse et onctueuse. Elle est largement irriguée. Le sang est apporté par l'artère mammaire et emporté par la veine mammaire que l'on aperçoit sous la peau de l'abdomen (figure 3), en avant de la mamelle, et qui pénètre dans la paroi de l'abdomen par un orifice appelée porte ou fontaine du lait.

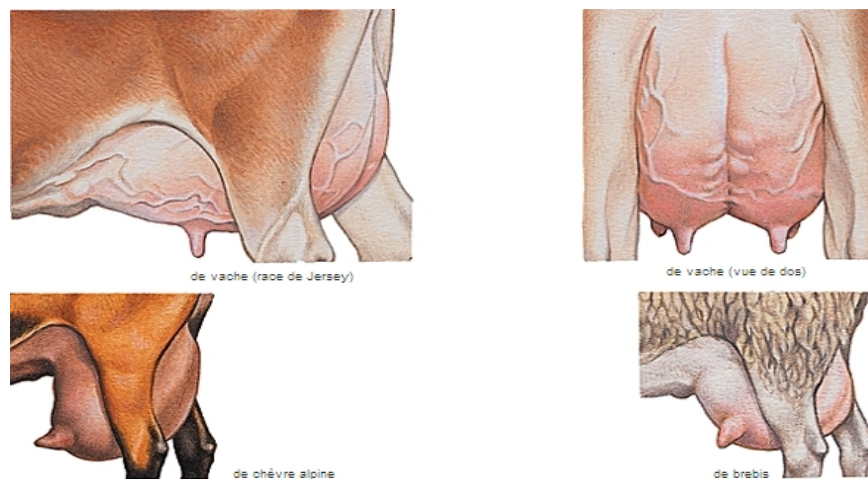


Figure 3. Mamelles (Dessin Emmanuel Mercier - Archives Larousse)

<https://www.larousse.fr/encyclopedie/images/Mamelles/1003529>

Quand elles sont en nombre limité, les mamelles sont inguinales, comme chez la vache (figure 4) et quand elles sont en grand nombre, elles s'étendent aussi sur la région pectorale.

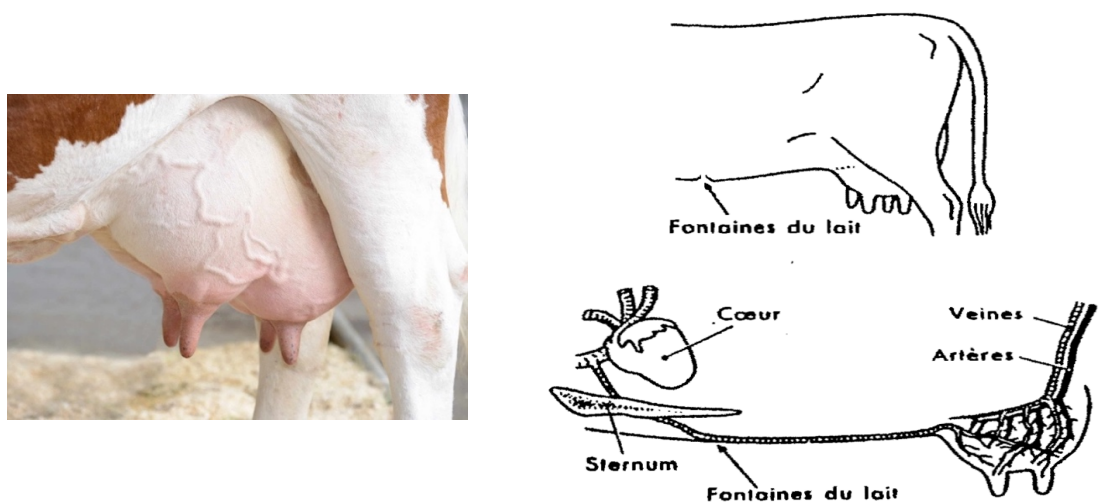


Figure 4. Mamelles de la vache (le schéma à droite par SECID/USAID, 1986)

Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

Chez la vache, les mamelles sont complètement indépendantes, au nombre de quatre et sont appelées « quartiers » ; les 2 quartiers postérieurs sont généralement plus développés (secrétant 55 à 60 % du lait) que les 2 quartiers antérieurs (figure 5).

Le tissu conjonctif dense est principalement constitué des ligaments et tendons. Ses deux structures majeures sont le ligament médian et le ligament latéral. Le ligament médian, qui sépare le côté droit du côté gauche de la glande mammaire, est la structure de soutien la plus importante, il est très épais et élastique, ce qui permet à la mamelle de s'adapter aux variations de quantité de lait (figure 5). A l'inverse, le ligament latéral a une structure rigide. Ce dernier enveloppe toute la partie supérieure de la mamelle. Chacune de ces deux structures émet des prolongements dans le parenchyme mammaire qui contribuent au maintien de sa forme.

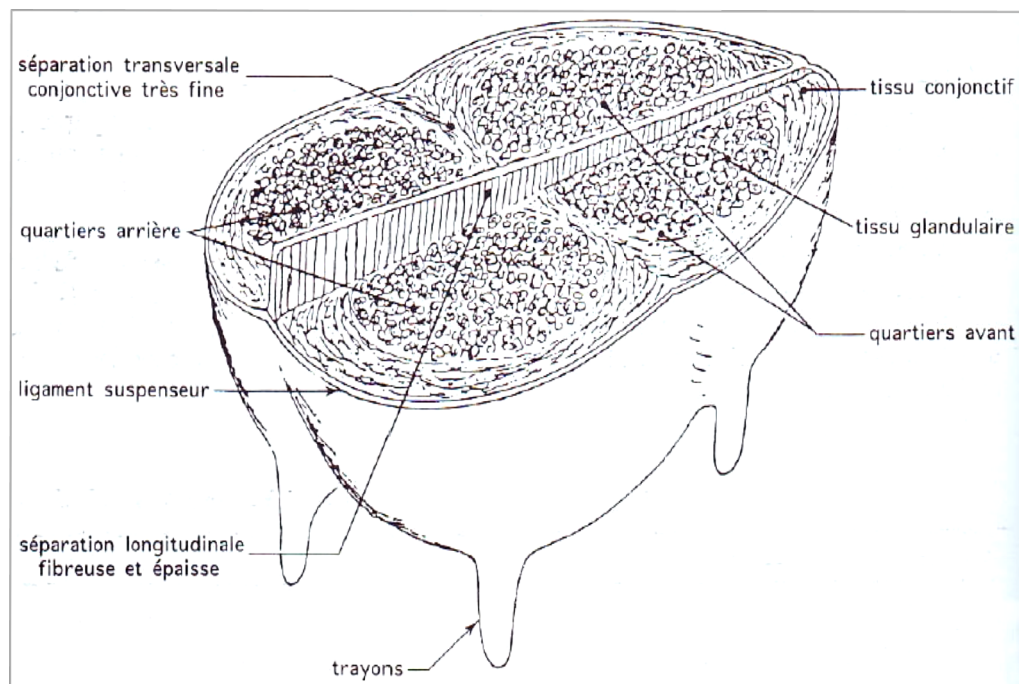


Figure 5. Coupe transversale de la mamelle de la vache (Soltner, 2001)

Les quatre quartiers sont soutenus par une épaisse membrane appelés ligaments suspenseurs (figure 6), qui en se rejoignant au centre, séparant la mamelle en 2 parties, droite et gauche. La séparation avant-arrière est très fine, mais réelle (aucune relation du système artériel).

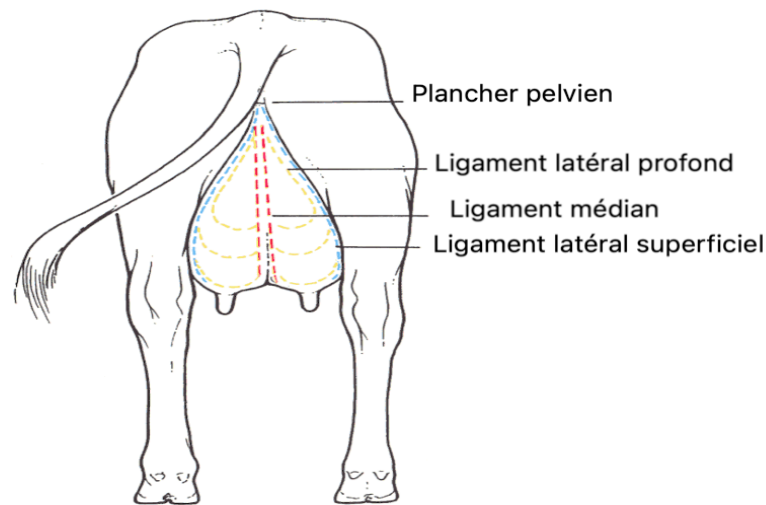


Figure 6. Les ligaments de la mamelle d'une vache (Hanzen, 2009).

Chaque quartier porte en son centre un prolongement appelé tétine ou trayon qui est percé à son extrémité d'un orifice d'où s'échappe le lait, appelé méat du trayon (figure 7).

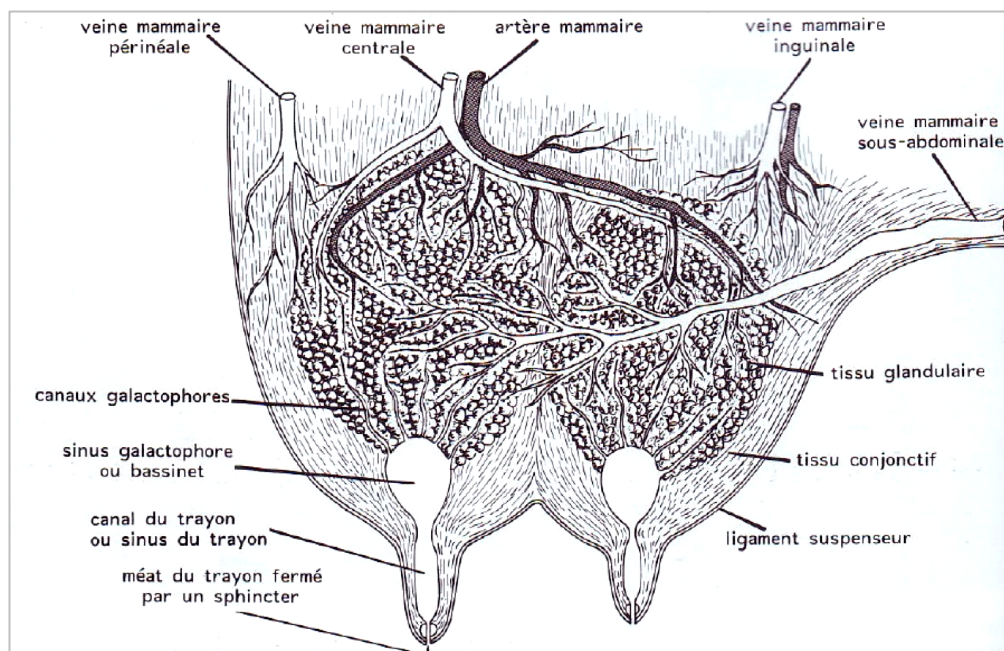


Figure 7. Coupe longitudinale de la mamelle de la vache (Soltner, 2001)

La peau joue également un rôle mineur dans le support et la stabilisation de la mamelle, et est maintenue au tissu conjonctif par des fibres élastiques. Les structures de soutien sont moins denses autour de l'implantation des trayons, ce qui explique que les trayons s'écartent les uns des autres lorsque le lait s'accumule dans la glande mammaire.

Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

L'appréciation de la conformation de la mamelle s'appuie sur des caractéristiques déterminées de la mamelle (profondeur, qualité des attaches et suspension médiane), et des trayons (position, taille et forme). En élevage bovin laitier, les vaches avec pis bien attaché à l'avant et bien haut à l'arrière avec fort ligament central, ainsi que des trayons modérément longs et proches à l'avant favorisent une vie productive plus longue.

1.2.2. Structure du tissu glandulaire

La mamelle est une glande apocrine (exocrine), présente à la coupe un aspect poreux et spongieux dû au grand nombre de vaisseaux sanguins et lymphatiques, et de canaux excréteurs qu'elle contient (figure 7).

Le tissu mammaire est de nature épithélial tubulo-alvéolaire. Il correspond à une structure en grappe (figures 7 et 8) et organisé en alvéoles groupées en lobules, eux-mêmes rassemblés en lobes (figure 8). Cette structure sécrétoire est drainée par un réseau de canalicules et canaux lobulaires, lobaires et mammaires.

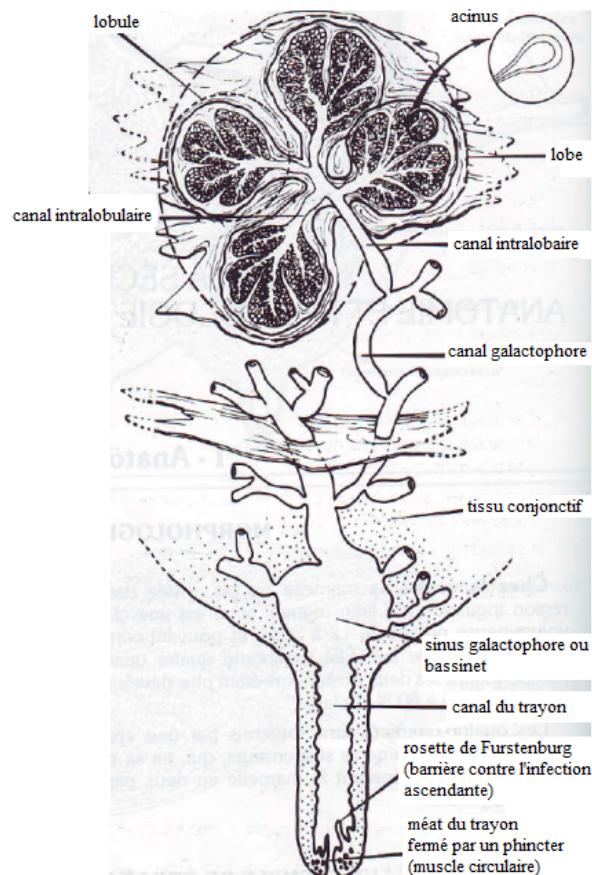


Figure 8. Système sécrétoire et canaux du tissu mammaire (Soltner, 2001)



A. Lobes glandulaires

Les lobes sont formés de grappes de lobules qui sont de petites sphères de 100 à 500 microns de diamètre. Chaque lobule comprend une multitude d'alvéoles (ou acinus) (figure 8), qui comprennent de l'intérieur à l'extérieur :

- Des lactocytes : cellules épithéliales coniques, sécrétant le lait par un mécanisme de division et d'excrétion (siège de synthèse de lait) ;
- Une membrane basale : où sont fixées les lactocytes ;
- Maillage externe entourant l'alvéole comme un filet : fins capillaires artériels et veineux, et de fibres musculaires lisses contractiles formant le « panier de Boll ». En se contractant, ces fibres presseront l'alvéole pour faire dégager le lait vers les canaux (figure 9).

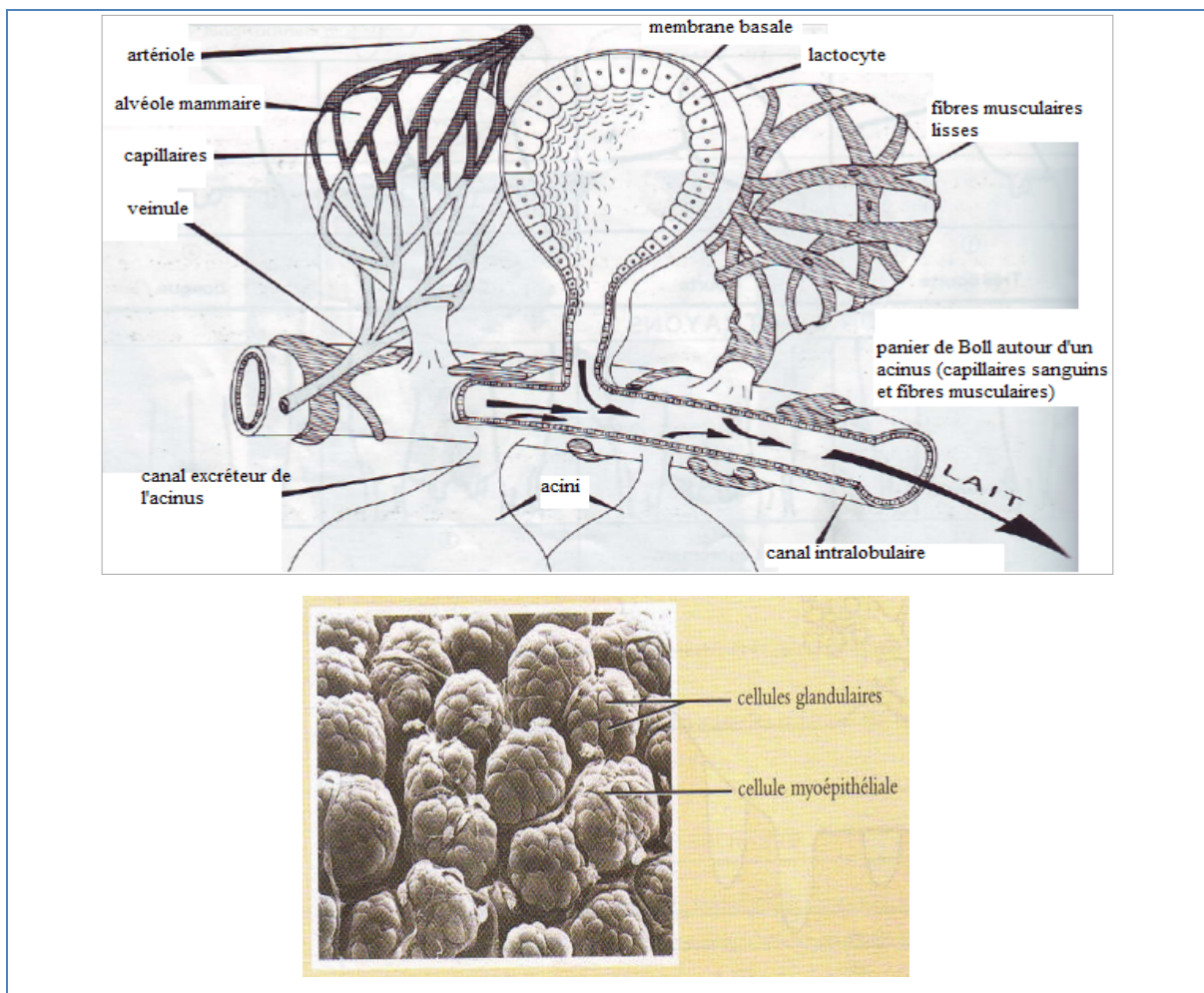


Figure 9. Structure microscopique des alvéoles et de leurs enveloppes (En haut schéma par Soltner, 2001 ; En bas microphotographe par Batellier *et al*, 2005).

B. Canaux excréteurs

Ils forment une arborisation touffue, des plus fins canaux aux plus larges (figure 8) :

- Canaux intra-lobulaires, puis intra-lobaires ;
- Canaux galactophores « ou lactifères » au nombre de 5 à 20 par quartier ;
- Sinus galactophore « ou bassinnet » très élastique, il contient de 500cc à quelques litres de lait selon l'état de gonflement de la mamelle ;
- Canal du trayon « ou sinus du trayon », petit réservoir de 15- 40cc (figure 10)
- Méat du trayon : orifice de 8 à 12 mm de long, fermé par un sphincter (petit muscle circulaire) empêchant le lait de couler en dehors de la traite.

Le trayon présente également une citerne. Cependant, la partie la plus importante de cette région est le sphincter du trayon et le bouchon de la kératine. Ils agissent comme une barrière de protection contre les micro-organismes en évitant la pénétration dans le pis. Le bouchon de kératine est libéré quelques jours avant la mise bas et se régénère après le tarissement de l'animal.

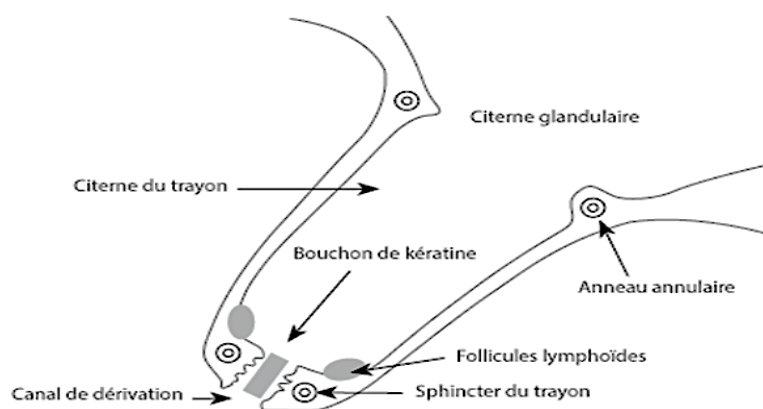


Figure 10. Structure du trayon de la mamelle (de plusieurs espèces) (Miguel Ángel Sanz Franco cité par HIPRA, 2023).

<https://aboutsmallruminants.com/fr/pis-mouton-chevre-anatomie-physiologie/>

Chez la vache, la capacité totale de l'appareil excréteur, sans le bassinnet, n'est que de 250 à 400cc, ce qui montre qu'au moment de la traite, la plus grande partie se trouve dans les alvéoles (70%), dont il faudra l'extraire. Cela diffère considérablement des petits ruminants, chez qui c'est le contraire, où 30% du lait sont stockés dans les alvéoles, tandis que les 70% subsistants restent dans les citernes du pis. Cependant, cela varie en fonction de l'espèce et

Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

du délai de la courbe de lactation. Par conséquent, les animaux présentant de grandes citernes produisent plus de lait et peuvent nécessiter moins de traites par jour.

C. Tissu conjonctif

Le tissu conjonctif mammaire comprend des ligaments suspenseurs, et la matière interstitielle entourant le tissu glandulaire (fibres élastiques et inclusions graisseuses plus ou moins abondantes).

D. Vaisseaux et nerfs de la mamelle

Les vaisseaux sanguins : le débit sanguin de la mamelle est 3 à 5 fois supérieur pendant la lactation à ce qu'il est durant la période de tarissement. Le système veineux surtout est très développé, ce qui fait que le sang veineux ralentit sa vitesse d'écoulement pour favoriser les échanges avec l'épithélium glandulaire. Les réseaux, artériel et veineux comprennent deux artères mammaires et un réseau veineux sous cutané visible à l'extérieur (comprenant 2 veines inguinales, 2 veines périnéales et 2 veines centrales).

Le réseau lymphatique : il recueille la lymphe filtrant à travers les capillaires sanguins et converge vers les 2 ganglions mammaires placés à l'arrière de la mamelle dans la zone périnéale. En cas d'infection, ces ganglions peuvent enfler.

Le système nerveux : est composé de fibres sensibles. Il n'existe pas de nerf moteur mammaire.

2. Production et sécrétion du lait (lactogénèse)**2.1. Préparation à la sécrétion lactée**

La lactation est le processus qui permet d'apporter des nutriments, une protection immunitaire et des composés promoteurs de croissance aux nouveau-nés. La préparation à la sécrétion lactée est en relation directe avec le début de la gestation. Les changements considérables se produisent en fin de gestation :

Dans la mamelle : les cellules sécrétrices qui se sont multipliées et différenciées au cours de la gestation, mettent en place les enzymes et les inclusions cellulaires nécessaires à la synthèse des protéines du lait.

Dans l'organisme de la vache : le métabolisme maternel qui jusqu'ici orienté surtout vers le fœtus, s'oriente brusquement vers la mamelle, l'irrigation sanguine est triplée (avec



parfois congestion et œdème), amenant en masse glucose, acides aminés, et acides gras.

2.2. Déclenchement hormonal de la lactogénèse

Le déclenchement de la sécrétion lactée résulte d'un basculement hormonal important juste avant et sitôt la mise-bas (figure 11).

2.2.1. Pendant la gestation

La progestérone et les œstrogènes sécrétés par le corps jaune et le placenta développent les tissus mammaires et préparent l'hypophyse à la sécrétion de la prolactine tout en inhibant cette sécrétion. L'hormone lactogène placentaire (HPL) sécrétée par le placenta, contribue également à la préparation de la glande mammaire, et est freiné par la progestérone. La progestérone étant le facteur principal d'inhibition de la lactogénèse (par inhibition de la sécrétion de prolactine), et un facteur de stockage des graisses.

A la fin de la gestation, les taux de progestérone et d'œstrogènes chutent avec la résorption du corps jaune de gestation et l'évacuation du placenta et la lactation s'installe. Les œstrogènes (qui stimulent la synthèse des caséines) augmentent le nombre de récepteurs de prolactine et les corticostéroïdes qui participent au déclenchement de la parturition stabilisent les ARN messagers.

2.2.2. La lactogénèse I (montée de lait)

Juste avant la mise-bas, la chute partielle du taux de progestérone par la résorption du corps jaune libère partiellement la sécrétion de prolactine (PRL) et libère la formation de récepteurs mammaires à la prolactine.

2.2.3. La lactogénèse II (lactation proprement dite)

Juste après la mise-bas, la chute du taux de progestérone et d'œstrogène suite à l'expulsion du placenta (figure 11) libère complètement la sécrétion de la prolactine. Elle est donc abondamment sécrétée par l'hypophyse, et ses récepteurs s'accroissent dans les cellules sécrétrices. Elle induit la transcription des gènes codant les protéines du lait. La prolactine est dotée du nom « hormone lutéotropine » parce que, chez certaines espèces (brebis et femme) elle a aussi pour effet de stimuler, d'entretenir pendant la lactation la sécrétion de progestérone par le corps jaune, empêchant le retour de l'ovulation pendant la lactation. Chez la vache et la truie, au contraire, si la prolactine n'a pas d'effet stimulateur du corps jaune,



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

elle disparaît et elles peuvent être fécondées de nouveau. La PRL a pour rôle de déclencher la lactation.

2.3. Contrôle endocrinien de la lactogénèse

Tout un complexe hormonal contrôle la mise en place du tissu mammaire préparant la sécrétion du lait (tableau 1), en évitant qu'elle ne démarre :

La folliculine (œstradiol) et la progestérone : sécrétées par l'ovaire au cours de chaque cycle et par l'ovaire et le placenta au cours de la gestation stimulent l'accroissement des canaux et des acini (alvéoles). En même temps, la progestérone empêche la sécrétion lactée en freinant la sécrétion hypophysaire de la prolactine, et en limitant les récepteurs de la prolactine dans les cellules sécrétrices (figure 11).

Les hormones du métabolisme général « glucocorticoïdes, insuline, thyroxine, hormones de croissance » : agissent également sur le développement de la glande mammaire.

Quant à l'hypophyse, il est préparé par les hormones ovariennes et placentaires à la sécrétion future de la prolactine. Les conditions du milieu comme l'éclaircissement et l'alimentation agissent aussi sur l'hypophyse et ses sécrétions.

Tableau 1. Principales hormones impliquées dans le contrôle du développement de la glande mammaire (Jammes et Djiane, 1988).

Organe responsable de la sécrétion	Hormone sécrétée	Fonction mammaire régulée
Hypophyse antérieur	- Prolactine (PRL) - Hormone de croissance (GH)	- Développement de la glande mammaire - Initiation et maintien de la lactation - Stimulation de la production laitière
Hypophyse postérieur	Ocytocine	- Contrôle de l'éjection du lait
Ovaires (follicules) (corps jaunes)	- Œstradiol - Progestérone	- Développement des canaux mammaires - Développement du tissu lobulo-alvéolaire - Inhibition de la lactogénèse
Surrénales (médullo-) (cortico-)	Épinéphrine ou Norépinéphrine	- Inhibition de l'éjection du lait
	Glucocorticoïdes / Minéralocorticoïdes	- Initiation et maintien de la lactation - Métabolisme minéral
Placenta	Progestérone et œstradiol Hormone placentaire lactogène (HPL)	- Stéroïdes ovariens - Développement de la glande mammaire - (bipotentialités (PRL et GH))
Thyroïde	Hormones thyroïdiennes (thyroxine, tri-iodo-thyronine)	- Stimulation de la synthèse protéique et de la production laitière
Pancréas	Insuline	- Contrôle du transport du glucose - Stimulation de la lactogénèse



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

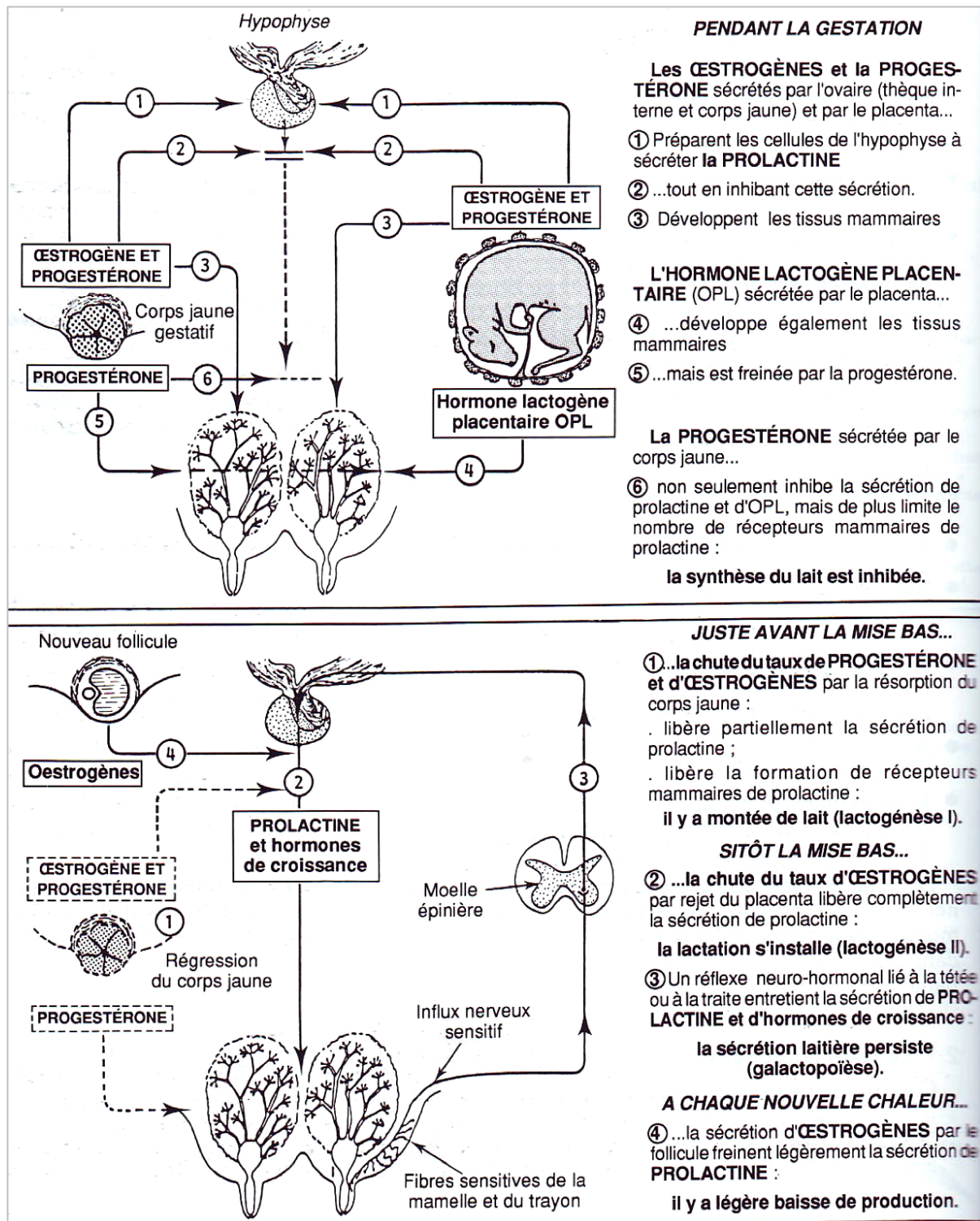


Figure 11. Mécanismes hormonaux responsables de la lactogénèse et de la galactopoïèse (Soltner, 2001).



2.4. Mécanisme de synthèse des constituants du lait

La cellule épithéliale (lactocyte) de l'alvéole mammaire est polarisée (figure 12), elle repose sur une lame basale à travers laquelle se font les échanges avec le milieu intérieur (sang). Les villosités du pôle apical se projettent dans la lumière alvéolaire, à travers lesquelles sont excrétés les constituants du lait. Les cellules alvéolaires sont liées entre elles par des jonctions qui créent une séparation étanche entre le milieu intérieur et la lumière de l'acinus. Leurs inclusions sont le siège d'une intense activité de synthèse, d'emballage et de transport entre le noyau qui fournit les ordres codés, le réticulum endoplasmique et ses ribosomes qui assemblent les protéines, l'appareil de golgi et ses vésicules qui continuent l'assemblage, emballent et transportent les produits, et les mitochondries qui fournissent l'énergie nécessaire.

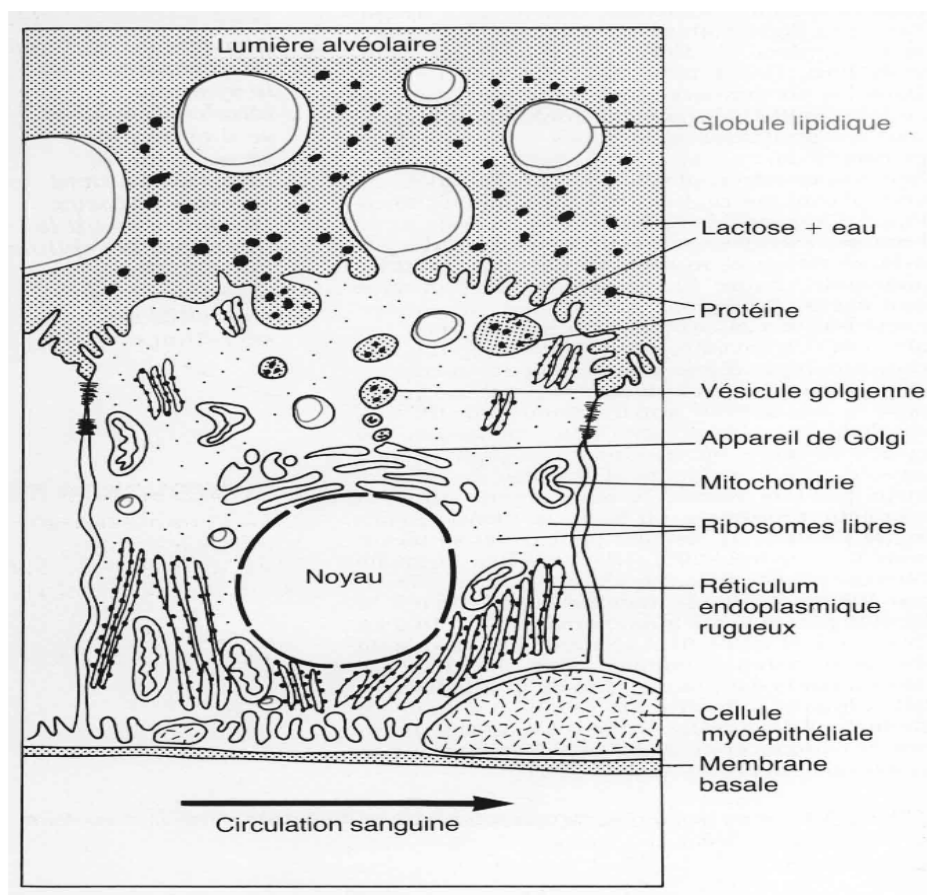


Figure 12. Organisation d'une cellule épithéliale différencié (Jammes et Djiane, 1988)

2.5. Origine des constituants du lait

LES PROTEINES : synthétisées au niveau du réticulum endoplasmique à partir des ordres codés envoyés par le noyau selon le mécanisme de synthèse des protéines. La prolactine et les glucocorticoïdes interviennent sur cette synthèse en favorisant la transcription des gènes codant les protéines du lait, principalement la caséine. Les acides aminés (AA) apportés par le sang sont assemblés en polypeptides (PP) dans le réticulum endoplasmique par les ribosomes. Les PP passent alors dans l'appareil de Golgi où sont assemblés en protéines. Ils quittent l'A-Golgi dans des vésicules remplies également d'eau, de lactose et de minéraux, et qui viennent se déverser dans la lumière des acinis.

Les protéines du lait sont élaborées à partir des AA et PP libres dans le sang, protéines du sérum sanguin modifiées pour devenir des protéines du lait. Une modification qui concerne surtout les globulines. Certaines protéines du sang (protéines sériques, albumine, globulines, ...) et de l'azote non protéique peuvent passer par filtration sélective directement dans le lait.

LES LIPIDES : surtout des triglycérides (à 98%), esters de glycérol et d'acides gras. Synthétisés au niveau de l'appareil de Golgi, migrent vers le pôle apical sous forme de gouttelettes lipidiques qui s'entourent d'un fragment de membrane plasmique qui s'étrangle pour permettre la libération dans la lumière de l'alvéole d'un globule gras entouré d'une membrane :

Le glycérol « ou glycérine » a surtout pour origine le glucose sanguin.

Les acides gras « AG » peuvent avoir 2 origines :

- Les AGV à faible poids molécule [acide acétique ($C_2H_4O_2$) ; acide propionique ($C_3H_6O_2$) et acide butyrique ($C_4H_8O_2$)] qui résultent de la digestion microbienne de la cellulose contribuent (surtout l'acide acétique pour 80 %) à la synthèse dans la mamelle des AG à courte chaîne (4 à 12 atomes de carbone).
- Les acides gras à longue chaîne : issus de la digestion des matières grasses alimentaires et de la libération des réserves grasses de la vache et présentent la source des AG longs du lait (18 atomes de carbone), et intermédiaires (14 à 16 atomes de carbone).



La synthèse de la matière grasse (MG) a lieu dans les microsomes cytoplasmiques selon des réactions très complexes. Il en résulte des gouttelettes assez volumineuses qui quittent les lactocytes, enveloppées d'une membrane que produit en permanence les lactocytes. La taille relativement importante des globules gras fait que l'augmentation de la pression à l'intérieur des acini diminue leur sécrétion. Ce serait l'une de la corrélation négative entre la quantité de lait et son taux butyreux.

LE LACTOSE : la sécrétion du lactose, des autres sucres et des sels se fait par l'intermédiaire des vésicules de sécrétion qui transportent les protéines du lait. Le lactose du lait ($C_{12}H_{22}O_{11}$) a pour origine le glucose du sang ($C_6H_{12}O_6$). Une molécule de lactose est la jonction d'une molécule de glucose et d'une molécule de galactose, elle même dérivée du glucose.

Le glucose sanguin est exclusivement consommé non seulement pour la synthèse du lactose, mais aussi comme source d'énergie pour toutes les synthèses qui ont lieu dans les lactocytes. Chez les ruminants, le glucose se forme dans le foie à partir de l'amidon alimentaire et de l'acide propionique (C3) issu des fermentations du rumen « c'est la néoglucogenèse hépatique ». Les troubles du foie se répercuteront donc directement sur la production laitière.

2.6. La galactopoïèse et son contrôle hormonal

La galactopoïèse est l'entretien de la lactation ou la persistance de la sécrétion lactée. Elle nécessite le maintien du nombre de lactocytes aptes à fonctionner et un réflexe hormonal stimulant le fonctionnement de ces lactocytes. Ce réflexe est exercé par la tétée ou par la traite (stimuli nerveux) selon le mécanisme suivant :

- L'influx nerveux reçu par les terminaisons sensibles de la mamelle chemine jusqu'à la moelle épinière, jusqu'à l'hypothalamus, puis l'hypophyse ;
- L'antéhypophyse déverse alors dans le sang un complexe galactopoétique d'hormones ;
- La prolactine si importante pour la lactogénèse, joue un rôle plus modeste sur la galactopoïèse ;
- L'hormone de croissance (GH) est au contraire essentielle à l'entretien de la production laitière. Elle stimule la mobilisation des graisses corporelles et favorise l'orientation des nutriments vers la mamelle ;



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

La succion du trayon par le jeune ou par la machine à traire ne permet d'extraire que le lait cisternal contenu dans le bassinnet de la mamelle et du trayon. Le lait alvéolaire contenu dans les acini ne peut quitter ceux-ci que sous l'effet de contraction des fibres musculaires qui les entourent. La tétée ou la traite (ensemble des préparations) initie le réflexe neuroendocrinien d'éjection du lait, la voie ascendante est nerveuse, la voie descendante est humorale. Le point de départ de l'arc réflexe se situe au niveau des récepteurs sensoriels du trayon et le point d'arrivée de la voie nerveuse est constitué par les neurones ocytocinergiques du système hypothalamo-neurohypophysaire.

Le mécanisme neuro-hormonal commande l'éjection du lait selon le processus suivant :

- Le massage de la mamelle ou son lavage avant la traite provoquent des excitations sensibles qui arrivent au cerveau supérieur (cortex) puis à l'hypothalamus et enfin à l'hypophyse ;
- La partie postérieure de l'hypophyse réagit en envoyant dans le sang une décharge d'ocytocine responsable des contractions des fibres lisses entourant les lactocytes ;
- Chez la vache, l'ocytocine met environ une minute à gagner la mamelle. Les fibres myoépithéliales entourant les acini se contractent, chassant le lait des canaux et le lait peut alors être extrait par l'aspiration de la bouche du jeune ou celle de la machine à traire. D'autres fibres musculaires disposés longitudinalement autour des canaux intra-lobulaires et intra-lobaires se contractent et augmentant le diamètre des canaux, d'où meilleure évacuation du lait ;

Toute perturbation émotionnelle (bruit, vue de personnes inhabituelles, présence de prédateurs, ...) peut entraîner une décharge d'adrénaline dans le sang, par les surrénales. Cette hormone amène la vasoconstriction des capillaires sanguins irriguant la mamelle, par conséquent l'ocytocine n'arrive plus et l'évacuation du lait s'interrompt, d'où l'ensemble des règles de tranquillité et d'habitude qui doivent présider à la pratique de la traite.

3. La courbe de lactation (exemple de la vache)

Chez toutes les femelles domestiques, la lactation après s'être déclenchée sitôt la mise bas, commence par s'accroître, atteint son maximum (PIC), puis décroît plus ou moins lentement. C'est cette évolution que traduit la courbe de lactation.



3.1. Paramètres d'une courbe de lactation

Quatre principaux paramètres caractérisent une courbe de lactation (figure 13) :

- Sa durée (D) : si la vache vêle tous les ans, la durée de la lactation est en moyenne de 10 mois, afin que soit respectée une durée de tarissement de 2 mois ;
- Sa production totale (P) : très variable selon les races, les systèmes d'élevage et le niveau d'intensification, la production totale peut varier de moins de 2000 à plus de 10000 litres de lait par an, soit une production journalière de moins de 6 litres à plus de 35 l/jour de lactation ;
- La pente de la courbe « au cours de la période descendante » : encore appelée coefficient de persistance, ce coefficient est un pourcentage entre la production à un mois donné et celle du mois précédent. Si la production de Juin par exemple est de 20 litres, et celle de Mai est de 22 litres, on dit que le coefficient de persistance de Juin est de $20/22 = 0,91$ ou 90 %.

L'intervalle vêlage-saillie fécondante (IVS) : pour que le vêlage ait lieu tous les ans, il faut que cet intervalle soit en moyenne de 3 mois. L'action dépressive de la nouvelle gestation sur la production laitière se fait sentir aux environs du 4^{ème} mois de gestation.

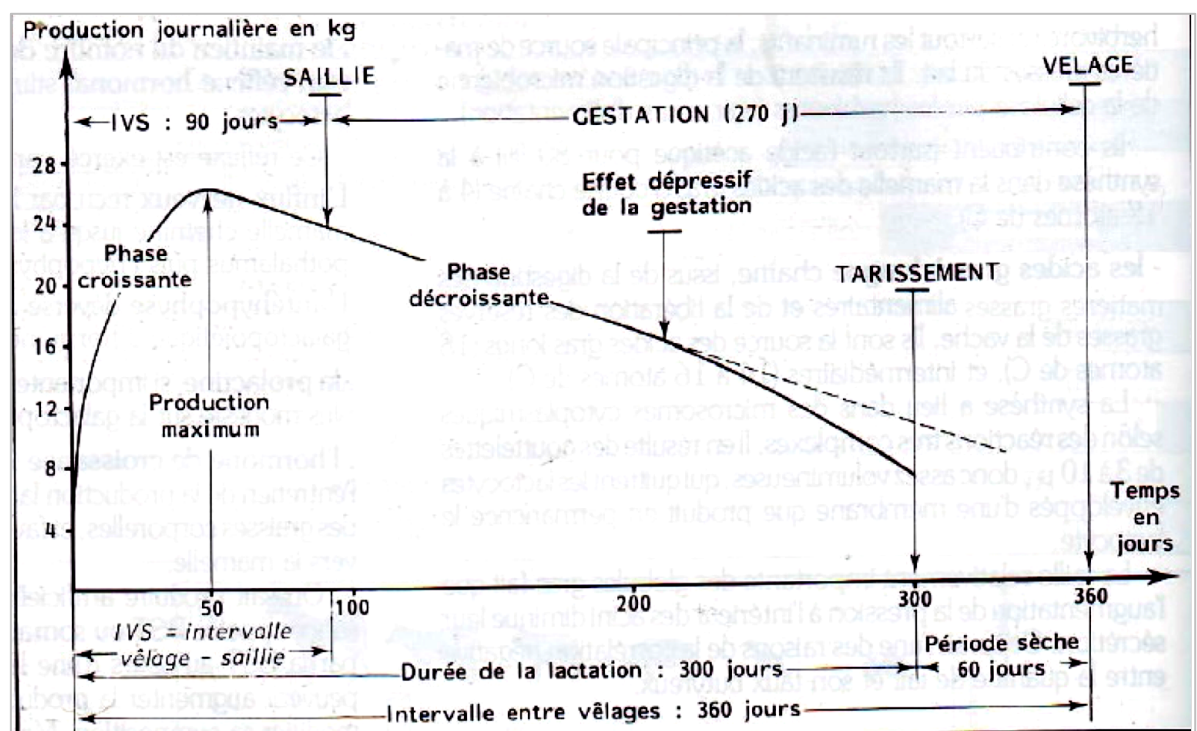


Figure 13. Courbe théorique de lactation chez la vache (cycle de lactation de 300j)

(Soltner, 2001).



3.2. Les différents types de courbe de lactation

La figure 14 retrace les courbes moyennes de lactation chez la vache laitière, la brebis et la chèvre, ainsi que leurs principaux paramètres. Chez les femelles laitières, il est en général préférable d'avoir des courbes de lactation moins pentues, c'est-à-dire à production maximale moins élevée suivie d'une forte persistance. Les animaux ayant ainsi une courbe de lactation plus régulière sont plus faciles à bien alimenter, et consomment moins d'aliments concentrés toujours coûteux.

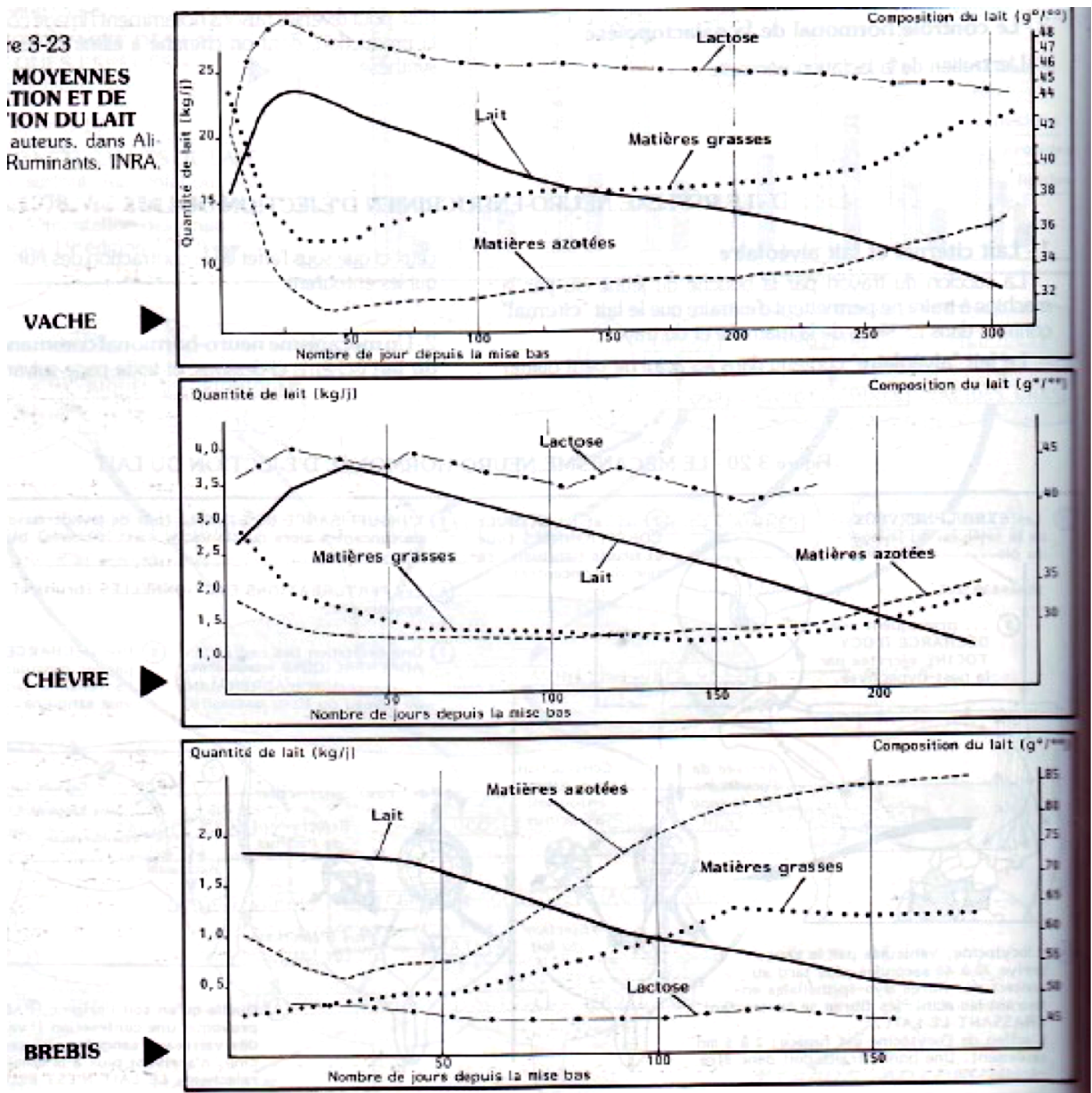


Figure 14. Courbes moyennes de lactation et de composition du lait chez la vache, la brebis et la chèvre (Soltner, 2001)



3.3. Tarissement et période sèche

3.3.1. Définitions du terme « tarissement »

Le tarissement se définit comme l'arrêt de la sécrétion lactée d'une femelle en fin de lactation. Lorsque cet arrêt de la traite fait suite à un épuisement de la sécrétion lactée, on parle de tarissement spontané et ceci était la règle par le passé, les animaux étant alors peu productifs. Mais à l'heure actuelle, avec les progrès de la génétique et de l'alimentation, une telle situation est assez rare. L'arrêt de la traite devient une décision de gestion technico-économique prise par l'éleveur, afin de préparer la lactation suivante.

Le tarissement est aussi défini comme une phase physiologique transitoire en fin de lactation, associée à une involution du tissu sécrétoire, se terminant par un arrêt total de la sécrétion. Le tarissement peut aussi désigner la période durant laquelle la vache n'est plus traite « période sèche ».

Le tarissement présente une étape essentielle dans le cycle de la production laitière de la vache. Il est nécessaire qu'une vache arrête sa production laitière un certain nombre de jours pour permettre une bonne lactation suivante. Au cours de cette période, les alvéoles disparaissent totalement après 3 à 4 semaines et sont remplacées par des adipocytes. Au cours du processus d'involution, la glande mammaire est envahie par des macrophages et des lymphocytes, qui sont essentiels pour la synthèse des immunoglobulines et la production de colostrum pour la prochaine gestation.

3.3.2. Modifications physiologiques liées au tarissement

➤ Involution du tissu glandulaire

L'involution de la glande mammaire se définit comme un processus physiologique permettant le passage d'un état fonctionnel à un état non fonctionnel de la glande. Cette involution se traduit notamment par :

- Un arrêt complet de la synthèse et de la sécrétion des constituants du lait, à l'exception de la lactoferrine (qui joue un rôle dans la bactériostatie),
- Une désorganisation de la structure glandulaire, avec une augmentation de la perméabilité de la barrière hémato-mammaire et le passage accru dans la mamelle de molécules sanguines comme la sérumalbumine ou les immunoglobulines G.



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

Chez la vache, l'involution des tissus mammaires au cours de la période sèche, dure en moyenne un mois ; les cellules épithéliales disparaissent les premières, puis les fibres myoépithéliales, tandis que sont résorbés les restes de lait (lactose, protéines, minéraux) et que sont phagocytés les globules gras par des macrophages envahissant la mamelle.

Environ trois semaines après l'arrêt de la traite, le processus d'involution est terminé. L'anatomie des lactocytes est alors différente, leur noyau est en position centrale, quelques mitochondries et des portions de réticulum endoplasmique sont présentes dans un cytoplasme réduit de taille, la membrane apicale a perdu ses villosités. La structure des lactocytes est alors beaucoup moins différenciée qu'avant le tarissement et leur activité sécrétoire est quasi nulle.

A la fin de l'involution, les lumières alvéolaires ont totalement disparu au profit des cellules adipeuses présentes dans le stroma. L'organisation des lactocytes et des alvéoles du tissu mammaire régresse durant la période d'involution mais dans l'ensemble, leurs structures fondamentales sont préservées.

➤ **Modifications du trayon durant le tarissement**

Le trayon est la voie d'entrée principale des microorganismes pouvant potentiellement infecter la mamelle lors du tarissement. Suite à l'arrêt de la traite, des modifications anatomiques ont lieu, permettant une meilleure isolation de la mamelle du milieu extérieur et ainsi une amélioration des moyens de défense.

Devenir des leucocytes présents dans les tissus : le tissu épithélial de la partie inférieure de la citerne du trayon est infiltré durant la lactation par un grand nombre ainsi qu'une grande variété de leucocytes (lymphocytes et plasmocytes). Ils sont particulièrement présents dans les replis muqueux convergents au niveau de la rosette de Fürstenberg. Durant l'involution, ces leucocytes voient leur nombre diminuer grandement.

Canal du trayon : chez la vache, le canal du trayon est un conduit mesurant environ 8,5mm de long et 0,4-1,6mm de diamètre. Il fait communiquer la citerne du trayon avec le milieu extérieur. Il est tapissé d'une couche de kératine. La kératine est produite par la desquamation des cellules épithéliales bordant le canal. Pendant la lactation, la kératine est régulièrement renouvelée, parce qu'elle est partiellement enlevée par le passage du lait durant la traite, et régénérée en 24 à 60h. Après la traite, une partie de



la kératine est manquante, cela coïncide avec la période où le canal du trayon est le plus ouvert, donc le plus susceptible d'être pénétré par des microorganismes pathogènes. 2 à 3 semaines après le tarissement, un bouchon de kératine occulte complètement le canal du trayon et empêche la pénétration de microorganismes. Il a été observé que la mamelle est alors très résistante aux germes, notamment par la présence de différentes substances antimicrobiennes ; des acides gras saturés (acide laurique), insaturés (acide palmito-oléique et oléique), ainsi que diverses protéines cationiques (défensines) et enzymes (xanthine-oxydase).

4. Composition et valeur nutritionnelle du lait

Le lait est un mélange complexe constitué à 90% d'eau et qui comprend :

- ❖ Une solution vraie contenant les sucres, les protéines solubles, les minéraux et les vitamines hydrosolubles ;
- ❖ Une solution colloïdale contenant les protéines, en particulier les caséines ;
- ❖ Une émulsion de matières grasses dans l'eau ;
- ❖ La densité du lait est de 1,030 à 1,034 g/ml ;
- ❖ Le pH du lait est proche de la neutralité : 6,6 à 6,8

4.1. Le colostrum

4.1.1. Définition et importance

Le colostrum correspond aux sécrétions accumulées dans la mamelle pendant les 3 à 6 dernières semaines de gestation et est essentiel pour le veau nouveau-né en jouant principalement des rôles nutritif et immunologique. Le colostrum est un liquide visqueux, de couleur jaune-orange, parfois brune ou rougeâtre s'il renferme du sang. L'odeur est caractéristique, désagréable et la saveur plutôt salée. Il est inapte à la consommation par l'homme car désagréable. Les propriétés physico-chimiques du colostrum sont différentes de celle du lait. Mélangé au lait, il nuit à la fabrication des produits laitiers « la législation française interdit de vendre du lait de vache moins de 7 jours après le vêlage ».

Le colostrum présente les avantages suivants :

Très nutritif : sa valeur nutritive et sa valeur énergétique sont supérieures à celles du lait. Cet apport est vital, permettant la thermorégulation et la croissance ;

Très riche en vitamines : il apporte beaucoup de carotène, et des vitamines A et D ;



Rôle intestinal : il a une action laxative, ce qui permet d'évacuer le méconium accumulé dans les intestins ;

Il a un pouvoir bactéricide : par exemple, le colostrum de chamelle agit contre *Escherichia coli* et *Listeria monocytogenes* mais pas contre *Bacillus cereus*

Un bon colostrum présente les caractéristiques suivantes :

- Perméabilité intestinale diminue rapidement (2h > 6h >> 12h >>> 24h)
- Riche en anticorps : idéalement > 75 g/L d'anticorps (IgG) :
 - Totaux → pour atteindre plus rapidement et facilement un taux en anticorps suffisant pour protéger le veau.
 - Correspondant aux microbes que le veau va rencontrer pendant ses premières semaines de vie, donc mieux vaut le colostrum de la mère du veau ou d'une vache de la même exploitation.
- Pauvre en bactéries : moins de 100000 bactéries/ml.
- Frais si possible → pour profiter des effets bénéfiques de globules blancs.

4.1.2. Composition chimique du colostrum

La composition chimique du colostrum est très différente de celle du lait (tableau 2). Il est hautement concentré en nutriments essentiels pour couvrir les besoins énergétiques du veau nouveau-né du fait de son métabolisme très intense, en particulier dans ses 10 premiers jours de sa vie. Cette richesse en nutriment est directement représentée par la matière sèche (MS) présente en grande quantité dans le colostrum ; le taux moyen de MS varie de 23 à 27%, ce taux est considérable et 2 fois plus important que celui du lait.

Le colostrum comporte beaucoup de protéines (immunoglobulines et albumine notamment), l'intestin des veaux nouveau-nés ne peut absorber les gammaglobulines que pendant un temps limité après la naissance. La capacité d'absorption diminue de la naissance à 36, 48 ou 68 heures où elle devient nulle. Le veau doit donc téter le plus vite possible pour s'immuniser correctement. Le colostrum est riche en lipides et pauvre en lactose. Il est 10 à 20 fois plus riche que le lait en vitamine A, et environ 17 fois plus riche en fer. Le colostrum comprend des lacténines (peroxydases), des transférines et du lysosyme, bactéricides. Il contient des enzymes, des hormones (folliculine, prolactine, ...) et des pigments. La



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

composition du colostrum évolue très vite, d’heure en heure, les albumines, les globulines, les sels minéraux et les vitamines diminuent et le lactose augmente (tableau 2).

Tableau 2. Évolution de la composition et de propriétés du colostrum de vache (en %) (Boubée, 1978 ; Meyer et Denis, 1999).

	Mise-bas	12h	24h	48h	96h	Lait
Solides totaux	27	14,5	12,7	11,5	11,9	13
Lipides	5,1	3,8	3,4	2,8	2,8	3,9
Protéines	17,6	6,0	4,5	3,7	3,8	3,3
Lactose	2,2	3,7	4,0	4,4	4,7	4,9
M. minérale	1,0	0,9	0,9	0,8	0,8	0,9
Densité à 15°C	1,067	1,037	1,034	1,031	1,033	1,032
Coagule à l'ébullition	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Non

Après plusieurs jours, il transforme en lait car sa composition est identique (tableau 3).

Tableau 3. Composition du colostrum par rapport au lait (Arsia, 2010).

	Densité	MG (g/kg)	Lactose (g/kg)	Protéines (g/kg)	Caséine (g/kg)	Vitamine A (UI/l)	Vitamine E (mg/l)	Magnésium (g/kg)	Zinc (mg/kg)	Sélénium (mg/kg)
Colostrum de vache	1,060	50	30	140	48	10 000	10	0,4	12	0,05
Lait de vache	1,032	39	49	31	25	1 000	1	0,12	3,6	0,02

4.2. Le lait

4.2.1. Définition

Aliment complet du jeune, le lait est un liquide complexe sous forme d’une émulsion de matière grasse dans une solution aqueuse comprenant de nombreux éléments dont les uns sont à l’état dissous, les autres sous forme colloïdale. Pour cela, le lait est constitué de quatre phases :

- Phase grasse : constituée de globules gras et de vitamines liposolubles (A, D) ;
- Phase colloïdale : une suspension de caséines sous forme de micelles ;
- Phase aqueuse : contient les constituants solubles (protéines solubles, lactose, vitamines B et C, sels minéraux, azote non protéique) ;
- Phase gazeuse : composée d’O₂, d’azote et de CO₂, dissous qui représentent ensemble environ 5 % du volume du lait ;



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire**4.2.2. Composition chimique du lait**

Les acini produisent le lait à partir du sang mais la composition de ces deux liquides est très différente. Les laits secrétés par les différentes espèces de mammifères présentent des caractéristiques communes et contiennent les mêmes catégories de composants : eau, protéines, lactose, matières grasses (lipides) et minérales. Cependant, les % respectives de ces composants varient largement d'une espèce à l'autre (tableau 4).

Tableau 4. Composition chimique moyenne (g/l) du lait de différentes espèces (Alves de Oliveira, 2007).

	Matière sèche (MS)	Matière Protéique (MP)	Lipides (MG)	Lactose	Cendres (MM)	Calcium (Ca)	Phosphore (P)
Vache	132	35	38	50	7,2	1,25	0,95
Chèvre	115	34	35	45	8	1,35	1
Brebis	185	60	70	45	8,7	1,9	1,5
Buffle	174	38	77	48	7,8	1,8	1,8
Jument	105	25	16	61	4,5	1	0,6
Femme	120	13	39	70	2	0,3	0,15

4.2.2.1. La matière grasse (TB)

Les matières grasses sont présentes dans le lait sous forme d'une émulsion de globules gras. La teneur en matières grasses du lait est appelée taux butyreux (TB). Les lipides (fraction saponifiable) constituent l'essentiel de la matière grasse (>98 %). Le tableau 5 détaille à la fois la teneur (par 100 g de MG) et la (ou les) localisation (s) principale(s) des lipides du lait.

Tableau 5. Constituants lipidiques (g/100g de MG) du lait de vache et localisation dans les fractions physicochimiques (FAO, 1998).

Constituants lipidiques	Proportions	Localisation
Triglycérides	96-98	Globule gras
Diglycérides	0,3-1,6	Globule gras
Monoglycérides	0,0-0,1	Globule gras
Phospholipides	0,2-1,0	Membrane du globule gras et lactosérum
Cérébrosides	0,0-0,08	Membrane du globule gras
Stéroïdes	0,2-0,4	Globule gras
Acides gras libres	0,1-0,4	Membrane du globule gras et lactosérum
Esters du cholestérol	Traces	Membrane du globule gras
Vitamines	0,1-0,2	Globule gras

De tous les composants du lait de vache, les lipides sont ceux qui, quantitativement et qualitativement, varient le plus. Les taux moyens précisés dans la littérature (35g/litre)



peuvent être retenus en pratique industrielle lorsque le lait est un mélange provenant de plusieurs animaux.

La composition lipidique du lait comprend deux grands groupes : les lipides simples (les glycérides) et les lipides complexes (les phospholipides).

L'origine des acides gras du lait est double :

- Les acides gras dont la chaîne carbonée contient de 4 à 12 atomes de carbone sont synthétisés par la mamelle à partir de précurseurs sanguins : l'acétate et le butyrate d'origine ruminale. Ces acides gras sont nettement plus abondants dans le lait des ruminants que dans le lait des monogastriques ;
- Les acides gras dont la chaîne carbonée contient 18 et plus atomes de carbone sont directement prélevés dans le plasma sanguin. Ils proviennent de l'alimentation, des réserves adipeuses ou d'une synthèse dans d'autres tissus que la mamelle ;
- Les acides gras à 14 et 16 atomes de carbone proviennent soit d'une synthèse *de novo* par la mamelle soit d'un prélèvement dans le flux sanguin ;

4.2.2.2. Les matières azotées totales (MAT)

La dénomination « matières azotées totales » regroupe les protéines (taux protéique « TP »), ainsi que l'azote non protéique (dont l'urée). Le TP est une caractéristique importante du lait. Comme le taux butyreux, le TP conditionne la valeur marchande du lait, plus le TP sera élevé par rapport à une référence et plus le lait sera payé cher au producteur. En effet plus le taux protéique (TP) est élevé et plus le rendement de transformation fromagère sera bon. La teneur totale avoisine 34 à 35 g/l.

Les protéines du lait représentent 95% des matières azotées totales. Les 5% restants sont constitués de :

- Acides aminés libres et de petits peptides ;
- Azote non protéique, essentiellement de l'urée (0,3 à 0,4 g/l) mais aussi de la créatinine, de l'acide urique,...

Les protéines sont constituées soit d'acides aminés seulement (β -lactoglobuline, α -lactalbumine), soit d'acides aminés et d'acide phosphorique (caséines α et β) avec parfois encore une partie glucidique (caséine k), voire le tableau 6. Les protéines du lait forment un ensemble assez complexe constitué de 80% de caséines, et de 20% de protéines solubles



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

(lactalbumines, lactoglobulines, sérum albumines, immunoglobulines...). Ces protéines ont des origines différentes :

- 90% des protéines du lait sont synthétisées par la mamelle (et sont spécifiques du lait), les caséines sont entièrement synthétisées par la mamelle, les lactoglobulines sont des protéines sanguines modifiées par la mamelle.
- 10% des protéines du lait (sérum albumines, immunoglobulines) proviennent directement du sang.

Tableau 6. Composition moyenne et distribution des protéines du lait (FAO, 1998)

	Moyennes absolues (g/l)	Moyennes relatives (%)
Matières azotées totales	34	100
Protéines	32	94
Caséine entière (protéine non soluble)	26	82
Protéines solubles (PS) :	6	18
α - lactoglobuline (22 % des PS)	2,7	45
β -lactalbumine (55 % des PS)	1,5	25
Sérum-albumine (7 % des PS)	0,3	5
Immunoglobulines	0,7	12
Substances azotées non protéiques	2	6

5. Facteurs de variation de la production laitière (exemple de la vache)

Même nourries de la même manière, les vaches laitières ont des lactations dont le total varie avec 4 principaux facteurs.

5.1. Facteurs de variation des quantités produites

Numéro d'ordre de lactation (N° lactation) : en général, la production laitière s'intensifie d'une lactation à l'autre jusqu'à la 3^{ème} ou 4^{ème} lactation, et même au delà, pour diminuer un peu à partir de la 6^{ème} ou 7^{ème} lactation. L'âge au premier vêlage joue également un rôle, une génisse vêlant tôt (moins de 30 mois par exemple) a généralement une production nettement inférieure, et cette production inférieure peut se répercuter sur les lactations suivantes, si l'alimentation n'est pas suffisante ;

Intervalle vêlage-saillie (IVS) : la production laitière diminue au bout de 4 mois de gestation environ sous l'effet des œstrogènes produits par le placenta et de leur action inhibitrice sur la sécrétion de prolactine. Plus tard, il y aura concurrence pour l'alimentation entre le fœtus et le lait, diminuant encore la production journalière. Plus on retarde donc la date de nouvelle fécondation, plus la production totale de la lactation est augmentée.



Chapitre 1. Anatomie et fonctionnement de la glande mammaire

Mais cela retarde d'autant plus la lactation suivante et cela n'est pas forcément intéressant. Les éleveurs laitiers adoptent donc en général un intervalle vêlage-saillie fécondante (IVSF) de 90j, ce qui correspond à un vêlage tous les ans ;

Durée du repos mammaire : si la vache vêle à nouveau sans avoir été tarie, elle n'a pu reconstituer ses réserves et la nouvelle lactation en souffrira. La durée idéale de tarissement est de 60j. Durant cette période, la vache bénéficie d'une aptitude spéciale à accumuler les réserves énergétiques (graisses), azotées (muscles), minérales (os) et vitaminique (principalement dans le colostrum). Cette aptitude est souvent nommée « anabolisme gravidique » ou « anabolisme de gestation » ;

Période de vêlage : il semble que les lactations suivant un vêlage de fin d'hiver-printemps (mise à l'herbe considérable) soient plus élevées que les lactations suivant des vêlages d'été-automne.

5.2. Facteurs de variation de la composition du lait

La composition chimique du lait est très variable selon plusieurs facteurs :

L'espèce, la race et l'individu : les différences entre races sont parfois importantes. Quant aux différences entre individus, elles sont réelles d'où la possibilité de sélection des reproducteurs mâles et femelles donnant des descendants au lait plus ou moins riches en matières grasses ou en matières azotées ;

Le stade de lactation : chez la vache, la chèvre et la brebis, les taux de MG et de MA varient à peu près en sens inverse de la production de lait. La teneur en lactose par contre varie très peu (figure 14) ;

L'alimentation : c'est vrai surtout pour les MG. Une alimentation avec beaucoup de concentré abaisse le taux butyreux (TB), les céréales des concentrés développent la fermentation propionique (production de C3) défavorable au TB. Les foin et ensilages et plus généralement les fourrages celluloseux, développent davantage la fermentation acétique (C2) plus favorable au TB.

La mise à l'herbe au printemps s'accompagne souvent d'une chute du TB qui s'explique de 2 manières :



- L'augmentation de la production de lait fait que les taux de MG et MA sont inversement proportionnels à la quantité de lait produite ;
- Le faible taux de cellulose de l'herbe jeune engendre un manque de fermentations acétiques.

5.2.1. Variation de la teneur en matière grasse (variation du TB)

Pour le lait de vache, le taux butyreux se situe en moyenne, entre 35 à 45 g/l.

Le TB varie en fonction de :

- La race et la génétique de la vache : par exemple, le lait des vaches Normandes est plus riche que le lait des Prim'Holstein. Le lait des vaches de race Jersiaise est très riche en matières grasses ;
- Stade de lactation : au cours d'une lactation, le taux butyreux varie en sens inverse de la quantité journalière de lait produit, et c'est au pic de lactation que le taux butyreux est le plus faible au cours de la traite, c'est pourquoi la définition légale du lait précise que le lait est le produit de la traite intégrale ;
- La photopériode : le taux butyreux est plus faible en été lors des jours les plus longs ;
- L'alimentation :
 - Tous les facteurs alimentaires qui peuvent conduire à une acidose ruminale (excès d'amidon, déficit en cellulose brute (<17 %), défaut de fibrosité, défaut de transition alimentaire) peuvent provoquer une chute du taux butyreux ;
 - Les aliments riches en sucres simples (betteraves, mélasse, lactosérum, et dans une moindre mesure l'ensilage de maïs), s'ils ne sont pas distribués en excès (ce qui provoquerait une acidose) augmentent la production ruminale de butyrate, ce qui est très favorable à de bons TB ;
 - Les suppléments lipidiques de la ration des vaches laitières ont un effet variable ;



5.2.2. Variation de la teneur en matière protéique (TP)

Le taux protéique (TP) varie essentiellement en fonction de :

- La race : par exemple, le lait des vaches Normandes est plus riche que le lait des Prim'Holstein.
- La photopériode : le TP est plus faible en été lors des jours longs.
- L'alimentation :
 - Le principal facteur alimentaire est l'apport d'énergie. Si les besoins énergétiques de l'animal ne sont pas couverts, il y a une diminution du TP. Une sous- alimentation totale ou protéique provoque une chute du TP en plus d'une chute de la production laitière dans toutes les espèces ;
 - Chez la vache laitière, si la ration est riche en Énergie, la synthèse protéique est stimulée. Par contre, un excès de protéines alimentaires n'augmente pas le TP mais augmente le taux d'azote non protéique en particulier le taux d'urée. Le taux d'urée du lait est identique à celui du sang de la vache et peut être utilisé comme un indicateur d'une surnutrition ou sous-nutrition protéique ;
 - Chez les vache laitière très hautes productrices, l'apport d'acides aminés limitants (lysine, méthionine le plus souvent) protégés des dégradations ruminales (tourteaux tannés, acides aminés de synthèse protégés) peut permettre une augmentation modérée du TP (environ 1 g/kg).



CHAPITRE 2.

STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL DE PONTE

Les oiseaux se reproduisent par des œufs et dit ovipares. Ils nécessitent une incubation à l'extérieur du corps de la femelle. Les principales particularités anatomiques et physiologiques liées à la production d'œufs de la poule sont à présenter dans ce chapitre. Les chromosomes chez les différentes espèces d'oiseaux sont de type XX pour le mâle et XY pour la femelle (hétérozygote), à l'inverse des mammifères. Le nombre de chromosomes chez les oiseaux est génétiquement très élevé et peut atteindre une centaine (100), la poule domestique en possède 78 chromosomes.

1. Anatomie de l'appareil de ponte (chez l'espèce Gallus gallus)

1.1. Appareil génital du coq (rappel anatomique)

Les organes sexuels du coq sont internes, fixés en région sous lombaire, antérieurement aux reins. La taille des testicules dépend de la saison du fait que l'activité sexuelle des oiseaux est saisonnière. La production de semence augmente au printemps et diminue en automne et garde longtemps son pouvoir fécondant et reste en réserve dans les glandes utéro-vaginales. La figure 15 schématise l'appareil reproducteur du coq.

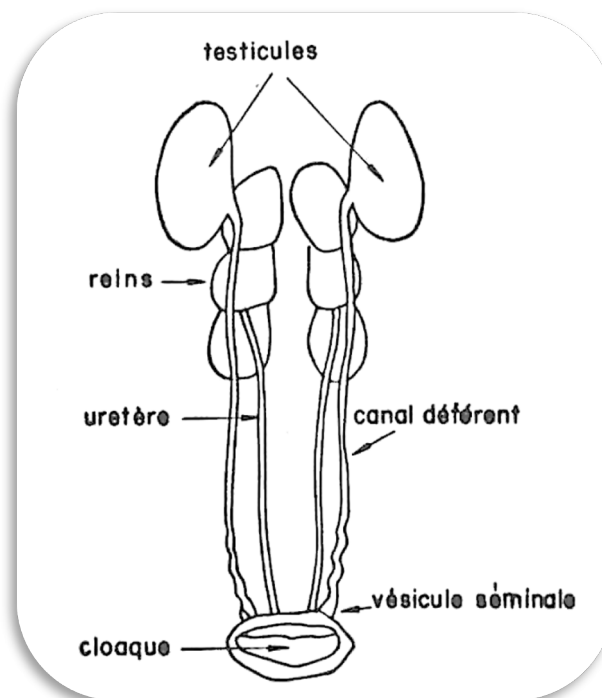


Figure 15. Appareil reproducteur du coq (Meyer et Rouvier, 2009)



1.2. Appareil génital de la poule

Chez presque toutes les espèces d'oiseaux, y compris la volaille, seuls l'ovaire et l'oviducte gauches sont fonctionnels. Bien que l'embryon femelle ait deux ovaires, seul celui de gauche se développe. Le droit régresse généralement au cours du développement et n'est pas fonctionnel chez l'oiseau adulte. Il y a eu des cas où l'ovaire gauche a été endommagé et le droit s'est développé pour le remplacer. L'appareil reproducteur de la poule comprend deux parties, ovaire et oviducte (figure 16).

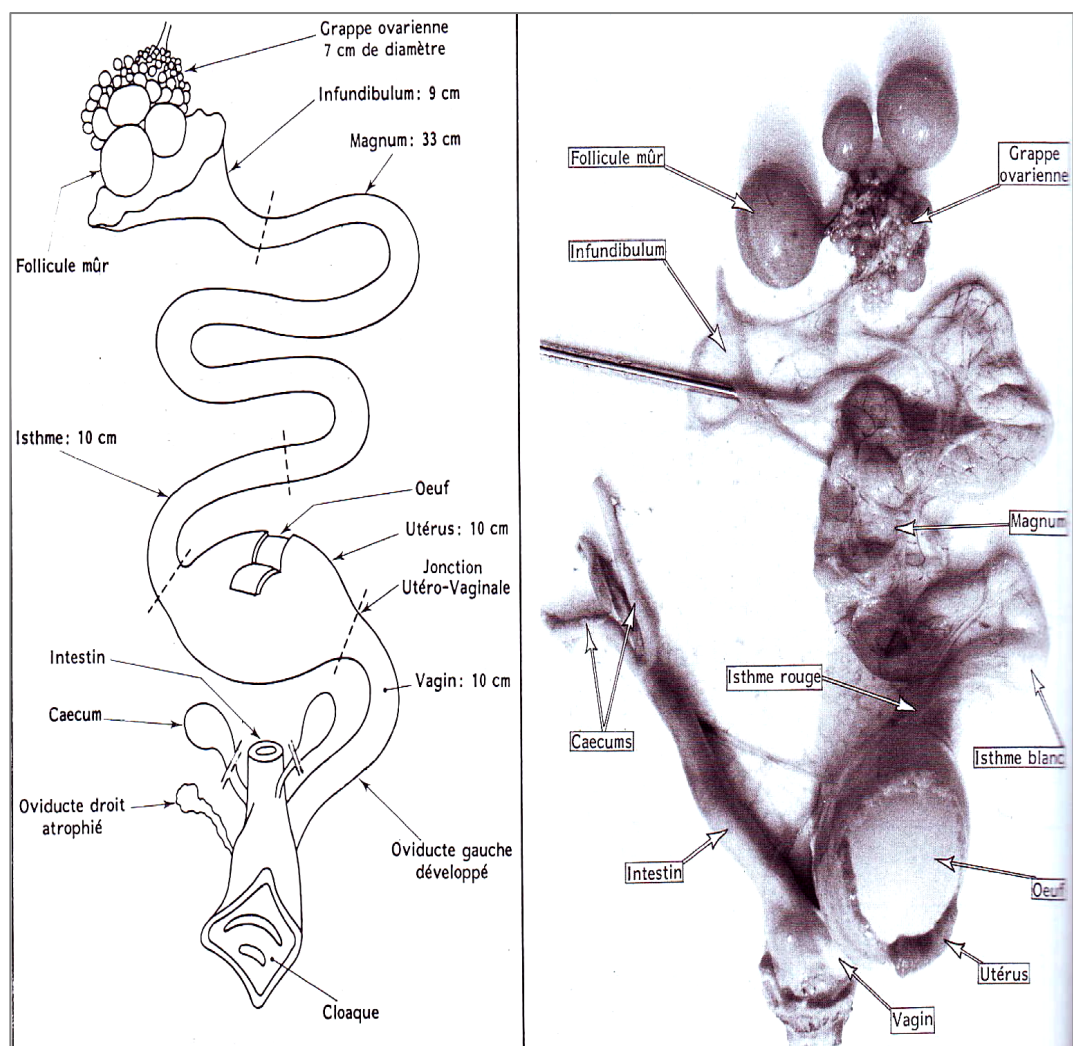


Figure 16. Anatomie de l'appareil génital de la poule (Soltner, 2001).



1.2.1. Ovaire

1.2.1.1. Structure et localisation

L'ovaire est situé à mi-chemin entre le cou et la queue de l'oiseau et attaché à l'arrière (figure 17). A l'éclosion, un poussin de poulette a des dizaines de milliers d'ovules. En phase de repos, l'ovaire est d'une structure ovale, allongée et aplatie. En période de ponte, l'ovaire forme une grappe ovarienne de 7 à 10 gros follicules en phase d'accroissement rapide et devient énorme en raison des follicules qui y sont présents à divers degrés de maturité (plus de 1000 visibles à l'œil nu). L'ovaire pèse alors jusqu'à 30g chez la poule. On peut observer aussi 1 ou 2 follicules vides au stade post-ovulatoire qui dégénèrent rapidement.

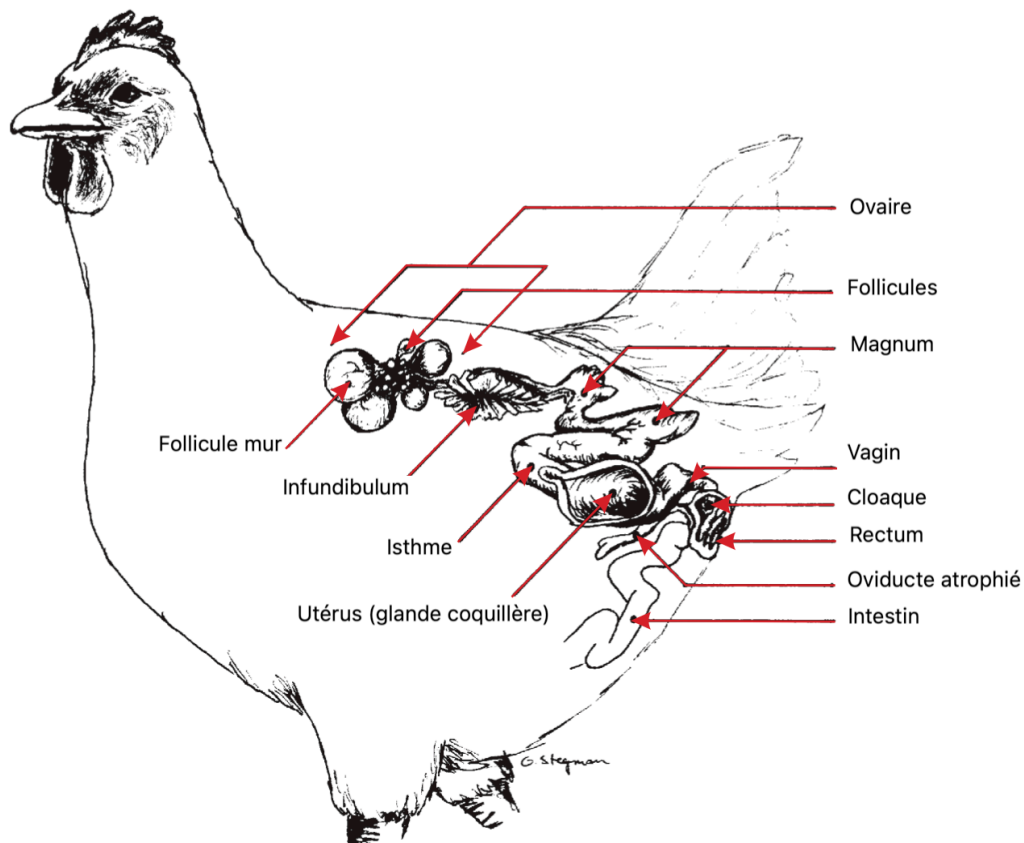


Figure 17. Localisation de l'appareil reproducteur d'une poule reproductrice



1.2.1.2. Follicules ovariens

Chaque follicule est fixé à l'ovaire par un pédicule contenant des vaisseaux sanguins irriguant la thèque, et des fibres nerveuses. Au niveau du stigma, les vaisseaux sanguins sont moins denses, ce qui évitera l'hémorragie lors de l'ouverture du follicule au moment de l'ovulation.

L'œuf de poule est un ovocyte télolécithe contenant une très grande quantité de vitellus ; réserves nutritionnelles qui assurent entièrement le développement de l'embryon jusqu'à l'éclosion. L'ovocyte se trouve à l'intérieur du follicule avec ses réserves nutritives. De l'intérieur vers l'extérieur, la membrane du follicule est formée de (figure 18) :

- Une couche péri-vitelline sécrétée par la granulosa ;
- Une couche mono-cellulaire appelé granulosa ;
- Une couche basale ;
- Deux thèques, interne et externe renfermant des cellules interstitielles ;
- Une couche de tissu conjonctif (sauf au niveau du stigma) ;
- Un épithélium superficiel ;

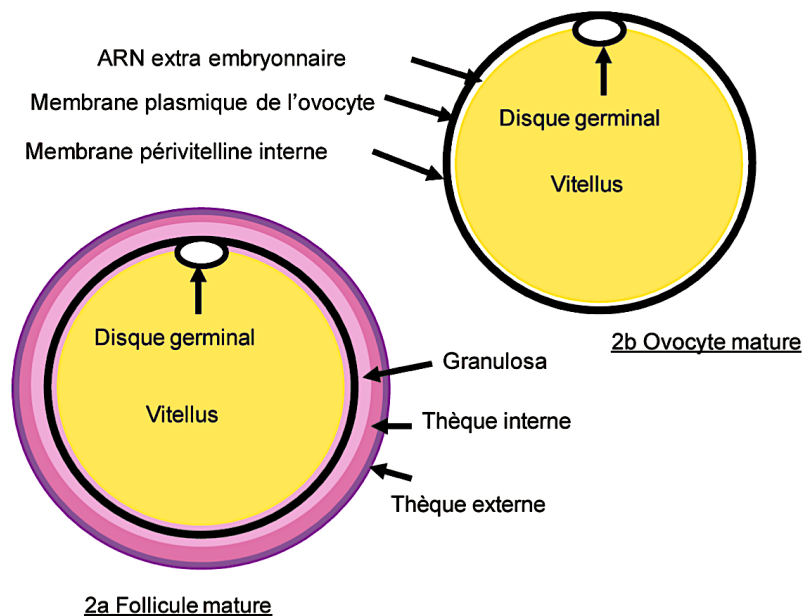


Figure 18. Follicule en phase d'accroissement rapide, et ses enveloppes (Blesbois, 2011).

1.2.2. Oviducte

L'oviducte apparait comme un tube flexueux de 70cm et 40g environ chez la poule, d'aspect homogène extérieurement et, de couleur rose pâle. Des fibres musculaires lisses, des vaisseaux sanguins, des nerfs, tout est prévu à la fois pour les sécrétions de l'oviducte, et pour la progression de l'œuf.

L'épithélium interne de l'oviducte comporte 3 particularités :

- Des glandes tubulaires assurant à chaque niveau de l'oviducte la sécrétion de composés protéiques spécifiques (protéines du blanc, fibres des membranes coquillères, trame protéique de la coquille, cuticule),
- Des cellules ciliées ; qui interviennent dans la remontée des spermatozoïdes vers l'ovaire,
- Des nids spermatiques ; replis de la muqueuse interne, permettant à des amas de spermatozoïdes de s'accumuler en réserve.

D'un point de vue histologique et physiologique, l'oviducte de la poule adulte est composé de différents segments (figures 16 et 17) :

L'infundibulum ou « pavillon » : mesurant 9cm de long et situé dans la partie haute de l'oviducte, en forme d'entonnoir et ouvert à son extrémité la plus large. Sa paroi est particulièrement fine et sa muqueuse a une fonction sécrétoire (dépôt de protéines formant la membrane péri-vitelline externe de l'œuf MPVE) ;

Le magnum (30 à 35 cm de long) : constitue la partie la plus longue de l'oviducte, à paroi très extensible. Sa muqueuse interne présente des plis très importants dont l'épaisseur peut atteindre 5mm, très riche en glandes sécrétrices de l'albumen (blanc d'œuf). Dans sa partie inférieure, le magnum est séparé de l'isthme par un net rétrécissement de son diamètre ;

L'isthme (environ 15 cm de long) : légèrement plus étroit que le magnum, de couleur très comparable à celle du magnum dans la partie haute (isthme blanc), la muqueuse devient rougeâtre dans la région proche de l'utérus (isthme rouge). Le rôle, est la fabrication des membranes coquillères ;

L'utérus (10 à 12 cm de long) : appelé glande coquillère, c'est la partie la plus épaisse de l'oviducte, de forme plus ou moins arrondie, ses parois épaisses contiennent une



musculature très développée. La muqueuse utérine est responsable de la sécrétion des constituants de la coquille ;

La jonction utéro-vaginale (1 à 2 cm de long) : elle possède une forme évasée, se rétrécissant dans la partie basse. Elle est rattachée à l'utérus par une structure fibreuse épaisse. Cette région joue un rôle essentiel dans le stockage prolongé des spermatozoïdes et sélection (figure 19). Après accouplement ou insémination artificielle, environ 1% du sperme total est transporté jusqu'à ces glandes, où les spermatozoïdes resteront stockés (figure 20) en conservant leur fécondance pendant une durée maximum de 21j chez la poule, 60j chez la dinde, ... (durée variable selon les espèces de volailles) ;

Le vagin (environ 10 cm de long) : partie la plus distale de l'oviducte, débouchant dans le cloaque. Il est constitué d'une couche importante de tissus musculaires qui permettront l'oviposition.

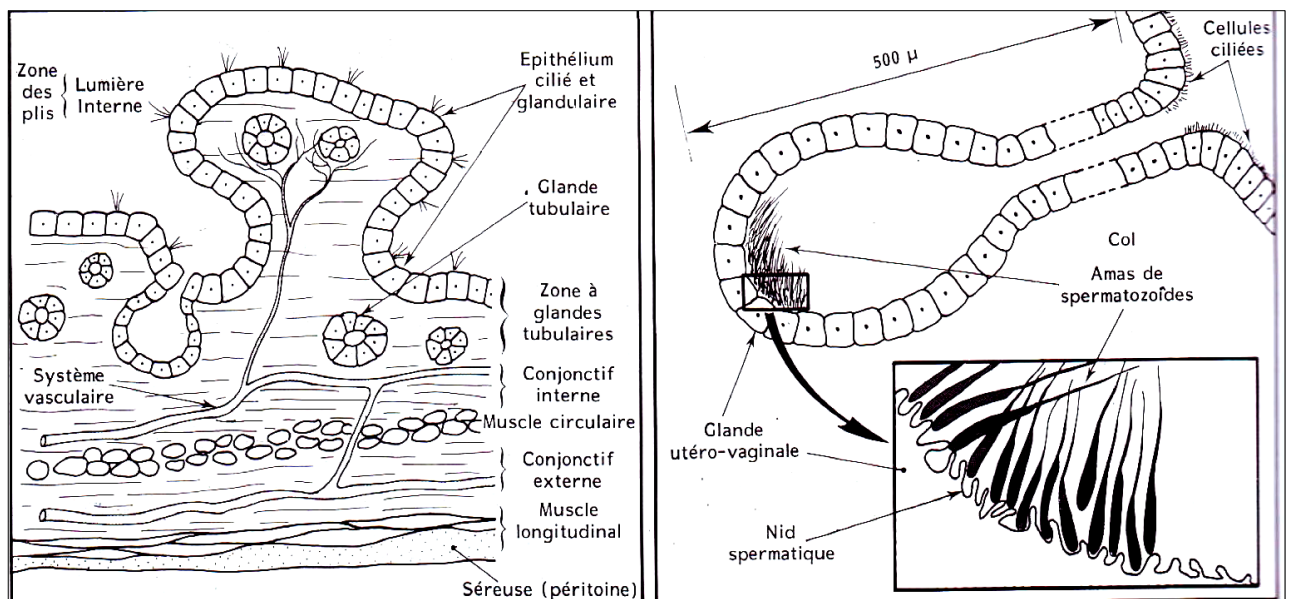


Figure 19. À gauche : structure de la paroi de l'oviducte ; À droite : nids spermatiques à l'intérieur d'une glande utéro-vaginale (Soltner, 2001).



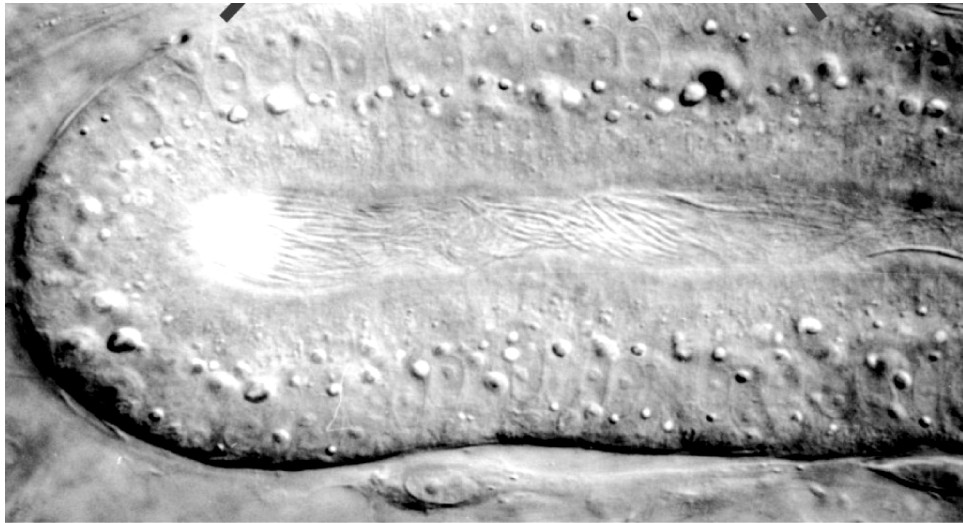


Figure 20. Glande utéro-vaginale remplie de spermatozoïdes (Blesbois, 2011)

2. Physiologie de la ponte

La formation de l'œuf démarre dans la gonade embryonnaire pour se terminer chez la poule en ponte. L'ovaire est responsable donc de la gamétogénèse, la vitellogenèse et la synthèse d'hormones sexuelles, en harmonie avec les hormones gonadotropes émises par l'hypophyse. La formation d'un œuf s'effectue en deux grandes étapes :



Vitellogenèse : formation du vitellus de l'ovocyte au niveau de l'ovaire, et



Formation du blanc et des enveloppes de l'œuf dans les différents segments de l'oviducte.

2.1. Ovogenèse

Vers le 8^{ème} jour de la vie embryonnaire du poussin, l'ovogenèse débute une période d'activité mitotique intense des ovogonies. L'ovogonie accède ensuite à une période d'accroissement produisant ainsi des ovocytes I bloqués tous en diploène de prophase de première division de méiose pendant des mois jusqu'à l'âge de maturité sexuelle.

A la maturité sexuelle et 24h avant l'ovulation, il intervient dans le follicule mûr prêt à ovuler la fin de la première division de méiose en donnant ovocyte II (n chromosome) avec premier globule polaire (GP1). Parallèlement, l'ovocyte II ainsi formé est ovulé et reste bloqué à son tour au stade de la métaphase de 2^{ème} division de méiose. C'est la fécondation qui déclenche la reprise et la fin de la méiose de l'ovocyte II avec émission du 2^{ème} globule polaire (GP2).



L'ovotide haploïde est alors un stade fugace puisque la fécondation rétablie dans l'heure qui suit la diploïdie de l'espèce à la faveur de la fusion des pronucléus, mâle et femelle.

Le principe de la méiose est le même pour la spermatogenèse et l'ovogenèse, c'est à dire la réduction chromatique formant des gamètes haploïdes. Cependant, alors que la spermatogenèse élabore 4 spermatozoïdes à partir d'un spermatocyte I, l'ovogenèse n'aboutit à la formation que d'un seul ovule à partir d'un ovocyte I, plus trois globules polaires sans utilité pour la reproduction.

2.2. Vitellogenèse

La vitellogenèse est la constitution du vitellus (contenant des réserves endogènes et exogènes) de l'ensemble des éléments à l'origine de l'œuf. En biologie, cette phase d'un cycle plus complet (méiose) contribue à l'accumulation d'organites, de métabolites, d'ARN, de protéines et du vitellus.

2.2.1. Physiologie de la formation du vitellus

La croissance pondérale de l'ovocyte est assurée par l'accumulation de réserves nutritionnelles sous forme de vitellus au niveau de l'ovaire.

La FSH stimule les cellules folliculaires qui répondent en sécrétant l'œstradiol. Ce dernier est repris par la voie sanguine jusqu'au foie et, les cellules hépatiques répondent à leur tour en produisant une molécule de grande taille appelée vitellogénine, qui est un précurseur du jaune d'œuf qui transporte les protéines et certains lipides du foie à travers le sang vers les ovocytes en croissance où ils font partie du jaune. Les cellules folliculaires incorporent la vitellogénine et la transmettent à l'ovocyte via des récepteurs membranaires initiateurs de l'endocytose (figure 21).

Les grains de vitellus s'accumulent dans le cytoplasme à partir de la périphérie, lieu de l'endocytose. Leur répartition est ensuite régionalisée en fonction de leur taille. Les petites plaquettes vitellines se répartissent dans l'hémisphère animal et les grandes se situent dans l'hémisphère végétatif. Cette polarité explique en partie le positionnement de la vésicule germinative dans l'hémisphère animal, là où les plaquettes vitellines sont plus petites et moins denses. Le vitellus constitue donc les réserves nutritionnelles qui seront dégradées au cours de l'embryogenèse et notamment pendant l'organogenèse, procurant ainsi aux cellules embryonnaires une parfaite autonomie quant à leurs besoins énergétiques.



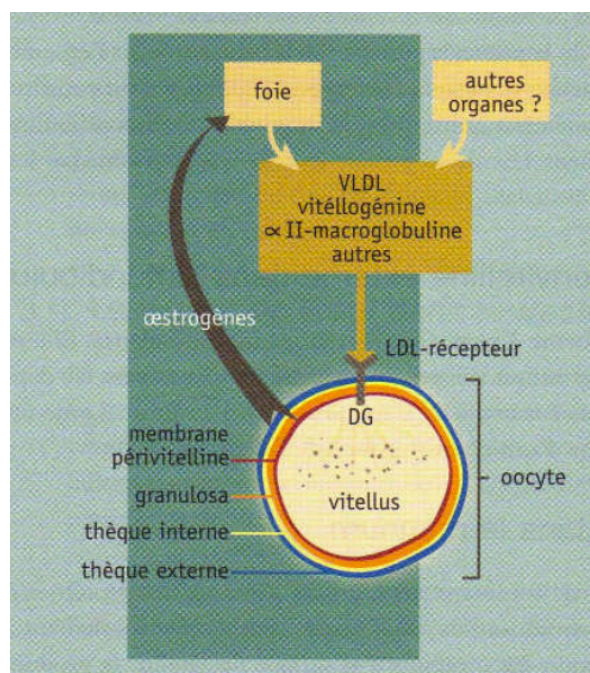


Figure 21. Représentation schématique de la formation du vitellus dans l'ovocyte (Batellier *et al*, 2005).

2.2.2. Étapes de la vitellogenèse

L'accumulation du jaune dans un follicule ovarien est un très long processus qui se déroule en 3 phases (figure 22) :

Phase initiale d'accroissement lent : commence dès la vie embryonnaire, le petit ovaire contient dès l'éclosion tous les oocytes (1-2 centième de millimètre) pour la vie de la poule. Un diamètre qui passe à 1mm en 4-5 mois après dépôt de quelques gouttes de lipides. À ce stade, la croissance de tous les ovules s'arrête pour des mois, voire des années ;

Phase intermédiaire : commence pour les follicules sélectionnés dont la taille passe en 60j de 1 à 4mm par dépôt de protéines, formant avec les gouttelettes de lipides le vitellus blanc ;

Phase de grand accroissement : se déroule les jours précédant l'ovulation, 6-14j chez la poule, 11-15j chez la pintade, 5-7j chez la caille. Le poids du follicule passe de 0,2 à 15-18g ;

Sur l'ovaire d'une poule, 8 à 10 follicules environ sont simultanément en phase de grand accroissement (correspondant aux œufs à pondre au cours d'un seul cycle), avec un décalage



d'une journée (24-26h). Le dépôt du jaune se fait en couches concentriques tandis que migre vers le sommet le disque germinatif (ou pôle animal), laissant à partir du centre une trace dit latèbre ;

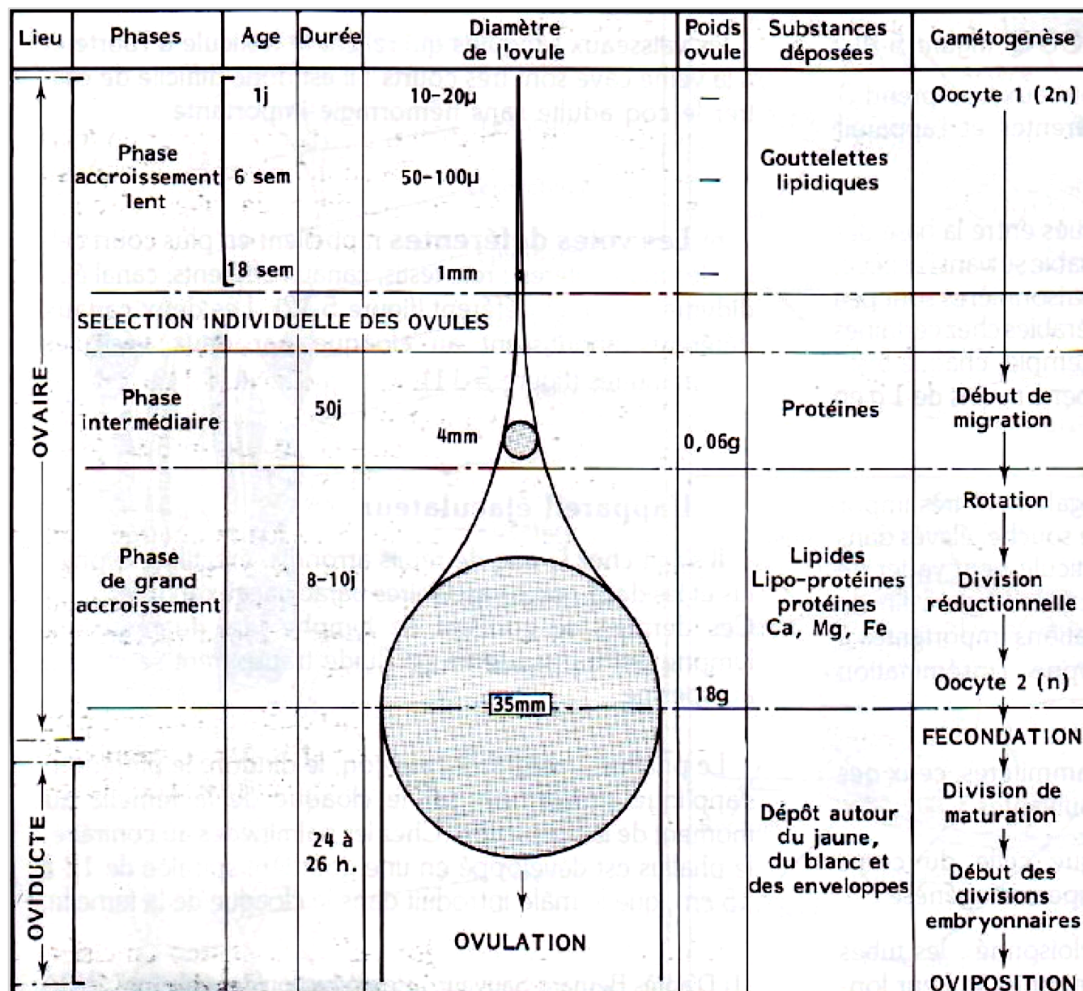


Figure 22. Phases de la croissance du jaune de l'œuf (Soltner, 2001)

2.2.3. Origine et composition biochimique des constituants du jaune de l'œuf

Le jaune d'œuf est une émulsion d'eau, de lipoprotéines, de minéraux et de pigments, qui sont toutes en provenance du foie. Ce dernier synthétise 2,5g de protéines par jour à destination du jaune, ce qui fait que toute altération, même brève du fonctionnement hépatique de la poule au cours de la phase de grand accroissement se répercute sur 4 à 7 œufs minimum. L'origine hépatique des constituants du jaune explique que la teneur en certains d'entre eux (surtout les acides gras) puisse dépendre de l'alimentation.



Le jaune d'œuf représente près de 30% du poids de l'œuf entier, il contient plus de 50 % de matière sèche et tous les lipides de l'œuf. Le jaune est principalement composé de lipides et protéines. Les lipides représentent 65% de MS et se répartissent entre les triglycérides (62%), les phospholipides (33%) et le cholestérol (< 5%). Les protéines représentent 16% de MS. La majeure partie des protéines est associée aux lipides pour former les lipoprotéines de basse densité (LDL) et des lipoprotéines de haute densité (HDL). Le reste des protéines se présente sous forme libre et correspond à des protéines globulaires (livétine, phosvitine et protéines mineures).

2.3. Formation des composants de l'œuf

La fonction de l'oviducte de l'oiseau femelle a une double fonction :

- Récupération de l'ovocyte mature, puis de l'entourer successivement d'une MPVE, du blanc d'œuf, des membranes coquillères, la coquille et la cuticule. L'ensemble est indispensable au développement de l'embryon (figure 23) ;
- Assurer la remontée des spermatozoïdes vers le site de fécondation, à abriter cette fécondation puis à soutenir les premières divisions zygotiques jusqu'à l'oviposition quand l'embryon a alors 30 à 50000 cellules.

L'oviducte a adopté une compartimentation très précise et spécialisée (figures 16 et 23), en haut l'infundibulum et en bas vagin et cloaque :

Dans l'infundibulum (durant 20mn) (site de fécondation) : à l'ovulation, l'infundibulum déclenche des contractions qui le conduiront à happer l'ovocyte mûr encore sur la grappe ovarienne. Il présente aussi une zone sécrétoire responsable du dépôt d'une extra-couche de membrane périvitelline (MPVE) de nature glycoprotéique qui protège le jaune du transfert d'eau en provenance du blanc. Les principaux composants de la MPVE sont en premier, du lysozyme (60% de la MS), un complexe à base d'ovomucine équivalente à celle du blanc d'œuf, et deux protéines basiques (vitellin membrane outer I ; VMO I et la vitellin membrane outer II ; VMO II).



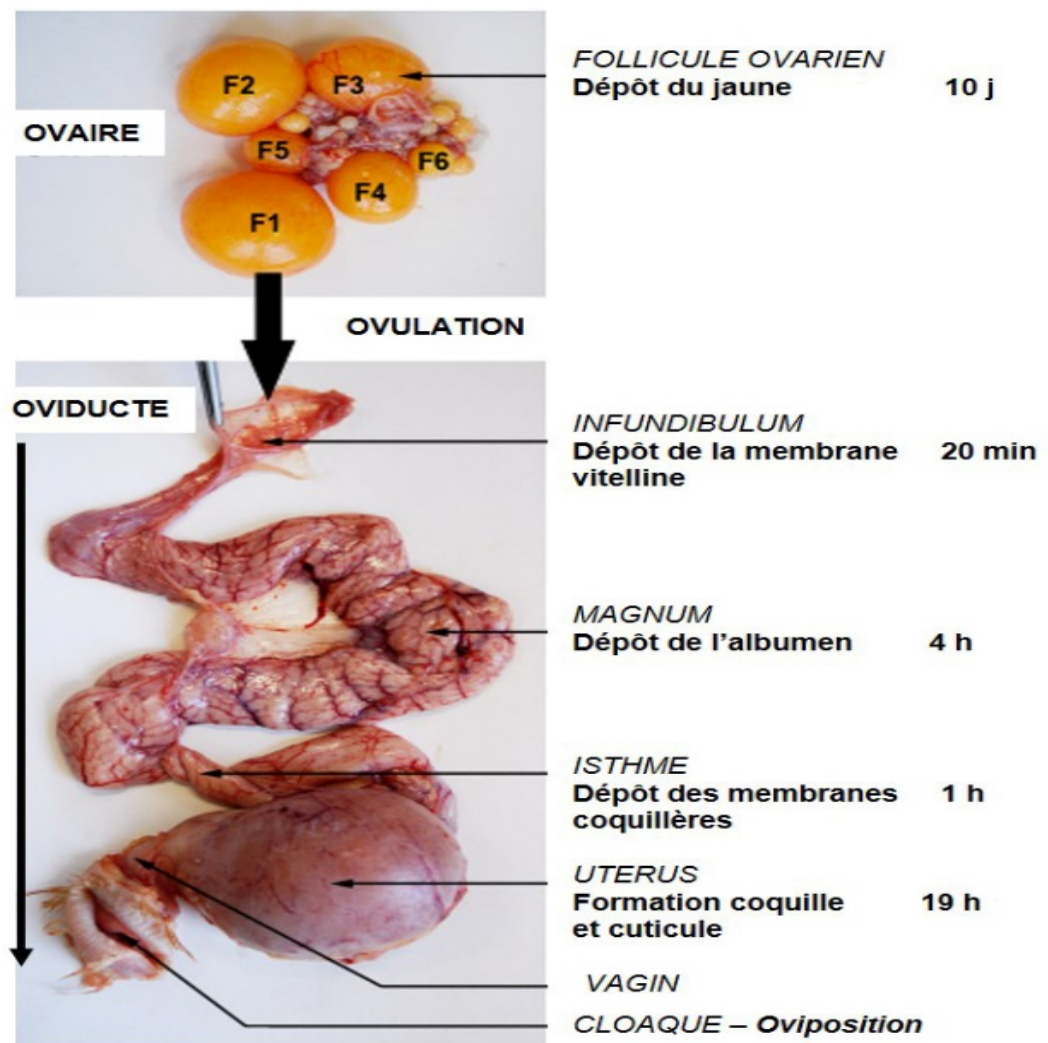


Figure 23. Système reproducteur de la poule et résumé des étapes de la formation de l'œuf dans chacun des compartiments de l'oviducte (Nys et Guyot, 2011 cité par Bécot *et al*, 2021).

Dans le magnum (durant 3h 30) (lieu de sécrétion des protéines du blanc) : après dépôt de la MPVE, l'ovocyte fécondé ou non s'entoure alors de l'albumen (blanc d'œuf). Toutes les protéines de l'albumen sont synthétisées, puis sécrétées localement par les glandes sécrétoires du magnum (figure 24). La distension associée au passage de l'œuf en formation provoque la sécrétion rapide de ces protéines. L'albumen ne contient pas de lipides et est constitué à 88% d'eau, de glucose libre (3,5% de MS) et de protéines (90% de MS) dont l'ovalbumine qui représente plus de 50% des protéines. Si l'ovocyte a été fécondé, la fusion des pronucléus mâle et femelle se produit 3h après la fécondation, lorsque l'œuf est encore dans le magnum.



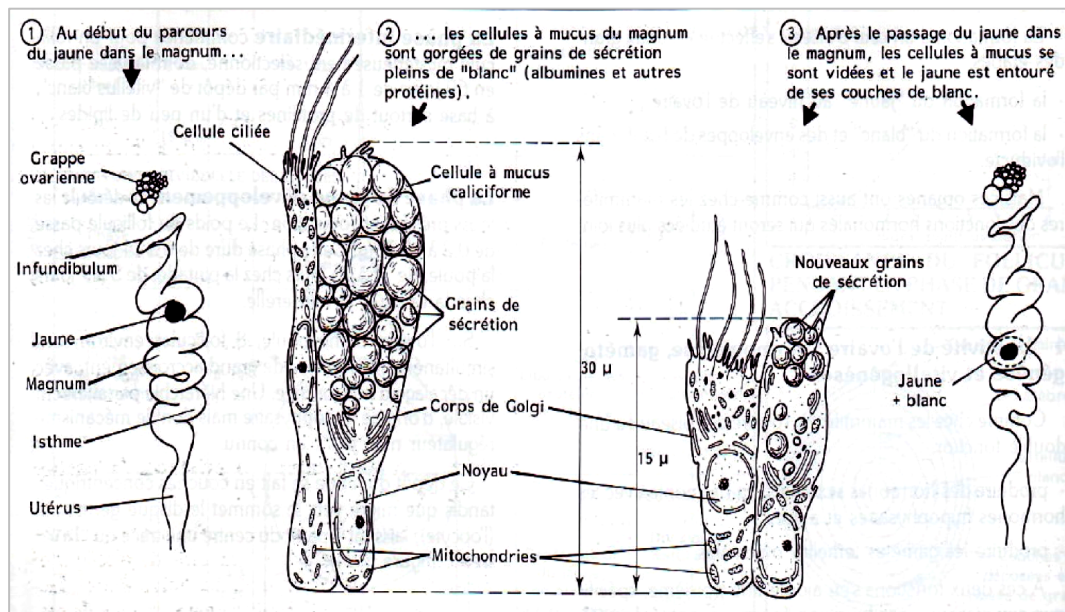


Figure 24. Cellules sécrétrices du magnum et leur vidage lors du passage du jaune (Soltner, 2001).

Dans l'isthme (lieu de sécrétion des membranes coquillères) (durant 1h15) : l'isthme est le principal lieu de sécrétion des membranes coquillères (interne et externe) et de la partie inférieure de la matrice de la coquille (couche mamillaire). Cette dernière se forme au niveau de l'isthme rouge, plus rétrécie que l'isthme blanc. La première division du zygote se produit au moment où l'œuf arrive dans l'isthme, plus de 4h après la fécondation. Les divisions du zygote vont alors s'enchaîner à un rythme très élevé ;

Dans l'utérus (glande coquillère) (durant environ 21h) : à la sortie de l'isthme l'œuf est ridé, et c'est pendant les 6-7 premières heures que la formation de l'albumen s'achève par imbibition ou «plumping», correspondant à une hydratation des protéines du blanc et un dépôt dans le blanc de sels minéraux (sodium, potassium, bicarbonate de calcium) par osmose (la taille de l'albumen est multipliée par deux). Les membranes coquillères sont mises sous tension et que la coquille minéralisée se dépose à une vitesse de 300mg / heure (au cours des 13-15 h restantes) ;

Dans l'utérus, ils apparaissent les différentes couches du blanc d'œuf (blanc épais et blanc liquide) et les chalazes, résultant d'une rotation de l'œuf. La coquille ainsi formée (composée à 95% de minéraux) est constituée majoritairement de sels de calcium (CaCO_3) et pèse environ 6g et, elle est recouverte d'une cuticule organique.



Les cristaux de carbonate de la coquille sont dérivés du calcium sanguin (sous forme d'ions de Ca^{++}) lié au citrate ou à des protéines.

Dans le vagin (durant 1/4h) : le vagin n'a pas de rôle important dans la formation de l'œuf, mais une sécrétion de cuticule plus ou moins pigmentée qui précède l'arrivée de l'œuf de 2 à 3h. Par suite d'un accroissement des contractions utérines (sous effet de la progestérone), l'œuf passe dans le vagin, puis expulsé à l'extérieur (oviposition).

L'accouplement ou l'IA sont très déconseillées dans les deux heures qui précèdent ou qui suivent l'expulsion de l'œuf car les spermatozoïdes ne réussissent alors pas à remonter à contre-courant pour accéder aux glandes utéro-vaginales.

La figure 25 schématise les différents constituants de l'œuf de poule.

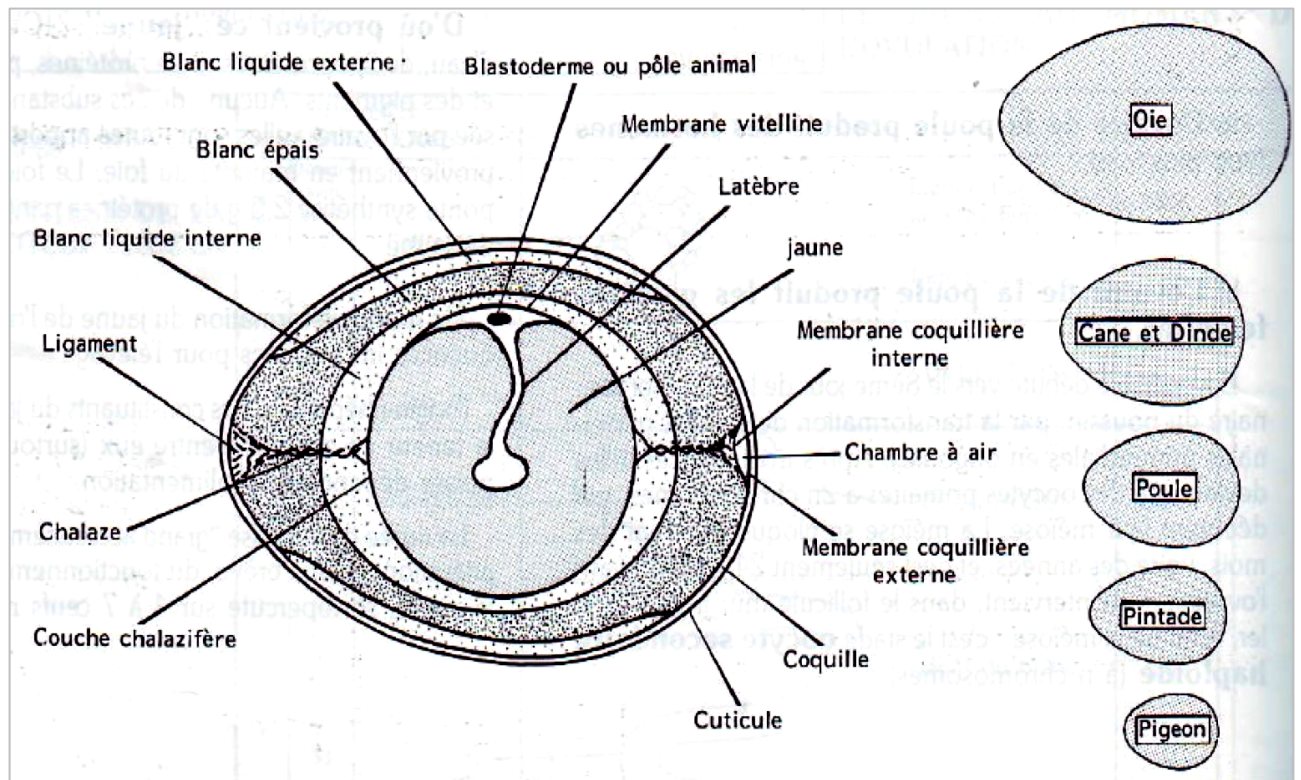


Figure 25. Schéma de l'œuf de poule (Soltner, 2001).



3. Courbe de ponte

Les poules pondeuses commencent à pondre à partir de l'âge de 4-6 mois environ (maturité sexuelle). Au démarrage, elles pondent des petits œufs, puis au bout de 15 jours environ, les œufs auront une taille normale.

3.1. Cycle de ponte

Les séquences d'ovulation et d'oviposition sont soumises à un rythme journalier (effet de luminosité), éclairément de 16 heures par jour. La poule pond un œuf chaque jour pendant 3, 4 ou 5 jours, ou plus, toujours un peu plus tard chaque jour. Puis elles s'arrêtent durant un jour (quelque fois plus). Cet arrêt est dû à la fin d'une série de ponte, alors la poule fait une pause de 26h pour mûrir intérieurement et être capable de produire de nouveaux œufs.

Le cycle se traduit alors par les séries de ponte qui sont les fréquences relatives des jours avec oviposition et des jours de pause pendant une période donnée. Les séries de ponte traduisent l'intensité de ponte individuelle de la poule. À l'intérieur d'une série, chaque oviposition est suivie 20 à 30 minutes plus tard d'une nouvelle ovulation, il n'y a donc en principe jamais deux œufs présents simultanément dans l'oviducte.

Tous les 26h environ, il apparaît sur l'ovaire un follicule mur dominant qui secrète de la progestérone en réponse au premier pic de LH qui suit l'extinction de la lumière. Le pic de LH apparaît toutes les 24h. En absence de follicule mur qui dépendra à la décharge de la LH, l'ovulation sera bloquée et le pic prèovulatoire de LH ne peut exister. La succession des ovulations et des ovipositions dans une série de 3 œufs encadrées de 2 jours de pause peut donc être représentée graphiquement (figure 26).

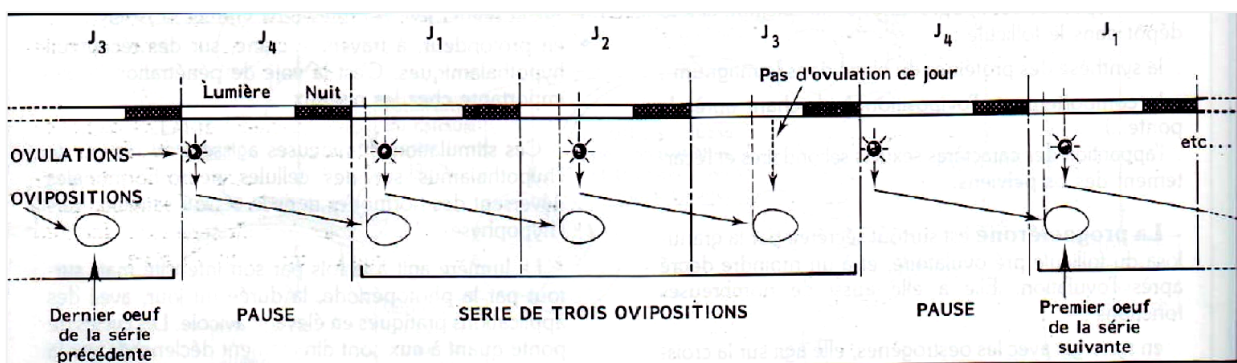


Figure 26. Succession des ovulations et des ovipositions dans une série de 3 œufs encadrés de deux pauses d'un jour (jour 16h / nuit 8h) (Soltner, 2001).



3.2. Fin du cycle de ponte

La fin d'un cycle de ponte se caractérise par l'apparition de la mue, durant laquelle la ponte diminue voire s'arrêter complètement, les poules mangent peu et perdent alors leurs plumes pour laisser place aux nouveaux.

La mue a généralement lieu en automne ou en hiver et dure entre 2 et 3 mois (3 semaines en cas de mue naturelle), ce sont surtout les jours plus courts qui la déclenchent, car la poule a besoin de 14 à 16h de lumière continue par jour pour que son cycle de ponte soit fonctionnel. Donc, c'est un phénomène physiologique normal indiquant une période de repos sexuel induite par les hormones (prolactine notamment). Dans la nature, toutes les poules pondeuses ne muent pas en même temps, mais avec un décalage de quelques jours ou de quelques semaines. Ensuite, l'équilibre hormonal est restauré, les valeurs d'avant la mue sont rétablies et la 2^{ème} phase de ponte commence.

3.3. Phases de la courbe de ponte

En élevage, la représentation des performances des pondeuses s'exprime avec le taux de ponte « ou intensité de ponte (IP) » : c'est le nombre d'œufs pondus par un lot de poules pendant leurs cycle de production (40 à 42 semaines). Le taux de ponte peut s'exprimer sur un graphique, en réalisant une courbe de ponte (figure 27). Cette dernière comporte trois phases :

La Phase Ascendante (1-2 mois) : correspond à l'entrée en ponte, elle se situe entre la 18 et 24^{ème} semaine d'âge selon les souches. La montée progressive de la courbe est due que toutes les poules n'ont pas exactement la même maturité sexuelle. C'est pendant cette période que certaines anomalies peuvent apparaître telle, la ponte d'œufs mous à coquille mince ou à double jaune ;

Phase de Pic : correspond au maximum de production d'œufs (plus de 90% des poules pondent). Elle coïncide généralement avec la 30^{ème} et la 32^{ème} semaine d'âge selon la souche considérée, soit 6 semaines après le premier œuf. Après le pic, le pourcentage de ponte du cheptel va chuter tout doucement. En effet, il sera obtenu d'autant plus rapidement que le troupeau est homogène. La valeur du taux de ponte caractérise la productivité de l'élevage et sa conduite.



L'homogénéité dépend elle aussi des conditions d'élevage et de la conduite des poules (programme lumineux, densité, alimentation et état sanitaire) ;

La Phase Descendante : après le pic, l'intensité de ponte décroît linéairement (1% par semaine) en fonction de l'âge des poules, ce qui s'explique physiologiquement par un ralentissement de l'activité folliculaire. Dans les élevages industriels modernes, une production inférieure à 50% des reproductrices est jugée non rentable ce qui explique la réforme des poules à 64 et 66 semaines d'âge.

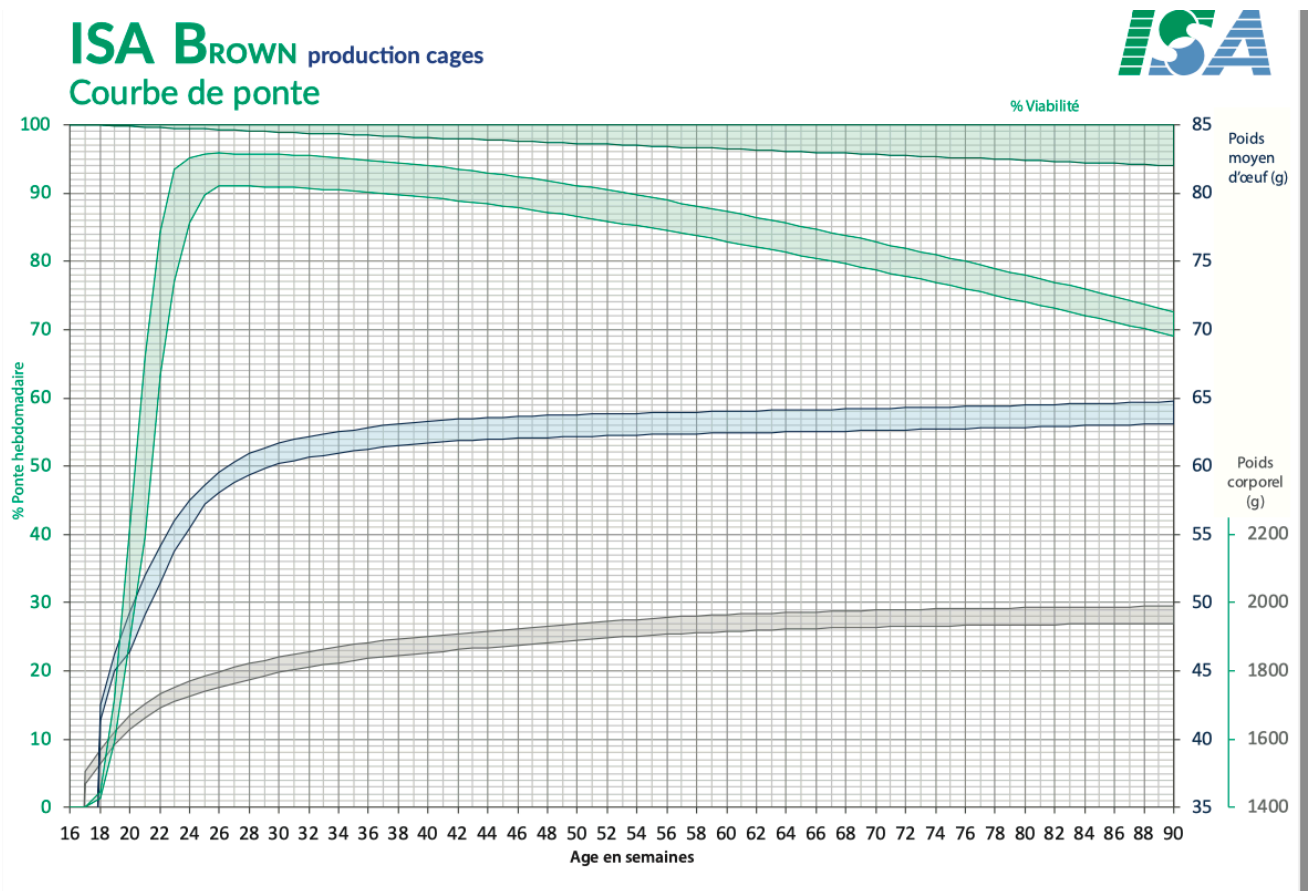


Figure 27. Courbe de ponte ISA BROWN (Source : Hendrix-Genetics In <https://pondeuses.hendrix-genetics.fr/fr/les-pondeuses/isa/>).

4. Composition et valeur nutritionnelle de l'œuf

Produit de base d'excellente valeur alimentaire pour l'ensemble des populations, l'œuf est un des aliments d'origine animale les plus utilisés dans le monde. Sa composition est stable et indépendante des conditions d'élevage et d'alimentation pour ses constituants majeurs.



Le tableau 7 présente la composition chimique moyenne en nutriment par 100g d'œufs sans coquille pour des poules alimentées classiquement avec du blé, du maïs et du tourteau de soja.

Tableau 7. Composition moyenne de l'œuf (par 100g ; œuf sans coquille) (Sauveur, 1988 ; Gittins et Overfield, 1991 ; Blum et Saveur, 1996 ; Yamamoto *et al*, 1997. Auteurs cités par Nys et Sauveur, 2004).

Nutriments	Blanc	Jaune	Œuf ⁽¹⁾	CV ⁽²⁾ (%)	ANC ⁽³⁾	100 g œuf % ANC
Proportion part comestible ⁽⁴⁾	60	30,7	90,7			
Eau (g)	88,6	49	74,4	1,2		
Calories (kcal)	47	364	154		2700	6
Protéines (g)	10,6	16,1	12,3	4,7	42	29
Glucides (g)	0,8	0,5	0,7			
Cendres (g)	0,5	1,6	0,9	4,6		
Lipides (g)	0,1	34,5	11,9	6,9		
Triglycérides (g)		22,9	7,7			
Phospholipides (g)		10,0	3,4			
Acides gras saturés (g)		13,0	4,4		19,5	22,5
16:0 acide palmitique		7,3	2,5	21,4		
18:0 acide stéarique		2,5	0,86	23		
Acides gras insaturés (g)		20,7	7,0		49,5	14
16:1-acide palmitoléique		1,1	0,4	30,4		
18:1-acide oléique		12	4,1	18		
18:2-acide linoléique (n-6)		3,6	1,25	40	10	12,5
18:3-acide linoléique (n-3)		0,12	0,04		2	2
20:4-acide arachidonique (n-6, AA)		0,6	0,2			
20:5-acide eicosapentaénoïque (n-3)		0	0			
22:6-acide docosahéxaénoïque (n-3)		0,4	0,15		0,12	125
Cholestérol (g)	0	1,2	0,42	9,5		
Lécithine (Phosphatidylcholine) (g)		7,2	2,30			
Céphaline (g) (phosphatidyléthanolamine)		1,4	0,46			
Acides aminés indispensables, mg					mg/j	
Histidine						
Isoleucine	240	410	290		840	34
Leucine	560	870	660		1400	47
Lysine	880	1390	1040		2400	44
Méthionine+cystine	660	1170	820		2450	33
Phénylalanine+tyrosine	670	660	640		1400	45
Thréonine	1020	1420	1150		2240	51
Tryptophane	470	850	590		1120	52
Valine	170	240	190		280	68

(1) Œuf sans coquille.

(2) Coefficient de variation, Gittins et Overfield 1991.

(3) ANC, recommandations journalières pour l'homme adulte, mâle de 70 kg (Martin *et al* 2001).

(4) Par rapport à l'œuf entier (avec coquille).



4.1. Les protéines de l'œuf

Les protéines sont réparties également entre le blanc et le jaune d'œuf. Les protéines du jaune « lipoprotéines » sont synthétisées dans le foie, puis acheminées dans le sang et accumulées dans le jaune. Les protéines du blanc sont pour la plupart des glycoprotéines et ont les propriétés suivantes :

- Antimicrobiennes « ovotransferrine et le lysozyme » ;
- Viscosité, thermogélification, propriétés moussantes et émulsifiantes.

La synthèse des protéines du blanc dans le magnum confère une grande stabilité à la teneur et à la composition de ces constituants majeurs. Comparées à l'ensemble des protéines animales et végétales, les protéines de l'œuf cuit ont une digestibilité très élevée. De plus, leur composition en acides aminés essentiels est parfaitement adaptée aux besoins de l'homme, notamment grâce à une teneur élevée en lysine et acides aminés soufrés. Du fait de cet équilibre parfait, l'organisation mondiale de la santé a choisi l'œuf entier comme source de protéines de référence pour l'enfant après le lait de la mère légèrement.

Lorsque l'on prend en compte la digestibilité des protéines de l'œuf entier et leur valeur biologique (utilisation réelle pour la synthèse protéique), l'œuf est supérieur à toute autre source protéique, respectivement, de 15, 20 et 40 % par rapport au lait de vache, à la viande de bœuf ou aux protéines du blé.

Les protéines du jaune de l'œuf peuvent être hydrolysées en peptides et constituent une excellente source d'acides aminés équilibrés pour l'enfant, réduisant en outre le risque d'allergie).

Le tableau 8 expose les principales protéines du blanc d'œuf et leurs caractéristiques et bienfaits.



Tableau 8. Principales protéines du blanc d'œuf et caractéristiques importantes (Li-Chan *et al*, 1989).

Protéines	%	Caractéristiques importantes
Ovalbumine	54	Phosphoglycoprotéine immunogénique
Ovotransferrine	12	Fixe le fer, Antimicrobien
Ovomucoïde	11	Inhibiteur de trypsine
Ovomucine	1,5-3,5	Viscosité ; hémagglutination virale
Lysozyme	3,4-3,5	Lyse les parois des bactéries Gram ⁺ ; antimicrobien
Globuline G1	4	Antibactérien
Globuline G2	4	Antibactérien
Ovoïnhibiteur	0,1-1,5	Inhibiteur de protéase à sérine
Ovoglycoprotéine	0,5-1,0	/
Flavoprotéine	0,8	Fixe la riboflavine
Ovomacroglobuline	0,5	Propriétés antigéniques
Cystatine	0,005	Inhibiteur des protéases à SH
Avidine	0,005	Fixe la biotine ; antimicrobien

Le tableau 9 présente la composition moyenne du jaune d'œuf.

Tableau 9. Composition du jaune d'œuf de poule (Powrie *et al*, 1986).

Constituants du jaune d'œuf	% de MS
Lipides	62,5
Protéines	33
Glucides	1,2
Cendres	3,5

4.2. Les lipides de l'œuf

Tous les lipides de l'œuf (6g par œuf) sont contenus dans le jaune. Ils sont associés aux protéines dans la proportion de 2/1. Les lipides représentent de 33 à 35% du poids du jaune frais et 65% de sa matière sèche (MS).

Les lipides de l'œuf sont composés pour les deux tiers de triglycérides (65%) mais incluent des phospholipides (31%) et du cholestérol (4%). La digestibilité des triglycérides est excellente (98%), celle des phospholipides très satisfaisante (90%).

Les lipoprotéines de l'œuf synthétisées dans le foie, sont transportées sous forme de vitellogenine et de VLDL (lipoprotéines de très basse densité) dont la composition est pratiquement constante (7% cholestérol, 56% triglycérides et 31% de phospholipides pour



les VLDL). Ces molécules sont fixées sur des récepteurs spécifiques de l'ovocyte et incluses dans celui-ci par endocytose sans aucun remaniement. Il est donc impossible de modifier la teneur globale du jaune en lipides à travers la teneur en lipides de l'aliment distribué à la poule. À l'opposé, le profil des acides gras présents dans les lipides du jaune est très dépendant de l'alimentation de la poule : les acides gras mono- (AGI) ou poly- insaturés (AGPI) sont les plus variables, par substitution réciproque tandis que les acides gras saturés (palmitique C16 : 0 et stéarique C18 : 0) sont relativement stables. La composition moyenne de 100g d'œuf en vitamines et minéraux est présenté dans le tableau 10.

Tableau 10. Composition moyenne de l'œuf (100g produit frais) en vitamines et minéraux et couverture du besoin quotidien de l'homme adulte (auteurs cités par Nys et Sauveur, 2004)

Nutriments	Blanc/ 100 g	Jaune/ 100 g	Œuf entier /100 g frais	CV ⁽¹⁾ (%)	ANC ⁽²⁾	100 g œuf % ANC
Minéraux (mg/100 g)	500	1600	700			
Sodium	155	50	120	8-11	7000	2
Chlore	175	162	172		5000	3
Potassium	140	100	125	8-11	600	21
Calcium	8	133	50	8-11	900	5,5
Phosphore	18	530	193	8-11	750	26
Fer	0,1	4,8	1,7	12	9	19
Magnésium	10	15	12		350	3
Soufre	163	165	164			18
Zinc	0,12	3,9	1,3	28	9-14	11
Cuivre	0,02	0,14	0,06	40	2	3
Manganèse	0,007	0,11	0,04	28	1-2,5	2
Iode	0,003	0,14	0,05		0,15	33
Vitamines (µg/100g)						
Acide Ascorbique	0	0	0		110000	0
A, Rétinol Equivalent	0	450	150	37	800	19
D	0	4,5	1,5	95	5	30
E	0	3600	1300	46	12000	11
Thiamine B1	10	250	91	17	1300	7
Riboflavine B2	430	480	447	21	1600	28
Niacine B3	90	60	79		14000	0,6
Biotine B8	7	60	25		50	50
Vitamine B6	10	370	138		1800	8
Vitamine B12	0,1	2,8	1	45	2,4	41
Acide folique B9	12	140	60	35	330	18
Acide pantothénique B5	250	4500	1700	32	5000	34

(1) Coefficient de variation, Gittins et Overfield 1991.

(2) ANC, recommandations journalières pour l'homme adulte, mâle de 70 kg (Martin *et al* 2001).



5. Facteurs de variation de l'intensité de ponte

L'intensité de ponte évolue selon l'âge, toutefois plusieurs facteurs peuvent influencer sa valeur et causer une chute brutale de ce dernier.

Ces facteurs sont entre autres :

- L'hiver et la réduction de la lumière : le froid ralentit la ponte, mais c'est surtout la lumière qui influence la ponte des poules. En hiver, les jours sont plus courts et la ponte ralentit et s'il fait froid en plus, alors la ponte peut s'arrêter complètement. En élevage professionnel, de la lumière est installée dans le poulailler. Les ampoules s'allument automatiquement à horaire régulier, ce qui permet d'avoir des œufs même pendant les courtes journées de décembre. Quand les températures vont remonter et les jours vont rallonger, les poules vont se remettre à pondre ;
- Réduction ou changement de la ration : la ponte demande beaucoup d'énergie à la poule. L'alimentation donc est primordiale pour assurer une bonne source d'énergie aux poules. Une mauvaise alimentation, ou une alimentation déséquilibrée peut empêcher les poules de pondre ;
- Le stress : les événements traumatisants (attaque de prédateurs), peuvent perturber et même arrêter la ponte ;
- Coupure d'abreuvement ;
- Maladies ;
- Non-respect des conditions d'ambiance : température, ventilation ;



REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdou H, Marichatou H, Beckers J-F, Dufrasne I, Hornick J-L, 2012. Physiologie de la production et composition chimique du colostrum des grands mammifères domestiques: généralités. *Ann. Méd. Vét.*, 2012, 156, 87-98. https://orbi.uliege.be/bitstream/2268/159353/1/AbdouH_AnnMedVet_2012.pdf
- Alves de Oliveira L, 2007. Composition chimique du lait, [en ligne], Cours de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon, Alimentation des Animaux, mis à jour le 27/02/2007. <http://www2.vet-lyon.fr/ens/nut/webBromato/cours/cmlait/compolai.html>
- Arsia, 2010. Colostrum et transfert d'immunité. Manuel pratique à l'attention des éleveurs. 28 pages. <https://www.arsia.be/wp-content/uploads/documents-elechargeables/Brochure-colostrum.pdf>
- Batellier F, Blebois E, Brillard J-P, Gorovoun M, Hérault F, Heyman Y, Perrier G, Rogier-Saderne M-C, Savary F et Vignon X, 2005. Reproduction des animaux d'élevage. EDUCAGRI. Deuxième Édition 2005. 408 pages.
- Bécot L ; Bédère N ; Le Roy P, 2021. Sélection sur la ponte des poule en systèmes alternatifs à la cage. *Revue INRAE Prod. Anim*, 2021 ; 34 (1), 1-14.
- Blesbois E, 2011. Gamètes et fécondation chez les oiseaux. *INRA Productions Animales*, 2011, 24 (3), pp.259-272. hal-01129499
- Boubée T, 1978. Contribution à l'étude de l'immunité d'origine colostrale dans l'espèce bovine. Concentration en immunoglobulines de colostrums de vaches et de leur descendance. Thèse Vétér. 1978 n°26, ENVL, Lyon, 90 p.
- Bujoh H ; Hermann M ; Linstetd K.A ; Nimpf j ; Schneider W.J, 1997. Low density lipoprotein receptor gene family members mediate yolk deposition. *J. Nutr.* 127, 801S-804S.
- Burley R.W ; Evans A.J ; Pearson J.A, 1993. Molecular aspects of the synthesis and deposition of hens's egg yolk with special reference to low density lipoprotein. *Biochem. Biophys. Res. Comm*, 72, 850-855.
-

-
- Charton C, 2017. Caractérisation de l'adaptation de la glande mammaire des vaches laitières à l'allongement de l'intervalle entre traites. Biologie animale. Agrocampus Ouest, 2017. Français. HAL archive ouverte.
- Courtet-Leymarios F, 2010. Qualité nutritionnelle du lait de vache et de ses acides gras. Voies d'administration par l'alimentation. Thèse pour l'obtention de doctorat vétérinaire. 128 pages. Année 2010 ; École nationale vétérinaire d'ALFORT.
- FAO, 1998. Le lait et les produits laitiers dans la nutrition humaine, Collection FAO: Alimentation et nutrition, 1998, n° 28, ISBN 92-5-20534-6.
- Gayrard V, 2022. Physiologie de la lactation. ENVT formation.
<https://physiologie.envt.fr/wp-content/uploads/2022/10/lactation-2022.pdf>
- Griffin H.D, 1992. Manipulation of egg yolk cholesterol : a physiologist's view. World's Poultr. Sci. J. 48, 101-112.
- Gutierrez M.A ; Mitsuya T ; Hatta H ; Koketsu M ; Kobayashi R ; Juneja L.R ; Kim M, 1998. Comparison of egg-yolk protein hydrolysate and soybean protein hydrolysate in terms of nitrogen utilization. Brit. J. Nut., 80, 477-484.
- Hanzen CH, 2009. Physiologie de la glande mammaire et du trayon de la vache laitière. Anatomo-physiologie de la glande mammaire et du trayon.
http://www.therioruminant.ulg.ac.be/notes/200809/R20_Glde_mamm_product ion_2009_PWP.pdf
- Hermier D, 1997. Influence de l'alimentation sur la qualité des lipides de l'œuf. Colloque annuel Valicentre 14p, Chambray-les-Tours, France.
- Jammes H ; Djiane J, 1988. Le développement de la glande mammaire et son contrôle hormonal dans l'espèce bovine. INRA Prod. Anim., 1988, 1 (5), 299-310.
<https://hal.science/hal-00895842/document>
- Larousse, 2021. <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/mamelle/48991>
- Li-chan E ; Nakai S, 1989. Biochemical basis for the properties of egg white. Critical Review of Poultry Biology. 1989. 2 21-58.
- Meyer C ; Denis J-P, 1999. Elevage de la vache laitière en zone tropicale [Dairy cattle production in the tropics]. Montpellier, France, CIRAD-EMVT, CIRAD. Ed. sci, Collection techniques, 1 vol., 314 p.
-

-
- Meyer C ; Rouvier R, 2009. L'insémination artificielle des volailles (Note bibliographique), CIRAD. Campus de Baillarguet. 23 pages.
- Nys Y, 2010. Structure et formation de l'œuf. In : science et technologie de l'œuf et des ovoproduits. Nau F, Guérin-Dubiard C, Baron F, Thapon J.L. (Eds). Tec. et Doc Lavoisier, Paris, France, 1, Chap. 5, 141-152.
- Oliver S.P ; Sordillo LM, 1989. Manipulation of mammary involution. J. Dairy Sci., 72 : 1647-1664.
- Popescu P, 1991. La cytogénétique des animaux d'élevage. Société française de génétique. m/s n ° 9 vol. 7, novembre 91. 10p.
http://www.ipubli.inserm.fr/bitstream/handle/10608/4497/MS_1991_9_R1.pdf?sequence=1
- Powrie W.D ; Nakai S, 1986. The chemistry of egg and egg products. In: W. J. STADELMAN AND O. J. COTTERIL, Editors., Egg Science and Technology. Wesport. AVI Publishing Co, 1986, 97-139.
- Sauveur B, 1988. Reproduction des volailles et production d'œufs. INRA Editions, Paris, France, 44p.
- SECID/USAID, 1986. (South-East Consortium for International Development / United States Agency International Development). Zootechnie. Tome I-généralités anatomie animale. Projet CAA. République de MALI ;
- Soltner D, 2001. La reproduction des animaux d'élevage. Bovins-chevaux-ovins-caprins-porcins-volailles-poissons. 3^{ème} édition 2001. Zootechnie générale Tome I.
- Travel A ; Nys Y ; Lopes E, 2010. Facteurs physiologiques et environnementaux influençant la production et la qualité de l'œuf. INRA Prod. Anim., 2010, 23 (2), 155-166.
-