



3 mars 2004

LES HARAS NATIONAUX

EFFET DU NIVEAU D'ALIMENTATION SUR LA CROISSANCE FOLLICULAIRE ET CERTAINS TAUX HORMONAUX PLASMATIQUES DE LA JUMENT

*Juan SALAZAR-ORTIZ, Estelle AUDOUIN, Thierry DELPUECH, Philippe MONGET et Daniel GUILLAUME. I.N.R.A.-CNRS-Université F. Rabelais de Tours
Physiologie de la Reproduction et des Comportements 37380 Nouzilly, France*

Résumé

Cette étude avait pour but d'estimer l'influence de l'apport nutritionnel sur la croissance folliculaire et les taux des hormones associées (LH, FSH, œstrogènes, progestérone, IGF-I et IGFBPs) chez des juments poneys.

Onze mois avant l'expérience proprement dite, 10 juments ont été bien alimentées et 10 autres ont reçu une alimentation restreinte. Au moment de l'expérience, la note d'état corporel (échelle de 0 à 5) était respectivement de $4 \pm 0,3$ et de $1 \pm 0,2$ pour le lot bien alimenté et le lot restreint. La phase folliculaire (intervalle injection de prostaglandine, ovulation) a été plus courte dans le lot bien alimenté $9,2 \pm 0,6$ jours vs le lot restreint $11,6 \pm 0,5$ jours. Le volume total des follicules ovariens était supérieur dans le lot bien alimenté par rapport au lot restreint. Les concentrations plasmatiques de LH lors du pic ovulatoire étaient plus élevées dans le lot bien alimenté par rapport au lot restreint, soit respectivement de $7 \pm 1,2$ et $4,7 \pm 0,5$ ng/ml, de même pour les œstrogènes, 2 jours avant l'ovulation $2,3 \pm 0,3$ et $1,2 \pm 0,2$ ng/ml. Enfin, le taux des IGF-I était deux fois plus élevé chez les ponettes bien alimentées par rapport aux restreintes. Aucune différence sur le diamètre du follicule préovulatoire (38 ± 1 mm), les taux plasmatiques de FSH et sur la montée des taux de progestérone après ovulation n'a été mise en évidence.

La croissance folliculaire ainsi que son endocrinologie sont fortement modifiées par le niveau d'alimentation.

Mots-clés : chevaux, nutrition, reproduction, gonadotrophines, IGF-I

Summary

The aim of this study was to quantify the effects of the food level on follicular development and circulating plasma LH, FSH, estrogens, progesterone, IGF-1 and IGFBPs concentrations in pony mares.

Eleven months before the experiment, 10 mares were well feed and 10 others had a restricted diet. The body condition score (on a scale from 0 to 5) was 4 ± 0.3 vs 1 ± 0.3 in unrestricted group and restricted group, respectively. The follicular growth (interval from prostaglandin injection to ovulation) was shortest in unrestricted group than in restricted group (9.2 ± 0.6 vs 11.6 ± 0.5 days respectively). The total volume of follicles was higher in unrestricted group than in restricted group. The plasma LH during ovulatory surge (7 ± 1.2 vs 4.7 ± 0.5 ng/ml) and total estrogens levels, two days before the ovulation (2.3 ± 0.3 vs 1.2 ± 0.2 ng/ml) were higher in unrestricted group than in restricted group, respectively. The IGF-I concentration was two folds higher in well feed mares in comparison with restricted mares. No difference was shown in preovulatory follicles diameter (38 ± 1 mm) and plasma circulating levels of FSH and progesterone slope after ovulation.

The follicular development and plasma levels of reproductive hormones are dramatically modified by a long term restricted diet.

Key-words : horses, nutrition, reproduction, gonadotrophins, IGF-1.

INTRODUCTION

Lors de la mise au point des normes alimentaires pour la jument, les besoins énergétiques liés à la cyclicité ont été considérés comme négligeables et seuls les besoins de gestation et de lactation ont été pris en considération (VERMOREL *et al* 1981). Si la production par l'organisme, d'une seule cellule spécialisée, l'ovocyte, peut effectivement, en coût énergétique, être considérée comme négligeable, les événements suivant son émission, fin de gestation et de lactation, entraînent des dépenses énergétiques très importantes. Chez les Mammifères, il paraîtrait donc évident de penser que l'émission de l'ovocyte est régulée par des mécanismes endocriniens complexes intégrant la prise en compte des réserves corporelles et les disponibilités alimentaires de telle manière que les besoins de gestation et de lactation de la mère et de croissance du jeune puissent être couverts. Lors d'une expérience préalable nous avons démontré que chez la jument, l'état des réserves adipeuses influence considérablement la durée de l'inactivité hivernale et donc le nombre de cycles utilisables qui passe de 13 par an chez la jument en bon état à moins de 7 chez la jument maigre (GUILLAUME *et al* 2000). Lors de la présente expérience, notre objectif était limité à quantifier l'influence de l'état corporel sur la croissance folliculaire.

Chez la jument, le cycle sexuel d'une durée variant de 20 à 30 jours se divise en deux phases : la phase folliculaire et la phase lutéale caractérisées respectivement par une concentration plasmatique de progestérone proche de zéro ou élevée. La croissance folliculaire commence pendant la phase lutéale pour se terminer à la fin de la phase folliculaire par l'ovulation.

La régulation de la croissance folliculaire par les gonadotropines hypophysaires (FSH, LH) a été mise en évidence par hypophysectomie, par immunisation contre le GnRH ou par désensibilisation hypophysaire. Ces opérations provoquent une disparition des follicules de plus de 2 mm chez la brebis (DUFOUR *et al* 1979 ; MCNEILLY *et al* 1986, 1991) ou une réduction du nombre de follicules en croissance (MCGEE et HSUEH, 2000). Si les gonadotrophines sont indispensables à la croissance folliculaire terminale des follicules à antrum, la croissance basale des follicules (jusqu'à 5-10 mm de diamètre chez la jument) peut se dérouler en absence de gonadotrophines et dépend donc d'un autre mécanisme. L'initiation de la croissance folliculaire terminale est associée à une augmentation du taux plasmatique de FSH, à partir de la fin de la phase lutéale qui atteint un plateau vers le milieu de la phase de folliculaire, décroît 1 à 2 jours avant l'ovulation, puis présente un pic post ovulatoire parallèle à celui de la LH. Tous les follicules recrutés par la FSH croissent jusqu'à la baisse des taux de FSH précédant l'ovulation. A ce moment, le follicule dominant continue sa croissance jusqu'à l'ovulation et les follicules subordonnés régressent puis deviennent atréiques. Les taux plasmatiques de LH augmentent très progressivement à la fin de la phase folliculaire, environ 2 à 3 jours avant l'ovulation, et atteignent un maximum entre 1 à 3 jours après l'ovulation (WHITMORE *et al* 1973 ; MILLER *et al* 1980).

Les œstrogènes sont sécrétés par les follicules en croissance. Les taux sanguins sont maximaux environ 2 jours avant l'ovulation. Ces taux élevés déclenchent l'augmentation des taux circulants de LH, responsable de la maturation préovulatoire et de l'ovulation du follicule dominant. Après l'ovulation, les taux plasmatiques de progestérone augmentent linéairement jusqu'à un plateau (4-5 ng/ml) qui est atteint à partir du 5^{ème} jour après l'ovulation (MEINECKE *et al* 1987).

Le système "Insuline-like Growth Factors" (IGFs) est constitué par des facteurs de croissance voisins de l'insuline : les IGF-I et IGF-II, leur récepteur, leurs protéines de liaison (IGF-Binding Proteins ou IGF-BPs) et des protéases spécifiques des IGF-BPs. Les IGFs sont produits principalement dans le foie sous l'influence de l'hormone de la croissance (GH). Les IGFs régulent la prolifération et la différenciation cellulaire. Ils circulent fixés à 98% aux IGF-BPs qui sont au nombre de six. La libération des IGFs par les IGF-BPs les rend biodisponibles. Les taux plasmatiques des IGFs sont diminués par la sous-nutrition même si les taux plasmatiques de GH sont élevés. De même la sous-nutrition diminue le taux plasmatique des IGF-BP-3 tandis que ceux des IGF-BP-1 et 2 sont augmentés (voir MAZERBOURG *et al* 2003).

Le système IGF est impliqué dans la croissance des follicules avant la phase dépendant des gonadotrophines (MONGET and MARTIN, 1997). Pendant cette phase, les IGFs amplifient l'action de la FSH sur les cellules de la granulosa en stimulant la production des œstrogènes (ADASHI *et al* 1998).

Chez la jument, l'influence de la quantité d'énergie alimentaire sur le cycle sexuel a été très peu étudiée jusqu'à présent. Les seuls effets connus portent sur la croissance folliculaire lors du cycle suivant le poulinage (GODOI, *et al* 2002), l'influence d'une suralimentation temporaire (MORRIS *et al*, 1987) et l'influence de la qualité de la ration alimentaire (VAN DER NIEKERK and VAN DER NIEKERK, 1997).

Chez les autres espèces domestiques, la sous-alimentation ou la suralimentation sont une cause d'infertilité (TYLER *et al*, 1994, STUDER., 1997), notamment chez la vache et chez la femme (HINES *et al*, 1987 ; KUBIAK *et al*, 1988 ; KUBIAK *et al*, 1989 ; PUGH and SCHUMACHER., 1993). Chez les bovins (MURPHY *et al*, 1991 ; GUTIERREZ *et al*, 1997) comme chez les ovins (DOWNING *et al*. 1995) la suralimentation ainsi que la sous-alimentation affectent la croissance folliculaire. Dans ces espèces, la suralimentation temporaire est utilisée pour favoriser l'augmentation du taux d'ovulation. La balance énergétique négative, caractéristique de la période post-partum chez les bovins, affecte la croissance du follicule dominant et diminue le nombre de follicules recrutés (MURPHY *et al*, 1991 ; GUTIERREZ *et al*, 1997). Chez les bovins la note d'état corporel est corrélée avec le nombre de follicules recrutés (GWAZDAUSKAS *et al*, 2000). Ces modifications ne sont pas accompagnées par des altérations du profil de sécrétion de FSH et de LH (STAGG, 2000). La fréquence des pulses de LH n'est diminuée que lors des deux derniers cycles précédant l'ancestrus induit par la sous-alimentation chronique chez la génisse (BOSSIS *et al* 1999 ; STAGG 2000).

Les hormones métaboliques telles que la GH, l'insuline, l'IGF-I et la leptine sont des médiateurs possibles des effets de l'alimentation sur la croissance folliculaire, puisque les variations de ces hormones sont fortement sensibles à des variations du niveau d'alimentation.

L'éleveur, face à une jument amaigrie ou éventuellement trop grasse est souvent inquiet quant aux chances de la jument d'être gestante et hésite donc à la mettre à la reproduction. L'objectif de cette expérience était donc d'évaluer les répercussions du niveau d'alimentation sur la croissance folliculaire ovarienne et sur les concentrations plasmatiques de LH, FSH, progestérone, œstrogènes, ainsi que sur le système IGF.

MATERIEL ET METHODES

Animaux

L'année précédant l'expérience, 20 juments poneys adultes du troupeau I.N.R.A.-Nouzilly, (Latitude Nord : 47° 55'), de type Welsh, n'ayant pas allaité de poulain pendant l'été ($7,1 \pm 0,5$ ans ; 296 ± 10 kg Moyenne \pm S.E.M.) ont été réparties en 2 lots de 10. A partir du moi d'août, l'un des lots était bien alimenté l'autre restreint. Une des ponettes du lot « bien alimenté », accidentée durant l'hiver suivant, a été exclue de l'expérience. Les ponettes étaient logées par boxe de 5. Elles avaient libre accès à un paddock de détente pendant la journée. Elles étaient maintenues sur litière de paille de blé qu'elles consommaient à volonté ; environ 5 kg de paille par ponette étaient distribués chaque matin. Elles avaient libre accès à l'abreuvoir. La différence de régime alimentaire venait uniquement de la quantité et de la nature des granulés donnés à heure fixe, matin et soir, de façon individualisée.

Ration alimentaire

Le lot « bien alimenté » a reçu dans un premier temps, une ration alimentaire extrapolée des normes I.N.R.A. pour chevaux (MARTIN-ROSSET *et al* 1994) ; 12 mois après le début du rationnement, cette ration a été réduite de 16 % conformément à la correction apportée pour les poneys (VERMOREL *et al* 1997). Les rations ont été calculées par rapport au poids des ponettes avant le début de l'expérience. Chaque jument de ce lot a reçu en moyenne, 2 500 g/j d'un concentré du commerce, l'Eperon (voir composition tableau 1). Le « lot restreint » a reçu une ration estimée de façon à obtenir un amaigrissement important puis à stabiliser l'état corporel tout en maintenant les animaux en parfaite santé. Chaque jument de ce lot a reçu en moyenne, 700 g/j de luzerne déshydratée (voir composition tableau 1). La luzerne déshydratée a été choisie de façon à maintenir un apport protéique important.

Tableau 1 : Principaux éléments de la composition des granulés.

	Granulé "l'Eperon"	Granulé de luzerne déshydratée
UFC	0,71 / kg de matière brute	0,51 / kg de matière brute
MADC	83,8 g/ kg de matière brute	90 g/ kg de matière brute
Ca	10 g/ kg de matière brute	22 g/ kg de matière brute
P	4 g/ kg de matière brute	2,2 g/ kg de matière brute
Mg	30,5 mg/ kg de matière brute	2,0 mg/ kg de matière brute

Appréciation de l'état corporel

Poids : les ponettes des 2 lots ont été pesées tous les 15 jours.

Note de l'état corporel : la note d'état corporel de chaque jument a été estimée d'après la méthode de notation de l'état corporel des chevaux de selle et de sport suivant le guide pratique édité par l'Institut de l'élevage (ARNAUD *et al* 1997) (Institut d'Élevage, Institut du Cheval et l'I.N.R.A., 1997).

Mesure de l'épaisseur de gras : une mesure échographique de l'épaisseur de gras sur la croupe, a été effectuée avec une sonde linéaire de 5 MHz (Aloka SS-210 DX, Japon), placée à mi-hauteur de la croupe à environ 5 cm de l'axe de la colonne vertébrale et parallèlement à celle-ci.

Observation de la croissance folliculaire ovarienne

L'expérience proprement dite a commencé lorsque le démarrage de la saison de reproduction a été constaté par dosage bihebdomadaire de progestérone, soit environ 10 mois après le début du rationnement des animaux. Entre 5 et 7 jours après l'ovulation détectée par dosage de progestérone les ponettes ont reçu une injection de prostaglandine F2 α (PG) (Estrumate®, 0,5 ml IM Pitman-Moore, Meaux, France).

La croissance folliculaire a été suivie par échographie transrectale journalière à partir de l'injection de PG à l'aide d'une sonde linéaire de 5 MHz (Aloka UST-5820-S, Japon). Tous les follicules d'un diamètre supérieur ou égal à 10 mm ont été mesurés et ceux inférieurs à 10 mm ont été comptés. Une attention particulière a été portée sur le développement des petits follicules (de 5 à 9 mm de diamètre). Il était prévu de suivre ainsi 2 cycles par jument.

Bilan hormonal

Depuis le début du rationnement des animaux, des prises de sang bihebdomadaires ont été effectuées pour doser la progestérone. Les juments étaient considérées en phase lutéale si la progestérone plasmatique est supérieure à 1 ng/ml. Ces taux sont généralement atteints 24 à 48 heures après l'ovulation (Palmer and Jousset 1975).

Des prises de sang jugulaires ont été réalisées matin, midi et soir, dans des tubes héparinés (Vacutainer, Becton-Dickson, Plymouth, UK) à partir du jour de l'injection de PG jusqu'au 4^{ème} jour après l'ovulation constatée par échographie, pendant deux cycles. Un mélange à parts égales de ces 3 échantillons collectés dans la même journée a été dosé pour les hormones suivantes : la LH, la FSH, les œstrogènes totaux, la progestérone. Pour l'IGF-I, et les IGFBPs seuls ont été dosés les plasmas collectés le lendemain de l'injection de PG et la veille de l'ovulation, pour seulement 5 juments dans chaque lot. Les méthodes radioimmunologiques de dosage ont été préalablement décrites (GUILLAUME *et al* 2002 pour LH et FSH ; GUILLAUME *et al* 2003 pour œstrogènes totaux et progestérone, MONGET *et al* 1993 pour IGF-I).

Analyse statistique

La comparaison statistique du nombre de jour entre la PG et l'ovulation a été effectuée par une analyse de variance (SAS, procédure GLM).

Pour l'analyse de la croissance folliculaire, les diamètres de tous les follicules mesurés et comptés ont été utilisés pour estimer le volume total des follicules chaque jour, depuis le jour de la PG jusqu'à l'ovulation. Les concentrations hormonales journalières (après transformation log) ainsi que les volumes des follicules en croissance ont été comparés par une analyse de variance en données répétées réalisée avec le logiciel SAS (procédure GLM). Pour l'analyse des taux de FSH, de LH, d'œstrogènes, de progestérone et des volumes folliculaires, les données de 3 jours successifs (comptés en prenant comme origine soit le jour de la PG, soit le jour de l'ovulation) ont été regroupées dans un même intervalle de temps. Pour l'IGF-I seulement le jour suivant la PG et précédant l'ovulation sont pris en compte. Le modèle prend en compte les facteurs simples suivant : animal hiérarchisé dans le facteur traitement, l'intervalle de temps, le cycle et les interactions appropriées.

RESULTATS

Appréciation de l'état corporel

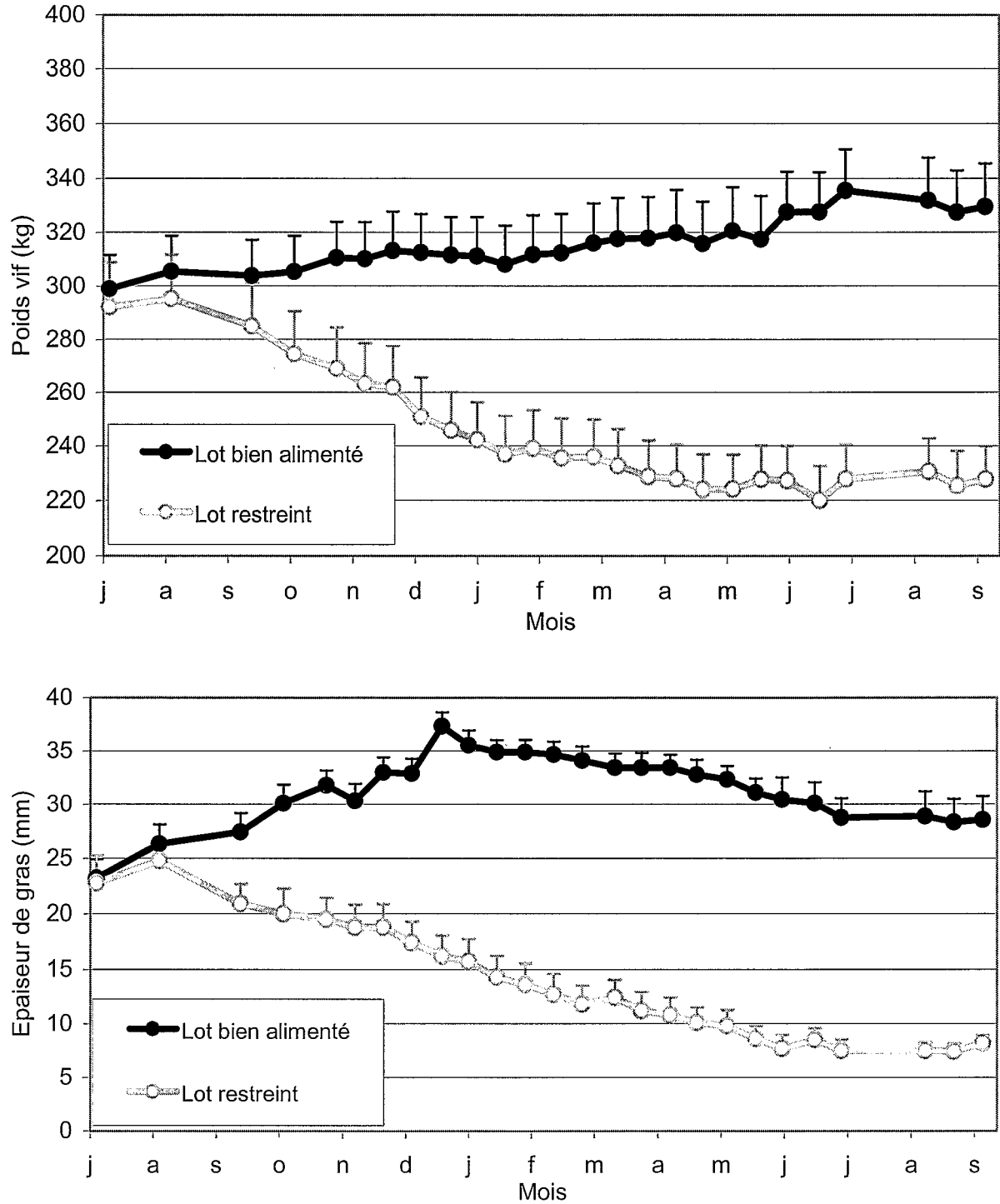
Les fluctuations du poids et de l'épaisseur de gras sont représentées sur la figure 1. Durant la période de l'étude le poids moyen des ponettes bien alimentées était de 330 ± 7 kg (Moyenne \pm S.E.M.) et celui des ponettes restreintes de 226 ± 5 kg. Durant la période de l'étude, il n'y a pas eu plus de problème de santé dans ces deux lots que dans le reste du troupeau.

La note d'estimation de l'état corporel varie de 4 à 5 (moyenne \pm S.E.M. $4 \pm 0,3$) dans le lot « bien alimenté » et de 1 à 2 ($1 \pm 0,2$) dans le lot « restreint ». Elle est restée stable durant toute l'étude.

Figure 1**Evolution de l'état corporel***Figure 1. Body condition changes*1A Evolution du poids (Moyenne \pm S.E.M.) dans les deux lots de ponettes.1A Body weight changes (mean \pm S.E.M) on well feed mares and restricted mares.

1B Evolution de l'épaisseur de gras sous-cutané mesuré par échographie sur la croupe.

1B Fat thickness changes measured by ultrasonography.

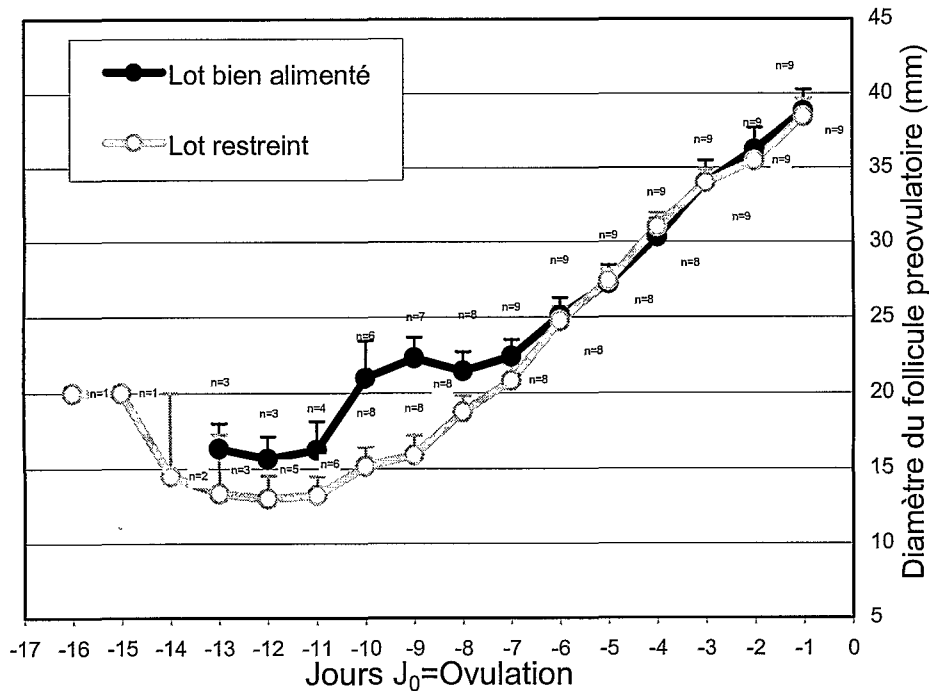


Observation de la croissance folliculaire ovarienne

L'intervalle de temps entre l'injection de PG au cours de la phase lutéale et l'ovulation suivante est significativement plus court chez les juments du lot « bien alimenté » ($9,2 \pm 0,6$ jours) comparé aux juments du lot « restreint » ($12 \pm 0,5$ jours).

L'évolution du diamètre du follicule pré ovulatoire est représentée sur la figure 2. Il n'a pas été mis en évidence de différence sur le diamètre ce follicule la veille de l'ovulation entre les lots « bien alimenté » et « restreint » ($39 \pm 1,4$ et $38 \pm 1,2$ mm, respectivement).

Figure 2
Diamètre du follicule préovulatoire (n= nombre de cycles)
Figure 2. Preovulatory follicle diameter (n=number of cycles)



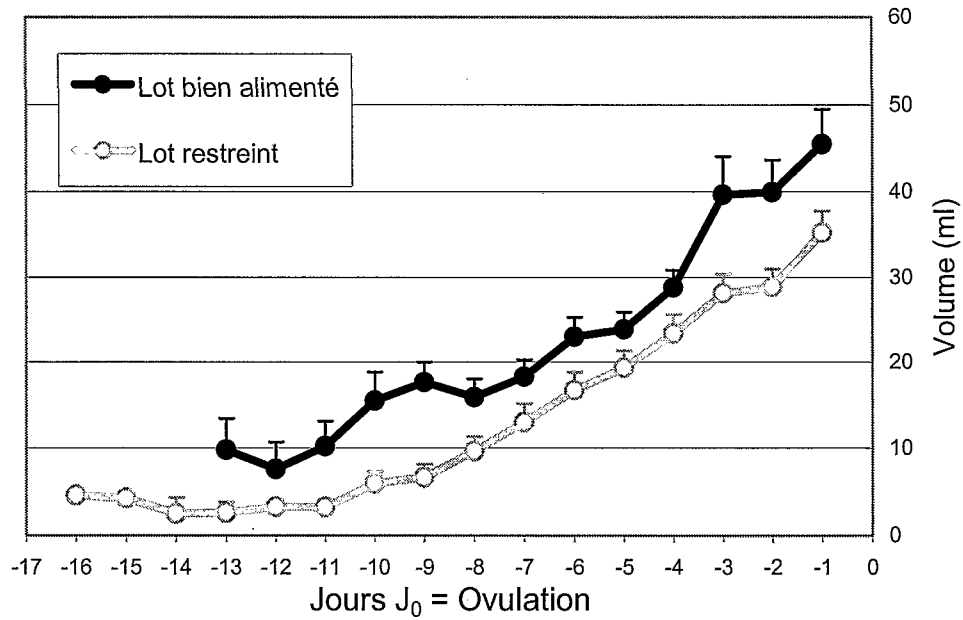
L'évolution du volume total des follicules est représentée sur la figure 3. Pendant les 9 jours qui suivent l'injection de PG, ce volume est supérieur chez les juments grasses (41 ± 4 et 26 ± 3 ml respectivement, $P < 0,05$). Le nombre de cycles présentant une double ovulation est de 4 chez les juments grasses et de 0 chez les maigres (la différence est proche de la signification).

Bilan hormonal

Le profil de sécrétion de la LH, présenté sur la figure 4, est différent entre les lots. Le pic ovulatoire de LH est plus élevé chez les juments bien alimentées que chez les maigres ($P < 0,05$). Pour la FSH, aucune différence n'a été mise en évidence entre les deux lots. Les taux plasmatiques d'œstrogènes, présentés sur la figure 5 sont plus élevés pendant les 6 jours qui précèdent l'ovulation dans le lot bien alimenté que dans le lot restreint ($P < 0,05$). L'augmentation des taux postovulatoires de progestérone est similaire dans les deux lots.

Figure 3

Volume total de follicules dans le lot bien alimenté et le lot restreint
Figure 3. Total volume of follicles in well feed mares and restricted mares



Les taux observés des IGF-I figurent dans le tableau n°2.

Tableau n°2

Les taux plasmatiques des IGF-I et IGFbps dans les 2 lots

	Lot 'bien alimenté'		Lot 'restreint'	
	1 jour après PG	Veille de l'Ov	1 jour après PG	Veille de l'Ov
IGF-I	144 ± 23 ng/ml	178 ± 39 ng/ml	69 ± 12 ng/ml	75 ± 15 ng/ml

Figure 4

Profil plasmatique de la eLH dans le lot bien alimenté et le lot restreint.

Figure 4 : Serum eLH profile in well feed mares and restricted mares

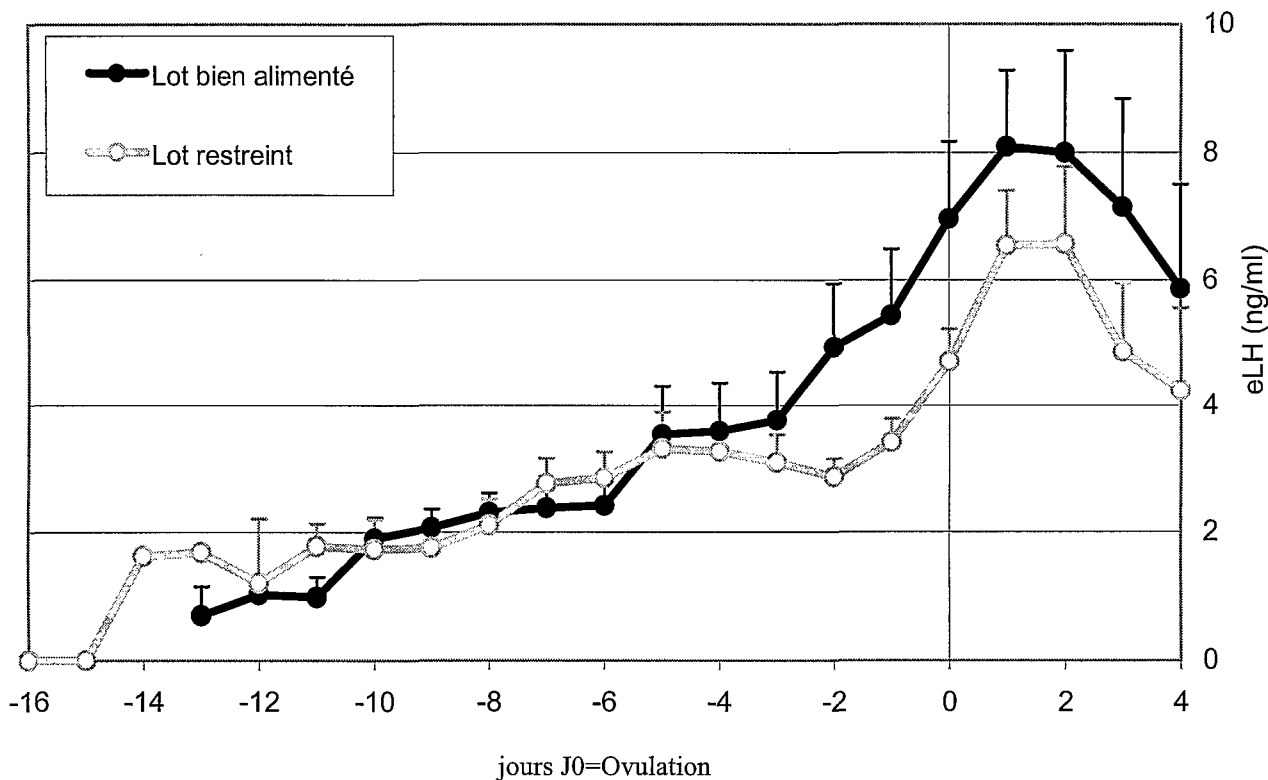
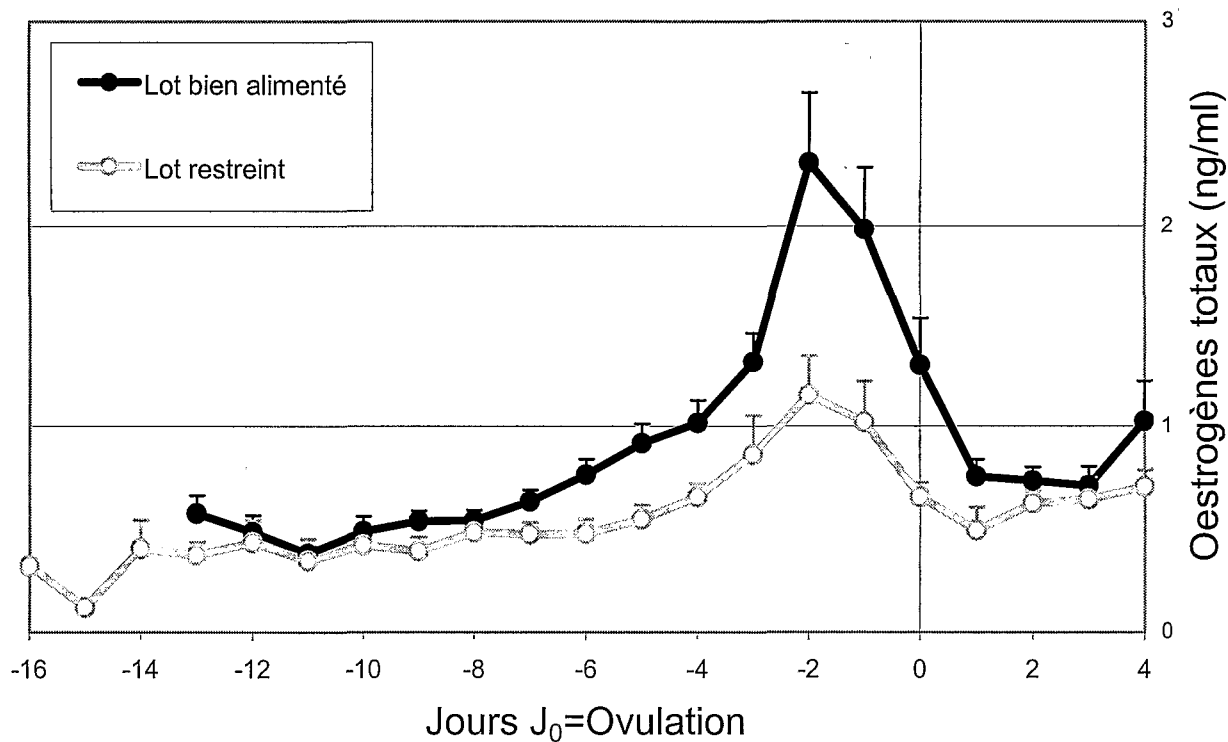
**Figure 5** Profil plasmatique des œstrogènes totaux dans le lot bien alimenté et le lot restreint

Figure 5. Serum total estrogens profile in well feed mares and restricted mares



DISCUSSION

Notre étude montre clairement que la croissance folliculaire ainsi que les taux plasmatiques de certaines hormones varient en fonction du niveau d'alimentation. Les différences proviennent principalement du nombre de petits follicules recrutés par la FSH, plus important chez les bien alimentées. Ce résultat est en accord avec les résultats obtenus chez les génisses d'une race à viande (GONG *et al* 2002) et chez la vache laitière (PRADO *et al*, 1990 ; DOMINGUEZ *et al*, 1995). La note d'état corporel après la mise-bas, est corrélée positivement avec le nombre de petits follicules.

L'important volume total (nombre et taille) des follicules trouvé chez les juments grasses induirait donc un taux d'œstrogènes plus important chez celles-ci. Il est possible que les taux de LH également plus importants chez les grasses en soient la conséquence (effet de rétroaction positive). D'autre part CASBY *et al* (1991) indique que la diminution du taux plasmatique de LH est due à une réduction de la sécrétion de GnRH en cas de sous-nutrition. Ces taux seraient le résultat d'un niveau plus important d'IGF-I chez les juments bien nourries, l'augmentation des concentrations circulantes d'IGF-I peut stimuler directement la prolifération ou la capacité stéroïdogénique des cellules de la thèque et de la granulosa ou indirectement par une élévation de la sensibilité à la LH, laquelle pourrait augmenter la production d'œstradiol et vice-versa (DISKIN *et al*, 2003). En cas de sous-alimentation, les concentrations d'IGF-I ainsi que celles des IGFBP-3 diminuent alors que les concentrations d'IGFBP-1 et 2 augmentent (WEBB *et al*, 1999), en conséquence la faible biodisponibilité d'IGF-I vers les cellules folliculaires cibles limiterait la prolifération cellulaire et la stéroïdogénèse ce qui provoquerait une réduction du nombre de follicules recrutés et des taux d'œstrogènes inférieurs chez les juments maigres. L'absence de différence de diamètre du follicule préovulatoire, indique que le développement de celui-ci n'est pas compromis par la sous-alimentation. Des résultats similaires ont été rapportés par VAN DER NIERKEK et VAN DER NIERKEK (1997), GODOI *et al*, (2002) et FERGUNSON *et al*, (2003). Néanmoins, l'altération du niveau d'alimentation peut modifier la qualité de l'oocyte et les caractéristiques des follicules (ANSWORTH *et al*, 1999 ; ZAK *et al*, 1997 ; KENDRICK *et al*, 1999). L'absence de différences sur la montée des taux de progestérone post-ovulatoire laisserait envisager des taux de fécondation similaires entre les deux lots. Des résultats obtenus notamment chez la vache (VILLA-GODOY *et al*, 1988), montrent qu'un bilan nutritionnel négatif induit des taux circulants de progestérone peu élevés pendant les premiers cycles de la saison de reproduction.

CONCLUSION

La croissance folliculaire et les profils hormonaux qui l'accompagnent sont nettement différents entre les juments grasses et les juments maigres. L'importance de ces différences fait de cette espèce un modèle animal de choix pour l'étude des mécanismes sous-jacents. De nombreuses étapes de ces mécanismes endocrines sous-jacents sont inconnues. Nous pouvons néanmoins retenir le schéma très simplifié suivant : L'alimentation conditionne l'épaisseur de gras qui est corrélée positivement à la concentration de leptine plasmatique. Les taux d'IGF-I varient en fonction de cette information sur l'état corporel et entraînent un recrutement par la FSH d'un nombre de petits follicules moindres chez les ponettes amaigries. Le nombre de follicule en croissance est donc supérieur chez les grasses entraînant un taux d'œstrogène circulant supérieur qui à peut être pour conséquence un taux de LH plus élevé.

Au vu des paramètres de la croissance folliculaire notre travail ne permet pas de conclure à un avantage ou un désavantage pour la jument maigre ou la jument grasse sur la capacité de celle-ci à se reproduire. Chez la jument grasse le nombre important des follicules augmente certainement le risque de gestation gémellaire. Chez la jument maigre le nombre de cycles sexuels utilisable par an est très faible 2 à 3 et ceux-ci sont tardifs par rapport à la date de mise à la reproduction généralement souhaitée. De plus, si cette jument reste maigre les chances de mener à son terme la gestation sont sensiblement diminuées.

REMERCIEMENTS

Ces études ont été réalisées suite à l'incitation financière des Haras Nationaux. Les auteurs tiennent particulièrement à remercier : Dr A.F. PARLOW (NIH USA) pour les standards de eFSH et de eLH, Drs Y. COMBARNOUS et T. MAGALON (I.N.R.A. PRC) pour la fourniture des Anticorps Antigonadotrophines et de la eLH; l'équipe des installations expérimentales de l'I.N.R.A. de Nouzilly, représenté par Messieurs Guy DUCHAMP et Fabrice REGNIER, pour avoir pris soin des chevaux et participé à la réalisation des prises de sang de l'étude ; le personnel du laboratoire des dosages hormonaux de la PRC représenté par le Dr S. CANEPA pour les dosages de progestérone, Dr William MARTIN-ROSSET pour son aide à la mise au point des rations et ses encouragements.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adashi EY, 1998. The IGF family and folliculogenesis. *J Reprod Immunol* 39:13-19.
- Arnaud G., Baudouin N., Trillaud-Geyl C., Dubroeuq H., Martin-Rosset W., Micol D., Lucbert J., Palazon R., Rivot D. 1997. Notation de l'état corporel des chevaux de selle et de sports Guide pratique. Edité par l'institut de l'élevage 149 rue de Bercy 75595 Paris
- Ashworth CJ, Beattie L, Antipatis C, Vallet JL, 1999. Effects of pre- and post-mating feed intake on blastocyst size, secretory function and glucose metabolism in meishan gilts. *Reprod Fertil Dev* 11:323-7.
- Bossis I, Wettemann RP, Welty SD, Vizcarra JA, Spicer LJ, Diskin MG, 1999. Nutritionally induced anovulation in beef heifers: ovarian and endocrine function preceding cessation of ovulation. *J Anim Sci* 77:1536-46.
- Diskin M G., Mackey D R., Roche J F., Sreenan J M., 2003. Effects of Nutrition and Metabolic Status on Circulating Hormones and Ovarian Follicle Development in Cattle. *Animal Reproduction Science* 78:345-370.
- Dominguez M M., 1995. Effects of Body Condition, Reproductive Status and Breed on Follicular Population and Oocyte Quality in Cows. *Theriogenology* 43:1405-1418.
- Downing JA, Joss J, Connell P, Scaramuzzi RJ, 1995. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophic and metabolic hormones in ewes fed lupin grain. *J Reprod Fertil* 103:137-45.
- Dufour J, Cahill L P., Mauleon P, 1979. Short- and Long-Term Effects of Hypophysectomy and Unilateral Ovariectomy on Ovarian Follicular Populations in Sheep. *Journal of Reproduction and Fertility* 57:301-309.
- Ferguson E M., Ashworth C J., Edwards S A., Hawkins N, Hepburn N, Hunter M G., 2003. Effect of Different Nutritional Regimens Before Ovulation on Plasma Concentrations of Metabolic and Reproductive Hormones and Oocyte Maturation in Gilts. *Reproduction (Cambridge)*. 126:61-71.
- Godoi D B., Gastal E L., Gastal M O., 2002. A comparative study of follicular dynamics between lactating and non-lactating mares: Effect of the body condition. *Theriogenology* 58:553-556.
- Gong JG, 2002. Influence of metabolic hormones and nutrition on ovarian follicle development in cattle: practical implications. *Domest Anim Endocrinol* 23:229-41.
- Guillaume D, Bruneau B, Briant C, 2002. Comparison of the effects of two GnRH antagonists on LH and FSH secretion, follicular growth and ovulation in the mare. *Reprod Nutr Dev* 42:251-64.

- Guillaume D, Chavatte-Palmer P, Combarrous Y, Duchamp G, Martinat N, Nagy P, Daels PF, 2003. Induced lactation with a dopamine antagonist in mares: different responses between ovariectomized and intact mares. *Reprod Domest Anim* 38:394-400.
- Guillaume, D., Duchamp, G., Bruneau, B., Nagy, P. L'alimentation est le facteur prédominant de l'installation de l'inactivité ovarienne hivernale de la jument. 27^{eme} Journée de la Recherche Equine, Paris France, 7 Mars 2001.
- Gutierrez CG, Oldham J, Bramley TA, Gong JG, Campbell BK, Webb R, 1997. The recruitment of ovarian follicles is enhanced by increased dietary intake in heifers. *J Anim Sci* 75:1876-84.
- Gwazdauskas F C., Kendrick K W., Pryor A W., Bailey T L., 2000. Impact of follicular aspiration on folliculogenesis as influenced by dietary energy and stage of lactation. *Journal of Dairy Science* 83:1625-1634
- Kendrick K W., Bailey T L., Garst A S., Pryor A W., Ahmadzadeh A, Akers R M., Eyestone W E., Pearson R E., Gwazdauskas F C., 1999. Effects of Energy Balance on Hormones, Ovarian Activity, and Recovered Oocytes in Lactating Holstein Cows Using Transvaginal Follicular Aspiration. *Journal of Dairy Science* 82:1731-1741.
- Kubiak J R., 1988. Parturition and Postpartum Reproductive Performance in the Multiparous Mare Fed to Obesity. *Dissertation Abstracts International, B (Sciences and Engineering)* 49:2075.
- Kubiak J R., Evans J W., Potter G D., Harms P G., Jenkins W L., 1989. Postpartum Reproductive Performance in the Multiparous Mare Fed to Obesity. *Theriogenology* 32:27-36.
- Martin-Rosset W, Vermorel M, Doreau M, Tisserand J L., Andrieu J, 1994. The French Horse Feed Evaluation Systems and Recommended Allowances for Energy and Protein. *Livestock Production Science* 40:37-56.
- McGee EA, Hsueh AJ, 2000. Initial and cyclic recruitment of ovarian follicles. *Endocr Rev* 21:200-14.
- McNeilly A S., Joanssen J A., Fraser H M., 1986. Suppression of Follicular Development After Chronic LHRH Immunoneutralization in the Ewe. *Journal of Reproduction and Fertility* 76:481-490.
- McNeilly AS, Picto HM, Campbell BK, Baird DT., 1991. Gonadotrophic control of growth in the ewe. *J.Reprod. Fertil (Suppl)* 43:177-186.
- Meinecke B, Gips H, Meinecke-Tillmann S, 1987. Progestagen, Androgen and Oestrogen Levels in Plasma and Ovarian Follicular Fluid During the Oestrous Cycle of the Mare. *Animal Reproduction Science* 12:255-265.
- Miller K F., Berg S L., Sharp D C., Ginther O J., 1980. Concentrations of Circulating Gonadotropins During Various Reproductive States in Mares. *Biology of Reproduction* 22:744-750.
- Monget P, Martin GB, 1997. Involvement of insulin-like growth factors in the interactions between nutrition and reproduction in female mammals. *Hum Reprod* 12 Suppl 1:33-52.
- Monget P, Monniaux D, Pisselet C, Durand P, 1993. Changes in Insulin-Like Growth Factor-I (Igf-I), Igf-II, and Their Binding Proteins During Growth and Atresia of Ovine Ovarian Follicles. *Endocrinology (Philadelphia)* 132:1438-1446.
- Morris, R P., Rich, G A., and Ralston, S R. Follicular activity in transitional mares as affected by body condition and dietary energy. *Proc. 10th Equine Nutr Phys Symp . Colorado USA 1987.*

- Murphy KD, Johnson DG, Appleman RD, Otterby DE, 1991. Effects of rearing diet, age at freshening, and lactation feeding system on performance. *J Dairy Sci* 74:2708-17.
- Palmer E, Jousset B, 1975. Urinary Oestrogen and Plasma Progesterone Levels in Non-Pregnant Mares. *Journal of Reproduction and Fertility .Suppl.* 23:213-221.
- Prado R, Rhind S M., Wright I A., Russel A J. F., Mcmillen S R., Smith A J., Mcneilly A S., 1990. Ovarian Follicle Populations, Steroidogenicity and Micromorphology at 5 and 9 Weeks Post Partum in Beef Cows in Two Levels of Body Condition. *Animal Production* 51:103-108.
- Pugh DG, Schumacher J, 1993. Feeding and nutrition of brood mares. *Compendium on continuing education for the practicing veterinarian* 15:106-115.
- Stagg , K. Anoestrus in the post-partum suckled beef cow and in the nutritional restricted heifer. Ph. D. Dissertation, The National University of Ireland. Dublin, 2000.
- Studer E, 1998. A veterinary perspective of on-farm evaluation of nutrition and reproduction. *Journal of Dairy Science.* 81:872-876.
- Tyler JW, Dowling PM, Spano JS, Mcknight AL, Wolfe DF, 1994. Severe prepartum ketosis in an obese beef cow. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 204:1665-1667.
- Van der Niekerk F E., Van der Niekerk C H. 1997. The Effect of Dietary Protein on Reproduction in the Mare. Iii. Ovarian and Uterine Changes During the Anovulatory, Transitional and Ovulatory Periods in the Non-Pregnant Mare. *Journal of the South African Veterinary Association* 68:86-92.
- Vermorel M, Vernet J, Martin-Rosset W, 1997. Digestive and Energy Utilisation of Two Diets by Ponies and Horses. *Livestock Production Science* 51:13-19.
- Vermorel, M., Garrige, R., and Martin-Rosset, W. Métabolisme et Besoin énergetiques du Cheval, Le Système des UFC. 13^{ème} Journée du Grenier de Theix 25-26-27 novembre, Clemond Ferand. I.N.R.A.. Versailles, France. 1981.
- Villa-Godoy A, Hughes TL, Emery RS, Chapin LT, Fogwell RL, 1988. Association between energy balance and luteal function in lactating dairy cows. *J Dairy Sci* 71:1063-72.
- Webb R, Campbell BK, Garverick HA, Gong JG, Gutierrez CG, Armstrong DG, 1999. Molecular mechanisms regulating follicular recruitment and selection. *J Reprod Fertil Suppl* 54:33-48.
- Whitmore H L., Wentworth B C., Ginther O J., 1973. Circulating Concentrations of Luteinizing Hormone During Estrous Cycle of Mares as Determined by Radioimmunoassay. *American Journal of Veterinary Research* 34:631-636.
- Zak LJ, Xu X, Hardin RT, Foxcroft GR, 1997. Impact of different patterns of feed intake during lactation in the primiparous sow on follicular development and oocyte maturation. *J Reprod Fertil*