

Nutrition et alimentation des brebis laitières

Bocquier F., Caja G., Oregui L.M., Ferret A., Molina E., Barillet F.

in

Barillet F. (ed.), Bocquier F. (ed.).
Nutrition, alimentation et élevage des brebis laitières. Maîtrise de facteurs de production pour réduire les coûts et améliorer la qualité des produits

Zaragoza : CIHEAM
Options Méditerranéennes : Série B. Etudes et Recherches; n. 42

2002
pages 37-55

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=2600054>

To cite this article / Pour citer cet article

Bocquier F., Caja G., Oregui L.M., Ferret A., Molina E., Barillet F. **Nutrition et alimentation des brebis laitières**. In : Barillet F. (ed.), Bocquier F. (ed.). *Nutrition, alimentation et élevage des brebis laitières. Maîtrise de facteurs de production pour réduire les coûts et améliorer la qualité des produits*. Zaragoza : CIHEAM, 2002. p. 37-55 (Options Méditerranéennes : Série B. Etudes et Recherches; n. 42)



<http://www.ciheam.org/>
<http://om.ciheam.org/>

Nutrition et alimentation des brebis laitières

F. Bocquier*, G. Caja**, L.M. Oregui***, A. Ferret**, E. Molina** et F. Barillet****

*UMR Elevage des Ruminants en Régions Chaudes, ENSA.M-INRA, 2, Place Viala,
34060 Montpellier Cedex 1, France

**Producción Animal, Fac. Veterinaria, UAB, 08193 Bellaterra, Espagne

***DAPGV Granja Modelo de Arkaute CIMA, Apdo. 46, 0108 Vitoria-Gasteiz, Espagne

****INRA Toulouse-SAGA, BP 27, 31362 Castanet Tolosan Cedex, France

avec la participation de M.V. Bravo***, R. Casals**, C. Gafo**,
A. Combeau (INRA-Theix), J. Gasa**, M. Jacquin****, C. Marie****, A. Ollier (INRA-Theix),
L. Perez-Oguez**, D. Roux (INRA-Theix), M. Tourret (INRA-Theix) et X. Such**

RESUME – De nombreux résultats originaux concernant la nutrition des brebis laitières ont été obtenus par les équipes de ce projet. Chez la brebis Latxa, il a été montré qu'un bon état corporel des brebis à la mise bas leur permet, avec des fourrages encombrants, de produire plus de lait (de +11 à +17%) que lorsqu'elles sont plus maigres. Dans le même contexte, un niveau faible de supplémentation en concentrés (0,3 kg/j) n'est pas suffisant pour obtenir une production laitière élevée. Inversement, à long terme (12 semaines), un apport élevé (0,9 kg/j) provoque une reconstitution précoce des réserves corporelles au détriment de la production laitière. L'apport optimal se situe vers 0,6 kg de concentré. Toujours avec des rations encombrantes, chez la brebis Manchega, la protection des protéines du soja est peu efficace et l'effet favorable sur la production laitière est obtenu avec des apports élevés de concentré (0,8 vs 0,6 kg/j). Chez la brebis Lacaune, la sous-nutrition énergétique provoque une mobilisation d'énergie corporelle qui permet de combler environ 50% du déficit énergétique. Lorsque le déficit énergétique est supérieur à 30% des besoins totaux la baisse de production laitière est régulière, au-delà, la chute mensuelle peut atteindre 45% de la valeur initiale. La composition chimique du lait de brebis peut être fortement accrue avec les matières grasses protégées (TB) et avec la méthionine protégée (TP). En dehors de ces aliments particuliers nous confirmons (Latxa) que les brebis en déficit énergétique ont un TB plus élevé et un TP réduit. Lorsque les apports protéiques sont couverts (Lacaune), le déficit énergétique ne semble pas provoquer d'effets significatifs sur les taux. Nous avons montré que l'on peut utiliser le système d'énergie nette (UFL ; INRA, 1988) chez la brebis en lactation. De plus, nous avons montré que l'utilisation des réserves corporelles s'effectue chez la brebis avec un rendement moyen qui est très voisin de celui des vaches laitières ($K_{rl} = 0,83$).

Mots clés : Brebis laitière, alimentation, nutrition, composition chimique du lait, réserves corporelles, lipides corporels, AGNE plasmatiques, épreuve adrénérge.

SUMMARY – "Nutrition of dairy ewes". Many original results, concerning the nutrition of dairy ewes, were obtained by partners of this EEC project. For Latxa ewes usually fed with roughage, it was shown that a good body condition at lambing allows higher milk yields (from +11 to +17%) than thinner ewes. In the same conditions, a low level of concentrate supply (0.3 kg/d) is not sufficient for a high milk production. But at longer term (12 weeks) a higher supply (0.9 kg/d) induces an earlier recovery of body reserves at the expense of milk yield. Optimal concentrate supply is around 0.6 kg/d of concentrate. On Manchega ewes fed roughage diets, protection of protein from soja bean meal was without effect, while higher levels of concentrate supply (0.6 vs 0.8 kg/d) were efficient to increase milk yield. In the Lacaune ewe, energetic undernutrition induced a body energy mobilization that covered 50% of the energy deficit. When the energy deficit is above 30% of total energy requirements the monthly drop of milk yield can reach 45% of its initial value. The milk composition of ewes can be strongly increased by addition of protected fat (milk fat content) of protected methionine (milk protein content). Out of these peculiar nutrients, we confirmed (Latxa) that dairy ewes in negative energy balance have a high milk fat content and a low milk protein content. When protein requirement are fulfilled (Lacaune), the energy deficit seems to be without effects on both fat and protein content of ewe milk. We shown that net energy system for lactating ruminant (UFL ; INRA, 1988) can be of valuable use in dairy ewes. Furthermore, we shown that efficiency of conversion of body reserves to milk energy is very closed ($K_{rl} = 0.83$) to the value measured on dairy cows.

Key words: Dairy ewes, feeding, nutrition, milk composition, body reserves, body lipids, plasma NEFA, adrenergic challenge.

Introduction

En matière de nutrition des brebis laitières, il y avait assez peu d'informations disponibles lorsque ont été établies les recommandations alimentaires pour les ovins dans les systèmes INRA (1988). En effet, les principaux résultats disponibles en matière de nutrition des brebis avaient été acquis dans les pays anglo-saxons et concernaient presque exclusivement les brebis allaitantes. Ces études, assez nombreuses, avaient porté sur les effets de la nutrition en fin de gestation sur les performances des brebis et le poids des agneaux à la naissance. Ces études visaient à mieux maîtriser l'alimentation des brebis de races (ou croisements) prolifiques. Concernant la phase de la lactation, les résultats disponibles portaient sur les effets de l'état d'engraissement des brebis à la mise bas sur la lactation, sur l'intérêt de compléter les rations par des apports de concentrés et sur l'effet de la nature des protéines du concentré sur la production laitière et sur l'utilisation des réserves corporelles.

On pouvait penser que les recommandations que nous avons tirées de ces travaux (Bocquier *et al.*, 1987) pouvaient s'appliquer, dans une large mesure, à l'alimentation des brebis laitières en fin de gestation, même si on pouvait difficilement prédire les conséquences de cette alimentation sur la production laitière ultérieure. En ce qui concerne la lactation, il existe une différence importante entre les brebis allaitantes qui produisent du lait uniquement pendant une courte période (4 à 6 semaines) et les brebis laitières qui ont des lactations nettement plus longues (20 à 25 semaines). Pour ce qui est des possibilités d'adaptation des brebis à la sous-nutrition, il n'était pas possible de transposer les résultats obtenus sur les brebis allaitantes aux brebis traitées, en particulier parce que, outre les stades de lactation qui peuvent différer largement, on peut penser que la traite mécanique utilisée pour les brebis laitières est moins efficace pour entretenir la sécrétion lactée que la tétée des agneaux. De plus, les travaux qui avaient été conduits sur les brebis allaitantes semblaient montrer qu'en matière d'utilisation des réserves corporelles, il y avait une différence notable entre les rendements d'utilisation de l'énergie corporelle mesurée chez les bovins ($K_{rl} = 0,80$) et ceux obtenus chez les brebis (Geenty et Sykes, 1986). Toutefois, les incertitudes sur l'estimation de la production laitière des brebis allaitantes ne permettaient pas de conclure sur le sujet. De plus, pour les raisons citées ci-dessus, il n'est pas possible d'utiliser des brebis allaitantes pour étudier l'influence de l'alimentation sur la composition chimique du lait. Cet aspect, qui est très important pour une production de lait destinée à la fabrication fromagère, ne peut être appréhendé avec les seuls résultats obtenus sur d'autres espèces laitières (bovins et caprins).

D'autres volets qui concernent la nutrition des brebis laitières auraient pu trouver leur place dans cette partie : il s'agit de la prévision des quantités ingérées (cf. Caja *et al.*, *ibid*), de la comparaison de l'efficacité de l'utilisation de l'énergie alimentaire (cf. Marie *et al.*, *ibid*) et des problèmes d'alimentation en lots (cf. Barillet *et al.*, *ibid*).

Pour obtenir les résultats qui sont présentés ici, les différentes équipes ont procédé à des investissements matériels (portillons électroniques pour les Partenaires 1 et 2 – INRA et DAPGV – et cases individuelles pour le Partenaire 3 – UABAR) ainsi qu'à des investissements méthodologiques (D_2O – DAPGV et UAB – et utilisation de marqueurs digestifs – UABAR).

Ces équipes ont étudié la nutrition hivernale des brebis laitières de façon différente et complémentaire (DAPGV, UABAR, INRA). Dans une première expérience, les apports alimentaires ont été différenciés (DAPGV) dès la fin de la gestation pour moduler l'état des réserves corporelles à la mise bas et examiner les conséquences sur la production laitière. Dans d'autres expériences, les effets de la variation des apports (DAPGV) et la nature des concentrés pendant l'allaitement et la période de traite (UABAR) ont été examinés. Dans une autre série de deux expériences, les effets d'apports alimentaires ajustés selon la production laitière pendant la période de traite exclusive (INRA Theix) ont été étudiés.

A chaque fois, outre les effets des traitements sur la production laitière, les différentes équipes ont étudié les effets de ces facteurs sur la composition chimique du lait. Enfin, les nombreux bilans énergétiques, principalement chez des brebis en déficit, qui ont été estimés grâce aux mesures de variation des réserves corporelles par l'eau lourde (INRA Theix, DAPGV, UABAR) nous ont permis de mieux connaître la nutrition énergétique des brebis laitières. Enfin, des mesures sur les paramètres sanguins des brebis laitières ont permis de cerner les facteurs limitants de leur adaptation à la sous-nutrition énergétique.

Effet des variations des apports alimentaires à différentes périodes du cycle de production sur la production laitière des brebis

La production de lait est le résultat d'un enchaînement d'événements physiologiques qui vont de la reproduction réussie au tarissement. Une étape importante est la mise en place de la lactation qui débute par la mammogénèse et qui est suivie par la lactogénèse (Delouis *et al.*, 1980). En brebis laitières comme pour les brebis allaitantes, le démarrage de la lactation est alors sous l'influence de la tétée du (des) agneau(x) et/ou d'opérations de traite partielle (cf. Barillet *et al.*, *ibid*) qui stimulent la production de lait. Mais cette production est également sous l'influence des apports alimentaires et, en cas de déficit énergétique, elle dépend du niveau de mobilisation des réserves corporelles.

Rôle des réserves corporelles à la mise bas sur la production laitière des brebis

Les brebis Latxa (DAPGV) sont assez souvent en état corporel médiocre à moyen à la mise bas et elles sont fréquemment alimentées avec des fourrages conservés qui sont assez encombrants (VEF élevée) et qui ne permettent pas de couvrir leurs besoins en début de lactation (Oregui, 1992). Dans ces situations d'élevage il est important de pouvoir quantifier l'intérêt pour l'éleveur de disposer de brebis dans un bon état corporel. C'est pourquoi, les brebis de deux lots ont été alimentées différemment pendant la fin de la gestation, pour induire des états corporels différents avec, d'une part des brebis maigres, d'autre part des brebis en bon état corporel.

En moyenne, ces états corporels de 3,03 (bon état) ou de 2,21 points (brebis maigres) n'ont pas eu de conséquences mesurables sur les consommations alimentaires des brebis au cours des 9 premières semaines de la lactation. Cependant, comme les brebis en bon état ont produit davantage de lait brut (+11% ; $p < 0,05$) sur l'ensemble de la période expérimentale (sem. 2 à sem. 10) et que celles-ci étaient plus lourdes (64,4 vs 58,0 kg ; $p < 0,001$), on peut selon le mode d'expression qui est choisi (par litre de lait ou par kg de poids métabolique) mettre en évidence des différences d'ingestion selon l'état corporel des brebis. Toutefois, comme les brebis étaient de poids et d'états corporels identiques avant que leur état corporel ne soit modifié par les apports alimentaires appliqués en fin de gestation, il faut considérer que les différents états corporels à la mise bas n'ont pas d'incidence ni favorables ni défavorables, sur les consommations volontaires d'aliments par brebis.

Ce travail a permis de montrer qu'avec des rations encombrantes (1,78 UEm/kg MS) et faiblement complémentées (0,3 kg MS de concentré), les brebis Latxa qui sont en bon état corporel à la mise bas exportent au total plus d'énergie (dPLS = +17% ; $p < 0,001$ soit resp. 1,09 vs 0,93 l/j) que lorsqu'elles sont en mauvais état corporel.

Influence de la nutrition pendant la phase allaitement x traite : Conséquences sur la période de traite

(Caja *et al.*, 1993 ; Oregui et Bravo, 1993 ; Oregui *et al.*, 1994 ; Oregui *et al.*, 1995a,b ; Oregui *et al.*, 1996)

Dans le cas des brebis Latxa (DAPGV) qui sont souvent en état corporel moyen à faible (<2,5 points) à la mise bas et qui reçoivent des rations à base de foin relativement encombrant (1,62 à 1,78 UEm/kg MS) il était important de préciser s'il est possible de corriger ces rations par des apports d'aliments concentrés. Mais comme les fourrages sont distribués à volonté, il fallait également tenir compte de la baisse de consommation de fourrages induite par la distribution de concentrés (cf. Caja *et al.*, *ibid*).

Deux expériences ont été réalisées avec des fourrages assez encombrants (1,62 et 1,69 UEm/kg MS), à chaque fois, trois niveaux d'apport d'aliments concentrés (0,3 ; 0,6 ; et 0,9 kg/j) ont été distribués à partir de la mise bas des brebis. Ces distributions ont été maintenues au même niveau pendant l'allaitement (sem. 1 à 5) et la traite (sem. 6 à sem. 10). Les taux de substitution mesurés avec ces fourrages ont été inférieurs à 1,0 et le plus souvent voisins de 0,50. Il en résulte que le bilan énergétique des brebis a été systématiquement amélioré par la distribution des aliments concentrés. En fait la production laitière brute s'est accrue avec le niveau d'apport de concentrés aussi bien pendant l'allaitement que pendant la traite (Fig. 1). Au cours du premier mois de traite (sem. 5 à 8) cet accroissement est linéaire ($p < 0,001$) alors qu'il plafonne au cours du second mois. En effet, alors que

la distribution de 0,3 kg/j de concentré est insuffisante, l'apport le plus élevé (0,9 kg/j) ne permet pas de produire plus de lait qu'avec le niveau moyen des apports (0,6 kg/j) en fin du deuxième mois. Ceci parce que les brebis des lots fortement supplémentés (0,9 kg/j) sont en bilan largement positif et orientent une partie de l'énergie ingérée vers le gain de poids (Bas : 66,4 vs Haut : 69,0 kg) et d'état corporel (Bas : 2,44 vs Haut : 2,56 points) au détriment de la production laitière.

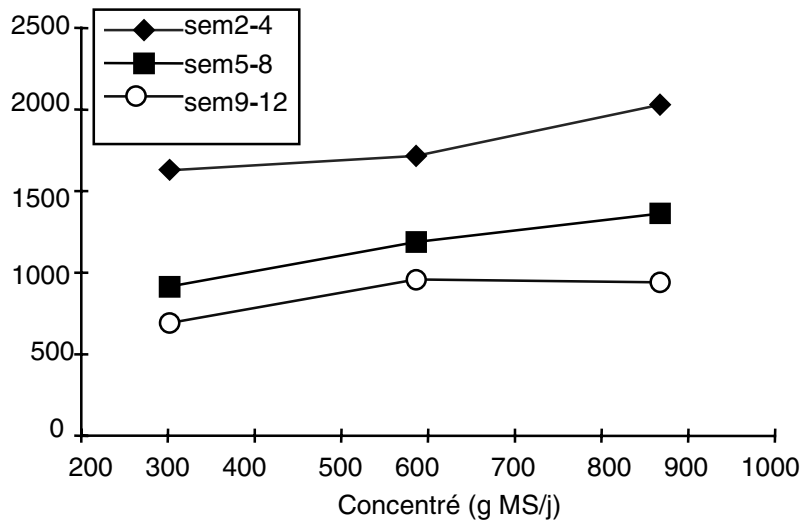


Fig. 1. Effet de la supplémentation en concentré sur la production laitière brute (ml/j) de brebis Latxa.

Dans la présente expérience (DAPGV), les niveaux de concentré ayant été maintenus constants on ne peut pas définir, en faisant varier les apports de concentré, quelle serait la stratégie optimale. Toutefois, avec comme objectif de simplifier les distributions des aliments concentrés, il apparaît que pour des rations à base de fourrages assez encombrants l'apport de 0,6 kg/j est intéressant car des apports plus importants (0,9 kg/j) provoquent, après le premier mois de traite, des prises de poids des brebis au dépens de la production de lait.

Une autre étude (UABAR) a été conduite sur des brebis laitières ($n = 72$) de race Manchega qui ont reçu un des quatre traitements alimentaires suivants : deux niveaux d'apports de concentré (Moyen : 0,6 kg/j ou Haut : 0,8 kg/j) et deux types de concentrés selon le niveau de dégradabilité ruminale des protéines du tourteau de soja (TS) qui était inclus à un taux identique (18% MS) dans les deux concentrés. Pour cela, les protéines du tourteau de soja étaient, soit protégées de la dégradation ruminale par traitement au lignosulfonate (TS-P), soit non protégées (TS-NP). L'écart de dégradabilité théorique (DT) entre les deux types de concentré était de 5 points [DT(TS-P) = 0,58 vs DT(TS-NP) = 0,63]. Ces apports d'aliments concentrés ont débuté une semaine après mise bas et se sont maintenus pendant toute la durée de l'expérience (15 semaines).

Avec une ration à base de foin de ray-grass très encombrant (1,79 UEm/kg MS) distribuée à volonté et complétée par 0,3 kg/j d'un bon foin de luzerne (1,23 UEm/kg MS), l'effet du niveau de concentré (0,6 ou 0,8 kg/j) a été plus important que celui du traitement technologique des protéines du concentré sur la production laitière et la composition du lait. Pendant la phase d'allaitement (3 semaines), les brebis recevant le plus de concentré (0,8 kg/j) ont produit davantage (+10%) de lait trait (0,84 l/j) que celles des autres lots (0,73 l/j). Cet écart s'est maintenu pendant la phase de traite exclusive 0,63 vs 0,51 l/j (8 semaines). En fait, il y a eu une interaction significative entre le type de concentré (TS-P et TS-NP) et le niveau de concentré (0,8 vs 0,6 kg). Les réponses extrêmes en production laitière brute ont été observées avec le concentré contenant les protéines protégées (TS-P) : c'est avec le niveau le plus élevé (0,8 kg/j) que la réponse a été la plus forte et avec le niveau moyen (0,6 kg/j) qu'elle a été la plus faible. Avec les concentrés contenant les protéines non protégées, les productions laitières ont été légèrement plus élevées lorsque se sont accrus les apports de concentré. Les résultats obtenus mettent plutôt en évidence la nécessité d'une supplémentation en concentré que la modulation de la dégradabilité des protéines de ces concentrés.

Les recherches conduites par UABAR et DAPGV montrent que l'on a intérêt à disposer de brebis en bon état corporel à la mise bas ; et qu'avec des fourrages conservés assez encombrants, il est souhaitable de compléter par des apports de concentrés. Toutefois, les travaux de DAPGV montrent clairement qu'avec des distributions importantes de concentrés, on risque de provoquer une reconstitution précoce des réserves corporelles au détriment de la production laitière. Les résultats obtenus sur les brebis Manchega sont globalement en accord avec ceux obtenus sur les brebis Latxa. La difficulté de ce type d'expérience réside dans la nécessité d'une exécution rapide de la mise en lot sur des critères qui sont difficiles à mesurer (traite à l'ocytocine) ou sur des performances laitières qui peuvent être, à l'échelle individuelle, assez instables d'une lactation à l'autre.

Influence de la nutrition sur l'évolution de la production laitière pendant la période de traite

(Molina et Bocquier 1994b ; Bocquier et Chilliard, 1994 ; Agus et Bocquier, 1995 ; Agus, 1996)

La connaissance des possibilités de sous-nutrition des brebis laitières pendant la phase hivernale, en comptant sur l'utilisation des réserves corporelles, est une étape importante pour la maîtrise des coûts alimentaires. Sachant que ces réserves pourront être reconstituées à des périodes où l'alimentation est plus abondante (printemps) et moins coûteuse (pâturage).

Au cours de deux expériences (INRA Theix), nous avons réussi à maintenir constants les taux de couverture des besoins en énergie des brebis. A chaque fois la moitié des brebis recevait des apports alimentaires permettant de couvrir à peu près leurs besoins, alors que l'autre moitié des brebis était en déficit énergétique permanent. En réajustant les apports alimentaires en fonction de la production laitière deux fois par semaine, nous sommes parvenus à maintenir constants les taux de couverture des besoins en énergie.

Chaque expérience comportait deux périodes successives d'un mois (P1 et P2). Lors de la première expérience (Essai 1) les brebis sont restées sur les mêmes régimes alimentaires (Haut ou Bas) pendant les deux périodes [les traitements sont dénommés : Haut-Haut (HH) et Bas-Bas (BB)]. Pour le second essai (Essai 2 ; 1994), les régimes ont été inversés en fin de première période [Haut-Bas (HB) et Bas-Haut (BH)]. Pour les deux expériences, en première période, les taux de couverture des besoins en énergie ont été tous significativement différents ($p < 0,05$) les uns des autres : 78% (BB), 83% (BH), 93% (HH) et 104% (HB). En seconde période, les deux niveaux les plus bas ne sont pas significativement différents (ns) alors que les autres diffèrent à $p < 0,05$: 80% (BB), 85% (HB), 94% (HH) et 106% (BH). Les taux moyens de couverture des besoins protéiques (INRA, 1988) sont proches de 100% dans tous les cas.

En moyenne, le taux de couverture des besoins totaux en énergie (% BT) a un effet sur la diminution relative moyenne de la production laitière en 1 mois (dPLS% PLSinitiale). Les évolutions diffèrent selon les séquences alimentaires auxquelles sont soumises les brebis. Ainsi, lors de l'Essai 1 en régime Haut, lorsque les brebis sont modérément en sous-nutrition et de façon identique sur les deux périodes (93 et 94% BT), la diminution relative de production laitière standardisée (Bocquier *et al.*, 1993) est identique (-31 et -30% PLSi) et indépendante du stade de lactation. En première période, la baisse relative de production laitière (-24 ; -31 et -35% PLSi) suit assez étroitement le taux de couverture des besoins en énergie (resp. 104 ; 93 et 83%), sauf lorsque le déficit dépasse 20% des besoins totaux (78% BT), ce qui induit alors une diminution très importante de la production laitière en 28 jours (-45% PLSi). On remarque également que lorsqu'on modifie fortement les régimes alimentaires (inversion de régimes ; E2 - P2) en cours de lactation, les diminutions relatives de production laitière sont toujours plus importantes et décalées d'environ 6%. Cet effet du changement de régime s'ajoute aux effets du taux de couverture des besoins que nous avons vu ci-dessus. Les résultats obtenus sur d'autres brebis Lacaune qui étaient mieux alimentées (120% des besoins moyens) s'intègrent assez bien dans ce graphique (Fig. 2). Sous réserve de valider cette relation avec d'autres mesures, on peut avec la relation suivante, quantifier les effets d'une réduction (unique) des apports alimentaires sur la diminution de production laitière :

$$\text{dPLS\% PLSi} = 0,490 \times \text{BT\%} - 75,9 \quad R^2 = 0,981$$

$$(\pm 0,004) \quad (\pm 0,7) \quad n = 5$$

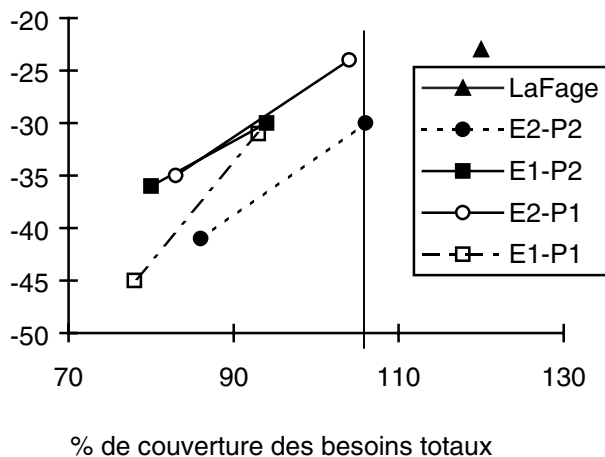


Fig. 2. Effet du taux (%) de couverture des besoins sur la diminution (%) de la production laitière des brebis (INRA Theix et La Fage 1993).

Quantitativement, les différences d'évolution de production laitière, sous l'effet du taux de couverture des besoins énergétiques, aboutissent à des écarts importants d'exportation de lait. Au total, en période 1 pour les Essais 1 et 2, les écarts de production laitière sont respectivement de 9,9 l (-20%) et 7,31 l (-17%) entre les régimes Haut et Bas. Pour la seconde période les écarts sont respectivement de 11,0 l (-31%) et de 4,4 l (-14%).

Même si les diminutions moyennes de productions laitières sont étroitement liées au bilan énergétique (Fig. 2), les diminutions individuelles de production laitière restent très variables et elles ne dépendent qu'en partie de l'état des réserves corporelles ($P < 0,08$). Mais l'effet du niveau des réserves corporelles est curvilinéaire : ce sont les brebis les plus grasses et les plus maigres qui présentent les mobilisations les plus faibles et les pertes de lait les plus importantes. Inversement, ce sont les brebis en état corporel moyen qui mobilisent leurs réserves et diminuent moins fortement leur production laitière. Toutefois ces essais n'étaient pas destinés à étudier les effets du niveau des réserves corporelles et les différences d'état d'engraissement ne permettaient pas, contrairement aux essais conduits par Oregui et collaborateurs (DAPVG), d'étudier directement l'influence de ce facteur.

Dans la situation de réalimentation, le passage d'une alimentation couvrant 83% des besoins énergétiques à 106% a eu un effet favorable sur la persistance de la production laitière des brebis. Ce résultat montre, comme chez la vache laitière (Windisch *et al.*, 1991), qu'après un déficit énergétique temporaire (quelques semaines) la production laitière peut être restaurée partiellement lorsque les apports sont supérieurs aux besoins. Avec les brebis laitières, la comparaison par extrapolation avec l'évolution de la production laitière antérieure montre que cette réalimentation (106% BT) a provoqué un accroissement de l'énergie exportée qui représente 0,655 MJ/j sur la totalité de la seconde période, alors que l'excédent théorique d'énergie nette ingérée est de 1,68 MJ/j. Ainsi la fraction de l'énergie qui a été orientée vers la production de lait représente 39% de l'excédent. Windisch *et al.* (1991) ont indiqué qu'il fallait apporter suffisamment d'énergie (110% BT) pour pouvoir modifier l'évolution de la production laitière. Ceci est nécessaire parce qu'après une période de restriction alimentaire, le potentiel sécrétoire de la mamelle est diminué et l'énergie alimentaire excédentaire est orientée vers la reconstitution de l'énergie corporelle. C'est ce qui a été montré sur des brebis traites (Hadjipanayioutou et Photiou, 1995) ; lorsqu'elles sont largement réalimentées (+61% EM consommée) et que l'alimentation passe de 11,84 MJ/j (i.e. 60% des besoins pour la production de lait) à 19,14 MJ/j. Chez ces brebis, l'essentiel de l'énergie excédentaire (7,3 MJ/j) a été dirigée vers l'énergie corporelle (+290 g/j) plutôt que vers l'énergie du lait qui n'est accrue que de 14% (passant de 5,22 à 5,94 MJ EN/j). Toutefois, l'évaluation de l'efficacité de la réalimentation devrait être faite en utilisant des niveaux croissant d'apports en énergie. Sinon, on peut calculer des efficacités (39% ou 14%) qui sont très nettement sous-estimées.

Les travaux sur la sous-nutrition des brebis ont permis de préciser les limites de l'adaptation des brebis à la sous-nutrition énergétique. Nous disposons maintenant d'informations pratiques sur les

conséquences d'une sous-nutrition sur l'évolution de la production laitière. De plus nous confirmons, même après 50 jours de lactation (comme observé par DAPGV en début de lactation), que les brebis les plus maigres, si elles sont sous-alimentées, ont une production laitière qui diminue fortement. En outre il semble que, pour des raisons différentes, les brebis les plus grasses ne sont pas non plus celles qui maintiennent le mieux leurs productions laitières dans les cas de sous-nutrition énergétique (INRA Theix). En effet, la reconstitution des réserves peut entrer en compétition avec la production laitière, comme cela a été montré (DAPGV) lorsque les brebis en bilan positif reçoivent des quantités importantes de concentré.

Influence de la nutrition des brebis à différentes périodes sur la composition chimique du lait

(Molina et Bocquier, 1994a ; Caja et Bocquier, 2000)

Les aptitudes fromagères du lait sont en partie conditionnées par les taux de matières grasses (TB) et de protéine (TP), ainsi que par le rapport TB/TP. Les objectifs à atteindre en matière de maîtrise des deux taux, TB et TP, dépendent du stade de lactation qui exerce une influence marquée sur ces deux taux. En début de traite (après le sevrage des agneaux), on cherche généralement à accroître simultanément les deux taux (TB et TP) ainsi que le rapport TB/TP. A cette période, du point de vue pratique, il est logique de rechercher les solutions nutritionnelles les plus favorables à l'augmentation des taux, qui puissent s'appliquer dès la phase d'allaitement, pour bénéficier d'une composition du lait adéquate dès le début de traite. Cette démarche a été suivie par UABAR (cf. Barillet *et al.*, *ibid*) et par DAPGV alors que les travaux conduits à l'INRA ont permis l'étude des effets de l'alimentation en période de lactation établie.

Le taux butyreux du lait

Les travaux de l'UABAR ont montré que l'on pouvait accroître fortement (et rapidement) le taux butyreux du lait de brebis avec les matières grasses protégées (Casals, 1991), mais il se produit alors une diminution quasi systématique du taux protéique du lait (Chilliard et Bocquier, 1993).

Il avait été montré avec des brebis allaitantes que le taux butyreux du lait a tendance à s'accroître lorsque les animaux mobilisent leurs réserves corporelles (cf. Bocquier et Caja, 1993). Dans le cas des brebis laitières (Latxa) supplémentées à différents niveaux (0,3 ; 0,6 et 0,9 kg/j), de façon surprenante, le TB est plus élevé (resp. 71,3 ; 68,8 et 73,5 g/l) lorsque les distributions de concentré sont maximales. Dans ce cas les bilans énergétiques ne sont pas systématiquement améliorés par la distribution de concentré qui a aussi stimulé la production laitière. Par contre, toujours avec des brebis Latxa en déficit énergétique dès le début de la lactation, celles qui sont en bon état corporel à la mise bas (3,03 vs 2,21 points) mobilisent plus de lipides (-3,4 vs -1,2 kg en 5 sem.) et ont des taux butyreux plus élevés (resp. 66,8 vs 62,0 g/l ; $p < 0,001$) pendant la période de traite. Dans ce cas, les modifications provoquées pendant l'allaitement (sem. 1 à sem. 5) se maintiennent pendant la période de traite (sem. 6 à sem. 14).

Au cours des expériences de sous-nutrition, malgré les différences de production laitière initiales, les taux butyreux initiaux étaient très proches entre les deux essais (E1 : 65,1 vs E2 : 65,6 g/l ; ns) ; puis ils s'accroissent régulièrement avec le stade de lactation et la diminution de la production laitière. En fin d'essai (+55 j) ils sont respectivement de 81,1 et 82,5 g/l. Intra-essai il n'y a pas d'effet significatif des régimes. Cependant, bien que les écarts soient non significatifs, quelle que soit la séquence alimentaire durant la première période (1^{er} mois), les brebis qui sont en régime Bas lors du dernier contrôle (2^{ème} mois) ont les TB les plus élevés.

Le taux protéique

Avec des rations conventionnelles, il semble que le taux protéique du lait de brebis, comme celui des vaches laitières (Emery, 1978 ; Rémond, 1985 ; DePeters et Cant, 1992), dépende principalement du bilan énergétique (Bocquier et Caja, 1993). De plus, il a été montré que la supplémentation en certains acides aminés limitants (méthionine protégée) permettait également d'accroître fortement (+2 à +5 points) le taux protéique du lait des brebis (Bocquier *et al.*, 1994). Ces effets importants

proviennent d'une part de la concentration du lait de brebis, qui est plus élevée que celui de la vache, mais également de la levée d'une compétition pour les acides aminés soufrés entre la production de lait et de laine (Bocquier *et al.*, 1997). Toutefois, il n'y a pas de recommandations très précises pour ces acides aminés limitants chez la brebis laitière. C'est pourquoi les tentatives d'apports en certains acides aminés ne sont pas toujours efficaces. L'équipe UABAR a tenté d'accroître la teneur en protéines du lait des brebis en augmentant la quantité de protéines alimentaires et en modifiant leur dégradabilité dans le rumen. Simultanément, comme les rations sont souvent encombrantes, on peut espérer en accroissant la quantité d'aliments concentrés distribués, agir sur le taux protéique en améliorant le bilan énergétique des brebis (Bocquier et Caja, 1993). Dans l'expérience conduite à l'UABAR où il y a eu modification de la quantité et de la nature du concentré, ce sont surtout des effets de dilution du lait qui ont été observés. En effet, lorsque les apports alimentaires ont permis l'accroissement de la production de lait, la teneur en protéines a diminué. Dans l'ensemble, il n'y a pas eu d'effet significatif ni de la quantité ni de la nature des concentrés distribués aux brebis.

En revanche, l'effet favorable du bilan énergétique a été confirmé chez des brebis Latxa par la distribution de niveaux croissants d'aliments concentrés (resp. 0,3 ; 0,6 et 0,9 kg/l) qui provoquent à tous les stades de lactation une augmentation (significative entre les niveaux extrêmes) du taux protéique du lait (DAPGV) : pendant l'allaitement (resp. 40,9 ; 42,1 et 43,3 g/l) ; au cours du premier mois (resp. 44,6 ; 45,1 et 46,8 g/l) et au cours du deuxième mois (resp. 46,5 ; 49,2 et 50,9 g/l). Inversement, toujours avec des brebis Latxa en déficit énergétique dès le début de la lactation, celles qui sont en bon état corporel à la mise bas (3,03 vs 2,21 points) mobilisent plus de lipides (-3,4 vs -1,2 kg en 5 semaines) et ont des taux protéiques plus faibles (42,7 vs 44,8 g/l ; $p < 0,001$) pendant la période de traite. Dans ces deux cas, les modifications provoquées pendant l'allaitement (sem. 1 à sem. 5) se sont maintenues pendant la période de traite (sem. 6 à sem. 14).

Lors des deux essais de sous-nutrition énergétique (INRA de Theix), les valeurs des taux protéiques du lait différaient statistiquement avant la mise en régimes (E1 : 45,6 et E2 : 50,5 g/l) ensuite ces différences s'estompent dès la mise en régimes (E1 : 45,9 et E2 : 46,5 g/l). Même lorsqu'on prend en compte ces taux initiaux en covariables, on n'observe pas d'effet significatif du taux de couverture des besoins énergétiques sur le TP. L'absence d'effet du niveau d'apport d'énergie sur le TP est en contradiction avec les observations précédentes en Latxa ou celles faites en vaches laitières [dTP : +0,5 (g/kg)/UFL ; Rémond, 1985] ou par rapport à celles qui avaient été rassemblées par Bocquier et Caja (1993) en brebis allaitantes. On peut donc se demander si la forte baisse (rapide) de production laitière induite dans ces deux essais de sous-nutrition n'a pas provoqué une remontée du TP, conformément à l'opposition phénotypique classique entre le TP et le volume de lait [dTP : -5,56 (g/l)/l ; Barillet et Boichard, 1987], susceptible de masquer l'effet du bilan énergétique sur le TP.

Compte tenu de la répétabilité des taux butyreux et protéiques du lait entre contrôles laitiers successifs (cf. Barillet *et al.*, *ibid*), il était logique d'essayer de modifier, le plus tôt possible, la composition chimique du lait des brebis. En dehors des techniques utilisant des nutriments particuliers, nous avons montré que l'on pouvait modifier par l'alimentation, dans certaines conditions, la composition chimique du lait.

Bilans énergétiques et rôle des réserves corporelles chez des brebis laitières en déficit énergétique

(Molina et Bocquier 1994a ; Agus et Bocquier 1995 ; Agus, 1996)

Toutes les équipes ont utilisé la méthode de dilution de l'eau lourde pour estimer les variations de réserves corporelles au cours de la lactation. Comme il existait peu de résultats sur les brebis laitières (Vermorel *et al.*, 1987), nous faisons ici la synthèse des résultats obtenus sur des brebis en sous-nutrition en utilisant tous les bilans énergétiques mesurés à l'INRA de Theix (83 bilans) et à DAPGV (27 bilans). Le premier intérêt de ce type de mesures est de pouvoir examiner si le système d'énergie nette pour la lactation est utilisable pour les brebis laitières. L'autre intérêt est de comparer les possibilités d'adaptation des brebis à la sous-nutrition selon leur stade physiologique (lactation vs l'entretien).

En énergétique, la régression multiple est utilisée classiquement pour relier l'énergie du lait (EN_{lait}) à l'énergie métabolisable ingérée (EMI) et aux variations d'énergie corporelle (dEN_{Rc}). Cette méthode

permet aussi de calculer simultanément les deux rendements (K_l et K_{rl}) et le besoin d'entretien (terme constant de la régression). Le modèle présenté ci-dessous, s'applique à l'ensemble des données des deux essais (E1 et E2) et des deux périodes ($n = 83$) avec les variables exprimées par kg de poids métabolique :

$$\begin{aligned} \text{ENlait} &= 0,574 \times \text{EMI} - 0,112 \text{ dENRc} + \text{Lot} - 0,173 \\ &(\pm 0,024) \quad (\pm 0,07) \\ &p < 0,001 \quad p < 0,01 \quad p < 0,001 \\ &(R^2 = 0,89 ; CV = 11,4\% ; \text{ETR} = 0,03) \end{aligned}$$

Dans cette équation la valeur du coefficient d'utilisation de l'énergie métabolisable pour la lactation (K_l) est de 0,574 ($\pm 0,024$), le rendement de transformation d'énergie corporelle en énergie du lait est sous-estimé ($K_{rl} = 0,112 \pm 0,07$) et il y a un effet significatif ($p < 0,001$) du lot expérimental (Régime x Période). De plus, le terme constant qui est généralement considéré comme étant la dépense d'entretien moyenne est ici relativement faible (173 kJ EN/kg PV^{0,75}). Pourtant, dans cette équation, le coefficient K_l est établi avec une variation résiduelle ($CV\% = 0,024/0,57 = 4,2\%$) qui est compatible avec les mesures faites sur des vaches laitières (9 à 10% ; Saama et Mao, 1993).

D'autres modèles statistiques ont été proposés (Moe *et al.*, 1971 ; Walter et Mao, 1989). Ces modèles qui relient différemment ces variables, appliqués à nos résultats, n'ont pas permis d'obtenir des coefficients plus réalistes. Ce problème s'était posé précédemment à ceux qui avaient fait des calculs par cette méthode sur des données de brebis en lactation ayant mesuré les variations d'énergie corporelle avec l'eau lourde (Tissier *et al.*, 1979), les chambres respiratoires (Vermorel *et al.*, 1987), des abattages (Geenty et Sykes, 1986) ou sur des vaches en lactation avec des chambres respiratoires (Munger, 1991 ; Chwalibog, 1991). Ce problème provient de la structure particulière des données car, contrairement à ce qui est recommandé, les variables explicatives qui sont utilisées (EMI ; dENcorp. et poids métabolique) ne sont généralement pas indépendantes. C'est particulièrement le cas dans le présent essai, compte tenu du protocole expérimental qui a été adopté (alimentation au *prorata* des besoins), où il existe une forte corrélation entre deux variables principales (EMI vs ENlait : $r = +0,82$). De même, il existe des corrélations positives entre EMI et dENRc ($r = +0,53$) et entre dENRc et ENlait en période 1 ($r = +0,37$). Ces corrélations entre variables (ou colinéarité) provoquent une instabilité des coefficients de régression partiels qui est d'autant plus marquée que les variables utilisées sont nombreuses (Roux *et al.*, 1982) et/ou que les effectifs sont faibles.

De plus, il existe une hiérarchie [données de croissance (Roux *et al.*, 1982) ou de lactation (Saama et Mao, 1993)] dans les valeurs des termes du bilan qui font que l'énergie métabolisable ingérée est à la fois le terme qui est quantitativement le plus important mais qui est également le plus variable, suivie ensuite par l'énergie du lait et enfin par les variations d'énergie corporelle. Le poids métabolique étant assez peu variable, la dépense d'entretien calculée reste assez stable et n'entre pas significativement dans les modèles. Ce problème de colinéarité entre variables apparaît car il n'est pas possible biologiquement d'obtenir des données pour lesquelles les amplitudes de variations soient vraiment différentes et indépendantes. C'est pourquoi il a été proposé (Walter et Mao, 1989) d'effectuer les calculs par étapes successives, en s'intéressant d'abord aux termes qui sont biologiquement prioritaires dans le partage de l'énergie : le lait, le besoin d'entretien et enfin les variations d'énergie corporelle.

Pour cela nous avons utilisé les hypothèses les plus réalistes pour calculer certaines étapes du bilan (K_l , Ement) pour calculer ensuite par régression les coefficients qui restent à déterminer. Nous avons utilisé une valeur du $K_l = 0,61$ issue du système d'énergie nette (INRA, 1978, 1988). En prenant également la valeur préconisée par l'INRA pour le besoin d'entretien (400 kJ/kg PV^{0,75}), on peut calculer pour chaque brebis le bilan énergétique théorique. Le K_{rl} , rendement d'utilisation d'énergie corporelle pour soutenir la production de lait, se calcule en reliant directement le bilan énergétique calculé (Bil) aux variations d'énergie corporelle mesurées : $\text{Bil} = a \times \text{dENRc}$. Comme le coefficient de détermination est assez faible ($R^2 = 0,50$; $p < 0,01$; $n = 83$) nous avons retenu (Fig. 3) la méthode de l'axe principal pour obtenir le K_{rl} . La valeur ainsi obtenue ($K_{rl} = 0,83$) est tout à fait conforme à celle obtenue sur les vaches laitières ($K_{rl} = 0,84$; Moe *et al.*, 1971). Même si l'ensemble des coefficients utilisés ci-dessus ($K_l = 0,61$ et Ement = 400 kJ/PV^{0,75}) permettent de calculer des bilans réalistes, la variabilité individuelle qui subsiste ne doit pas être sous-estimée. Parmi les facteurs physiologiques

qui peuvent expliquer la variabilité des résultats, la mobilisation des protéines corporelles a été évoquée (Geenty et Sykes, 1986).

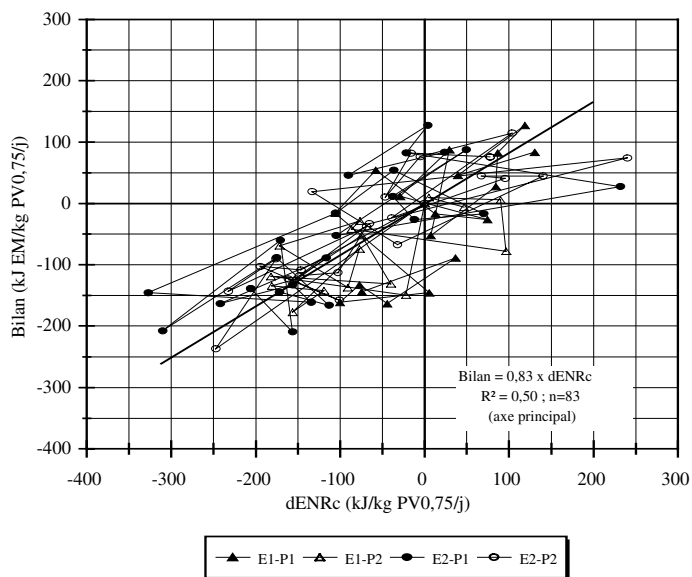


Fig. 3. Relation entre le bilan énergétique calculé et la variation d'énergie corporelle mesurée.

Ainsi, lorsqu'on établit la relation entre les variations d'énergie corporelle et le bilan énergétique calculé on s'aperçoit que ces incertitudes affectent l'étroitesse de la relation ($R^2 = 0,50$) mais que les méthodes utilisées fournissent des données justes puisque la valeur du coefficient K_{PI} qui est obtenue est proche des celles obtenues dans la bibliographie. Il est difficile de savoir si d'autres méthodes pourraient fournir des résultats à la fois plus justes et plus précis, puisque dans le cadre d'une expérience commune (Vermorel *et al.*, 1987), il n'a pas été montré que l'estimation des variations d'énergie corporelle par l'eau lourde soit moins précise que celle mesurée par les échanges respiratoires. De plus, en raison de problèmes comportementaux, les brebis doivent être mises par paires pour effectuer les mesures en chambres ce qui complique l'interprétation des résultats. Enfin, les mesures en chambre respiratoire ne peuvent être effectuées que sur un nombre limité d'animaux pendant des périodes de courte durée.

Nous montrons donc que la transformation de l'énergie métabolisable en énergie nette pour la lactation par les brebis laitières se fait avec des rendements qui sont voisins de ceux mesurés sur vaches laitières. En conséquence, on peut utiliser les équations de prévision de la valeur en énergie nette des aliments (UFL, INRA) pour raisonner l'alimentation des brebis laitières.

Les limites métaboliques de l'adaptation des brebis à la sous-nutrition énergétique

(Agus, 1996 ; F. Bocquier *et al.*, 1998)

Evolution des paramètres métaboliques

Les métabolites sanguins ont été mesurés sur les brebis Lacaune, soit plusieurs fois par jour autour du repas du matin, soit une fois par semaine avant la distribution du repas.

Chez les ruminants l'accroissement des teneurs en *Acides Gras Non Estérifiés* (AGNE) plasmatiques lorsque les animaux sont en déficit énergétique a été rapporté par de nombreux auteurs (Fisher *et al.*, 1975 ; Cowan *et al.*, 1980 ; Bines *et al.*, 1983 ; Chilliard *et al.*, 1987b ; Dunshea *et al.*,

1990b ; Chilliard *et al.*, 1995) et nous avons confirmé que les taux moyens sur des périodes d'un mois sont étroitement reliés aux bilans énergétiques (Agus, 1996).

Le fait que les teneurs en AGNE à jeun soient plus élevées en première qu'en seconde période résulte du moindre déficit absolu (UFL/j) en seconde période, alors que les déficits relatifs (% BT) sont pratiquement identiques. En effet, la relation entre les teneurs en AGNE et le bilan (UFL/j ; $p < 0,001$) n'est pas significativement affectée (ns) par le stade de lactation (ou la période) et ceci même intra-essai (E1 ou E2). Lorsque les animaux sont nourris à volonté les diminutions de teneurs en AGNE qui apparaissent avec le stade de lactation chez la vache (Decaen et Journet, 1967), chez la chèvre (Chilliard *et al.*, 1977 ; Dunshea et Bell, 1989 ; Dunshea *et al.*, 1990) et chez la brebis (Rhind *et al.*, 1992) proviennent du rééquilibrage du bilan énergétique. Certains auteurs (Chilliard *et al.*, 1995) ont émis l'hypothèse qu'à long terme, les ruminants fortement sous-alimentés s'adaptent en diminuant leurs teneurs en AGNE circulants ce qui aurait pour fonction de limiter l'effet toxique des fortes concentrations.

Pour évaluer le *potentiel lipolytique* du tissu adipeux des brebis, une substance bêta agoniste adrénergique non sélective (isoproterenol ; ISO) a été injectée (Essai 2) par voie jugulaire à 24 (P1) et 50 jours (P2). Des échantillons sanguins ont été prélevés avant (-5 minutes) et après (+10 minutes) l'injection d'ISO pour doser les teneurs en AGNE.

La réponse moyenne en AGNE (AGNE +10 moins AGNE -5) est significativement plus élevée chez les brebis en sous-nutrition (+0,74 mM) que chez celles qui sont correctement nourries (+0,45 mM). Une partie de ces différences de réponses à l'ISO peut être expliquée par les concentrations initiales AGNE(-5) qui étaient déjà plus élevées chez les brebis sous-alimentées (+0,15 mM) par rapport à celles qui étaient correctement alimentées. Il y a une relation positive entre brebis entre les valeurs initiales en AGNE(-5) et la réponse à l'ISO ($r = +0,65$; $p < 0,001$), c'est-à-dire entre la lipolyse spontanée et la lipolyse induite. Les AGNE(+10) sont positivement corrélés à l'énergie exportée dans le lait ($r = +0,38$; $n = 48$), aux lipides corporels estimés par D2O ($r = +0,30$) et au bilan énergétique calculé (BIL : $r = -0,72$). En fait les régressions multiples montrent que les AGNE(+10) dépendent de l'état nutritionnel de l'animal. Pour des brebis en régime Haut, les AGNE(+10) sont bien reliés aux lipides corporels ($p < 0,01$), à l'énergie ingérée ($p < 0,01$), mais pas (ns) au bilan énergétique. Alors que pour les brebis du lot Bas les AGNE(+10) dépendent principalement du bilan énergétique ($p < 0,01$), mais pas des lipides corporels (ns). Des résultats antérieurs obtenus *in vitro* (Gagliostro et Chilliard, 1991) ont montré que l'activité lipolytique du tissu adipeux de vache dépendait de la cellularité, donc de la quantité de lipides corporels, quel que soit le bilan énergétique de l'animal donneur de tissu. Nos résultats montrent que c'est également le cas *in vivo* pour les animaux en bilan positif, mais pas pour les animaux en bilan énergétique négatif (Fig. 4). La stimulation *in vivo* de l'activité lipolytique peut contribuer à expliquer les différences interindividuelles de capacité à s'adapter à une sous-nutrition.

Les *glycémies* hebdomadaires ont été stables et ont peu varié entre essais, entre périodes et entre régimes alimentaires. Toutefois, les brebis en régime Bas tendent à avoir des glycémies plus faibles et la réalimentation provoque une légère élévation de leurs glycémies. Ces résultats sont conformes à ceux obtenus par de nombreux auteurs qui ont montré que la glycémie est un paramètre plasmatique assez peu sensible aux variations des apports nutritionnels (Riis, 1983 ; McDowell, 1983 ; Fröhli et Blum, 1988) grâce à la mise en place de mécanismes homéostatiques efficaces (Roberts *et al.*, 1978 ; Chilliard *et al.*, 1995). A court terme, la glycémie post-prandiale est conforme à celles rapportées précédemment chez les bovins (Flux *et al.*, 1984 ; Blum *et al.*, 1985 ; Fröhli et Blum, 1988 ; Marston *et al.*, 1995). Cette évolution de la glycémie est en rapport avec l'élévation du taux circulant d'insuline qui suit la distribution des repas.

Le *Béta-Hydroxybutyrate* (β -OHB) plasmatique a une double origine : il provient de l'ingestion (cétogenèse ruminale) ou de l'oxydation des AGNE (cétogenèse hépatique). L'absence de relation significative entre les bilans énergétiques et les teneurs en β -OHB dans ces deux essais (E1 et E2) peut s'expliquer par le fait que la sous-nutrition appliquée aux brebis n'a pas été suffisamment forte. En effet, ce n'est que chez des animaux sévèrement sous-alimentés, et lorsque leurs teneurs en AGNE plasmatiques dépassent 1,0 mM (Bowden, 1971), que les teneurs en β -OHB plasmatique s'élèvent. Le β -OHB provient alors de l'oxydation partielle des AGNE et il en résulte une hypercétonémie (Patterson, 1963 ; Russel et Wright, 1983). Cette situation n'est pas apparue dans nos essais puisque les teneurs en AGNE plasmatiques des brebis n'ont pas dépassé 1,0 mM.

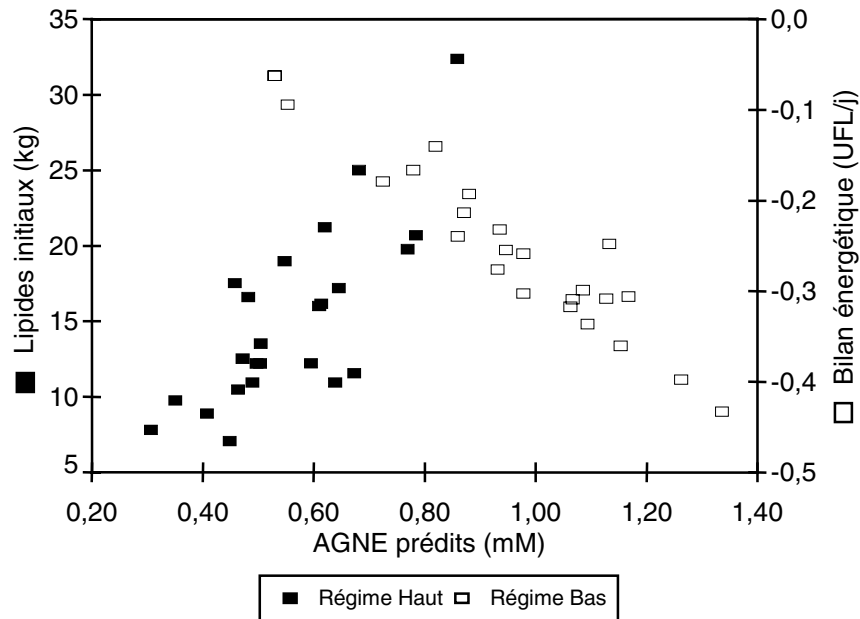


Fig. 4. Influence des lipides corporels (régime Haut) ou du bilan énergétique (régime Bas) sur la concentration des AGNE plasmatiques après injection d'isoprénaline (valeurs prédites).

Adaptations hormonales à la sous-nutrition : Relations avec la baisse de production laitière et/ou la mobilisation des lipides corporels

(Agus, 1996)

Les hormones qui ont été dosées (insuline, GH et prolactine), sont supposées avoir un rôle homéostatique et rôle téléopérateur (Bauman et Currie, 1980 ; Chilliard *et al.*, 1995). Il est intéressant d'examiner les corrélations entre les critères adaptatifs des brebis à la sous-nutrition que sont la diminution de production laitière (dPLS ; ml/28 j) et/ou la variation de lipides corporels (dLIP ; kg/28 j), et les concentrations de ces hormones. Les métabolites sanguins peuvent être considérés comme étant plutôt le résultat de ces adaptations.

L'*insuline*, qui a des effets hypoglycémisants, est considérée comme l'hormone la plus importante pour la régulation de glycémie chez les ruminants (McDowell, 1983) et comme une hormone jouant un rôle central dans le contrôle du métabolisme intermédiaire au niveau du muscle, du foie et des tissus adipeux. L'insuline joue un rôle important dans la coordination du métabolisme des hydrates de carbone, des acides gras et des protéines : elle agit pour le maintien de l'homéostasie (Bines et Hart, 1982 ; Brockman et Laarveld, 1986). Il n'y a pas de variation significative d'insulinémie moyenne. Cette stabilité de la glycémie peut s'expliquer par le fait que chez la brebis en lactation qui est sous-alimentée la glycémie est moins sensible aux variations provoquées du taux d'insuline que chez la brebis suralimentée (Metcalf et Weekes, 1990). Chez les animaux en bilans positifs cette insulino-résistance s'accroît avec le niveau de production (Sleiman Haidar *et al.*, 1993).

Ainsi, nous observons que l'*insulinémie* moyenne des brebis à jeun n'est pas significativement affectée par les différents niveaux d'apports énergétiques. Pourtant l'insulinémie postprandiale des brebis peut varier au cours de la journée et, en moyenne, elle s'ajuste étroitement aux variations de l'énergie ingérée ($r = +0,98$; $n = 4$ lots en E1). Comme cela avait déjà été observé chez d'autres ruminants (Bassett, 1974 ; Blum *et al.*, 1985 ; Brockman et Laarveld, 1986 ; Sutton *et al.*, 1988 ; Harmon, 1992). De plus, nous observons une relation positive assez étroite ($r = +0,85$; $n = 8$) entre la diminution de production laitière et l'insulinémie moyenne sur chacune des périodes et pour les deux essais (Fig. 5). Cette relation est encore plus étroite ($r = +0,93$; $n = 7$ lots) lorsqu'on exclut la valeur du lot Bas-Bas en première période de l'Essai 1. Ainsi sur une plage de variation des taux de couverture des besoins qui est comprise entre 80% et 106% des besoins énergétiques, la diminution de production laitière est fonction linéaire de l'insulinémie à jeun (dPLS (l/28 j) = $+0,045$ INS - 1,04).

Le cas du lot de brebis fortement sous-alimentées (E1-B-P1) est intéressant car la production laitière a fortement diminué alors que l'insulinémie est maintenue. Ceci peut illustrer la limite des possibilités d'adaptation des brebis à la sous-nutrition. En effet, sachant que le rôle de l'insuline est antilipolytique (Brockman et Laarveld, 1986 ; Chilliard, 1993), pour pouvoir mobiliser davantage d'énergie corporelle il aurait fallu que l'insulinémie diminue au-dessous de la valeur de 9,3 $\mu\text{UI/ml}$. De plus, comme l'insulinémie est beaucoup mieux reliée à la variation de protéines corporelles ($r = +0,68$; $p < 0,05$; $n = 8$) qu'à la variation de lipides corporels ($r = +0,16$; $n = 8$; ns), on peut penser que la fonction de ce maintien de l'insulinémie a été d'épargner des protéines corporelles (Brockman et Laarveld, 1986 ; Chilliard *et al.*, 1995).

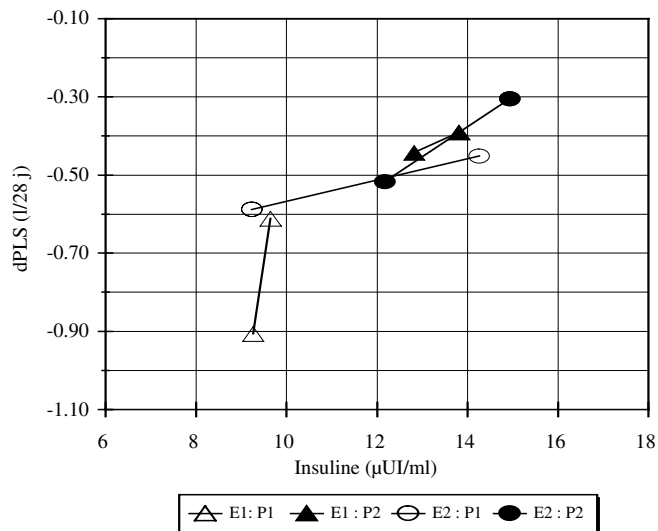


Fig. 5. Relation entre l'insulinémie moyenne mensuelle et la diminution de production laitière.

Chez le ruminant en lactation la sous-alimentation provoque généralement un accroissement du taux circulant de GH (*hormone de croissance*) chez les ovins (Gow *et al.*, 1981 ; Bocquier *et al.*, 1990 ; Thomas *et al.*, 1990 ; Rhind *et al.*, 1991 ; Basset, 1989) comme chez les bovins (Blum *et al.*, 1985 ; Chilliard *et al.*, 1995). Intra-essai, à aucun moment les teneurs en GH plasmatiques ne sont différenciées (ns) entre régimes alimentaires : une telle situation a parfois été rapportée dans la bibliographie (Rule *et al.*, 1985). Comme l'effet du bilan énergétique (Chilliard, 1987 ; Bocquier *et al.*, 1990) est considéré étant déterminant sur les taux moyens de GH, on peut se demander si les brebis n'ont pas pu mieux maintenir leurs productions laitières parce qu'elles avaient des teneurs en GH trop faibles ou, à l'inverse, qu'en raison de la baisse de production laitière les bilans n'ont pas été suffisamment différents pour faire apparaître des différences de teneurs en GH.

Tout comme pour l'insulinémie, le taux moyen hebdomadaire de GH n'est pas statistiquement affecté par le niveau d'apport d'énergie. Pourtant le taux de GH fluctue de part et d'autre des repas. Les données individuelles montrent que c'est l'amplitude des pics de GH (GH-Amp) qui est la mieux reliée aux critères d'adaptation des brebis à la sous-nutrition. Ainsi, les brebis qui ont perdu du lait (dPLS) ont tendance ($r = -0,32$; $p < 0,01$) à avoir des décharges de GH plus élevées que celles qui maintiennent leur production laitière. Ce que confirme la relation entre l'amplitude de GH et la variation de lipides corporels ($r = -0,31$ à $r = -0,35$; $p < 0,05$) : plus elles ont eu des décharges importantes de GH et plus elles ont mobilisé de lipides.

Il y a une relation positive entre le taux de base de *prolactine* (PRL-Lb) et la variation de lipides corporels (E1 : $r = +0,61$; $p < 0,001$ et E2 : $r = +0,25$; $p < 0,10$). De même, il y a des relations positives et étroites intra-essai entre la production laitière moyenne par lot et le niveau moyen de prolactine (E1 : $r = +0,94$ et E2 : $r = +0,97$; $n = 4$). Ceci est confirmé par les relations interindividuelles positives entre PRL-Lb et PL-Brutes (E1 : $r = +0,38$; $p < 0,05$ et E2 : $r = +0,51$; $p < 0,00$). En revanche, il n'y a pas de relation significative entre la variation de production laitière et le niveau de prolactine circulante. Ceci probablement parce que la prolactine exerce un rôle nécessaire mais pas suffisant

pour maintenir la production de lait et que la production laitière peut fluctuer sans liaison étroite avec la prolactinémie.

Il apparaît que ces trois hormones ont des évolutions qui sont cohérentes avec les rôles respectifs généralement admis pour ces deux hormones et traduisent les adaptations nutritionnelles auxquelles les brebis doivent faire face. En effet, si les taux spontanés de GH ont été reliés à des situations de mobilisation lipidique (Bocquier *et al.*, 1990), des injections de GH exogène ont confirmé ces effets (Chilliard, 1988 ; Bachman *et al.*, 1993). La GH a pour effet de diminuer la lipogenèse et de stimuler la lipolyse (Vernon et Flint, 1989). Le rôle de la prolactine chez le ruminant en lactation est assez mal établi et certains auteurs (Vernon, 1989) ont émis l'hypothèse d'une implication de la prolactine dans la mobilisation des lipides corporels, sans toutefois que des récepteurs n'aient été mis en évidence sur les adipocytes de rat (Barber *et al.*, 1992). A notre connaissance, de tels travaux n'ont pas été rapportés chez le ruminant.

La variation des protéines corporelles est reliée à l'insulinémie ($r = +0,23$; $p < 0,05$). Ce qui serait cohérent avec le fait que c'est la baisse de l'insulinémie, qui diminuerait la synthèse protéique, et stimulerait la mobilisation des protéines corporelles (Lobley, 1993). La GH est supposée être également impliquée dans la mobilisation des protéines corporelles (Brockman et Laarveld, 1986). Comme les actions de ces hormones sont parfois opposées, il a été suggéré (Hart *et al.*, 1978) d'utiliser le rapport (INS/GH) pour caractériser les différentes situations métaboliques. Dans notre cas ce critère est significativement ($p < 0,01$) relié à la mobilisation protéique.

Conclusions

En premier lieu, il est important de rappeler que les résultats présentés dans ce chapitre nutrition ont été obtenus avec des brebis en alimentation individuelle et avec des protocoles d'alimentation ajustés (INRA de Theix) ou avec des quantités limitées d'aliments concentrés (DAPGV, UABAR). Si ce niveau d'approche est indispensable en nutrition, en revanche les résultats qui en découlent ne sont pas extrapolables directement à des brebis alimentées collectivement (Frayse *et al.*, 1996). En effet, il faut pour cela passer par une prédiction fiable des consommations alimentaires que ce soit à l'échelle individuelle (cf. Marie *et al.*, *ibid*) ou collective lorsque les lots de brebis sont homogènes (cf. Caja *et al.*, *ibid*). Pour disposer de lots homogènes, il faut trouver des critères et/ou des moyens de mise en lot des brebis (cf. Barillet *et al.*, *ibid*) pour diminuer l'hétérogénéité initiale. Sinon la réponse globale du lot de brebis est difficile à prévoir, car les états nutritionnels sont alors très différents entre brebis et la réponse attendue peut être masquée par la diversité des réponses individuelles. Dans le cas de lots de brebis homogènes (Bocquier *et al.*, 1995) on peut envisager d'appliquer sans problèmes les résultats obtenus ci-dessus grâce au logiciel INRAtion (Bocquier *et al.*, 1993). Ce logiciel a été traduit en espagnol (Ferrer Cazcarra *et al.*, 1995).

En tout état de cause, les expérimentations conduites sur des animaux isolés sont nécessaires pour mieux connaître la réponse des brebis à des traitements alimentaires bien identifiés, avant de pouvoir utiliser ces connaissances pour modéliser la réponse d'un groupe de brebis alimentées à volonté. L'ensemble des données obtenues au cours de ce programme de recherche, tant dans le cadre des mesures d'efficacité alimentaires (*ad libitum*) que lors des expériences de nutrition (*quantités fixées*) permettront de fixer des seuils pour certaines exigences nutritionnelles (densités nutritives des rations et/ou niveaux de complémentation).

Pour la poursuite des recherches sur la nutrition des brebis laitières, il serait souhaitable d'approfondir l'étude d'un certain nombre d'effets de la nutrition en envisageant, à chaque fois, les conséquences sur la composition du lait.

Il faudrait étudier les effets de l'état d'engraissement des brebis sur leur capacité d'adaptation à la sous-nutrition : dissocier les effets des états corporels spontanés de ceux qui sont induits (DAPGV). On constate en effet qu'il existe des compensations d'un cycle de production sur l'autre entre les réserves corporelles et le lait. Ceci constitue également, pour les brebis, une forme d'adaptation à long terme aux variations des apports alimentaires. C'est ce qui se produit lorsque les apports alimentaires sont très variables au cours de l'année et entre années, ce qui est souvent le cas en zone méditerranéenne.

Dans le cadre d'études sur l'utilisation des réserves corporelles, il faudrait comprendre les effets de la nutrition protéique (suralimentation et sous-alimentation) des brebis pour tenter d'optimiser l'utilisation (quantité et rendement d'utilisation) de leurs réserves corporelles. Il paraît également intéressant de définir des stratégies alimentaires qui limitent la reconstitution précoce des réserves corporelles, celle-ci risquant d'entrer en compétition avec la production laitière. D'ailleurs, la nutrition protéique en général a été assez peu étudiée (excepté par UABAR) dans le cadre de ce projet. Or c'est souvent un facteur limitant dans les zones où les fourrages sont pauvres.

Il serait très intéressant d'étudier l'effet du niveau génétique intra-race (lignées divergentes Lacaune – cf. Marie *et al.*, *ibid*) sur l'adaptation des brebis à la sous-nutrition, dans le but de tenter de situer l'origine des différences éventuelles (études endocrinologiques et métaboliques).

Enfin, la production d'agneaux et de lait, suppose un bon déroulement de la reproduction et nous pensons que l'amélioration de l'alimentation des brebis au moment de la lutte (naturelle ou induite) est un moyen d'améliorer la rentabilité des élevages [cf. Barillet *et al.*, *ibid* (structure des troupeaux)] et accroître l'efficacité des schémas de sélection.

Références

- Agus, A. (avec Bocquier, F.) (1996). *Effets de la sous-alimentation énergétique sur les performances zootechniques de la brebis laitière : Utilisation des réserves corporelles et adaptations métaboliques*. Thèse ENSA de Rennes, 111 pp.
- Agus, A. et Bocquier, F. (1995). Contribution of body reserves to milk production in underfed dairy ewes. Dans : IV Symposium International sur la Nutrition des Herbivores, Clermont-Ferrand, septembre 1995. *Ann. Zootech.*, 44(Suppl.) : 320.
- Bachman, K.C., Elvinger, F. et Head, H.H. (1993). Somatotropine, montée laiteuse et production laitière. Dans : *Biologie de la Lactation*, Martinet, J. et Houdebine, L.M. (éds.). Editions INSERM/INRA, Paris, pp. 221-254.
- Barber, M.C., Clegg, R.A., Finley, E., Vernon, R.G. et Flint, D.J. (1992). The role of growth hormone, prolactin and insulin-like growth factors in the regulation of rate mammary gland and adipose tissue metabolism during lactation. *J. Endocr.*, 135 : 195-202.
- Barillet, F. et Boichard, D. (1987). Studies on dairy production of milked ewes. I. Estimates of genetic parameters for total milk composition and yield. *Gen. Sel. Evol.*, 19 : 459-474.
- Basset, J.M. (1974). Diurnal patterns of plasma insulin, growth hormone, corticosteroid and metabolite concentrations in fed and fasted sheep. *Aust. J. Biol. Sci.*, 27 : 167-181.
- Bassett, J.M. (1989). Metabolic and endocrine responses of pregnant and lactating ewes to intravenous glucose or insulin. *J. Agric. Sci. Camb.*, 113 : 173-182.
- Bauman, D.E. et Currie, W.B. (1980). Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation : A review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *J. Dairy Sci.*, 63 : 1514-1529.
- Bines, J.A. et Hart, I.C. (1982). Metabolic limits to higher milk production especially the role of growth hormone and insulin. *J. Dairy Sci.*, 65 : 1375-1389.
- Bines, J.A., Hart, I.C. et Morant, S.V. (1983). Endocrine control of energy metabolism in the cow: Diurnal variations in the concentrations of hormones and metabolites in the blood plasma of beef and dairy cows. *Horm. Metabol. Res.*, 15 : 330-334.
- Blum, J.W., Jans, F., Moses, W., Frohli, D., Zemp, M., Wanner, M., Hart, I.C., Thun, R. et Keller, U. (1985). Twenty-four-hour pattern of blood hormone and metabolite concentrations in high-yielding dairy cows : Effects of feeding low or high amount of starch, or crystalline fat. *Zbl. Vet. Med. A.*, 32 : 401-418.
- Bocquier, F., Barillet, F., Guillouet, P. et Jacquin, M. (1993). Prédiction de l'énergie du lait de brebis à partir de différents résultats d'analyses : Proposition de lait standard pour les brebis laitières. *Ann. Zootech.*, 42 : 57-66.
- Bocquier, F. et Caja, G. (1993). Recent advances on nutrition and feeding of dairy sheep. Hungarian Journal of Animal Production. Dans : *Proc. of 5th International Symposium on Machine Milking of Small Ruminants*, Budapest, 14-20 mai, pp. 580-607.
- Bocquier, F. et Chilliard, Y. (1994). *Sous-nutrition des brebis laitières : Les limites à ne pas dépasser*. Fiche Réseau "Sésame", Service Interdépartemental pour l'Animation du Massif Central (SIDAM), "Elever-26".
- Bocquier, F., Delmas, G., Sloan, B.K., Vacaresse, C. et Van Quackebeke, E. (1994). Effets de la supplémentation en méthionine protégée sur la production et la composition du lait de brebis

- Lacaune. *Rencontre Autour des Recherches sur les Ruminants*, Paris, 1-2 décembre 1994, pp. 101-104.
- Bocquier, F., Ferlay, A. et Chilliard, Y. (1998). Effects of body lipids and energy balance on the response of plasma non-esterified fatty acids to a β -adrenergic challenge in the lactating dairy ewe. Dans : *Proceedings 14 Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals*, Mc Cracken, K.J., Unsworth, E.F. et Wylie, A.R.G. (éds), Newcastle, 14-20 septembre 1997. CAB International, pp. 167-170.
- Bocquier, F., Guillouet, P. et Barillet, F. (1995). Alimentation hivernale des brebis laitières : Intérêt de la mise en lots. *INRA Prod. Anim.*, 8 : 19-28.
- Bocquier, F., Guillouet, P., Barillet, F., Ligios, S., Molle, G., Sanna, A., Casu, S., Caja, G., Such, X., Gasa, J., Ferret, A., Oregui, L., Urarte, E., Agabriel, J., Champciaux, P. et Espinasse, C. (1993). A computer program for diet formulation in dairy sheep : Evaluation of food intake predictions. Dans : *Proc 5th International Symposium on Machine Milking of Small Ruminants*, Budapest, 14-20 mai 1993. *Hung. J. Anim. Prod.*, 608-621.
- Bocquier, F., Kann, G. et Thériez, M. (1990). Relationships between secretory patterns of growth hormone, prolactin and body reserves and milk yield in dairy ewes under different photoperiod and feeding conditions. *Anim. Prod.*, 51 : 115-125.
- Bocquier, F., Thériez, M. et Brelurut, A. (1987). Recommandations alimentaires pour la brebis en lactation. *Bull. Tech. CRZV-Theix, INRA*, 70 : 199-211.
- Bocquier, F., Thériez, M. et Robert, J.C. (1997). Effet de la supplémentation en méthionine et en lysine protégées sur les performances laitières des brebis allaitantes. Dans : *4^{ème} Renc. Rech. Ruminants*, décembre 97, p. 151.
- Bowden, D.M. (1971). Non-esterified fatty acids and ketone bodies in blood as indicators of nutritional status in ruminants : A review. *Can. J. Anim. Sci.*, 51 : 1-13.
- Brockman, R.P. et Laarveld, B. (1986). Hormonal regulation of metabolism in ruminants : A review. *Livest. Prod. Sci.*, 14 : 313-334.
- Caja, G. et Bocquier, F. (2000). Effect of nutrition on the composition of sheep's milk. *Options Méditerranéennes, Série Cahiers*, 52 : 59-74.
- Caja, G., Such, X., Torre, C. et Casals, R. (1993). Necesidades nutritivas de ovejas lecheras de raza Manchega en los periodos de cría y ordeño. Dans : *43^a Reunión Internacional de la Federación Europea de Zootecnia*, Madrid (Espagne), 13-17 septembre. Poster.
- Casals, R. (1991). *Efectos de la utilización de lípidos protegidos en la alimentación de ovejas de ordeño durante los periodos de lactación y cubrición*. Thèse de Doctorat, Fac. Vet., Univ. Aut. Barcelona.
- Chilliard, Y. (1987). Variations quantitatives et métabolisme des lipides dans les tissus adipeux et le foie au cours du cycle gestation-lactation. 2^{ème} Partie : Chez la brebis et la vache. *Reprod. Nutr. Develop.*, 27(2A) : 327-398.
- Chilliard, Y. (1988). Rôles et mécanismes d'action de la somatotropine (hormone de croissance) chez le ruminant en lactation. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 28(1) : 39-59.
- Chilliard, Y. (1993). Adaptations métaboliques et partage des nutriments chez l'animal en lactation. Dans : *Biologie de la Lactation*, Martinet, J. et Houdebine, L-M. (éds). Editions INSERM/INRA, Paris, pp. 431-475.
- Chilliard, Y. et Bocquier, F. (1993). Effects of fat supplementation on milk yield and composition in dairy goats and ewes. Dans : *Proceedings V International Symposium "La Qualità nelle Produzioni dei Piccoli Ruminanti"*, Camera di Commercio Industria Artigianato Agricoltura di Varese (Italie), 3 décembre 1993, pp. 61-78.
- Chilliard, Y., Doreau, M., Bocquier, F. et Lobley, G.E. (1995). Digestive and metabolic adaptations of ruminants to variations in food supply. Dans : *Recent Developments on the Nutrition of Herbivores, Proceedings of the IVth International Symposium on the Nutrition of Herbivores*, Journet, M., Grenet, E., Farce, M-H., Thériez, M. et Demarquilly, C. (éds). INRA éditions, Paris, pp. 329-360.
- Chilliard, Y., Sauvant, D., Hervieu, J., Dorléans, M. et Morand-Fehr, P. (1977). Lipoprotein lipase activity and composition of omental adipose tissue as related to lipid metabolism of the goat in late pregnancy and early lactation. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 17 : 1021-1033.
- Chilliard, Y., Sauvant, D., Morand-Fehr, P. et Delouis, C. (1987). Relations entre le bilan énergétique et l'activité métabolique du tissu adipeux de la chèvre au cours de la première moitié de la lactation. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 27(1B) : 307-308.
- Chwalibog, A. (1991). Partial efficiencies of energy deposition in milk. Energy metabolism of farm animals. Dans : *Proceedings of the 12th Symposium*, Wenk, C. et Boessinger, M. (éds), Kartause, Ittingen (Switzerland), 1-7 septembre 1991, pp. 300-303.

- Cowan, R.T., Robinson, J.J., McDonald, I. et Smart, R. (1980). Effects of body fatness at lambing and diet in lactation on body tissue loss, feed intake and milk yield of ewes in early lactation. *J. Agric. Sci. Camb.*, 95 : 497-514.
- Decaen, C. et Journet, M. (1967). Evolution, au début de la lactation, de la sécrétion des principaux acides gras du lait et de la concentration en acides gras libres du sang chez la vache. *Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys.*, 7 : 131-143.
- Delouis, C., Djiane, J., Houdebine, L-M. et Terqui, M. (1980). Relation between hormones and mammary gland function. *J. Dairy Sci.*, 63 : 1492-1513.
- DePeters, E.J. et Cant, J.P. (1992). Nutritional factors influencing the nitrogen composition of bovine milk : A review. *J. Dairy Sci.*, 75 : 2043-2070.
- Dunshea, F.R. et Bell, A.W. (1989). Non-esterified fatty acid recycling (re-esterification) and lipid mobilization in goats during early lactation. Dans : *Energy Metabolism of Farm Animals, Proc. 11th Symposium*, Lunteren (Netherlands), 18-24 septembre 1988. EAAP. Publ. No. 43, pp. 119-122.
- Dunshea, F.R., Bell, A.W. et Trigg, T.E. (1990). Non-esterified fatty acid and glycerol kinetics and fatty acid re-esterification in goats during early lactation. *Br. J. Nutr.*, 64 : 133-145.
- Emery, R.S. (1978). Feeding for increased milk protein. *J. Dairy Sci.*, 61 : 825-828.
- Ferrer Cazcarra, R., Champciaux, P., Espinasse, C., Agabriel, J., Coulon, J.B., Micol, D., Bocquier, F. et Faverdin, P. (1995). INRAtion 2,6 : *Programa Informático de Cálculo, Análisis y Gestión de Raciones en Rumiantes*.
- Fisher, L.J., Donnelly, P.E., Hutton, J.B. et Duganzich, D.M. (1975). Relationships between levels of feeding and certain blood metabolites in dairy cows in mid lactation. *J. Agric. Sci. Camb.*, 84 : 29-37.
- Flux, D.S., McKenzie, D.D.S. et Wilson, G.F. (1984). Plasma metabolite and hormone concentrations in Friesian cows of differing genetic merit measured at two feeding levels. *Anim. Prod.*, 38 : 377-384.
- Fraysse, J., Lagriffoul, G., Bocquier, F. et Barillet, F. (1996). Brebis laitières : Impact de la structure du troupeau et autres facteurs d'élevage sur la composition chimique du lait livré. *INRA Prod. Anim.*, 9(3) : 201-210.
- Frohli, D.M. et Blum, J.W. (1988). Non esterified fatty acids and glucose in lactating dairy cows : Diurnal variations and changes in responsiveness during fasting to epinephrine and effects of beta-adrenergic blockade. *J. Dairy Sci.*, 71 : 1170-1177.
- Gagliostro, G. et Chilliard, Y. (1991). Duodenal rapeseed oil infusion in early and midlactation cows. 4. In vivo and in vitro adipose tissue lipolytic responses. *J. Dairy Sci.*, 74 : 1830-1843.
- Geenty, G.K. et Sykes, A.R. (1986). Effect of herbage allowances during pregnancy and lactation on feed intake, milk production, body composition and energy utilization of ewes at pasture. *J. Agric. Sci. Camb.*, 106 : 351-367.
- Gow, C.B., McDowell, G.H. et Annison, E.F. (1981). Control of gluconeogenesis in the lactating sheep. *Aust. J. Biol. Sci.*, 34 : 469-478.
- Hadjipanayiotou, M. et Photiou, A. (1995). Effects of protein source and level on performance of lactating Damascus goats in negative energy balance. *Small Rum. Res.*, 15 : 257-263.
- Harmon, D.L. (1992). Impact of nutrition on pancreatic exocrine and endocrine secretion in ruminants : A review. *J. Anim. Sci.*, 70 : 1290-1301.
- Hart, I.C., Bines, J.A., Morant, S.V. et Ridley, J.L. (1978). Endocrine control of energy metabolism in the cow : Comparison of the levels of hormones (prolactin, growth hormone, insulin and thyroxine) and metabolites in the plasma of high and low yielding cattle at various stages of lactation. *J. Endocr.*, 77 : 333-345.
- INRA (1978). *Alimentation des Ruminants*, Jarrige, R. (éd.). INRA publications, Versailles.
- INRA (1988). *Alimentation des Bovins, Ovins et Caprins*, Jarrige, R. (éd.). INRA publications, Versailles.
- Lobley, G.E. (1993). Protein metabolism and turnover. Dans : *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*, Forbes, J.M. et France, J. (éds). CAB International, Wallingford, Oxon, pp. 313-339.
- Marston, T.T., Lusby, K.S., Wettemann, R.P. et Purvis, H.T. (1995). Effects of feeding energy or protein supplements before or after calving on performance of spring-calving cows grazing native range. *J. Anim. Sci.*, 73 : 657-668.
- McDowell, G.H. (1983). Hormonal control of glucose homeostasis in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.*, 42 : 149-167.
- Metcalf, J.A. et Weekes, T.E.C. (1990). Effect of plane of nutrition on insulin sensitivity during lactation in the ewe. *J. Dairy Res.*, 57 : 465-478.

- Moe, P.W., Tyrrel, H.F. et Flatt, W.P. (1971). Energetics of body tissue mobilization. *J. Dairy Sci.*, 51 : 548-553.
- Molina, E. et Bocquier, F. (1994a). Efectos del nivel de ingestión de energía sobre la variación de la composición corporal en ovejas lecheras. Dans : *XIX Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Ovinotecnia y Capriotecnia*, Burgos (Espagne), 22-24 septembre 1994, p. 5.
- Molina, E. et Bocquier, F. (1994b). Efectos del nivel de ingestión de energía sobre la producción y la composición de leche en ovejas lecheras. Dans : *XIX Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Ovinotecnia y Capriotecnia*, Burgos (Espagne), 22-24 septembre 1994, p. 5.
- Munger, A. (1991). Milk production efficiency in dairy cows of different breeds. Dans : *Proceedings of the 12th Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals*, Wenk, C. et Boessinger, M., (éds), Kartause, Ittingen (Switzerland), 1-7 septembre 1991. EAAP Publ. No. 58, pp. 292-295.
- Oregui, L.M. (1992). *Estudio del manejo de la alimentación en los rebaños ovinos de raza latxa y su influencia sobre los resultados reproductivos y de producción de leche*. Tesis Doctorales Gobierno Vasco, Departamento de Agricultura y Pesca, 18, 318 pp.
- Oregui, L.M. et Bravo, M.V. (1993). Evolución de las necesidades de energía y proteína de la oveja Latxa durante el periodo de ordeño. *ITEA, Prod. Animal*, 12(vol. extra) : 21-23.
- Oregui, L.M., Bravo, M.V. et Arranz, J. (1995a). Efecto del aporte de concentrado sobre la ingestión de forraje y la producción lechera en la oveja Latxa al inicio de la lactación. *ITEA*, 16(vol. extra) : 90-92.
- Oregui, L.M., Bravo, M.V. et Arranz, J. (1995b). Influencia del estado de carnes al parto sobre la ingestión y la producción lechera en ovejas. *ITEA*, 16(vol. extra) : 93-95.
- Oregui, L.M., Bravo, M.V. et Urarte, E. (1994). Distribución de los partos en los rebaños de raza Latxa y su relación con la producción lechera. Dans : *XIX Jornadas Científicas de la SEOC*, Burgos (Espagne), septembre 1994, pp. 459-464.
- Oregui, L.M., Bravo, M.V. et Urarte, E. (1996). Lambing season characteristics and its relationship with milk production on the Latxa ewe in the Basque Country. Dans : *Livestock Farming Systems : Research, Development, Socio-economics and the Land Manager*, Dent, J.B., McGregor, M.J. et Sibbald, A.R. (éds). EAAP Publ. No. 79. Wageningen Pers, Wageningen, pp. 118-122.
- Patterson, D.S.P. (1963). Some observations on the estimation of non-esterified fatty acid concentrations in cow and sheep plasma. *Res. Vet. Sci.*, 4 : 230-237.
- Rémond, B. (1985). Influence de l'alimentation sur la composition du lait de vache. 2. Taux protéique : Facteurs généraux. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 62 : 53-67.
- Rhind, S.M., Bass, J. et Doney, J.M. (1992). Pattern of milk production of East Friesland and Scottish Blackface ewes and associated blood metabolite and hormone profiles. *Anim. Prod.*, 54 : 265-273.
- Rhind, S.M., Bass, J., Doney, J.M. et Hunter, E.A. (1991). Effect of litter size on the milk production, blood metabolite profiles and endocrine status of ewes lambing in January and April. *Anim. Prod.*, 53 : 71-80.
- Riis, P.M. (1983). Adaptation of metabolism to various conditions: nutritional and other environmental conditions. *World Anim. Sci.*, A3 : 319-357.
- Roberts, C.J., Reid, I.M., Dew, S.M., Stark, A.J., Baird, G.D., Collins, R. et Mather, D. (1978). The effects of underfeeding for 6 months during pregnancy and lactation on blood constituents, milk yield and body weight of dairy cows, 1978. *J. Agric. Sci. Camb.*, 90 : 383-394.
- Roux, C.Z., Hofmyer, H.F. et Jordaan, E. (1982). The problem of multicollinearity in the estimation of partial efficiencies of protein and fat by regression methods. Dans : *Energy Metabolism of Farm Animals*, Ekern, A. et Sundstoel, F. (éds). EAAP Publ. No. 29, pp. 138-140.
- Rule, D.C., Beitz, D.C., DeBoer, G., Lyle, R.R., Trenkle, A.H. et Young, J.W. (1985). Changes in hormone and metabolite concentrations in plasma of steers during prolonged fast. *J. Anim. Sci.*, 61 : 868-875.
- Russel, A.J.F. et Wright, I.A. (1983). The use of blood metabolites in the determination of energy status in beef cows. *Anim. Prod.*, 37 : 335-343.
- Saama, P.M. et Mao, I.L. (1993). Sources of variation in partitioning of intake energy for lactating Holstein cows. *J. Dairy Sci.*, 76 : 1334-1341.
- Sleiman Haidar, A., Schmidely, P., Bas, P., Sauvart, D., Hervieu, J. et Morand-Fehr, P. (1993). Effect of milk production level and physiological stage on insulin resistance in lactating goats. *Ann. Zootech.*, 42 : 211.
- Sutton, J.D., Hart, I.C., Morant, S.V., Schuller, E. et Sommonds, A.D. (1988). Feeding frequency for lactating cows : Diurnal patterns of hormones and metabolites in peripheral blood in relation to milk-fed concentration. *Br. J. Nutr.*, 103 : 265-274.
- Thomas, R.B., Mercer, J.E., Karalis, T., Rao, A., Cummins, J.T. et Clarke, I.J. (1990). Effect of restricted feeding on the concentrations of growth hormone (GH), gonadotropins, and prolactin

- (PRL) in plasma, and on the amounts of messenger ribonucleic acid for GH, gonadotropin subunits, and PRL in the pituitary glands of adult ovariectomized ewes. *Endocrinol.*, 126 : 1361-1367.
- Tissier, M., Thériez, M., Purroy, A. et Brelurut, A. (1979). Energy utilization by ewes during pregnancy and lactation. Dans : *Energy Metabolism*, Mount, I.E. (éd.). Butterworths, Eur. Ass. Anim. Prod. Publ. No. 26, pp. 329-333.
- Vermorel, M., Bocquier, F., Vernet, J. et Brelurut, A. (1987). Mobilization and reconstitution of body reserves in dairy ewes studied by direct calorimetry and D2O dilution technique. Dans : *Proc. of the 10th Int. Symp. on Energy Metabolism*, Airlie (USA).
- Vernon, R.G. (1989). Control of metabolic adaptation during lactation. *Proc. Nutr. Soc.*, 48 : 23-32.
- Vernon, R.G. et Flint, D.J. (1989). Role of growth hormone in the regulation of adipocyte growth and function. Dans : *Biotechnology in Growth Regulation*, Heap, R.B., Prosser, C.G. et Lamming, G. (éds). Butterworth, London, pp. 57-71.
- Walter, J.P. et Mao, I.L. (1989). Modeling net energy efficiencies as quantitative characteristics in lactating cows. *J. Dairy Sci.*, 72 : 2362-2374.
- Windisch, W., Kirchgebner, M. et Muller, H.L. (1991). Effect of different energy supply on energy metabolism in lactating dairy cows after a period of energy restriction. Dans : *Proceedings of the 12th Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals*, Wenk, C. et Boessinger, M. (éds), pp. 304-308.